Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

NIIDU TAIMEKOOSLUSTE LOODUSLIKKU TAASTUMIST MÕJUTAVAD TEGURID

Bioloogia ja elustiku kaitse eriala

Bakalaeureuse töö (12 EAP)

Linda Suurmets

Juhendaja: PhD Tatjana Oja

Tartu 2019

Niidu taimekoosluste looduslikku taastumist mõjutavad tegurid

Bakalaureusetöö eesmärk oli selgitada, kuidas keskkonnatingimused, maastiku struktuur, mulla seemnepank, liigifond ja geneetilised faktorid mõjutavad niidu taimekoosluste iseeneslikku taastumist. Uurimistöö esimene pool annab ülevaate üldiselt niitudest ja seejärel täpsemalt Eestile iseloomulikest niitudest. Teises osas keskendutakse rohkem teguritele, mis mõjutavad iseenesliku taastumise võimalikkust. Töö jooksul selgusid ennist nimetatud teguritega seotud 13 peamist aspekti, mida taastamismeetodi valikul tuleks arvesse võtta.

Märksõnad: niidud, taimekooslused, looduslik taastumine, iseeneslik taastumine, tehniline taastamine, keskkonnatingimused, maastiku struktuur, seemnepank, liigifond, geneetilised faktorid
CERCS teadusalad: B270 Taimeökoloogia

Factors affecting natural recovery of grassland plant communities

The aim of the bachelor thesis was to explain how environmental conditions, landscape structure, soil seed bank, species pool and genetic factors affect the natural restoration of plant communities. The first part of the research provides an overview of grasslands in general, and more specifically of grasslands typical to Estonia. The second part focuses more on factors that control the potential of spontaneous succession. During the study, 13 key aspects related to factors mentioned earlier were identified. These points should be taken into account when choosing a restoration method.

Keywords: grasslands, plant communities, natural restoration, spontaneous succession, technical restoration, environmental conditions, landscape structure, seed bank, species pool, genetical factors
CERCS research fields: B270 Plant ecology

Sisukord

Sissejuhatus 4

1. Teoreetiline ülevaade 5

1.1. Niitude üldiseloomustus 5

1.1.1. Eesti niidud 7

1.2. Loodusliku taastumise olulisusest ja eelistest 13

1.3. Looduslikku taastumist mõjutavad tegurid 14

1.3.1. Keskkonnatingimused 15

1.3.2. Maastiku struktuur 17

1.3.3. Seemnepank 18

1.3.4. Liigifond 21

1.3.5. Geneetilised faktorid 22

Kokkuvõte 26

Summary 28

Tänuavaldused 30

Kasutatud kirjandus 31

Sissejuhatus

Inimkonna ja Maa ökosüsteemide eluspüsimise vahel esineb tugev seos: inimesed vajavad eluks ökosüsteemide pakutavaid hüvesid ja ökosüsteemid nii jätkusuutlikku kasutamist kui ka haldamist (White *et al.*, 2000). Ökosüsteemi dünaamilisus põhineb taime-, looma- ja mikroorganismide koosluste funktsionaalsel vastastikusel suhtel eluta keskkonnaga (MEA, 2005).

Üheks kõige enam antropogeenselt mõjutatud ökosüsteemiks on niidud, mille ühene määratlemine on keerukas nii nende esinemise tõttu kõrbete ja metsade vahelisel maastikul kui ka ebaselge piiritletuse, ebaühtlase katvuse ja sagedaste häiringute pärast (MEA, 2005; Dixon *et al.*, 2014). Looduslikke või poollooduslikke niite iseloomustavad järgmised omadused: (1) ei teki märgala; (2) soontaimed moodustavad vähemalt 10% taimkattest; (3) graminoidide minimaalseks osakaaluks on 25%; (4) rohundite katvus ning domineerivus võivad paiguti erineda; (5) puhmad katavad vähem kui 25% maa-alast; (6) puud (i) parasvöötme aladel on lühemad kui 5 m ning katavad vähem kui 10% alast või (ii) troopikavöötmes alla 8 m kõrgused ning moodustavad taimkattest vähem kui 40% (Dixon *et al.*, 2014).

Kohalikku taimeliikide rikkust mõjutavad nii elupaiga kvaliteet, maastiku struktuur, ajalooline taust kui ka keskkonnatingimused (Löbel *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2013). On täheldatud, et kõige enam säilib väikesel pindalal ($\leq$ 50 m^2) liigirikkus oligotroofsetest kuni mesotroofsete, poollooduslike parasvöötme niitudel, mida regulaarselt majandatakse (Wilson *et al.*, 2012).

Niitude vähenemist põhjustab nii liigne kui ka vähene inimtegevus. Selle tulemusena pole välistatud niitude muutumine aladeks, mis ei suuda ökosüsteemile iseloomulikke varustavaid, reguleerivaid, kultuurilisi ning toetavaid hüvesid pakkuda (Sanderson *et al.*, 2009; White *et al.*, 2000). Võttes arvesse seda ohtu, tuleks teostada niitude taimekoosluste elurikkuse taastamist, mille kaks peamist meetodit on looduslik ehk iseeneslik taimestiku taastumine ning tehniliste võtetega taastamine (Prach & Hobbs, 2008).

Minu uurimistöö eesmärk on anda ülevaade niidu taimekoosluste looduslikust taastumisest ning seda protsessi mõjutavatest erinevatest teguritest. Olulisemad nendest on keskkonnatingimused, maastiku struktuur, mulla seemnepank, liigifond ja geneetilised faktorid.

1. Teoreetiline ülevaade

1.1. Niitude üldiseloomustus

Kõige suurema osa maismaa pinnast (30–40%) katavad niidud ja teised rohundite ning graminoidide rohked elupaigad (savannid, tundrad), esinedes igas maailmajaos, välja arvatud Antarktikas (Blair *et al.*, 2014). Niitude mitmekesisuse ja ulatuse iseloomustamiseks ülemaailmsel tasandil on võimalik juhinduda nii taimekoosluste erinevustest, ökoloogilistest ja majanduslikest hinnangutest, ökosüsteemide kaardistamisest kui ka kaugseirest (Dixon *et al.*, 2014). Kõige ulatuslikumad on niidud Aafrikas, seejärel Aasias (millest on välja arvatud Lähis-Ida), Euroopas, Põhja-Ameerikas ja lõpuks Okeaanias (Gibson, 2009).

Geograafiliselt on võimalik üksteisest eristada troopilisi/lähistroopilisi ja parasvöötme niitusid, mida mõjutavad nii erinev kliima, maastiku struktuur ja mullatüüp, loomastik ning taimestik kui ka inimmõju ja nende omavahelised suhted (Faber-Langendoen & Josse, 2010; Ren *et al.*, 2008). Temperatuuri-niiskuse gradientide erinevad tsoonid kajastavad klimaatilisi erinevusi (Ren *et al.*, 2008). Kuivadele niitudele on iseloomulikuks sademete hulgaks 250 mm/a, samas kui parasniisketel niitudel sajab minimaalselt 1000 mm/a, lisaks võivad troopikas mullad olla temperatuurist põhjustatud kiirema lagunemismäära tõttu vähem viljakad kui parasvöötmelistel aladel (Blair *et al.*, 2014). Troopilised niidud asuvad näiteks Lääne-Aafrikas ja Madagaskaril, lähistroopilised Põhja-Aafrikas, Süürias ning Jordaanias ja parasvöötme niidud Euroopas (FAO, 2005; Hönigová *et al.*, 2012). Euroopa segametsade piirkonnas on suktsessiooni lõppjärguks mets, mille tõttu parasvöötme niitude teke ja säilimine on peamiselt seotud niitmise või kariloomade karjatamisega, mis takistavad iseeneslikku metsastumist (Reitalu *et al.*, 2014; Ma *et al.*, 2010; WallisDeVires *et al.*, 2002).

Dixon *et al.* (2014) täiustasid niitude biogeograafilise süstematiseerimise mudelit, mis nüüd kätkeb neljakümmend üheksat taksonoomiliselt ja ruumiliselt erinevat niidutüüpi. Võttes arvesse seda arvulist rohkust ning ennist loetletud erinevaid mõjureid, võib öelda, et samas piirkonnas on võimalik mitme eritüüpi niidu esinemine. Seda tõendab asjaolu, et Hiinas esinevad nii külm, liigniiske, vihmane tundra (ingl. *frigid perhumid rain tundra*); alpiniit (ingl. *alpine meadow*); troopiline-poolkuiv savann (ingl. *tropical-semiarid savanna*) kui ka jahe, parasniiske-kuiv parasvöötme poolkõrb (ingl. *cool temperate-arid temperate zonal semidesert*) jms (Ren *et al.*, 2008).

Niidud jagunevad inimmõju tugevuse järgi üldjoontes kultuurniitudeks, poollooduslikeks ja looduslikeks niitudeks, kus looduslikes kooslustes on inimtegevusel kõige väiksem roll, poollooduslikes vahepealne ja mittelooduslikes kõige suurem (Pärtel *et al.*, 2007). Looduslike niitude taimeliikide ja ala omadused on kujunenud inimestega mitte seotud ökoloogiliste protsesside mõjutustena ja taimekooslustes esinevad peamiselt kohalikud liigid, samas kui kultuurniidud on loodud inimeste poolt näiteks puudest puhastatud aladele kohalike taimeliikide istutamisega põllumajanduslikel põhjustel (Faber-Langendoen & Josse, 2010; Dixon *et al.*, 2014).

Niitudel peamiselt kasvavad mitmeaastased mesofüüdid on iseseisvalt suutelised kestvaid kooslusi moodustama looduslikult häiritud paikades, mujal on tarvilik pidev inimmõju (Masing *et al.*, 1979). Seega, primaarsed ehk looduslikud niidud kujunevad kas merest tõusvale maale laidudel ja rannikutel, regulaarselt üleujutatavates või liialt kuivades paikades (Paal, 1997). Ida-Euroopa primaarseteks ehk looduslikeks niitudeks on stepid, kus on liialt kuiv metsade arenguks, alpiniidud, liialt külm metsade arenguks, ja hüdroloogia, mullatingimuste, reljeefi või looduslike häiringute tõttu mitte metsastuvad niidud (Török *et al.*, 2018). Vastupidiselt, poollooduslikke kooslusi on pika aja jooksul majandatud nii niitmise, karjatamise kui ka tulega, mis on takistanud nende alade iseeneslikku metsastumist (WallisDeVires *et al.*, 2002; Pärtel *et al.*, 2007; Blair *et al.*, 2014). Sedasi kujunenud niitudel otseselt kündmist, seemnete külvamist ja väetamist siiski ei rakendata (Pärtel *et al.*, 2007).

