

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Mükoloogia õppetool

Liis Sisask

**Liigirikkuse muutumine ajas – väljasuremisvõla ja
kolonisatsiooni krediidi näiteid samblikke
moodustavate seente kooslustes**

Bakalaureusetöö
Ökoloogia ning elustiku kaitse
12 EAP

Juhendaja: dots. Tiina Randlane

Tartu 2016

Infoleht

Liigirikkuse muutumine ajas – väljasuremisvõla ja kolonisatsiooni krediidi näiteid samblikke moodustavate seente kooslustes

Töö eesmärgiks on kirjeldada taimeökoloogia mõisteid *väljasuremisvõlg* ja *kolonisatsiooni krediit* ning anda ülevaade, kas ja millisel määral on sarnaseid nähtusi uuritud samblikke moodustavate seente kooslustes. Väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit on teineteisele vastanduvad mõisted, mis mõlemad kirjeldavad elupaikade häiringutest tingitud muutusi. Kui elupaigas on toimunud häiring, surevad väljasuremisvõla korral liigid pärast ajalist viivet välja, kolonisatsiooni krediidi korral aga taasasustatakse elupaik mõne aja pärast uuesti uute liikide poolt. Kuna samblikud on pikealised organismid, võib leitud kirjanduse põhjal väita, et nad on head uurimisobjektid, mille põhjal hinnata nii väljasuremisvõlga kui ka kolonisatsiooni krediiti; mainitud nähtustega arvestamine võimaldab võtta tarvitusele kaitsemeetmed ohustatud liikide kaitseks.

Märksõnad: elupaikade kadu, kolonisatsiooni krediit, liigirikkus, liikide kaitse, metsandus, samblikud, väljasuremisvõlg.

CERCS teadusalad: B270 Taimeökoloogia, B430 Metsakasvatuse, metsandus, metsandustehnoloogia.

Species richness alteration in time – extinction debt and colonization credit examples in lichen communities

The purpose of this study is to describe plant ecology concepts *extinction debt* and *colonization credit* and review, whether and at what extent these phenomena have been studied in lichen communities. Extinction debt and colonization credit are concepts contrasting with each other, both describing habitat changes after disturbance. If there has been a change in habitat, then according to extinction debt, species are heading towards extinction after notable time lag. Colonization credit, on the other hand, is a framework, where new species colonize a new habitat after time lag. Since lichens are longevous organisms, it can be concluded, that they are excellent study species to assess extinction debt as well as colonization credit and to establish conservation measures to protect endangered species.

Keywords: colonization credit, extinction debt, forestry, habitat loss, lichens, species conservation, species richness.

CERCS research fields: B270 Plant ecology, B430 Silviculture, forestry, forestry technology.

Sisukord

Infoleht	2
Sisukord.....	3
Sissejuhatus	4
1. Väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit – olemus	6
1.1. Väljasuremisvõlg	6
1.2. Kolonisatsiooni krediit	8
2. Väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit samblike moodustavate seente kooslustes....	12
2.1. Väljasuremisvõla ilmingud Põhja-Rootsi fragmenteerunud metsades	12
2.2. Haaval kasvavate samblike mitmekesisus	13
2.3. Tänapäevaste ja ajalooliste elupaikade mõju tammedel kasvavatele samblikele.....	14
2.4. Epifüütsete samblike mitmekesisus männimetsades	17
2.5. Epifüütsete samblike populatsioonide väljasuremine ja elujõulisus vanades killustunud metsades.....	18
2.6. Kolonisatsiooni krediit samblike moodustavate seente kooslustes	21
3. Arutelu.....	24
3.1. Teema aktuaalsus.....	24
3.2. Väljasuremisvõlg ja samblike moodustavate seente kaitsemeetmed	26
Kokkuvõte	29
Summary	30
Tänuavaldused.....	31
Kirjanduse loetelu	32
Internetileheküljed	34

Sissejuhatus

Lokaalne liikide väljasuremine võib esineda märkimisväärse viivitusega pärast elupaikade kadu või vähenemist (Kuussaari *et al.* 2009). Sellist liikide väljasuremist pärast silmapaistvat ajalist viivet nimetatakse väljasuremisvõlaks (Berglund & Jonsson 2005). Liikidel, kes on lähedal väljasuremislävele või kellel on pikk generatsiooniaeg, esineb kõige tõenäolisemalt väljasuremisvõlg (Kuussaari *et al.* 2009). Elupaikade kvaliteedi muutusi saab kirjeldada lisaks väljasuremisvõlale ka kolonisatsiooni krediidiga, mis peegeldab nagu väljasuremisvõlgi elupaikade fragmentatsioonist tingitud muutusi (Bagaria *et al.* 2015, Cristofoli *et al.* 2010). Liikide hulka, mis võib tulevikus pärast elupaiga kvaliteedi muutust ajalise viibega uusi elupaiku koloniseerida, nimetatakse kolonisatsiooni krediidiks, teisisõnu ka immigratsiooni krediidiks või sisserändeviiveks. Liigirikkuse seisukohalt kasutatakse kolonisatsiooni krediiti kui raamistikku, millega hinnatakse kolonisatsiooni edukust (Cristofoli *et al.* 2010). Ajalise viibega väljasuremised ja kolonisatsioonid moodustavad ühise viivituse bioloogilise mitmekesisuse tasakaaluseisundi saavutamisel. Kui väljasuremisvõlg ületab kolonisatsiooni krediidi, siis koosluse bioloogiline mitmekesisus jääb kahjumisse. Kui kolonisatsiooni krediit ületab väljasuremisvõla, siis bioloogiline mitmekesisus jääb kasumisse (Jackson & Sax 2010).

Bioloogilise mitmekesisuse seisukohalt on oluline leida, kui kaugele ja kui kiiresti liigid levivad uutesse elupaikadesse, ning millised protsessid sellega kaasnevad (Cristofoli *et al.* 2010). Immigratsiooni ja väljasuremise protsessid võivad vastastikku teineteist kiirendada või aeglustada. Kui olemasolevate liikide püsivus pidurdab potentsiaalsete konkurentide asumist, siis aeglustub nii väljasuremisvõlg kui ka kolonisatsioon. Dünaamika muutub vastupidiseks, kui edukad sisserändajad avaldavad olemasolevatele liikidele survet, viies väljasuremisvõla ning kolonisatsiooni kiirenemisele. Kui väljasuremisvõlg ja kolonisatsioonikrediit on tasutud, siis kooslus jõuab tasakaaluseisundini ning bioloogiline mitmekesisus on tasakaalustatud (Jackson & Sax 2010).

Käesoleva uurimustöö eesmärgiks on selgitada viimastel aastakümnetel taimeökoloogias kasutusele võetud mõisteid „väljasuremisvõlg“ ja „kolonisatsiooni krediit“ ning anda kirjanduse põhjal ülevaade, kas ja millisel määral on sarnaseid nähtusi uuritud samblikke moodustavate seente kooslustes. Töö esimeses peatükis tutvustatakse väljasuremisvõla ja kolonisatsiooni krediidi olemust ning teises peatükis antakse ülevaade avaldatud artiklitest, mis käsitlevad väljasuremisvõlga ja kolonisatsiooni krediiti samblikke moodustavate seente kooslustes – millistes kooslustes väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit esinevad, kus

antud nähtusi on kirjeldatud ning millised on olnud seotud häiringud. Kolmandas peatükis arutletakse teema aktuaalsuse üle, esitades avaldatud artiklite kohta ülevaade ning antakse soovitusi, kuidas liike väljasuremisvõla eest kaitsta.

1. Väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit – olemus

1.1. Väljasuremisvõlg

Idee, et liigid võivad esialgu pärast elupaiga muutust ellu jääda, kuid hiljem välja surra, konstrueeriti esmakordselt juba saarte biogeograafia teoorias (Kuussaari *et al.* 2009). MacArthur ja Wilson märkasid juba 1960tel aastatel, et Krakatau saare koloniseerimine pärast taimestiku kadumist ei olnud silmapilkne (Jackson & Sax 2009). Esimestena võtsid kasutusele mõiste *väljasuremisvõlg* Tilman *et al.* (1994), kes kirjeldasid liikide deterministlikku kadu nende konkurentsivõimelisuse seisukohast pärast elupaikade kadu ja fragmentatsiooni (Jackson & Sax 2010). Väljasuremisvõla kontseptsioon on küll seotud nii-nimetatud puhkeajaga ehk ajaga väljasuremiseni, kuid iseloomustab lähemalt olemasolevate liikide numbreid või suhet, mis eeldatavasti surevad välja, kui liikide kooslused jõuavad uue tasakaaluseisundini pärast keskkonnahäiringut. Seetõttu on kõige tõenäolisem, et väljasuremisvõlg esineb suuremõtmelistel maastikel, kus elupaigas toimus hiljuti häiring (Kuussaari *et al.* 2009). Banks (1997) on väljasuremisvõla fenomeni kirjeldanud kui liikide levimis- ja konkurentsivõime vahelist kompromissi. Elupaikade kadumise, kliimamuutuste ja invasiivsete liikide levikuga kaasnevad mõjud võivad avaldada kohest mõju mõningatel juhtudel, kuid tihti kulub vähenevatel populatsioonidel väljasuremiseks ja uutel liikidel immigratsiooniks aega (Jackson & Sax 2009, Kuussaari *et al.* 2009).

Väljasuremisvõlg esindab „makstaoleva summa“ rolli bioloogilise mitmekesisuse „eelarves“. Sellised liigid jäävad koosluses lõpuks „võlgu“ ning mõjuvad negatiivselt bioloogilisele mitmekesisusele (Jackson & Sax 2010). Väljasuremisvõla tõenäosus ja ulatus sõltub individuaalse liigi ajalooliselt kujunenud tunnustest, elupaikade ruumilis-ajalisest konfiguratsioonist ning ajast, millal elupaigas esines muutus. Väljasuremisvõla ajaline viivitus on oodatavasti iseäranis pikk liikidel, kes asuvad täpselt enda väljasuremiskünnise all ehk liigi jaoks on järel liiga vähe elupaigaks sobivat ala, et säilitada liigi pikaajaline püsivus. Alternatiivsest seisukohast ei pruugi väljasuremisvõlga elupaikade hävimisel üldse esineda, kui kõik liigid on võimelised säilima ülevalpool väljasuremiskünnist. Teisest küljest ei tarvitse väljasuremisvõlga esineda siis kui liigid hävivad koheselt pärast elupaikade kadu. Väljasuremisvõla korral on tugev seos ruumilisel ja ajalisel skaalal (Kuussaari *et al.* 2009). Näiteks, kui väljasuremisvõlg väikestes vanades metsajäänukites suureneb, võib kasvada väljasuremisvõlg ka terve maastikuala ulatuses. Väljasuremisvõla uuringud fragmenteeritud

maastikel on keerulised. Näiteks Fennoskandias on piiratud teadmised metsas kasvavate liikide leviku kohta (Berglund & Jonsson 2005). Väljasuremisvõla tõenäosus ja keskkonnamuutuse pikaajaline kestvus võivad selgitada, miks minevikus olnud maastikustruktuurid peegeldavad tänapäeval liigimustreid paremini kui kaasaegsed maastikustruktuurid (Cousins 2009).

Väljasuremisvõlg on nähtus, mis võib lihtsasti märkamatuks jääda, kuid on oluline tegur, mida arvestada looduskaitselistel eesmärkidel (Kuussaari *et al.* 2009). Väljasuremisvõla ulatuse määramine ja ulatust mõjutavate protsesside märkamine on oluline ülesanne ökoloogias (Kolk & Naaf 2015). Selleks, et peatada liikide kadu, ei tuleks hinnata ainult väljasuremisvõla suurust ja levimist, vaid lisaks uurida mehhanisme ja põhjuseid, mis tingivad taolise ajalise viivituse. Iga liik vastab muutustele erinevalt. Selgitamiseks väljasuremisvõla mehhanisme, on oluline nihutada fookus liigirikkuselt ja uurida väljasuremisvõla mehhanisme individuaalsete liikide tasemel (Hylander 2013). Üks viis, kuidas leida fragmentatsiooni pikaajalisi mõjusid ning väljasuremisvõlga, on uurida näiteks looduslikke heterogeenseid maastikke, kus leidub ammu isoleeritud metsaalasid (Berglund & Jonsson 2005). Samuti saab väljasuremisvõlga hinnata väheneva populatsiooni liike identifitseerides (Jackson & Sax 2010). Võimalus, kuidas analüüsida, mis tasakaalumääras on esinemismustrid olemasolevates elupaikades, on leida suhteseos esinemismustrite ning ajalooliste ja tänapäevaste elupaikade jagunemise vahel. Positiivne suhe liigirikkuse ja ajalooliste elupaikade arvu vahel koos eelneva elupaikade kaoga viitab sellele, et liigirikkus ei ole tasakaalus praeguse elupaikade arvuga, ning väheneb tulevikus, isegi kui praeguste elupaikade arv ja jaotus jäävad samaks (Ranius *et al.* 2008).

Väljasuremisvõlg sõltub ükskõik millisel ajahetkel suhtest väljasuremisvõla suuruse ja elupaigas toimunud muutuse ajalise kestvuse vahel. Oodatav uus tasakaaluseisund pärast elukeskkonna muutust on negatiivses seoses häiringu suurusega. Maksimaalne väljasuremisvõla suurus kasvab monotoonselt elupaiga muutusega, peegeldades otseselt suhtevormi katvuse ja elupaiga muutuste vahel. Väljasuremiseks kuluv aeg väheneb elupaiga halvenemise suurenemisega. Kui üks või mitu liigi elustaadiumit on vastupidavad elupaiga kvaliteedi halvenemisele, siis populatsiooni väljasuremine võib olla viivitatud. Isegi kui populatsiooni arvukus võib keskmiselt olla kasvav, siis demograafilised ja keskkonnaalased stohhastilisused ehk juhuslikkused võivad lõpuks viia väljasuremiseni. See kehtib väikeste ja muutlike elumärkidega populatsioonide kohta. Lisaks stohhastilistele sündmustele, ähvardab väikeseid populatsioone Allee efekt (Hylander 2013), mis kirjeldab olukorda, kus madala

arvukusega populatsioonide väljasuremise tõenäosust mõjutab positiivne suhe populatsiooni kasvu ja tiheduse vahel (Courchamp *et al.* 1999), ning geneetiline stohhastilisus (Hylander 2013). Stohhastilise väljasuremise suurenenud risk pärast elupaikade häiringut võib siiski olla madal ja lubada märkimisväärset püsivusaega (Hylander 2013). Ainuke abinõu ohustatud liikide kaitseks on parandada metsamaastike kvaliteeti. Metsamaastike kvaliteedi parandused eeldatavasti suurendavad metsade võimet säilitada mitmekesisus. Kuid nagu väljasuremisvõla korralgi kulub kolonisatsiooniks aega, enne kui ilmnevad postitiivsed tulemused. Liikide arvu, mis lõpuks sellisest abinõust kasu saavad, nimetatakse liikide krediidiks (Hanski 2000).

Vanade majandamata metsade arv on vähenemas, sest metsamajanduses domineerivad noored majandatavad metsad. Sellised vanade metsade jäänukid on ainult mõne hektari suurused, kuid on elupaigaks paljudele punase raamatu liikidele, luues nii vanadest metsadest vääriselupaigad. Vanade metsade fragmentatsioon ning vähenemine tekitab ohte pikaealistele metsaliikidele. Stohhastiliste liikide väljasuremise risk suureneb, sest elupaikade suurus ja kvaliteet vähenevad, ning liikide levik ja kolonisatsioon on takistatud kasvava isolatsiooni tõttu. On tõenäoline, et paljud liigid ei ole jõudnud stohhastilise tasakaaluni pärast metsamaastiku muutust. Paljude metsas kasvavate liikide populatsioonid on liiga väikesed ja liiga isoleeritud teistest elupaikadest (Berglund & Jonsson 2005). Kolk & Naaf (2015) leidsid oma uuringus, et parasvöötme metsades makstakse väljasuremisvõlg ära palju kiiremini, kui fragmentatsioon on kõrge. Väljasuremisvõlg on enamjaolt makstud pärast 160 aastat puhkeaega, mis vastandub eelnevatele uuringutele parasvöötme metsade kohta, millised viitasid, et väljasuremisvõlg esineb 120–225 aastat pärast elupaiga.