Niitude mõjutamiseks kasutatakse mitmeid erinevaid häiringuid: (1) iseeneslik või inimese poolt algatatud tuli; (2) suurte rohusööjate karjatamine; (3) niitmine; (4) puittaimede eemaldamine; (5) mitmesugused "parandamise" meetodid, nagu näiteks ülekülv koos pealmise pinnasekihi kraapimise ning väetamisega või ilma nendeta (FAO, 2005; Faber-Langendoen & Josse, 2010). Veelgi enam, niitude hülgamisest põhjustatud võsastumine ja dominantsete liikide pealetung vähendavad elurikkust, millest võib järeldada, et teatud keskkonnatingimustega piirkondades on inimesepoolne mõõdukas majandamine niitude säilimise seisukohast äärmiselt oluline (Hönigová *et al.*, 2012).

1.1.1. Eesti niidud

Mandrijää kulutava ja kuhjava tegevuse käigus on kujunenud Eesti mitmekesine ja ainulaadne pinnamood, milles metsad, sood ning niidud vahelduvad kultuurmaadega (Masing *et al.*, 2000). Kuna Eesti kuulub põhjapoolkera parasvöötmelisse kliimavööndisse ja segametsade allvööndisse, siis pole võimalik looduslike niitude (preeriate, steppide, alpiniitude) esinemine (Paal, 1998; Lepasaar & Ehrlich, 2015; Török *et al.*, 2018). Seega on Eesti maastikule iseloomulikeks esivanemate elutegevuse mõjutustena kujunenud poollooduslikud ehk pärandkooslused: puisniidud, loopealsed ning ranna-, lammi-, aru- ja soostunud niidud (Talvi & Talvi, 2012). Paljud Eesti niidud on kujunenud inimmõju tagajärjel endistele metsaaladele, olles seega tekkelt teisesed ehk sekundaarsed (Talvi, 2010). Need niidutüübid esinevad enamasti õhukesel turbal või mineraalmullal ning soostunud niitusid ja puisniite on omakorda võimalik jagada liigirikasteks ja liigivaesteks, mis on seotud karbonaatsuse tasemega (Masing *et al.*, 1979; Kukk & Kull, 1997). Teiseks jaotamise kriteeriumiks on mulla niiskustase, kus näiteks nii nõmmeniidud, paluniidud, loopealsed kui ka puisniidud liigituvad kuivadeks ja niisketeks ning lamminiidud niisketeks ja märgadeks (Paal, 1997).

Bioloogilise mitmekesisuse oluliseks parameetriks on taimeliikide rikkus — seda parameetrit kasutatakse tihti ala iseloomustamisel ka elurikkuse asemel (Faber-Langendoen & Josse, 2010). Üheks äärmiselt liigirikka soontaimede kooslusega paigaks on Lääne-Eestis paiknev rohkem kui 200 aastat niidetud Laelatu puisniit (Foto 1), kus kõige kõrgem liigirikkus

Foto 1. Laelatu puisniit (Foto: Stuart Roberts)

paiknebki nii regulaarselt kui ka pikaajaliselt niidetud piirkondades (Kull & Zobel, 1991). Puisniit on regulaarselt niidetava rohustuga maa-ala, milles esineb üksikuid puittaimi (Kukk & Kull, 1997). Vähese puude katvusega niidul on taimede liigirikkus kõrgeim, sest ka varjulembestele liikidele leidub sobivaid elupaikasid, kuid edasine metsastumine vähendab liigirikkust ja haruldaste niiduliikide rohkust (Pykälä *et al.*, 2005). 20. sajandi keskpaigas olid puisniidud Läänemere riikides äärmiselt laialt levinud, kuid nüüdseks on just poollooduslikud kooslused Eestis suurimas hävimisohus põllumajanduse intensiivistumise tõttu (Kukk & Kull, 1997; Pärtel *et al.*, 2007). Võrreldes teiste kooslustega, on Eestis puisniitude hävimine olnud kõige laiaulatuslikum ja kiirem, ometigi säilib nendes kasvukohtades vähemalt 30% riigi kaitsealustest taimeliikidest (Talvi, 2010; Pärtel *et al.*, 2007). Olgugi et Eesti puisniite maailma tulipunktideks kriteeriumi kohaselt kvalifitseerida ei saa, on neil siiski elurikkuse säilitamisel piirkondlikul tasemel väga oluline roll (Myers *et al.*, 2000).

Eesti loopealsed (Foto 2) ehk teisisõnu alvarid ja lood paiknevad kas ordoviitsiumi või siluri paekivile või selle rähale tekkinud 20–30 cm paksusel heterogeensel mullakihil (Pärtel *et al.*, 1999a; Helm, 2011). Rannikuäärsed nooremad niidud, mis on tekkinud aluspinna tõusust, ei ole kunagi olnud metsaga kaetud, olles seega esmase taimkattega (Pärtel *et al.*, 1999b). Traditsiooniliselt on Saaremaa, Hiiumaa, Muhu ja mandri rannikualade külamaastikke ilmestanud siiski hobuste ja lammaste karjatamisel tekkinud ning püsima jäänud lood (Pärtel *et al.* 1999a; Helm, 2011; Helm, 2007). Rannap *et al.* (2015) leidsid, et oluline on valida õige karjatamisviis, kuna loopealsetel elavate paljude spetsialiseerunud ja kaitsealuste päevaliblikaliikide elutsüklite läbimisel on oluline maastiku erisugusus. Peale selle, looniitudelt leitud taimeliikide arvuline rohkus moodustab kogu Eesti soontaimedest 17% (Pärtel *et al.*, 2007). Loopealseid asustavad lubjalembesed ja ekstreemseid tingimusi taluvad taimeliigid, millest mitmete jaoks on Eesti leviku põhjapiiriks (Talvi & Talvi, 2012; Pärtel *et al.*, 2007). Nii alvarite kui ka seal paikneva taimekoosluse omapärasused on tihedalt seotud mitmekesiste mullastikutingimustega, mille tõttu näiteks õhukese mullakihi ja paljastuva aluspõhjaga kohas esineb taimestumata ning läbikuivavaid alasid (Helm, 2011). Alvaritele omane taimkate ei ole täielikult homogeenne, kuna leidub väikeseid kive, puhmaid, liigniiskeid ja kinni tallatud alasid, kus kooslused erinevad (Pärtel & Zobel, 1999). Tüüpiline on ka hariliku kadaka (*Juniperus communis*) hajus esinemine (Pärtel et al., 1999a).

Foto 2. Regulaarselt hooldatud loopealne (Foto: Aveliina Helm)

Rannaniit (Foto 3) on soolalembeste rohttaimede kooslusega tasane ja madal suuresti üleujutatav, avar rannalõik, mis pakub sobilikku elupaika paljudele lindudele (Lotman, 2011). Selles hindamatu väärtusega elupaigas esinevad omapärased soolakud, kus mereveest tingitud kõrgema soolsusega muldadel kasvavad kõrgemat soolasisaldust eelistavad taimeliigid ehk halofüüdid (Talvi & Talvi, 2012). Eesti rannaniidud on tekkelt primaarsed — tuhandeid aastaid tagasi merest kerkinud maa võsastumist takistavad jätkuvad merevee ja jää häiringud ning samuti pigem karjatamine kui niitmine (Rannap *et al.*, 2015; Ivask *et al.*, 2007). Ometigi

Foto 3. Pärnu rannaniit (Foto: Mati Kose)

esinevad ulatuslikumad rannaniidud ainult Rootsis ja Eestis, täpsemalt nii Matsalu Rahvuspargis kui ka Hiiumaal Käina-Kassari piirkonnas (Rannap *et al.*, 2015; Talvi & Talvi, 2012; Lotman, 2011). Talunike rahaline toetamine niitude majandamise eest on tarvilik, kuna näiteks produktiivsetel kultuurniitudel on heina tootmine kasumlikum kui poollooduslikel niitudel. Poollooduslike koosluste toetussüsteemi rakendatigi Eestis esmakordselt 1996. aastal Matsalu Rahvuspargis (Veen *et al.*, 2009). 29 000 ha rannaniitudest on nüüdseks alles jäänud kõigest 18 000 ha, kuid ka neist enamus on roostunud ja ebasoodsas seisundis, mis tuleneb nii inimmõju lakkamisest või kuivendamisest, Läänemere eutrofeerumisest kui ka ala täisehitamisest (Lotman, 2011).

Lamminiidud (Foto 4) ehk luhad paiknevad jõgede lammialadel ning on tekkinud perioodiliste üleujutuste ning veega kantavate orgaaniliste ja mineraalsete setete toimel (Ivask *et al.*, 2007). Üleüldiselt on märgalade mosaiikne taimkate mõjutatud keskkonnategurite, eriti topograafia ja hüdroloogia, ning nii majandamise viisi kui ka selle tugevuse kombineerumisest (Burnside *et al.*, 2007). Kõige rohkem esineb koosluste varieerumist lamminiitudel, see võib olla tingitud väikestest erinevustest maapinna kõrgustes, mis võimaldavad väga erinevaid elupaikasid (Pärtel *et al.*, 2007). Üleujutused leiavad aset sagedamini lumesulamise perioodil, kuid laugema reljeefiga ja suuremate jõgede ääres ka sügisest kuni talve lõpuni (Metsoja, 2011). Paljud lamminiitudel levinud liigid on pärit Venemaa suurte jõgede äärest, olles Eestis oma leviku lääne-loode piiril (Pärtel *et al.*, 2007). Samas, võrreldes teiste niitudega on lamminiitude

Foto 4. Lamminiit Kunda jõe kaldal (Foto: Sven Valler)

tihedad, lokkavad ja produktiivsed kooslused üsna liigivaesed, sõltudes suuresti regulaarsetest üleujutustest ja nende kestvusest, veerežiimist ning mulla toitainete sisaldusest (Masing *et al.*, 2000; Veen *et al.*, 2009). Mitmed lamminiidu taimekooslused kuuluvad ka lodu koosluste hulka, kuna näiteks pikemate üleujutuste korral mullad pehmenevad ehk kujunevad turvastunud mullad (Masing *et al.*, 2000; Metsoja, 2011). Traditsiooniliselt on lamminiite mõjutatud pigem niitmisega, läbi mille on kujunenud ka mitmed külakultuuri traditsioonid (Veen *et al.*, 2009). Lamminiidud on NATURA 2000 ökoloogilise võrgustiku lahutamatuks osaks (Ivask *et al.*, 2007). Seega järeldub, kui oluline on luhtade panus bioloogilise mitmekesisuse säilimisel. Üheks elurikkust kriitiliselt mõjutavaks aspektiks on koosluste karjatamise ja/või niitmise lakkamine, mis leidis ka Eesti lamminiitudel aset 1991. aastal poliitiliste muutuste tõttu (McInnes *et al.*, 2013; Wagner *et al.*, 2003). Majandamise lõppemise ja liigilise koosseisu vahel esineb seos: seemnepanga ja eriti taimkatte liigiline rohkus väheneb vastavalt hüljatuse pikkusele, kus pidevalt majandatud ja hiljuti hüljatud aladel on nii liikide ohtrus kui ka tihedus suuremad kui ammu hüljatud alal (Wagner *et al.*, 2003).

Aruniidud (Foto 5 ja Foto 6) levivad kuivadel ja parasniisketel mineraalsetel muldadel (Masing *et al.*, 1979). Laias tähenduses kuuluvad aruniidu klassi kõik mineraal- ehk mitteturvastunud muldadele omased niidukooslused, mida on võimalik eristada mullastiku ja taimekoosluste põhjal (Ehrlich *et al.*, 2004). Samas on mõistlik aruniidud nii erinevate hooldamisvõtete kui ka rahastamise alusel kitsendada kolmeks tüübirühmaks: puudeta pärisaruniiduks, paluniiduks ning nõmmeniiduks, mis omakorda jagunevad kuivadeks ja niisketeks kasvukohatüüpideks (Mesipuu, 2011; Paal, 1997). Kuivad pärisaruniidud liigituvad pinnase lubjarikkusest lähtuvalt liigirikasteks ja -vaesteks, kuid esimesed on siiski üpris liigivaesed, olles tekkinud kunagi kultuuristatud aladele (Ehrlich *et al.*, 2004).

Foto 6. Kuiva lubjarikka aruniidu taimekooslus (Allikas: M. Mesipuu)

Foto 5. Niiske lubjavaese aruniidu taimekooslus (Allikas: M. Mesipuu)

Peale puisniitude on kõige ohustatumateks veel ka nõmme- (Foto 7.) ja paluniidud, esinedes vaid väikeste fragmentidena nõmme- ning palumetsade lagendikel või nende äärtes, lisaks pärisaruniitude servades (Mesipuu, 2011). Selle põhjuseks on niitmise ja karjatamise järkjärguline lõpetamine, mille tulemusena toimub metsastumine nii suktsessiooni teel kui ka puude istutamise tõttu (Bossuyt & Hermy, 2003). Enamasti on palumetsa-aladele tekkinud paluniitude kõrrelisterohke taimestik nõmmeniitudest ehk nõmmedest lopsakam, kuid pärisaruniitudest kehvem, samas on keskkonnategurite tõttu tihti raske neid kolme piiritleda (Veen *et al.*, 2009; Mesipuu, 2011). Nõmmeniidud kujunevad liivasele pinnasele männimetsa langetamise, metsatulekahjude või põllumaade sööti jätmise tõttu ja tekkiv taimestik on madalakasvuline, kidur ning hõre (Veen *et al.*, 2009). Nõmmedel võivad esineda üksikud männid või puurinne puudub täielikult, mille tõttu on rohkelt maapinnal samblikke (Ehrlich *et al.*, 2004). Enamik Eesti nõmmeniitudest asuvad Saaremaal, hõivates 16% saare pindalast (Ehrlich *et al.*, 2002). Paluniitude ja nõmmeniitude mullastik on Saaremaal sarnane, mille tõttu need kooslused esinevad tihti kõrvuti (Palo *et al.*, 2005).

Foto 7. Prangli nõmmeniit (Autor: Ulvar Käärt)

Soostunud niidud (Foto 8) paiknevad niiskel toorhuumusel või kuni 30 cm paksusel turbakihil, sageli sooniitude piiril (Veen *et al.*, 2009). Soostunud niidud on üleminekukooslused aruniitudelt sooniitudeks (Talvi & Talvi, 2012). Nende koosluste pindala kahanemine on ilmselt tingitud nii haldamisraskustest, madalast sööda kvaliteedist, kuivendamisest kui ka maaparandusest (Sammul *et al*, 2008). Niiskes keskkonnas on sammaldel rohurinde ees eelis, moodustades alalise samblakatte (Ehrlich *et al.*, 2004). Lubjavaesel lähtekivimil paiknevad soostuvad niidud kujunevad üldiselt madalsoo kasemetsadest (Masing *et al*, 2000).

Vastupidiselt liigivaestele soostunud niitudele pakuvad liigirikkad lubjakivil paiknevad soostunud niidud elupaika lubjalembestele taimeliikidele (Mesipuu, 2011).

Foto 8. Pikalt hooldamata liigivaene soostunud niit (Allikas: M. Mesipuu)

1.2. Loodusliku taastumise olulisusest ja eelistest

Niitude kui äärmiselt liigirikaste ökosüsteemide massilise ülemaailmse hävingu ja vähenemise tõttu on nende taastamine kerkinud tähelepanu keskpunkti (Blair *et al*, 2014). Tavaliselt on taastamise eesmärgiks luua püsiv funktsioneeriv ökosüsteem, mis pakuks vähem mõjutatud süsteemiga sarnaseid ökosüsteemi hüvesid (Reynolds *et al*, 2012).

Häirunud ala taastamiseks on üldiselt kolm viisi: (1) iseeneslik ehk looduslik taastumine, (2) ainult tehniliste meetoditega taastamine ja (3) eelmainitute kombineerimise kaudu iseenesliku taastumise suunamine, kuid siis tuleb arvestada tehnilise lähenemise häirivat mõju iseeneslikule suktsessioonile (Prach & Hobbs, 2008). Ökosüsteemi olukord sõltub aga suuresti paiga iseärasustest (White *et al*, 2000). Järelikult on minu hinnangul korrektse ja sobiliku taastamisviisi valikul olulisteks aspektideks nii ala vaatlus, analüüs kui ka hinnang. Ometigi ei ole looduslik taastumine praktiseerijate hulgas väga populaarne, kuna esiteks, eelistatakse kasumlikkust säilitamisele ja teiseks, looduslikes kooslustes peetakse oluliseks säilitada tasakaalu, kuigi on tõendeid looduses esinevate häiringute tavapärasusest ja hädavajalikkusest taimekoosluste funktsioneerimises (Tropek *et al*, 2010).

Looduslik taastumine on taganud liigirikkamaid kooslusi, arvukamalt haruldaseid liike, kuna viimased eelistavad iseeneslikku suktsessiooni, efektiivsemat nii pinnase orgaanilise süsiniku (ingl. *soil organic carbon*, SOC) kui ka pinnase anorgaanilise süsiniku (ingl. *soil inorganic carbon*, SIC) ladestamist ja üleminekustaadiumeid, mis pakuvad elusloodusele asenduselupaikasid (*e.g.* Tropek *et al*, 2010; Prach *et al*, 2014; Jin *et al*, 2014; Schmid *et al*, 2017). Sealjuures on tehnilise taastamisega saavutatud monotoonseid, ühetaolisi alasid, kus elurikkus on vähenenud võrreldes iseenesliku suktsessiooniga. Samas tehnilise taastamise mõistlik rakendamine negatiivsete abiootiliste efektide kiireks leevendamiseks võib mõningatel juhtudel tekitada struktuurselt ja funktsionaalselt mitmekesiseid süsteeme (Prach & Hobbs, 2008).

Iseeneslik taastumine on tõhusaim väikesel kahjustunud alal, kus tingimused pole ekstreemsed ning mis on ümbritsetud looduslikust taimestikust ja ala seisukorda ei mõjutata esmase häirimisega (Prach & Pyšek, 2001). Väärtuslike ökosüsteemide potentsiaali hävitatakse tihti rekultiveerimismeetoditega, milleks on maapinna tasandamine, toitainevaeste substraatide väetamine, võõrliikide või elupaiga iseloomuga mitte sobivate taimeliikide külvamine või istutamine (Kimer & Mahn, 2001). Loodusliku taastumise eelisteks tehniliste võtete ees on madalam hind, üldiselt kiire pideva taimkatte moodustumine (v.a toksilistel substraatidel), tihti kohalike ja hästi kohastunud puittaimede levimine, vähe invasiivseid liike, varjupaikade tekkimine ning kõrgema loodusliku väärtusega koosluste kujunemine (Prach & Pyšek, 2001).

1.3. Looduslikku taastumist mõjutavad tegurid

Niidu koosluste ja elupaikade taastamisega on seotud mitmed raskused, alates ajalooliselt ulatuslike sidusate niitude killustumisest, taime- ja loomaliikide populatsioonide geneetilise mitmekesisuse vähenemisest kuni majandamise lõpetamiseni (Blair *et al.*, 2014). Seega nii keskkonna- ja mullatingimused, sealjuures mulla seemnepank, kui ka liigifond, maastiku sidusus ning geneetilised faktorid suunavad koosluste suktsessiooni, kus sobiliku seisundi korral on võimalik iseeneslik niidu taastumine (*e.g.* Jirova e*t al.*, 2012; Wang *et al.*, 2013; Lindborg & Eriksson, 2004; Reynolds *et al.*, 2012; Aavik & Helm, 2017). Järgnevates peatükkides selgitan täpsemalt iga teguri mõju, tuues välja olulisemad järeldused.

1.3.1. Keskkonnatingimused

Maastikul vahelduvate nii füüsikaliste kui ka keemiliste tingimuste poolest eristuvad keskkonnad pakuvad liikidele elupaikasid, kus moodustuvad erinevad kooslused (Whittaker, 1972). Clementsi (1916) käsitluse kohaselt mõjutavad vastavas elupaigas esinevad keskkonnategurid taimekoosluste funktsioneerimist ja struktuuri, mis omakorda põhjustavad suktsessiooni ehk koosluste vahetumist.

Keskkonnafaktorid ehk ökoloogilised tegurid on organisme mõjutavad ained ning energia- ja informatsioonivood ümbritsevas keskkonnas, avaldades isenditele kaudset ja/või otsesest mõju, kus viimane jaotub omakorda abiootilisteks (füüsikalisteks ja keemilisteks) ning biootilisteks mõjuriteks (Masing *et al.*, 1979). Võib öelda, et nende tegurite korrelatsioon põhjustabki keskkonnas varieeruvaid tingimusi. Seega **a) tuleb liikide säilitamisel esmalt tuvastada ja võimaluse korral alandada keskkonnasurve ohustavat mõju** (Shaffer, 1981).