1.2. Kolonisatsiooni krediit

Väljasuremisvõlale vastandub kolonisatsiooni krediit, eesti keeles sisserändeviive (Pärtel *et al.* 2016), millega samuti hinnatakse liigirikkuse muutust pärast elupaigas toimunud häiringut (Cristofoli *et al.* 2010). Ideed, et sarnaselt väljasuremisvõlaga toimub pärast elupaika muutvat sündmust ajalise viivega kolonisatsioon, kirjeldasid esimestena Cristofoli *et al.* (2010) ning Jackson & Sax (2010) (Bagaria 2015). Muutuvad maastikutingimused annavad võimaluse ka ohustatud liikidel taastuda, luues uusi elukohalaid. Selline dünaamika soodustab omaalgatuslikku kolonisatsiooni looduslike või poollooduslike liikide poolt ning annab potentsiaalse võimaluse isoleeritud populatsioonidel laieneda (Cristofoli *et al.* 2010). Stohhastilised tegurid võivad mängida tähtsat rolli kolonisatsioonis ja koosluste kogus, kuid see, kuidas need tegurid toimivad ja keskkonnategureid mõjutavaid, on siiani teadmata

(Gjerde *et al.* 2012). Empiirilistes uuringutes kasutatakse stohhastiliste tegurite kirjeldamiseks erinevates keskkondades kooseksiteerivate liikde rühma. Kui sellised grupid sisaldavad liike, mis sarnanevad kolonsatsiooni võime ja demograafiliste omaduste poolest, siis täidavad nad stohhastilistel protsessidel põhinevad neutraalsed koosluste mudelid täielikult (Hubbell 2001).

Tõenäosus, et liigid seavad end uude elukohta sisse, sõltub kohalike või regionaalsete liikide fondist ja keskkonnateguritest nagu näiteks biotilised interaktsioonid, uute seemnete idanemisvõime ning mullas paiknevate seemnekogumike pikaealisus (Cristofoli *et al.* 2010). Kolonisatsiooni krediit reliktses metsaosades on järkjärguline protsess, sest sõltub mitmetest välistest ja seesmistest teguritest nagu maastikustruktuur ja koosluste järgnevus. Peale selle kirjeldatakse reliktsiid metsi tihti muude abiootiliste ja biotiliste teguritega, näiteks mullaniiskus ja herbivoorid (Thijs *et al.* 2014). Liigid erinevad levikuvõime poolest ning seetõttu kasutavad kolonisatsiooniks avanenud võimalusi erinevalt. Näiteks on nõmmed head alad, kus uurida kolonisatsiooni dünaamikat pärast elupaikade taastamist fragmenteeritud maastikel (Cristofoli *et al.* 2010).

Sobiliku koha koloniseerimine nõuab püsivat edu diasporide levikul, isendite asumisel elukohta, järglaskonna ellujäämisel ja populatsiooni kasvul ning püsivusel läbi paljunemise. Ebaedu ning viivitus kas või ühes neist protsessidest viib kolonisatsiooni hilinemiseni. Kolonisatsiooni krediit esindab „saadaolevat summat“ ning mõjub bioloogilisele mitmekesisusele positiivselt (Jackson & Sax 2010). Liikide päritolu põhjal saab kirjeldada kahte kolonisatsiooni krediiti: autohtonset ja allohtonset kolonisatsiooni krediiti. Kohalikku liigifondi kuuluvate liikide kolonisatsiooni nimetatakse autohtonseks ehk samas paigas tekkinud kolonisatsiooniks ning kohalikust liigifondist puuduolevate liikide kolonisatsiooni allohtonseks ehk sissekanduvaks kolonisatsiooniks. (Thijs *et al.* 2014) Üheks võimaluseks, kuidas kolonisatsiooni krediiti hinnata, on modelleerida või mõõta madalatel kõrgustel kasvavate liikide kliimaatilist tolerantsust (Jackson & Sax 2010). Kolonisatsiooni krediit kui ruumiliselt selge raamistikuga kontseptsioon on meetod, millega saab hinnata liigrikkuse kasvu pärast elupaikade taastamist (Cristofoli *et al.* 2010).

Aegade jooksul on Põhja-Ameerikas ja Euroopas muudetud metsi põllumaadeks, jättes maha ainult väheseid kilde metsade esialgsest ulatusest. Mõningates paikades on põllumaad uuesti metsaga kattunud, seetõttu kasvavad paljud metsad endistel põllumajandusmaadel. On alust arvata, et sellised maastikumuutused mõjutavad taimeliikide mitmekesisust, sest taimedel esinevad ajalised viivitused pärast metsade fragmentatsiooni ning alade taasmetsastamist. Metsad, mis on hakanud kasvama mahajäetud põllumaadetele, ilmutavad tõenäoliselt

kolonisatsiooni krediiti. Põllumaadele kasvanud metsi on küll põhjalikult uuritud, kuid mitte kolonisatsiooni krediidi seisukohast. Naaf ja Kolk (2015) uurimuse eesmärgiks oli leida kolonisatsiooni krediidi määr endistel põllumajandusmaadel kasvavates metsades, põhinedes liigirikkuse väärtusel vanades metsades, kus on esinenud väljasuremisvõlg. Peamiseks ülesandeks oli uurida, kuidas mulla konditsioon, elupaikade konfiguratsioon ja elupaikade vanus mõjutab kolonisatsiooni krediiti ning kuidas need mõjutavad liikide ajalooliselt kujunenud tunnuseid. Katsetati järgnevaid hüpoteese:

1. endistel põllumajandusmaadel kasvavad metsad eksponeerivad kolonisatsiooni krediiti, näiteks neil on vähem metsaliike kui reliktses metsades samades mulla, elupaiga heterogeensuse ja konfiguratsiooni tingimustes;
2. kolonisatsiooni krediit on suurem väikestes ja tugevasti isoleeritud elupaikades, mis on alles hiljuti metsaga kattunud;
3. kolonisatsiooni krediit on suurem niisketes, toitaineterikaste muldadega aladel;
4. mulla tingimuste, elupaiga konfiguratsiooni ja vanuse mõjud kolonisatsiooni krediidile sõltuvad taimeliikide võimest koloniseerida uusi elupaiku.

Uurimus viidi läbi Saksamaal Prignitz'i piirkonnas pindalaga 4100 km², kus ajaloolised andmed maakasutusest ulatuvad 18. sajandisse. Muidu lehtpuudega kaetud maa-alast rajati 18. sajandil põllumaa ning männimets, kus hiljem hakkasid väikeste laikudena uuesti kasvama lehtpuud. Prignitz'i piirkonnas valiti uurimiseks välja 34 relikitse ja 76 noore metsa laiku, kus igal alal koostati nimekiri soontaimedest, mis kasvasid 20 meetri ulatuses. Laike külastati kaks korda, kevadel ja suvel, ning andmeanalüüsiks valiti ainult metsa spetsialistliigid. Kolonisatsiooni krediit ja selle tegurid kvantifitseeriti kahel tasandil. Esimesel tasandil võeti arvesse metsa spetsialistliigid, teisel tasandil eristati liike nende ajalooliselt kujunenud tunnuste alusel. Et uusi elukohti koloniseerida, peavad taimeliigid täitma kaht ülesannet – nad peavad läbima pikki vahemaid ja pärast sihtkoha jõudmist rajama elujõulise populatsiooni. Tulemusena leiti, et vanadel põllumaadel kasvavatel metsadel on märkimisväärselt kõrge kolonisatsiooni krediit. Siiski, võrreldes erinevate metsatüüpide liigirikkuse väärtusi, võib see viia kolonisatsiooni krediidi alahindamiseni, sest võib ainult eeldada, et metsades ei ole esinenud väljasuremisvõlga. Uurimuse märkimisväärne tulemus oli, et liikide arv vanadel põllumajandusmaade metsades võib ületada reliktses metsades liikide arvukuse, kui metsade omavaheline ühendus on hea. See leid viitab sellele, et metsa liigispetsialistidele on elutingimused sobivamad põllumajandusmaadel kasvavates metsades kui reliktses metsades. Kinnitust leidis ka hüpotees, et kolonisatsiooni krediit suureneb isoleeritud maa-aladel ning

oluline on reliktsede metsade ühendus vanadel põllumaadel kasvavate metsadega. Lootustele ei vastanud elupaiga suurus, millel ei esinenud silmapaistvat mõju, välja arvatud ühel juhul, kui kolonisatsiooni krediit kasvas natukene koos elupaiga suurusega. Vastandlikkust lisab veel seegi, et laialivalguva kujuga aladel esines suurem kolonisatsiooni krediit kui kompaktsetel aladel. Lisaks leidis kinnitust fakt, et metsaliikide rikkuse taastumine vanadel põllumajandusmaadel võtab aega mitmeid sajandeid, kui isolatsioon on kõrge. Mullatingimused küll ei mõjutanud metsaliikide kolonisatsiooni krediiti, kuid olid olulised osadele liigispetsialistidele. Kolonisatsiooni krediit tõusis koos elupaiga produktiivsusega või oli kõige madalamal kõrgusel kohtades, kus elupaiga produktiivsus oli kõrgem regionaalsest keskmisest. Kolonisatsiooni krediit oli märkimisväärselt kõrgem liikidel, kes ei olnud kohastunud levima pikki vahemaid, ning liikidel, kes toodavad vähe seemneid (Naaf & Kolk 2015).

2. Väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit samblikke moodustavate seente kooslustes

Väljasuremisvõlg on esile kerkiv teema eluslooduse kaitses ja sellel võivad olla tõsised tagajärjed (Ellis 2008). Samblikud on pikaajalised organismid, tavaliselt pika generatsiooniajaga ning seetõttu on nad oodatavasti väljasuremisvõla aineks (Kuussaari *et al.* 2009). Epifüütsetel samblikutel on oluline panus metsade mitmekesisusse ja ökosüsteemide funktsioneerimisse (Ellis & Coppins 2009). Ka on liikide kaitse samblikke moodustavate seente puhul aktuaalne teema (Aragon *et al.* 2016). Allpool tutvustatakse põhjalikumalt uurimusi, mis käsitlevad väljasuremisvõla ja kolonisatsiooni krediidi ilminguid ning nendega seotud teemasid samblikke moodustavate seente kooslustes.

2.1. Väljasuremisvõla ilmingud Põhja-Rootsi fragmenteerunud metsades

Looduslike elupaikade hävitamise ja killustumise tulemuseks on väikesed populatsioonid, kes seisavad silmitsi suurenenud väljasuremise riskiga (Berglund & Jonsson 2005). Berglund & Jonsson (2005) uurisid Põhja-Rootsis, kas epifüütsete samblike liigirikkus erineb alles hiljuti isoleeritud vääriselupaikade ja sajandeid looduslikult isoleeritud metsade vahel. Liikide ülejääk metsajäänukites võib viidata väljasuremisvõla olemasolule.

Vanad metsad on olulised looduslike metsade osad põhjapoolsetes regioonides, kuid selliste reliktsede metsade osakaal on vähenemas ning nad on muutumas isoleerituteks. Vanade metsade fragmentatsioon ja vähenemine avaldab ohtu pikaajaliste metsaliikide püsivusele. Metsamajanduse ohtu bioloogilisele mitmekesisusele saab näidata väljasurnud ja punase raamatu liikide arvuga. Vaadeldud liigirikkust vääriselupaikades võrreldi oodatud liigirikkuse tulemustega. Eeldati, et oodatud tulemused peegeldavad liigirikkust, kui vääriselupaigad on jõudnud stohhastilise tasakaaluni. Et leida oodatud liigirikkust, kasutati mudeleid, mis koostati esinevate liikide ning elukoha andmetest (Berglund & Jonsson 2005).

Uurimus viidi läbi Norrbotteni maakonnas Põhja-Rootsis. Andmed dokumenteeriti looduslikult isoleeritud metsadest ning hiljuti isoleeritud vanadest metsajäänukitest majandusmetsade vahel. Mõlemad metsad esindasid sama taimestikutüüpi, piirkonnas kõige tavalisemat mustika (*Vaccinium myrtillus*) kasvukohatüüpi, kus puurindel domineerib harilik kuusk (*Picea abies*) ning puhmarindel harilik mustikas. Taimestik on piirkonnas üldiselt liigivaene ning eostaimede seas esineb suur hulk haruldasi ja ohustatud liike. Juhusliku valiku

alusel valiti uuringuks 46 metsatükki, mis olid selgelt eristunud märgaladest. Uurimuse tarvis mõõdeti kuuskede arvu ja rinnasdiameetrit, puistu põhjapindala ning kõigi kuuskede maksimaalset kõrgust. Igal suurel kuusel, mille rinnasdiameeter oli suurem kui 25 sentimeetrit, märgati uuringualal epifüütsete koorikja tallusega samblike moodustavate seeneliikide esinemist. Paksu koore ja niiske mikrokliimaga vanad kuused on olulised sellistele samblikele. Uuringu käigus vaadeldi 122 erinevat liiki, millest 25% kuulusid punase raamatu nimekirja (Berglund & Jonsson 2005).

Uuringu tulemused viitasid sellele, et liikide populatsioonid ei ole dünaamilises tasakaalus valdavas osas metsastruktuurides Põhja-Rootsis. Võib esineda väljasuremisvõlg koorikja tallusega samblike seas, sest esineb suur risk, et liigid surevad maastikuskaalal tulevikus välja. Samblike arvukus uuringualal asuvate vääriselupaikade sees ei ületanud oodatud tasemeid, mis viitab sellele, et koorikja tallusega samblike populatsioonide suurus on vähenenud, kuid nad siiski esinevad. Samblike kõrge liigirikkus on aja jooksul säilinud ilmselt pikaajaliste puude tõttu. Üleüldised tulemused viitavad sellele, et esineb liikide mitmekesisuse vaesumine. Märgati liikide arvukuse vähenemist. Metsaosade tasandil toimunud muutustel paistis olevat pikem ajaline viive võrreldes liikide arvukuse vähenemisega. See viitab väljasuremistele metsaaladel ning hiljem tervel maastikul (Berglund & Jonsson 2005).

2.2. Haaval kasvavate samblike mitmekesisus

Ellis (2008) viis Šotimaal läbi uuringu, kuidas on muutunud haabade (*Populus tremula*) samblike elustik. Uuringus vaadeldi 93 haava elupaika, mille kasvukohad varieerusid makrokliimaatilisel, topograafilisel ja geoloogilisel. 93 uuringupaigas kirjeldati haabadel kasvamas 279 erinevat epifüütset samblikku moodustavat seeneliiki. Uuringu käigus avastati pärast elupaikade kahanemist hilisem pikaajaliste liikide kadumise muster ehk väljasuremisvõlg.

Haava epifüütide väljasuremisvõlg tundub olevat tugevam teatud kindlate liikide puhul. On võimalik jagada liigid gruppideks nende ökoloogiliste omaduste poolest ning mitte üllatuslikult, avaldub väljasuremisvõlg liikidel, mis on elupaiga tingimuste ja leviku suhtes nõudlikumad. Maastik, mis ümbritseb metsajäänukites elavaid spetsialistliike, on kui hüpoteetiline „meri“, millel on vähe kolonisatsiooni võimalusi ehk elupaiga keskpunktist väljapool asuvad liigid ei jää ellu. Esineb kaks probleemi:

1. kui vahemaa kahe sobiliku elupaiga vahel suureneb, väheneb levikupiiranguga liikide kolonisatsioonivõime;
2. esineb tugev suhe mikroelupaikade heterogeensuse ja metsamaa pindala vahel (Ellis 2008).

Pisikestel metsamaa kildudel on väiksem tõenäosus omada sobilikku niširuumi epifüütsetele samblikele. Isegi kui levised levivad metsamaale, toimub uue elupaiga asustamine siiski väiksemas mahu, sest pole piisavalt mikroelupaiku. Epifüütide rikkust, mida osaliselt on kujundanud ajalooline metsamaa struktuur, võib kirjeldada liikide vastusena nende iseäralikele omadustele (Ellis 2008).

Samblikukoosluste struktuuri detailne kirjeldamine näitas üldjoontes samblike sarnaseid esinemismustreid elupaikade erinevatel tasanditel. Selline leid kinnitab „sarnase gradiendi hüpoteesi“, mille arendas esimesena välja 1993. aastal välja McCune Põhja-Ameerikas. See hüpotees koondas samblikud ühte gruppi vastavalt nende ökoloogilistele omadustele ja kirjeldas koosluste sarnaseid mustreid kolmel tasandil:

1. vertikaalne kõrgus metsavõras;
2. kohalik niiskusrežiim;
3. metsa jätkusuutlikuse ajaline tasand (Ellis 2008).