Tabel 1. Taimi mõjutavate looduslike keskkonnategurite rühmitus (Masing *et al.*, 1979 järgi)

Otseselt mõjuvad faktorid	Suurjaotused	Tähtsamad tegurid
Abiootilised	Klimaatilised	Valgus
		Soojus
		Sademed
		Õhu niiskus
		Õhu koostis
		Õhu liikuvus (tuul)
	Klimaatilis-edaafilised	Mulla niiskus
		Mulla aeratsioon
	Edaafilised	Mulla toitained
		Mulla reaktsioon
	Mehaanilised	Torm
		Tuli
		Vee liikuvus
	Hüdrokeemilised	Vee aeratsioon
		Vee soolsus
		Vee toitained
		Vee reaktsioon
Biootilised	Liikidevahelised	Fütofaagid
		Parasiidid
		Sümbiondid
		Tolmeldajad, levitajad
		Konkurendid (teised liigid)
	Liigisisesed	Konkurendid (liigikaaslased)

Nii koosluse liigirikkus kui ka loodusliku taastumise edukus on määratud piirkonnale iseloomulikest muutujatest: kliima- ja pinnasetingimustest (Prach & Walker, 2019). Lisaks võib olla taimeliikide vaheldumine eri suktsessioonistaadiumites määratud nii muutuvatest tingimustest kui ka taimede erinevatest nõudlustest ja taluvuspiiridest (Schmid *et al.*, 2017). Vastavalt, **b) iseeneslik suktsessioon on tulemuslikum pigem külmemates kui soojades ökosüsteemides** (Prach & Walker, 2019).

Soodsates keskkonnatingimustes kujunenud produktiivsetel ja paljudele liikidele sobilikel aladel on eelisseisundis suuremad ja konkurentsivõimelisemad liigid, mis varjutades ehk päikesevalgust piirates vähendavad või kõrvaldavad nõrgemaid isendeid (Huston, 2004). Samuti piiravad tootlikud ja konkureerivad liigid soovitud taimeliikide iseeneslikku taastumist (Prach *et al.*, 2014). Seda arvesse võttes järeldub, et ainult kõrge produktiivsusega paigas avaldavad herbivoorid taimede mitmekesisusele positiivset mõju, vähendades liikidevahelist valguskonkurentsi ning seeläbi võimaldades ka madalakasvulistel taimeliikidel koosluses ellu jääda (Bakker *et al.*, 2006). Lisaks, on analüüside põhjal leidnud osaliselt kinnitust üks liigifondi hüpoteesidest, mille kohaselt on ajalooliselt olnud vähe kõrge tootlikkusega elupaikasid, seetõttu pole liigid jõudnud nende tingimustega veel kohaneda ning arvukus nendel aladel on väike (Schamp *et al.*, 2002). Ka Zobel *et al.* (2011) märkisid, et liigiline mitmekesisus on kõrgem elupaikades, kus on madalam produktiivsus.

Halbade kliimaoludega või geoloogiast ja pinnasest (*e.g.* viljatud, toksilised või õhukesed mullad) tingitud toitainetevaesed elupaigad on mitteproduktiivsed, kus looduslik taastumine ilma tehniliste meetmeteta pole võimalik (Huston, 2004; Prach & Hobbs, 2008). Sellele lisaks vähendavad põllumajanduses kasutatavad tehislikud väetised toitainevaestele pinnastele iseloomulike madala- või aeglasekasvuga liikide rohkust, hõlbustades monokultuuride ning kiirekasvuliste mitmeaastaste graminoidide pealetungi ja põhjustades pinnase eutrofikatsiooni ning hapestumist (Bakker & Berendse, 1999). Ühe näitena saab tuua Rootsi liiva-alvarid ehk liivastepid, kus hapestumine ja eutrofeerumine aeglustavad taimestiku taastumist, mille tõttu kasutatakse taastamisel tehnilisi meetmeid (pealmise pinnase kihi eemaldamist või segamist) (Olsson & Ödman, 2014). Järelikult **c) on iseeneslik suktsessioon kõige edukam mõõduka tootlikkuse ja keskmiste stressitingimustega alal** (Prach & Hobbs, 2008).

1.3.2. Maastiku struktuur

Ühtse elupaiga taandumist mitmeks väiksemaks eraldatud jääkalaks nimetatakse elupaiga killustumiseks ehk fragmenteerumiseks, mis kujutab mitmetes maismaa ökosüsteemides märkimisväärset ohtu elurikkuse säilimisele (Young *et al.*, 1996). Osad liigid on muutuvatele tingimustele tundlikumad ja nende arvukuse vähenemine algab enne märgatavat koosluse seisundi halvenemist, kuid neile ellujäämiseks vajalike elupaikade säilitamine tagab ka vähem ruuminõudlikemate koosluse isendite püsimajäämise (Shaffer, 1981).

Nii organismid kui ka ökosüsteemide protsessid reageerivad tugevalt ja pidevalt killustumisele, vastavalt näiteks liikide ohtruse ja arvukuse vähenemise, süsiniku ja lämmastiku sidumise kahanemise ning koosluse ülesehituses toimuvate muutuste kaudu (Haddad *et al.*, 2015). Elupaiga kvaliteet määrab koosluste reageeringu ja suktsessioonisuuna (Bossuyt & Hermy, 2003). Oluline on meeles pidada, et maastiku sidusus mõjutab teatud alal taimeliikide koloniseerumis- ja väljasuremiskiirust (Lindborg & Eriksson, 2004). Samas olenevad need kiirused ka liikide populatsiooni tihedustest ja levimisvõimest (Ovaskainen & Hanski, 2004).

Võrreldes suuremaid niidualasid väiksemate fragmentidega selgub, et väiksematel aladel kahandavad demograafiline stohhastilisus, biootilised vastasmõjud ja muutunud seemnepangad nii loodusliku taastumise kiirust kui ka populatsioonide kohasust (Haddad *et al.*, 2015; Leimu *et al.*, 2006). Iseeneslik taastumine oleneb suuresti idanevate seemnete ning sobilike ja vabade kasvupaikade olemasolust (Zobel *et al.*, 1998). Sealjuures on idanevate seemnete osakaal enamvähem võrdselt määratud maastiku ja kohalike keskkonnaparameetrite poolt (Takkis *et al.*, 2014).

Maastikul on oluline tekitada struktuurne seotus, et seejärel saavutada funktsionaalne seotus, kus esimene aspekt kirjeldab ala füüsilisi omadusi ning teine taimeliikide leviste ja õietolmu tegelikku levimist elupaigalaikude vahel (Aavik & Helm, 2017; Aavik *et al.*, 2013). Struktuurset seotust aitavad saavutada lilleribad, hekid jms, millega luuakse funktsionaalse seotuse saavutamiseks levimiskoridore (Aavik *et al.*, 2013). Ka loodusliku suktsessiooni varajased vaheetapid on suutelised koridoridena hõlbustama liikide levimist ja vähendama killustatust, panustades seega liikide säilimisse (Schmid *et al.*, 2017). Järelikult, **a) maastiku elupaikade võrgustikust ja kvaliteedist sõltub elurikkuse püsimajäämine ja halvenenud elupaikade taasasustamine.**

Populatsioonitihedus sõltub peamiselt elupaikade ajaloolisest sidususest ja ala niiskustingimustest (Takkis *et al.*, 2014). Tänapäeva poollooduslike niitude taimeliikide mitmekesisus kajastab suuresti aastatetagust maakasutust, seega nendele kooslustele iseloomulike liikide mitmekesisuse mustrid on kujunenud perioodil, millele vastavaid tingimusi enam ei ole olemas (Lindborg & Eriksson, 2004). Lisaks, niidu koosluste taimeliikide levik ja püsivus on seletatavad pigem ajaloolise kui praeguse maastiku struktuuriga (Purschke *et al.*, 2012). Seega, kui kohalik suur liigirikkus on ajaloolise hea struktuurse sidususe tulemuseks, siis esineb taimeliikide varieeruvuse ja praeguse maastiku struktuuri vahel ebakõla ning liikide taasasustamine ei pruugi nende kadumist peatada (Lindborg & Eriksson, 2004).

Lisaks on oluline arvesse võtta, et paljudel liikidel esineb keskkonnatingimuste muutustele aga hilinev vastus, mis tekitab eriti killustunud elupaikade kooslustes väljasuremisvõla (Takkis *et al.*, 2014). Väljasuremisvõlg väljendab halvenenud (*e.g.* killustunud, hävinenud) maastikul elavate liikide võimalikkust tulevikus välja surra kui keskkond ei parane ning see põhjustab tihti tegeliku olukorra paremaks hindamist (Ovaskainen & Hanski, 2004; Helm *et al.*, 2009).

Samuti mängib suurt rolli häiritud elupaiga iseeneslikul taastumisel ümbritsev kuni 100 meetri laiune ala, mille tõttu eriti loodusliku suktsessiooni korral on äärmiselt oluline naabertaimestiku seisund (Řehounková & Prach, 2008; Prach & Hobbs, 2008). Seda tõendavad asjaolud, et Ungari ja Rumeenia vanade väljade iseeneslik taastumine oli edukas maastikus, kus naabruses esines looduslikke sihtmärkliike (Albert *et al.*, 2014; Ruprecht, 2006). Seega tuleks soodsatel pinnastel ja lähedaste diaspoori lättepaikadega aladel rakendada iseeneslikku taastumist, et aeglustada suktsessiooni käiku ning sellega võimaldada väärtuslike pioneerstaadiumite arengut (Kimer & Mahn, 2001). Järelikult **b) võivad killustunud elupaikadest maksimaalselt 100 meetri kaugusel olevad varased suktsessioonijärgud parandada maastiku struktuurset seotust ja seeläbi hõlbustada looduslikku taastumist.**

1.3.3. Seemnepank

Taimede diaspoorid võivad pärineda kahest looduslikust allikast: seemnepangast ehk seemnete varust mullas või vektorite kaudu levivatest seemnetest (Strykstra *et al.*, 1998). Mullas olev seemnepank ja selle püsivus ajas mängib olulist rolli liikide taasasutamises pärast häiringuid

(Stöcklin & Fischer, 1999). Nii diaspooride levik kui ka levikujärgsed sündmused mõjutavad seemnepankade koostist ja ruumilist jaotust, põhjustades liigilises mitmekesisuses muutusi (Fenner & Thompson, 2005).

Koosluse seemnepank võib üle elada ebasoodsad tingimused ja soodustada väljasurnud taimepopulatsioonide taastumist pärast keskkonnatingimuste paranemist, samas tuleb arvestada, et algne seemnepanga kooslus kahaneb ajas seemnete vananemise, lagunemise, ebaõnnestunud idanemiste või ärasöömise tagajärjel (Strykstra *et al.*, 1998). Seemnete elujõulisus on üheks populatsiooni väljasuremist mõjutavaks aspektiks, kus väljasuremise määr on madalam nendel liikidel, mille seemned peavad mullas vastu rohkem kui 5 aastat (Stöcklin & Fischer, 1999).