Uuringus leiti, et väikese koorikja tallusega ja suguliselt paljunevad samblikud on esimesed organismid haavakoorel. Sellised samblikud asenduvad aja jooksul lehtja tallusega samblikega, brüofüütidega ning mittesuguliselt paljunevate samblikega. Kui võrrelda epifüütide liigirikkust metsade pindala/fragmentatsiooniga, siis liigirikkus seostub ajaloolise maastikuga. See tulemus viitab ajalisele viibele. Hõrenevatel ja kaduvatel liigipopulatsioonidel on ka vähenenud võimalus koloniseerida ümbritsevaid alasid. Aja jooksul viib selline muster kohaliku mitmekesisuse kaoni ehk esineb väljasuremisvõlg (Ellis 2008).

2.3. Tänapäevaste ja ajalooliste elupaikade mõju tammedel kasvavatele samblikele

Praegused liikide esinemismustrid, mis seostuvad vanade puudega, võivad peegeldada kõrgemat ajalooliste elupaikade tihedust, sest elupaikade dünaamika ja kolonisatsiooniväljasuremise protsessid on eeldatavasti paljudel liikidel aeglased (Ranius *et al.* 2008). Ranius *et al.* (2008) katsetasid seda hüpoteesi punase raamatu samblike põhjal Kagu-Rootsis ning

leidsid, et isegi, kui vanade tammede (*Quercus robur* ja *Quercus petraea*) tihedus jääb tulevikus samaks, väheneb tammedel kasvavate liikide arv, sest esinemismustrid ei ole tasakaalus praeguste elupaikade tihedusega.

Looduslikes metsades on suurte puude tihedus tihti kõrge. Selliseid puid ei leia tihti majandatavatest metsadest, sest puude raie toimub juba enne, kui nad on jõudnud poole oma maksimaalse elueani. Paljud tänapäeval ohustatud organismid moodustavad aga kooslusi vanade või suurte puudega. Pikeaalised liigid vastavad aeglasemalt keskkonnamuutustele võrreldes liikidega, kes elavad kooslustes lühiealiste organismidega. 1976. aastal vihjas Rose, et mõned samblikud, mille substraadiks on vanad puud, esinevad ainult metsades, millel on pikk järjepidevus, kuid oma hüpoteesi tõestuseks ei teinud ta ühtegi analüüsi (Ranius *et al.* 2008) Paltto *et al.* (2006) testisid elupaiga ajaloolise efekti hüpoteesi ning leidsid positiivse korrelatsiooni puuseente ja laiialehiste metsade vahel, kuid ei avastanud sellist suhet samblikega.

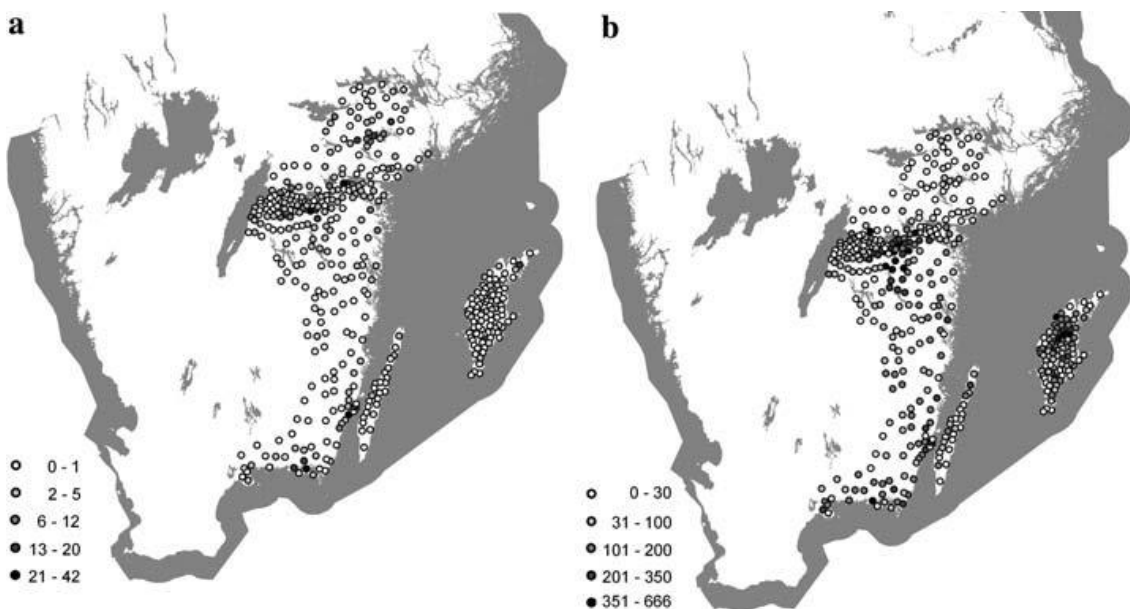
Ranius *et al.* (2008) uurisid praeguseid samblike esinemismustreid vanadel tammedel seoses tänapäevaste ja ajalooliste elupaikade tihedusega Kagu-Roostis viies maakonnas. Uuringus kasutati punase raamatu andmeid, mida on kogutud viimase 15 aasta jooksul, näiteks vääriselupaikade indikaatorliikide kohta. Nad analüüsisid nii liigirikkust kui ka üksikute liikide esinemist. Uuringu käigus valiti välja 12 samblikke moodustavat seeneliiki mis vastasid kriteeriumitele, ning nende kohta koostati andmestik (esineb/puudub viie maakonna igas vallas). Andmestikus olevad kirjed kinnitasid asjaolu, et elusad tammepuud on peamised elupaigad uuringuliikidele. Kokku uuriti 29 280 tammepuud.

Tulemused näitasid, et samblike liigirikkus oli positiivses seoses valla ala, praeguse elupaiga tihedusega, ühenduvusega ja ajalooliste elupaikade tihedusega. Kui suureneb praeguste elupaikade tihedus ja valla pindala, suureneb samblike arv kui ka enamuse liikide esinemise sagedus. Positiivne suhe ilmnes ka ajalooliste elupaikade tiheduse ja liigirikkuse vahel. Siiski, ajalooliste elupaikade tiheduse korrelatsioon peegeldab tõenäoliselt seda, et ajaloolised kolonisatsioonid ja väljasuremised mõjutavad praegusi esinemismustreid. See viib asjaoluni, et uuringus läbi viidud liikide rikkus ei ole tõenäoliselt tasakaalus praeguste elupaikade tihedusega, mis viitab väljasuremisvõlale. Tulemused viitavad ka sellele, et praegu on paljudel uuringuliikidel piiratud kolonisatsioonivõime. Kui liikidel oleks võime koloniseerida sobilikke puid koheselt esinemiskohtades, siis liikide esinemine või puudumine korreleeruks ainult praeguste elupaikade tiheduse ja kvaliteediga, mitte aga ajalooliste elupaikade

tihedusega. Kõige suurem väljasuremisvõlg esineb oodatavasti maastikel, mis on läbinud hiljuti tammede vähenemise (Ranius *et al.* 2008).

Elupaikade kadu on peamine põhjus, miks liigid tasapisi kaovad ja välja surevad. Koheselt pärast elupaiga kadu pole liikide esinemine uue elupaigaga tasakaalus ning liigid peegeldavad hoopis vana elupaiga struktuuri (Johansson *et al.* 2013). Johansson *et al.* (2013) uurisid erinevate omadustega epifüütsete samblike näitel praeguste ja ajalooliste levikuallikate ühenduvuse tähtsust Rootsisis tammedel, kasutades andmeid aastatest 1830-2009. Nad esitasid hüpoteesi, et epifüütsete samblike esinemine ei ole tasakaalus praeguse maastikustruktuuriga ning seetõttu on kõige parem tasakaalu seisundit kirjeldada ajalooliselt. Dünaamilistel maastikel elavatest püsipaiksetest aeglase dünaamikaga organismidest on epifüüdid ja nende peremeespuud head mudelsüsteemid.

Uuring viidi läbi Kagu-Rootsis, kus ajalooliste tammede esinemine on hästi dokumenteeritud. Kui uuringualal oli 1830. aastal 264 tamme ühel ruutkilomeetril, siis aastaks 2009 oli ainult 41 tamme ruutkilomeetril (Joonis 1). Kuigi puude tihedus 1830. aastal ja 2009. aastal pole otseselt võrreldav, viitab tiheduse suur erinevus sellele, et aset on leidnud märkimisväärne vähenemine (Johansson *et al.* 2013).



Joonis 1. Tammede tihedus (kogu tammede arv km²) Kagu-Rootsis tänapäeval (a) ja aastal 1830 (b) (Ranius *et al.* 2008).