Bakker *et al.* (1996) täiustasid algset kirjeldatud seemnepanga klassifikatsiooni ja kirjeldasid kolme seemnepanga tüüpi: (1) põgus (ingl. *transient*), mille seemned säilivad pinnases vähem kui aasta; (2) lühiajaliselt püsiv (ingl. *short-term pesistent*), mille seemned säilivad 1–5 aastat; (3) pikaajaliselt püsiv seemnepank (ingl. *long-term pesistent*), kus seemned suudavad vastupidada vähemalt 5 aastat, aidates tõenäoliselt kõige rohkem hävinenud või halvenenud taimekooslustel taastuda. Lisaks tuleks luua kategooriad, kus niitudele iseloomulikud liigid on soovitud, kuid ruderaalsed ja võõrliigid on enamasti soovimatud, sest taastamisprogrammide otseseks eesmärgiks ei tohiks olla liikide koguarvu suurendamine (Prach & Hobbs, 2008). Järeldan, et kombineerides neid kahte kategooria süsteemi on võimalik teha kindlaks loodusliku taastumise seisukohast kõige olulisemad liigid. Kõige tähtsam on teada saada ka sihtmärkliikide ja teiste liikide seemnepankade ning seemnevihma (ingl. *seed rain*) seemnete arvukuse suhe ning kui kombineerida seda liikidevahelise konkurentsi andmetega, on võimalik ennustada taimestiku lühi- või pikaajalist arengusuunda (Strykstra *et al.*, 1998).

Püsivate seemnepankade ja kauglevivate liikide seemned on üldiselt väikesed ja kompaktsed, suutes sügavatesse mullakihtidesse siseneda ning tuulega suurepäraselt levida, samas kui lühiajaliste omad on suuremad ja kas lamendunud või pikenenud, mis pärsib ka levikut (Bakker *et al.*, 1996; Wang *et al.*, 2013). Veelgi enam, seemnepangad ei ole hilises suktsessioonijärgus elupaikade taastumisel tõhusateks teguriteks, kuna nende mõju liigilise koosseisu kujunemisse ei ole nii suur kui varajase suktsessiooniga koosluses (Zobel & Kalamees, 2005). Väiksema seemnemassiga liigid on tuullevivad, mis võimaldab neil kiiremini ja hõlpsamalt levida,

tipnedes nende esinemisega varajaste suktsessioonistaadiumitega seemnepankades. Seda järeldust kinnitavad veel ka asjaolud, et liikide esinemissagedus kohalikus liigifondis väheneb nende seemnete massi suurenemisega ja liikide koosseis nii seemnepangas kui ka taimestikus varieerub suktsessioonistaadiumite jooksul (Wang *et al.*, 2013; Metsoja *et al.*, 2013).

Tehislikul taastamisel omandab alguses eelise kiirelt kasvav ruderaalne taimestik ja seejärel konkurentsivõimelisemad liigid, lisaks sisaldavad seemnesegud üldiselt hea asustamis- ja konkurentsivõimega liike, mis takistavad ümbritsevast keskkonnast tundlikemate taimede ja spetsialistide kolonisatsiooni (Tropek *et al.*, 2010). Samas on täheldatud, et näiteks nii liigirikastele niitudele omaste koosluste sihtmärkliikide kui ka loopealsete taimeliikide seemned ei moodusta püsivaid seemnepankasid, vaid põgusaid või lühiajalisi (Bakker & Berendse, 1999; Stöcklin & Fischer, 1999; Bossuyt *et al.*, 2006). Sellisel juhul ei saa taimestiku taastumisel tugineda seemnete idanemisele seemnepankadest, vaid tuleb kasutada tehnilisi võtteid (Bossuyt *et al.*, 2006).

Sekundaarne suktsessioon hüljatud palja pinnasega aladel on seemnepanga ja orgaanikarikka pealmise pinnase kihi olemasolul kiire — seejuures peaks eelistatuimaks taastumisviisiks olema looduslik (Prach & Pyšek, 2001). Kehvadel pinnastel on aga seemnete idanemine ja idandite kasv piiratud ning kui naabruses pole ka koloniseerimist soodustavaid väärtuslikke (pool)loodusliku taimestikuga lähtepaikasid, siis iseeneslik taastumine ei pruugi olla edukas (Wang *et al.*, 2013; Řehounková & Prach, 2008). Seega, toetudes juba eelnevates peatükkides käsitletule, pole seemnepanga olemasolust üksi erilist kasu kui idanemine on pärsitud näiteks liialt tihketel ja läbimatutel pinnastel, kus ka tuullevivad diaspoorid uhutakse pinnasele koguneva vihmaveega minema (Kimer & Mahn, 2001). Palju olulisemaks taastumise piiranguks tundub olevat takistatud levimine, mis vähendab liikide tõenäosust taastuvatele aladele uusi populatsioone rajada, eriti kuna leviste lähtepopulatsioonid on tihti ohustatud (Strykstra *et al.*, 1998).

Kokkuvõetult, **a) kooslus ei saa olla püsiv kui elupaigas puudub seemnete olemasolu või juurdetulek, seega võib taimeliikide taasasustamine sõltuda nende seemnete püsivusest mulla seemnepangas, mis talitleb algse taimekoosluse niinimetatud mäluna** (Bakker *et al.*, 1996). Täiendavalt, **b) mida kauem on niit hüljatud, seda väiksem on seemnepankade**

tähtsus taastumisel ning sihtmärktaimestiku taastumine oleneb suuresti seemnete levimisest (Bossuyt & Honnay, 2008; Bossuyt & Hermy, 2003).

1.3.4. Liigifond

Liigifond koosneb teatud koosluses koos esineda võivatest liikidest, nende mitmekesisuse varieerumine kooslustes võib täielikult või osaliselt olla seletatav teatud kooslusega seotud liigifondi suuruse varieeruvusest (Eriksson *et al.*, 1993). Seda hüpoteesi kinnitab tõik, et taimeliikide esinemissagedus mulla seemnepangas, võrsetena ja vegetatiivsete võsudena on korrelatsioonis kohaliku liigifondiga (Wang *et al.*, 2013). Seega, liigifond ei ole pelgalt teatud varieeruvate elupaigatingimustega territooriumilt pärit liikide kogum, vaid piiritletud liikide hulk, mis on võimelised läbima elutsükli ja saama järglasi teatud maa-alal kindlate keskkonnatingimustega elupaigas (Pärtel *et al.*, 1996; Schamp, 2002).

Pärteli *et al.* (1996) ja Zobeli *et al.* (1998) kolme taset hõlmava kombineeritud liigifondi definitsioon on järgmine: (1) piirkondlik fond (ingl. *regional pool*) — teatud enam-vähem sarnase geomorfoloogia ja kliimaga piirkonna sihtmärkkoosluses potentsiaalselt esinev liikide kogum; (2) kohalik fond (ingl. *local pool*) — sihtmärkkooslust ümbritseval maa-alal esinevate liikide hulk, mis on võimelised tolles taimekoosluses esinema ja sinna üsna kiiresti levima; (3) koosluse fond (ingl. *community pool*, algselt ingl. *actual pool* ehk tegelik fond) — sihtmärkkoosluses olevate liikide kogum. Äärmiselt oluline on taastamise seisukohast võtta arvesse nii elupaiga vaadeldud elurikkust kui ka võimalikku elurikkust ehk tumedat elurikkust, mis on määratletud piirkondliku liigifondi kaudu ja hõlmab kõiki puuduvaid teatud elupaigale iseloomulikke liike, mis on suutelised sinna levima ja püsima jääma (Pärtel *et al.*, 2011).

a) Taastumine peaks olema edukam, kui piirkonnas esineb levimis- ja asustusvõimelisi tumeda elurikkuse liike (Lewis *et al.*, 2017). Seega pakun, et lõpp-eesmärgina peaks niidu taastumine võimaldama teatud ökosüsteemiga seotud potentsiaalsete ehk tumeda elurikkuse moodustavate taimeliikide taasasustamist. Siinjuures on minu arvates oluline vastavalt tumeda elurikkuse kontseptsioonile (kohaliku liigirikkuse suhe tumedasse liigirikkusesse) näiteks piirkondade võrdluse kaudu teha järeldus, kas taastumine on võimalik looduslikult või tehniliste meetmetega (Pärtel *et al.*, 2011). Minu juurdlust kinnitab järgmine fakt: **b) kui võrdluseks võetud koosluse ja taastatava koosluse liigifondide vaheline erinevus on liialt**

suur, siis taastumine ei saa olla kiire ning ilmselt oleks vajalik tehniliste meetmetega sekkuda (Lewis *et al.*, 2017).

Mida suurem on piirkondlik liigifond, seda suurem on ka koosluse liigifond, mille positiivne seotus elupaiga rikkusega esineb eriti väikesemõõtkavalistel aladel (Pärtel *et al.*, 1996). Kohalike või piirkondlike liigifondi liikide esinemine koosluse liigifondis sõltub nõudlustest elupaigale, lähima populatsiooni kaugusest, nii liikide viljakusest, arvukusest kui ka levimisvõimetest, levikuvektorite olemasolust ja saabunud seemnete idanemisvõimest ning eluvõimelisusest sihtmärkkoosluse seemnepangas (Zobel *et al.*, 1998). Äärmiselt oluliseks liigifondi mõjutavaks teguriks on ka ajaloolised protsessid, kus näiteks Eesti loopealsete koosluse liigifondi kujunemine on suuresti olnud mõjutatud kohalikust ajaloost (liikide levimine, inimmõjud jms) (Pärtel & Zobel, 1999).

Muutused koosluse liigirikkuses on seotud kahe protsessiga: kohaliku väljasuremise ja koloniseerumisega, kus koloniseerumiskiirus on võrdeline liigifondi kuuluvate liikide arvuga, millest on lahutatud juba teatud taimekoosluses esinevate liikide arv, ja väljasuremiskiirus on proportsionaalne koosluses esinevate liikidega (Eriksson *et al.*, 1993). Järelikult, **c) taimekoosluste iseeneslik taastumine võib paljuski sõltuda küll liigifondist, kuid ainult olukorras, kus liigirikkad ja -vaesed elupaigad on seotud ja seemned on kättesaadavad** (*e.g.* Wang *et al.*, 2013).

1.3.5. Geneetilised faktorid

Taime populatsiooni suuruse, kohasuse ja geneetilise mitmekesisuse vahelised suhted on määrava olulisusega looduskaitses (Leimu *et al.*, 2006). Ökosüsteemide jätkusuutlikkuse tagamiseks tuleb pöörata tähelepanu ka nende geneetilise mitmekesisuse taastumisele (Aavik & Helm, 2017). Taastamise, geneetika ja ökosüsteemide hüvede vahelisi suhteid on siiani vähe uuritud, kuid see peaks tulevikus olema taastamisprogrammide oluliseks pidepunktiks (Mijangos *et al.*, 2015).