Tammedel uuriti nelja koorikja tallusega samblikke moodustavat seeneliiki, mis erinesid levikuviiiside ja nišiulatuse poolest (Johansson *et al.* 2013). Johansson *et al.* (2012) näitasid, et

liikidel, millel on kitsas nišš ja suured soreedid, on madalam kolonisatsioonimäär kui liikidel, millel on lai nišš ja väikesed levised.

Uuringu tulemused kinnitasid hüpoteesi, et epifüütsete samblike levikumustrid on paremini selgitatavad ajaloolise, 1830. aasta maastikustruktuuriga, kui praeguse maastikuga, mis viitab sellele, et liigid ei ole tänapäeval tasakaalus. Järelikult nende esinemine eeldatavasti langeb tulevikus, kui puud surevad. Vaadeldud pikk puhkeaeg tuleneb tõenäoliselt aeglasest kolonisatsiooni-väljasuremise dünaamikast. Uuringu käigus selgus, et liikidel esineb väga madal väljasuremismäär, mis tähendab, et nad surevad väga harva välja, ning tammed on sobilikud elupaigad sellistele liikidele, kuna tammed võivad elada kuni 500 aasta vanuseks. Selline selgitus osutab mõnesaja aasta pikkusele ajaraamistikule, enne kui liigid välja surevad (Johansson et al. 2013).

2.4. Epifüütsete samblike mitmekesisus männimetsades

Põhjapoolkera parasvöötmes kasvavad hariliku männi (*Pinus sylvestris*) domineerimisega metsad ja ülejäänud looduslikud metsad on üldiselt üsna fragmenteerunud. Siiski leidub märkimisväärseid erinevusi minevikus toimunud metsakasutuse tugevuse ja kestuse osas kohalikul ja regionaalsel tasemel (Lommi et al. 2010). Lommi et al. (2010) uurisid epifüütsete ja epiksüülsete samblike mitmekesisust inim mõjutusega männimetsades, hinnates liigirikkust ja kooslusi nii kohalikul kui regionaalsel tasemel.

Intensiivne ja pikaajaline metsakasutus on suuresti vähendanud looduslike metsade pindalasiid ning üleüldisi võtmestruktuuri elementide olemasolu majandatavates metsades nagu jämedad vanad puud ja surnud puud. Peamine põhjus, miks paljude metsaliikide arvukus on vähenemas, ongi metsamajandus, mis põhineb lageraiel. Näiteks, epifüütsed ja epiksüülsete samblikud on otseselt metsastruktuuri muutuste poolt mõjutatavad, sest sõltuvad puude või surnud puude füüsilisest struktuurist ja kasvavast pinnast. Osad liigid on spetsialiseerunud kasvama kindlatel peremeespuudel, kändudel või põlenud puudel, mida esineb majandatud metsades harva. Veelgi enam, mitmed punase nimestiku samblikke moodustavad seeneliigid on silmnähtavalt tundlikud servaeefekti suhtes ega ole võimelised hõivama selliseid peremeessubstraate, mis esinevad vanade metsade niisketes ja stabiilsetes tingimustes. Mitmed uuringud viitavad sellele, et piiravad levikutingimused on tavalised epifüütsete samblike seas (Lommi et al. 2010).

Lommi *et al.* (2010) analüüsisid, kuidas metsade kasutus mõjutab männil kasvavate samblike liigirikkuse ja koosseisu varieeruvust kohalikul ja regionaalsel tasemel. Kohalikul tasandil võrreldi samblike kooslusi valikraiega täiskasvanud majandatavates metsades ja looduslähedastes metsades. Samuti hinnati võimalikke regionaalseid mõjusid kahes geograafilises piirkonnas: Häme piirkond Lõuna-Soomes, mida iseloomustab pikk metsamajandamise ajalugu, ning Kuhmo-Viena piirkond Kirde-Soomes, mida iseloomustavad looduslähedased metsad ning ajalooliselt hilisem metsamajandus.

Tulemusena leiti, et samblike kooslused metsatükkides, kus minevikus on tehtud valikraiet, on sama liigirikkad kui poollooduslike, raiumata metsatükkide kooslused, ja seda kahel põhjusel. Esiteks ja kõige tõenäolisemalt on minevikus toimunud valikraie olnud kerge, kus eemaldati ainult võrdlemisi väike hulk puitu. Edasine inimtegevuse puudumine on viinud metsastruktuuride arenguni, mis on koondanud raiumata metsalaigud. Teiseks, poollooduslikud metsalaigud võivad olla inimtegevuse poolt mõjutatud, mida ei ole veel tuvastatud. Männil kasvavate suursamblike ja koorikja tallusega samblike esinemise tõenäosus varieerus märkimisväärselt mitte ainult inim mõjutusega kohalikul tasandil, vaid ka kahe uuritava piirkonna vahel. Tugev seos liigirikkuse ja väikeste mändide tiheduse vahel viitab sellele, et alusmetsa mändidel on positiivne mõju samblike mitmekesisusele. Kõige liigirikkamad samblike kooslused leiti valikraiega ning poollooduslikest metsaosadest Kuhmo-Viena regioonist. Häme regioonis on metsade kasutamine olnud intensiivsem ja pikaajsem kui Kuhmo-Vienas. Pärast elupaikade fragmentatsiooni hakkavad liigid usutavasti välja surema, isegi kui edaspidised häiringud puuduvad. Võttes arvesse samblike pikka eluiga ning fakti, et moodsa metsanduse praktika võeti Kuhmo-Vienas kasutusel vähem kui 50 aastat tagasi, on tõenäoline, et mitmed ohustatud liigid on ikka veel määratud.

2.5. Epifüütsete samblike populatsioonide väljasuremine ja elujõulisus vanades killustunud metsades

On vihjatud, et peamiseks lokaalse väljasuremise põhjuseks epifüütide metapopulatsioonides on puude surelikkus, mis on deterministlik. Väljasuremine stohhastiliste sündmuste tõttu ei ole aga nii oluline. See on eeldatavasti tavaline suure hulga epifüütsete samblike seas, kes elavad ainult võrdlemisi vanadel puudel (Öckinger & Nilsson 2010). Kuigi Snäll *et al.* (2005) leidsid sellele hüpoteesile toetust epifüütsete sammalde näol, on empiirilised tõendid selle hüpoteesi kohta siiski piiratud. Põhjuseks võib olla see, et puuduvad andmed liikide eluea ja põlvkondade arvu kohta ning ainult vähesed pikaajsed uurimused hindavad erinevate

tegurite, nagu isendite surelikkus ja populatsioonide väljasuremisrisk, tähtsust. Epifüütsete samblike sõltuvus vanadest puudest on põhjustatud kõrgelt fragmenteeritud levikust, kuid ei ole teada, kas see mõjutab ka populatsioonide eluvõimelisust (Öckinger & Nilsson 2010).

Harilik kopsusamblik (*Lobaria pulmonaria*) on kasulik indikaatorliik metsades, kus on kõrge punasesse nimistusse kuuluvate liikide mitmekesisus. Samuti on harilikku kopsusamblikku kasutatud mudelorganismina ökoloogilistes uuringutes, näiteks metsamajanduse mõju selgitamisel epifüütidele, ning õhu saastatuse uuringutes (Öckinger & Nilsson 2010). See suursamblik on mitmete uuringute põhjal saanud heaks samblike mitmekesisuse indikaatorliigiks, mille abil saab määrata elupaikade sobilikkust. Heade määramistunnustega liik kasvab erinevates metsatüüpides üle terve Euroopa ning peaks olema metsahaldajate poolt kasutatav kui indikaator, mille abil saab identifitseerida elupaiku, mis on väärtuslikud samblike kaitse seisukohast (Nascimbene *et al.* 2013). Hariliku kopsusambliku elukoha valik ja esinemine sõltub mitmetest teguritest.

1. Isolatsiooni tase. Kopsusamblikud (*Lobaria* spp.) näivad eelistavat vanu põlengujärgseid metsi. Siiski, liigid, mis esinevad vanadel peremeespuudel põlengujärgsetes metsaosades, on algselt asustanud vähem fragmenteeritud maastike, kus peremeespuude vahel on lühikesed vahemaad. Potentsiaalsete elupaikade isolatsioon on seetõttu neile samblikele probleemiks.
2. Elupaikade asend ja kuju. Kitsastel ja pikkadel metsatükkidel esineb suurem servaeft kui ringikujulistel metsatükkidel.
3. Harilik kopsusamblik reageerib negatiivselt saastele ja väetamisele. Näiteks boreaalsetes Rootsi metsades on tänapäeval suureks probleemiks intensiivne metsamajandus suurenenud väetamisega (Magnusson 2011).