Populatsioon on seda kohasem ja elujõulisem, mida suurem on tema heterosügootsus, suurus ning geneetiline varieeruvus (Reed & Frankham, 2003). Geneetilist mitmekesisust, mis on populatsioonidele vajalik keskkonnamuutustega toimetulekul, mõõdetakse nii heterosügootsuse kui ka alleelse mitmekesisuse tasemel, vastavalt isendi- ja

populatsioonisiseselt (Reynolds *et al.*, 2012; Reed & Frankham, 2003). Kõrge geneetilise mitmekesisuse ja rohkete genotüüpide ning seega ka fenotüüpidega koosluses on isendeid, kes suudavad tõenäolisemalt mitmesuguseid nišše asustada ning edukalt üle elada isegi drastilised muutused (Reynolds *et al.*, 2012). Muutused levikus ja arvukuses annavad aga märku võimalikest ümberkorraldustest geneetilises materjalis (Ellstrand & Elam, 1993). Väljasuremist põhjustavad omakorda keskkonnasurve ja juhuslikud häiringud, kus viimase üheks aspektiks on geneetiline stohhastilisus, mis tuleneb geeni sageduses tekkivatest muutustest (Shaffer, 1981).

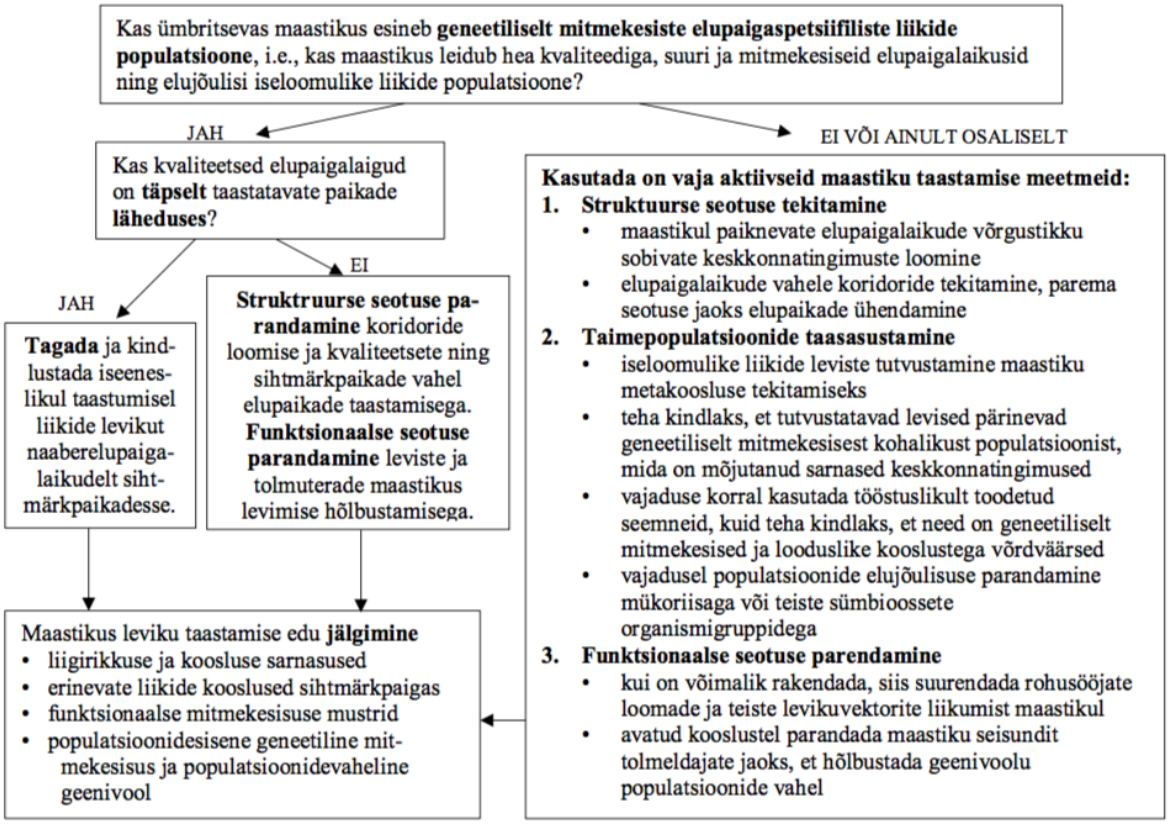
Elupaikade killustatus põhjustab populatsiooni suuruse vähenemist, mis omakorda tingib pudelikaela efekti, juhuslike geenitriivide, sugulusristamise ja kahjulike mutatsioonide kuhjumise läbi geneetilise mitmekesisuse vähenemist (Young *et al.*, 1996; Lynch *et al.*, 1995). Geenitriiv on juhuslik vahetus alleeli sagedustes, mille esinemise tõenäosus suurtes populatsioonides on väike, kuid väikestes populatsioonides võib see põhjustada ebasobivate ja isegi kahjulike alleelide sageduse tõusu. Fragmenteeritud populatsioonides on sage sugulusristamine, mis toimub kas iseviljastumise kaudu (ingl. *selfing*) või geneetiliselt lähedases suguluses olevate isendite ristumisest (ingl. *biparental inbreeding*) (Ellstrand & Elam, 1993). Kõik eelkirjeldatud protsessid viivad geneetilisele vaesumisele ja vastavalt indiviidide ja kogu populatsiooni elujõulisuse langusele.

Vähenenud geneetiline varieeruvus väikeses populatsioonis võib omakorda põhjustada kahanevat kohasust järgmistel põhjustel: (1) kasvav homosügootsus suurendab inbriidingu koormust ja (2) fikseeritud mutatsioonide kogus suureneb (Leimu *et al.*, 2006). Lynch *et al.* (1995) märkisid: kui populatsioonide efektiivne suurus on pikalt alla 100 isendi, siis võib kümnete põlvkondade jooksul areneda mahukas kahjulike mutatsioonide kogum, mis toob kaasa järkjärgulise kohasuse vähenemise. Seega, on äärmiselt oluline hoida looduslike populatsioonide arvukust suurusel, mil säilib geneetiline mitmekesisus ja väljasuremisoht on võimalikult väike (Reed & Frankham, 2003).

Taimede elukäigu tunnused ja eripärad (*e.g.* paikne eluviis, elupikkuse varieeruvus, mitmesugused reproduktsiooni- ja levikusüsteemid) raskendavad veel omakorda elupaikade killustumisest tekitatud geneetilisi nähtusi (Young *et al.*, 1996). Sellegi poolest on nii lühiealised kui ka mitmeaastased taimed sama altid ja kaitsetud populatsiooni suuruse

vähenemisest tingitud negatiivsetele geneetilistele tagajärgedele (Leimu *et al.*, 2006). Peale selle, geneetilist mitmekesisust mõjutavad hetkeline maastiku struktuur ja inimmõju, samas kui väljasuremisvõlaga niitude liigirikkus on seotud ajaloolise maastiku ja inimeste asustustihedusega (Helm *et al.*, 2009).

Geenivoolu kui ühe võimaliku leevendusmeetodi olemus sõltub lättepopulatsiooni geneetilisest mitmekesisusest võrreldes mülgaspopulatsiooniga — geneetiliselt vaesunud materjali saabumine nõrgestab sihtpopulatsiooni varieeruvust (Ellstrand & Elam, 1993). Fragmenteeritud niitudel mõjutavad geenivoolu esinemist elupaikade ruumiline asetus ja kvaliteet, veelgi enam, madala kvaliteediga elupaikade taastamine aitab maastikus luua suuremat funktsionaalset sidusust (Helm *et al.*, 2009; Aavik & Helm, 2017). Seega **a) on äärmiselt oluline luua ühendus killustunud elupaikade ja geneetiliselt mitmekesiste elupaigaspetsiifiliste taimedega alade vahel, et parendada halvenenud taimekooslusi.**



Joonis 1. Suunised maastiku sidususe parendamiseks elupaikade taastamisel. Skeem annab ülevaate võimalikest etappidest, mis on vaja läbida taimeliikide leviku suurendamiseks maastikus. Küsimusele "JAH" vastamine ei pruugi viidata sellele, et teiste radade valikuvõimalusi ei tohiks arvesse võtta, näiteks isegi suhteliselt heades struktuurselt seotud maastikes võib karjatamine või tolmeldajate liikumisolude parandamine olla tugevalt soovituslik (Aavik & Helm, 2017 järgi).

Kui taastamisel saavutatakse kõrge geneetiline mitmekesisus, siis see ökosüsteem on vastupidavam, pakub rohkem hüvesid ja nii reproduktsioon kui ka taimkatte tihenemine toimub kiiremini (Reynolds *et al.*, 2012). Seda eesmärki võivad aidata saavutada **b) efektiivse populatsiooni suuruse maksimeerimine, mis kahandab populatsioonis kahjulike mutatsioonide akumuleerumise taset,** ning **c) suured ja mitmekesised seemnepangad, mis pärsivad populatsiooni geneetilist vaesumist** (Lynch *et al.*, 1995; Fiedler, 1987).

Kokkuvõte

Industriaalühiskonda ja masinate võidukäiku iseloomustab kahjuks paljude looduslike ökosüsteemide olukordade halvenemine. Üheks neist on niidud, mis on läbi ajaloo olnud inimestele äärmiselt vajalikeks süsteemideks, pakkudes mitmeid ökosüsteemi hüvesid ja säilitades suurt liigilist mitmekesisust. Looduskaitse suurenenud tähelepanu ja mure seoses niitude seisundi halvenemise ning hävinemisega on põhjustanud sellel teemal arvukate artiklite ilmumist, kus järjest enam rõhutatakse ka loodusliku taastumise olulisust. Ometigi on siiski tehniliste meetmete kasutamine eelistatuim, kuna iseeneslikul suktsessioonil ei moodustu väga kõrge tootlikkusega niite.

Läbi oma uurimistöö peatükkide olen keskendunud neile aspektidele, mis mõjutavad loodusliku taastumise võimalikkust. Siin on loetelu olulisematest suunistest, mida taastamismeetodi valikul peaks arvesse võtma:

1) esmalt tuleb tuvastada ja võimaluse korral alandada keskkonnasurve ohustavat mõju;
2) iseeneslik suktsessioon on tulemuslikum pigem külmemates kui soojades ökosüsteemides;
3) kõige edukam on looduslik taastumine mõõduka tootlikkuse ja keskmiste stressitingimustega alal;
4) paremini ühendatud maastikul ja kvaliteetsemates elupaikades on elurikkuse püsimajäämine ning liikide taasasustamine tõenäolisem;
5) maksimaalselt 100 meetri kaugusel olevad varased suktsessioonijärgud võivad parandada killustunud maastiku struktuurset seotust ja seeläbi hõlbustada looduslikku taastumist;
6) kooslus ei saa olla isemajandav kui elupaigas puudub seemnete olemasolu või juurdetulek, seega võib taimeliikide taasasustamine sõltuda nende püsivusest pinnase seemnepangas;
7) mida kauem on niit hüljatud, seda väiksem on seemnepankade tähtsus taastumisel ning seejuures oleneb sihtmärktaimestiku taastumine suuresti seemnete levimisvõimest;
8) taastumine peaks olema edukam, kui piirkonnas esineb levimis- ja asustusvõimelisi tumeda elurikkuse liike;
9) kui võrdluseks võetud koosluse ja taastatava koosluse liigifondide vaheline erinevus on liialt suur, siis looduslik taastumine ei pruugi olla edukas;

10) taimekoosluste iseeneslik taastumine võib paljuski sõltuda küll liigifondist, kuid ainult olukorras, kus liigirikkad ja -vaesed elupaigad on seotud ja seemned on kättesaadavad;
11) iseenesliku taastumise seisukohast on äärmiselt oluline ühendus killustunud elupaikade ja geneetiliselt mitmekesiste elupaigaspetsiifiliste taimedega alade vahel;
12) efektiivse populatsiooni suuruse maksimeerimine kahandab populatsioonis kahjulike mutatsioonide akumuleerumise taset;
13) suured ja mitmekesised seemnepangad pärsivad populatsiooni geneetilist vaesumist.

Seega taastamine peaks olema kooskõlas vastava elupaiga ja ümbritseva maastiku seisundiga ja ei tohiks minna lihtsamat vastupanu teed. Käesolevat referatiivset uurimistööd saaks nii edasi arendada kui ka kontrollida nende punktide paikapidavust läbi praktilise taastamisprojekti.

Summary

Unfortunately, the industrial society and the triumph of machinery are characterized by the deterioration of many natural ecosystems. One of these are the grasslands that have been extremely necessary for humans throughout history, offering a number of ecosystem benefits as well as maintaining high species diversity. The increased attention and concern for nature conservation in connection with the deterioration and destruction of grasslands has led to the publication of numerous articles on this subject, which increasingly emphasize also the importance of natural restoration. However, the use of technical measures is preferable, because spontaneous succession does not create very productive grasslands.

Through the chapters of my research, I have focused on those aspects that affect the possibility of natural vegetation restoration. Here is a list of the most important guidelines to consider when choosing a recovery method:

1) first of all, the impact of environmental pressure must be identified and, if possible, reduced;
2) spontaneous succession is more effective in colder than warmer ecosystems;
3) natural restoration is the most successful in areas with moderate productivity and stress;
4) the species are more likely to survive and re-establish in a well-connected landscape with good quality habitats;
5) early succession stages at a maximum of 100 meters can improve the structural connectivity of a fragmented landscape and thus facilitate natural recovery;
6) a community can't be self-sustainable without the presence or arrival of seeds, therefor the re-establishment of plant species may depend on the persistence of soil seed bank;
7) the longer a grassland has been abandoned, the smaller the importance of seed banks in restoration, and the re-establishment of target plant species will largely depend on the seed dispersal;
8) the restoration should be more successful if there are species of dark diversity capable of dispersal and establishment;
9) if the difference between species pools of a target community and a recoverable community is too large, the natural vegetation restoration may not be successful;
10) in a situation where species rich and poor habitats are connected and seeds are available, the spontaneous succession could largely depend on the species pool;

11) connections between fragmented habitats and habitats with genetically diverse habitat-specific plants are extremely important for natural recovery;
12) maximizing the effective population size reduces the risk of accumulation of deleterious mutations in the population;
13) large and diverse seed banks hinder the genetic impoverishment of the population.

Thus, restoration should be in accordance with the condition of the habitat and the surrounding landscape as well as it should not take the easy way out. Lastly, in the future this research could be further developed, and the validity of these points could be tested through a practical restoration project.

Tänuavaldused

Tänan südamest oma juhendajat Tatjana Oja oskusliku juhendamise, nõustamise, abistamise ja suunamise eest. Samuti sooviksin tänada nii konstruktiivse tagasiside, soovituste kui ka nende aja eest Liis Kasarit ja Elle Roosalustet.

Kasutatud kirjandus

Aavik, T., Helm, A. (2017) Restoration of plant species and genetic diversity depends on landscape-scale dispersal. *Restoration Ecology,* **26**, S92–S102.

Aavik, T., Holderegger, R., Edwards, P. J., Billeter, R. (2013) Patterns of contemporary gene flow suggest low functional connectivity of grasslands in a fragmented agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology,* **50**, 395–403.

Albert, Á. J., Kelemen, A., Valkó, O., Miglécz, T., Csecserits, A., Rédei, T., Deák, B., Tóthmérész, B., Török, P. (2014) Secondary succession in sandy old-fields: a promising example of spontaneous grassland recovery. *Applied Vegetation Science,* **17**, 214–224.

Bakker, E. S., Ritchie, M. E., Olff, H., Milchunas, D. G., Knops, J. M. H. (2006) Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, **9**, 780–788.

Bakker, J. P., Berendse, F. (1999) Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in ecology & evolution,* **14**, 63–68.

Bakker, J. P., Poschlod, P., Strykstra, R. J., Bekker, R. M., Thompson, K. (1996) Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica,* **45**, 461–490.

Blair, J. M., Nippert, J., Briggs, J. M. (2014) Grassland ecology. *Ecology and the Environment,* **8**, 389–423.

Bossuyt, B., Butaye, J., Honnay, O. (2006) Seed bank composition of open and overgrown calcareous grassland soils — a case study from Southern Belgium. *Journal of Environmental Management,* **79**, 364–371.

Bossuyt, B., Hermy, M. (2003) The potential of soil seedbanks in the ecological restoration of grassland and heathland communities. *Belgian Journal of Botany,* **136**, 23–34.

Bossuyt, B., Honnay, O. (2008) Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science,* **19**, 875–884.

Burnside, N. G., Joyce, C. B., Puurmann, E., Scott, D. M. (2007) Use of vegetation classification and plant indicators to assess grazing abandonment in Estonian coastal wetlands. *Journal of Vegetation Science,* **18**, 645–654.

Clements, F. E. (1916) *Plant Succession: an analysis of the development of vegetation* (No. 242), pp. 3–7. Carnegie Institution of Washington.

Dixon, A. P., Faber-Langendoen, D., Josse, C., Morrison, J., Loucks, C. J. (2014) Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography*, **41**, 2003–2019.

Ehrlich, Ü., Hiiemäe, M., Ingerpuu, N., Jürgens, K., Kalamees, K., Kriiska, K., Kukk, T., Kuresoo, A., Lilleleht, V., Lotman, A., Pärtel, M., Randlane, T., Roosaluste, E., Sammul, M., Talvi, T., Troska, G. (2004) *Pärandkooslused: õpik-käsiraamat* (ed. by T. Kukk), pp. 145; 215–218. Pärandkoosluste Kaitse Ühing, Tartu.

Ehrlich, Ü., Krusberg, P., Habicht, K. (2002) Land cover types and ecological conditions of the Estonian coast. *Journal of Coastal Conservation*, **8**, 109–117.

Ellstrand, N. C., Elam, D. R. (1993) Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual review of Ecology and Systematics*, **24**, 217–242.

Eriksson, O. (1993) The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, **68**, 371–374.

Faber-Langendoen, D., Josse, C. (2010) *World grasslands and biodiversity patterns*. NatureServe, Arlington, Virginia, USA.

FAO. (2005) Grasslands of the World (ed. by J. M. Suttie, S. G. Reynolds, C. Batello). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome. – http://www.fao.org/3/y8344e/y8344e00.htm#Contents

Fenner, M., Thompson, K. (2005) Soil seed banks. *The ecology of seeds*, pp. 86–89. Cambridge University Press.

Fiedler, P. L. (1987) Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (Calochortus Pursh: Liliaceae). *The Journal of Ecology*, **75**, 977–995.

Gibson, D. J. (2009) Extent of the world's grasslands. *Grasses and Grassland Ecology*, pp. 2–4. Oxford University Press Inc., New York.

Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D-X., Townshend, J. R. (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, **1**, 1–9.

Helm, A. (2007) Ph.D thesis – Formation and persistence of dry grassland diversity: role of human history and landscape structure. University of Tartu Press, Tartu.

Helm, A. (2011) Eesti loopealsed ja kadastikud. Keskkonnaamet.

Helm, A., Oja, T., Saar, L., Takkis, K., Talve, T., Pärtel, M. (2009) Human influence lowers plant genetic diversity in communities with extinction debt. *Journal of ecology,* **97**, 1329–1336.

Huston, M. A. (2004) Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distributions,* **10**, 167–178.

Hönigová, I., Vačkář, D., Lorencová, E., Melichar, J., Götzl, M., Sonderegger, G., Oušková, V., Hošek, M., Chobot, K. (2012) Significance of grasslands for biodiversity of the Czech Republic. *Survey on grassland ecosystem services: Report to the European Topic Centre on Biological Diversity*, pp. 19. Nature Conservation Agency of the Czech Republic, Prague.

Ivask, M., Truu, J., Kuu, A., Truu, M., Leito, A. (2007) Earthworm communities of flooded grasslands in Matsalu, Estonia. *European Journal of Soil Biology,* **43**, 71–76.

Jin, Z., Dong, Y., Wang, Y., Wei, X., Wang, Y., Cui, B., Zhou, W. (2014) Natural vegetation restoration is more beneficial to soil surface organic and inorganic carbon sequestration than tree plantation on the Loess Plateau of China. *Science of the Total Environment,* **485**, 615–623.

Jirova, A., Klaudisová, A., Prach, K. (2012) Spontaneous restoration of target vegetation in old-fields in a central European landscape: a repeated analysis after three decades. *Applied Vegetation Science* **15**, 245-252.

Kimer, A., Mahn, E-G. (2001) Spontaneous and initiated succession on unvegetated slopes in the abandoned lignite-mining area of Goitsche, Germany. *Vegetation Science,* **4**, 19–27.

Kukk T., Kull K. (1997) Puisniidud. *Estonia Maritima,* **2**, 1–249.

Kull, K., Zobel, M. (1991) High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 715–714.

Lepasaar, H., Ehrlich, Ü. (2015) Non-market value of Estonian seminatural grasslands: A contingent valuation study. *Estonian Discussions on Economic Policy,* **23.**

Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., Fischer, M. (2006) How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, **94**, 942–952.

Lewis, R. J., de Bello, F., Bennett, J. A., Fibich, P., Finerty, G. E., Götzenberger, L., Hiiesalu, I., Kasari, L., Lepš, J., Májeková, M., Mudrák, O., Riibak, K., Ronk, A., Rychtecká, T.,

Vitová, A., Pärtel, M. (2017) Applying the dark diversity concept to nature conservation. *Conservation biology*, **31**, 40–47.

Lindborg, R., Eriksson, O. (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, **85**, 1840–1845.