Öckinger & Nilsson (2010) viisid 10 aasta jooksul vanades metsades läbi uuringu hariliku kopsusambliku eeldatava eluea kohta ning hindasid, kuidas keskkonnategurid mõjutavad epifüütse sambliku elujõudu, viljakust, arvukust ja levikut kahel tasemel – üksikul puudel ning metsalaikudes. Uuringus testiti nelja hüpoteesi:

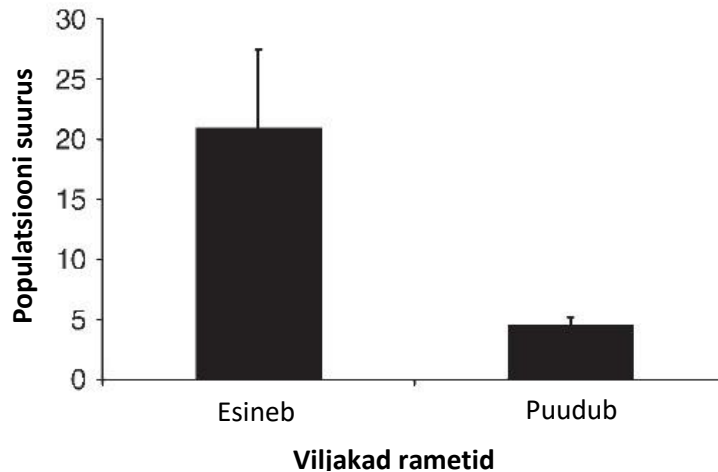
1. väljasuremise risk metsalaikudes tõuseb populatsiooni suuruse vähenemisega ning kasvab inimtekkeliste häiringutega;
2. muutused kohalike populatsioonide suurustes on negatiivsemad kohtades, kus on kõrged inimtekkelised häiringud, ning positiivsemad kohtades, kus on kõrge potentsiaalsete peremeespuude kättesaadavus;

3. viljakehadega samblikutalluste arv ning tihedus tõuseb populatsiooni suuruse kasvuga;
4. väljasuremise ja kolonisatsiooni tõenäosus ning puudel kasvavate talluste rohkuse muutused sõltuvad peremeespuu liigist ja vanusest.

Uuring viidi läbi segametsavööndis Lõuna-Rootsis, kus enamus metsaalast on kaetud okaspuude ning kaskedega (*Betula* spp.). Hariliku kopsusambliku peremeespuude osakaal on väike, mistõttu on see liik regioonis haruldane ning peamised populatsioonid on väikesed ja isoleeritud. Aastatel 2001-2005 külastati uuesti 66 paika, kus harilik kopsusamblik oli eelnevalt dokumenteeritud ja leiti, et neist seitsmes oli liik väljasurnud, kuigi kõik 66 leiukohta olid dokumenteeritud kui samblikule sobilik elupaik. Kaks seitsmest väljasurnud populatsioonist koosnesid ainult ühel puul kasvanud tallustest. Uuringu tulemused kinnitavad, et populatsiooni väljasuremisrisk on negatiivses seoses populatsiooni suurusega ja viljakehadega samblike olemasolu tõenäosus kasvab populatsiooni suurusega. Puude tasandil sõltub samblike väljasuremisrisk peremeespuu liigist ning on kõrgeim vanadel puudel (Öckinger & Nilsson 2010).

Väikeste populatsioonide väljasuremine oli suurem, kuid kaks populatsiooni, kus samblik esines viiel puul, surid välja väga lühikese aja jooksul. Negatiivne suhe väljasuremisriski ja populatsiooni suuruse vahel, ning fakt, et teiste tegurite puhul ei leitud mõju, viitab sellele, et keskkondlik stohhastilisus on peamine väljasuremise põhjus ruumilisel skaalal. Põhjus, miks populatsioonid vähenevad vaatamata ühenduses olevatele metsalaikudele, võib olla selles, et hariliku kopsusambliku populatsioonid ei ole veel tasakaaluseisundini jõudnud pärast minevikus toimunud häiringut ehk esineb väljasuremisvõlg. 10 aasta jooksul kasvasid märkimisväärselt viljakehadega talluste arv ning keskmine samblikutalluse suurus ühe puu kohta. Uuringus jälgiti ka viljakate rametite esinemise mõju tõenäosust populatsiooni suurusele (Joonis 2.). Arvatakse, et suured populatsioonid sisaldavad rohkem geneeteid, kuna ristviljastuvad (*heterothallic*) samblikud nagu harilik kopsusamblik vajavad erinevaid geneeteid viljakateks rametiteks. Väikesed populatsioonid võivad sisaldada ainult ühte geneti. Kuna kaugemale levik sõltub tõenäoliselt kotteoste olemasolust, siis viljakate rametite puudumine väikestes populatsioonides võib veelgi enam takistada populatsiooni taastumise võimalusi, geneetilise materjali vahetust populatsioonide vahel ja edukat uute populatsioonide asustamist. Tulemused näitasid veel pikka oodatavat hariliku kopsusambliku rametite eluiga, mis on 40 aastat, ning hiljuti suurenenud elujõudu rametite suuruse ja viljakuse seisukohast. Olenemata asjaolust, et hariliku kopsusambliku elujõulisus ja viljakus on suurenenud, ning

allesolevad vanad metsad on jäänud raiumata, on hariliku kopsusambliku populatsiooni suundumused negatiivsed (Öckinger & Nilsson 2010).



Joonis 2. Hariliku kopsusambliku populatsiooni suurus viljakate rametite olemasolul ja puudumisel (Öckinger & Nilsson 2010).

Kuna sobilike elupaikade arv ja ühenduvus on vähenenud, siis on liigid ilmselt väljasuremisvõla aineks. Kuna lokaalne väljasuremisrisk on kasvanud ja hariliku kopsusambliku populatsioonid on vähenenud, siis ennustati, et populatsioonid surevad välja, isegi kui elupaikade kvaliteet säilitatakse (Öckinger & Nilsson 2010).

2.6. Kolonisatsiooni krediit samblikke moodustavate seente kooslustes

Kolonisatsiooniuuringud kui looduslikud eksperimendid esitavad olulisi küsimusi kooslusi moodustavate protsesside kohta. Kui tekib uus ja tühi elupaik, siis ala koloniseeritakse ümbruskaudsete liikide poolt, ning suurte häiringute puudumise korral kasvab asustavate isendite arv või toimub biomassi suurenemine hetkeni, mil ruum või ressurss on hõivatud (Gjerde *et al.* 2012). Fedrowitz *et al.* (2012) on oma uuringus leidnud, et erinevate liikide kolonisatsioonimäär üldiselt kasvab koos hõivatud puude arvu suurenemisega, näidates seda, kui oluline on säilitada hõivatud puude kõrge arv. Tihedamini esinevatel asekuaalselt levivatel liikidel kipub olema kõrgem kolonisatsioonimäär, kui vähem esinevatel suguliselt levivatel liikidel. On tõenäoline, et sagedastel liikidel on rohkem levikuvõimalusi, mistõttu on neil ka kõrgem kolonisatsioonimäär, ning lisaks esineb sellistel liikidel ka rohkem sündmusi levimiseks ja neil on suuremad asustamise võimalused kui suguliselt levivatel liikidel. Samblikel võib suguliselt levivatel liikidel olla levimise väiksema edukuse põhjuseks see, et

need liigid peavad leidma elupaigaks sobilikust keskkonnast endale ka sobiva fotobiondi. Piiratud levimisulatus on peamine madala kolonisatsioonimäära ja püsivuse põhjus ning levimisulatus võib olla takistatud sobivate elupaikade piisava hulga puudumisest lähedal olevatest elupaigalaikudest. Samblike metapopulatsioonid ei ole erand: ühel liigil vähenes kolonisatsiooni tõenäosus elupaigaks olevate puude suurenenud kalde tõttu. Puu suurus on veel üks kohalike elupaikade tingimus, mis selgitab epifüütide esinemismustrit ning on analoogne elupaiga suurusele metapopulatsiooni teoorias (Fedrowitz *et al.* 2012).

Gjerde *et al.* (2012) uurisid Norras epifüütsete samblike kolonisatsiooni nõmmedel, kus varasemalt pole puid kasvanud. Väljavalituks osutus grupp samblikke *Lobarion* kooslusest, kuhu kuuluvad peamiselt lämmastikku siduvad tsüanobakteritega samblikud. Euroopa *Lobarion* kooslused sisaldavad 30-40 liiki suursamblikke, näiteks perekonna kilpsamblik (*Peltigera*) esindajaid. Need samblikud moodustavad epifüütseid liigikilde niisketes metsades üle terve maailma.