Lotman, S. (2011) Rannaniitude hoolduskava. *Juhendmaterjal Keskkonnaameti maahoolduse spetsialistidele ja maa hooldajatele.* Keskkonnaamet, Matsalu.

Löbel, S., Dengler, J., Hobohm, C. (2006) Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: The effects of environment, landscape structure and competition. *Folia Geobotanica*, **41**, 377–393.

Lynch, M., Conery, J., Bürger, R. (1995) Mutation accumulation and the extinction of small populations. *The American Naturalist*, **146**, 489–518.

Ma, W., He, J.-S., Yang, Y., Wang, X., Liang, C., Anwar, M., Zeng, H., Fang, J., Schmid, B. (2010) Environmental factors covary with plant diversity–productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology ang Biogeography*, **19**, 233–243.

Masing, V., Paal, J., Kuresoo, A. (2000) Biodiversity of Estonian wetlands. *Biodiversity in Wetlands: assessment, function, and conservation*, **1**, 295–279.

Masing, V., Tooming, H., Reintam, L., Kukk, E., Aruksaar, H., Frey, T. (1979) *Botaanika, 3. osa, Taimeökoloogia, taimegeograafia, geobotaanika: õpik kõrgkoolidele*, pp. 15–18; 279–282. Valgus, Tallinn.

McInnes, R., Joyce, C., Comin, F., Andersson, K. (2013) Perspectives on European wetland restoration. *Wetland Science and Practice*, **30**, 4-11.

MEA (Millennium Ecosystem Assessment). (2005) Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis (ed. by J. Sarukhán & A. Whyte), pp. 1–4; 26–32. Island Press, Washington, DC.

Mesipuu, M. (2011) Aru- ja soostunud niitude hoolduskava. Pärandkoosluste Kaitse Ühing.

Metsoja, J.-A. (2011) Luhtade hoolduskava. Keskkonnaamet.

Metsoja, J.-A., Neuenkamp, L., Zobel, M. (2013) Seed bank and its restoration potential in Estonian flooded meadows. *Applied vegetation science*, **17**, 262–273.

Mijangos, J. L., Pacioni, C., Spencer, P. B., Craig, M. D. (2015) Contribution of genetics to ecological restoration. *Molecular Ecology*, **24**, 22–37.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**, 853–858.

Olsson, P. A., Ödman, A. M. (2014) Establishment of specialist plant species after topsoil removal and soil perturbation in degraded calcareous sandy grassland. *Restoration Ecology*, **22**, 49–56.

Ovaskainen, O., Hanski, I. (2004) Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations* (ed. by I. Hanski & O.E. Gaggiotti), pp. 93–496. Elsevier Academic Press, Burlington, USA

Paal, J. (1997) Niidutaimkond. *Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon* (ed. by M. Merilo), pp. 146–207. Keskkonnaministeeriumi info- ja tehnokeskus, Tallinn.

Paal, J. (1998) Rare and threatened plant communities of Estonia. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1027-1049.

Palo, A., Aunap, R., Mander, Ü. (2005) Predictive vegetation mapping based on soil and topographical data: A case study from Saare County, Estonia. *Journal for Nature Conservation*, **13**, 197–211.

Prach, K., Jongepierová, I., Řehounková, K., Fajmon, K. (2014) Restoration of grasslands on ex-arable land using regional and commercial seed mixtures and spontaneous succession: Successional trajectories and changes in species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment,* **182**, 131–136.

Prach, K., Hobbs, R. J. (2008) Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoratsion of disturbed sites. *Restoration Ecology,* **16**, 363–366.

Prach, K., Pyšek, P. (2001) Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering*, **17**, 55–62.

Prach, K., Walker, L. R. (2019) Differences between primary and secondary plant succession among biomes of the world. *Journal of Ecology*, **107**, 510–516.

Pärtel, M., Helm, A., Roosaluste, E., Zobel, M. (2007) Bioloogiline mitmekesisus Eesti pool-looduslikes ökosüsteemides. *Keskkonnauuringute nüüdisprobleeme* (ed. by J.-M. Punning). Tallinna Ülikool, Tallinn.

Pärtel, M., Kalamees, R., Zobel, M., Ejvind, R. (1999a) Alvar grasslands in Estonia: variation in species composition and community structure. *Journal of Vegetation Science,* **10**, 561–570.

Pärtel, M., Mändla, R., Zobel, M. (1999b) Landscape history of a calcareous (alvar) grassland in Hanila, western Estonia, during the last three hundred years. *Landscape Ecology*, **14**, 187–196.

Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M. (2011) Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in ecology & evolution*, **26**, 124–128.

Pärtel, M., Zobel, M. (1999) Small-scale plant species richness in calcareous grasslands determined by the species pool, community age and shoot density. *Ecography*, **22**, 153–159.

Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., van der Maarel, E. (1996) The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, **75**, 111–117.

Pykälä, J., Luoto, M., Heikkinen, R. K., Kontula, T. (2005) Plant species richness and persistence of rare plants in abandoned semi-natural grasslands in northern Europe. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 25–33.

Rannap, R., Sõber, V., Tiitsaar, A., Kraut, A. (2015) Loopealsete ja rannaniitude majandamine ja elustiku seisund. Looduskaitse rakendusuuringud (LOORA), Keskkonnakaitse ja -tehnoloogia teadus- ja arendustegevuse programm.

Reed, D. H., Frankham, R. (2003) Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation biology*, **17**, 230–237.

Řehounková, K., Prach, K. (2008) Spontaneous vegetation succession in gravel-sand pits: a potential for restoration. *Restoration Ecology*, **16**, 305–312.

Reitalu, T., Helm, A., Pärtel, M., Bengtsson, K., Gerhold, P., Rosén, E., Takkis, K., Znamenskiy, S., Prentice, H. C. (2014) Determinants of fine-scale plant diversity in dry calcareous grasslands within the Baltic Sea region. *Agriculture, ecosystems & environment*, **182**, 59–68.

Ren, J. Z., Hu, Z. Z., Zhao, J., Zhang, D. G., Hou, F. J., Lin, H. L., Mu, X. D. (2008) A grassland classification system and its application in China. *The Rangeland Journal*, **30**, 199–209.

Reynolds, L. K., McGlathery, K. J., Waycott, M. (2012) Genetic diversity enhances restoration success by augmenting ecosystem services. *PloS one* 7, e38397.

Ruprecht, E. (2006) Successfully recovered grassland: a promising example from Romanian old-fields. *Restoration Ecology*, **14**, 473–480.

Sammul, M., Kattai, K., Lanno, K., Meltsov, V., Otsus, M., Nõuakas, L., Kukk, D., Mesipuu, M., Kana, S., Kukk, T. (2008) Wooded meadows of Estonia: conservation efforts for a traditional habitat. *Agricultural and Food Science*, **17**, 413–429.

Sanderson, M. A., Wedin, D., Tracy, B. (2009) Grassland: Definition, Origins, Extent, and Future. *Grassland Quietness and Strength for a New American Agriculture* (ed. by W. F. Wedin & S. L. Fales), pp. 57–74. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI.

Schamp, B. S., Laird, R. A., 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**, 145–152.

Schmid, B., Poschlod, P., Prentice, H. C. (2017) The contribution of successional grasslands to the conservation of semi-natural grassland species — A landscape perspective. *Biological Conservation*, **206**, 112–119.

Shaffer, M.L. (1981) Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, **31**, 131–134.

Strykstra, R. J., Bekker, R. M., Bakker, J. P. (1998) Assessment of dispersule availability: its practical use in restoration management. *Acta Botanica Neerlandica*, **47**, 57–70.

Stöcklin, J., Fischer, M. (1999) Plants with longer-lived seeds have lower local extinction rates in grassland remnants 1950–1985. *Oecologia*, **120**, 539–543.

Zobel, M., Kalamees, R. (2005) Diversity and Dispersal — Can the link be approached experimentally? *Folia Geobotanica*, **40**, 3–11.

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**, 251–259.

Zobel, M., van der Maarel, E., Dupré, C. (1998) Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration. *Applied Vegetation Science*, **1**, 55–66.

Takkis, K., Pärtel, M., Saar, L., Helm, A. (2014) Extinction debt in a common grassland species: immediate and delayed responses of plant and population fitness. *Plant Ecology*, **214**, 953–963.

Talvi, T. (2010) Eesti puisniidud ja puiskarjamaad. Hooldamiskava.

Talvi, T., Talvi, T. (2012) Poolloooduslikud kooslused. *Kaitse ja hooldus* (ed. by T. Kukk, M. Mikk, A. Vetemaa). Põllumajandusministeerium, Viidumäe-Tallinn.

Tropek, R., Kadlec, T., Karesova, P., Spitzer, L., Kocarek, P., Malenovsky, I., Banar, P., Tuf, I. H., Hejda, M., Konvicka, M. (2010) Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 139–147.

Török, P., Janišová, M., Kuzemko, A., Rūsiņa, S., Dajić Stevanović, Z. (2018) Grasslands, their threats and management in Eastern Europe (ed. by V. R. Squires, J. Dengler, H. Feng, L. Hua). *Grasslands of the world: Diversity, management and conservation.* CRC Press, Boca Raton, US.

Veen, P., Jefferson, R., De Smidt, J., Van der Straaten, J. (2009) Grasslands of Läänemaa County, Estonia. *Grasslands in Europe: Of High Nature Value*, pp 80–83. KNNV Publishing, Zeist.

Wagner, M., Poschlod, P., Setchfield, R. P. (2003) Soil seed bank in managed and abandoned semi-natural meadows in Soomaa National Park, Estonia. *Annales Botanici Fennici,* **40**, 87–100.

WallisDeVires, M. F., Poschlod, P., Willems, J. H. (2002) Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. *Biological Conservation,* **104**, 265–273.

Wang, N., Jiao, J-W., Du, H-D., Wang, D-L., Jia, Y-F., Chen Y. (2013) The role of local species pool, soil seed bank and seedling pool in natural vegetation restoration on abandoned slope land. *Ecological Engineering,* **52**, 28–36.

White, R., Murray, S., Rohweder, M. (2000) Grassland ecosystems: pilot analysis of global ecosystems (ed. by M. Edeburn). World Resources Institute, Washington, DC.

Whittaker, R. H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon,* **21**, 213–251.

Wilson, J. B., Peet, R. K., Dengler, J., Pärtel, M. (2012) Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 796–802.

Young, A., Boyle, T., Brown, T. (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in ecology & evolution,* **11**, 413–418.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Linda Suurmets,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose
"Niidu taimekoosluste looduslikku taastumist mõjutavad tegurid",

mille juhendaja on Tatjana Oja,

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 Commonsi litsentsiga CC BY NC ND 3.0, 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.

Linda Suurmets
23.05.2019