Uuringus esitati kolm hüpoteesi:

1. nullhüpotees – kooslused on neutraalsed (liikide kooslus, mis sisaldab sarnase kolonisatsioonivõime ja demograafiliste omadustega liike) ja kaugel küllastusest; liigirikkuse kõrvale kaldumist kohalikust liigifondist ei esine;
2. alternatiivne hüpotees 1 – kooslused käituvad neutraalselt, kuid kalduvad kõrvale kohalikust liigifondist isolatsiooni ja konkurentsi tõttu;
3. alternatiivne hüpotees 2 – kooslused kalduvad kõrvale kohalikust liigifondist, sest liikide vahel esinevad erinevused leviku- ja/või asustamise võimes ja ilmneb neutraalsuse rikkumine.

Uuringus kirjeldati *Lobarion* koosluste liigirohkust hariliku haava isoleeritud metsatükkides nõmmedel ja võrreldi lähedalasuvate vanade metsadega. Eeldati, et vanad ajaloolised metsad esindavad kolonisatsiooniallikaid uutele nõmmedele. Põhinedes samal eeldusel, uuriti ka hariliku kopsusambliku geneetilist mitmekesisust mikrosatelliitide põhjal nõmmedel ja vanades metsades, eesmärgiga võrrelda liigirikkuse jaotust. Uuriti, kuidas varased kolonisatsiooni mõjud kujundavad samblike kooslusi, mis sisaldavad peamiselt kindlat tüüpi keskkonnas kooseksisteerivaid tuulega levivaid liike. Peamine küsimus oli, kas sellise struktuuriga kooslused vastavad nullhüpoteesile. Uuring viidi läbi Edela-Norra nõmmedes, kus on pikk inimõju ajalugu. Õietolmu analüüsid on näidanud, et metsast nõmmeks muutumine algas selles piirkonnas 6000 aastat tagasi. Uuringualad jagati kaheks: noored

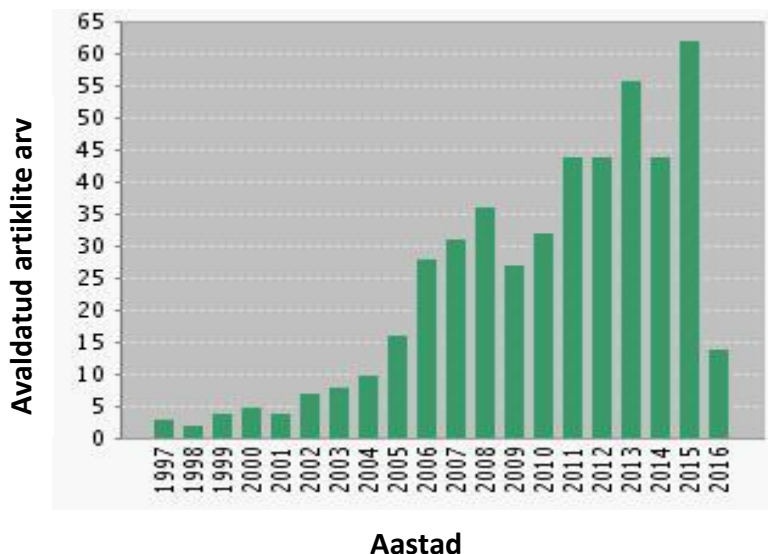
metsalaigud nõmmedel, mille vanus jäi vahemikku 40-120 aastat, ning vanad metsalaigud nõmmealadel, kus vanus on 140-200 aastat (Gjerde *et al.* 2012).

Üleüldine samblikutalluste tihedus noortel aladel oli märkimisväärselt madalam kui vanadel aladel nõmmemetsades. Nullhüpotees ei saanud uuringu tulemusena toetust ning kaks alternatiivset hüpoteesi ennustasid liigirikkuse lahknevust ja koosseisu õigesti, kuid erinesid geneetilise mitmekesisuse ennustuste poolest. Ilmnes, et nõmmedel on samblikke moodustavate seeneliikide kolonisatsioon madal, kuna leviste tagavara ja elujäämine on väike, ning pärast asumist ja pudelikaela läbimist on samblikel madal väljasuremismäär. Liigirikkus kasvab asukohtade vanusega ning piisava aja jooksul kasvab noorte paikade liigirikkus. See viitab sellele, et noortel aladel esineb täna kolonisatsiooni krediit (Gjerde *et al.* 2012).

3. Arutelu

3.1. Teema aktuaalsus

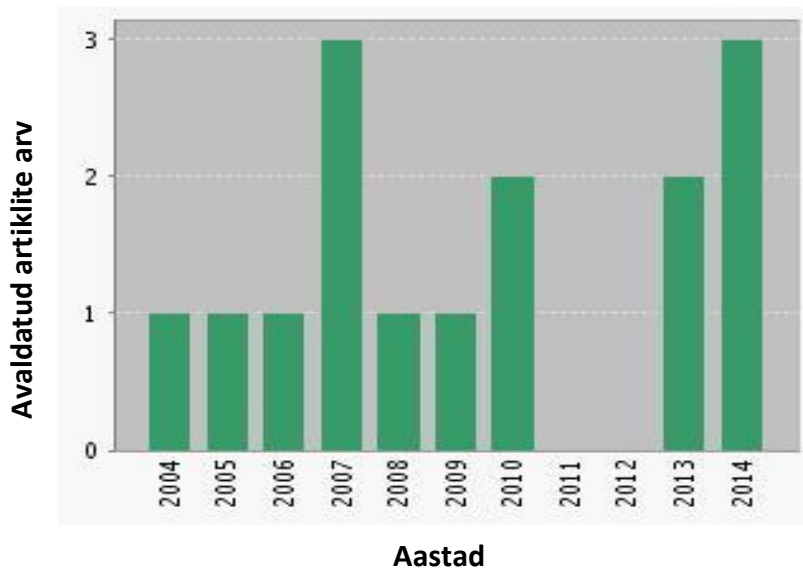
Viimastel aastatel on märgata teadlikkuse tõusu organismide ajalise viibega väljasuremiste osas, mida kajastab mõistet käsitlevate avaldatud artiklite arvu tõus (Kuussaari *et al.* 2009) (Joonis 3).



Joonis 3. Väljasuremisvõlga (*extinction debt*) puudutavate avaldatud artiklite arv vahemikus aastatel 1997–2016 (ISI Web of Knowledge).

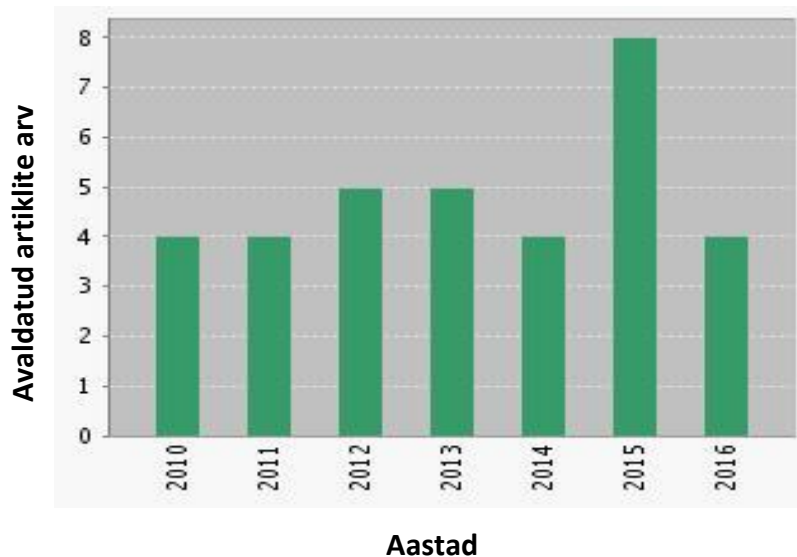
Suurem fookus on väljasuremisvõla uuringutel olnud soontaimedel, puudel kasvavaid krüptogaame ning loomi on uuritud harva. Enamus väljasuremisvõla uurimusi on kontrollinud liikide hõivatust ja rikkust elupaiga tasemel, kus andmed on ruumilisel tasandil kättesaadavad (Kuussaari *et al.* 2009).

Samblike puhul on väljasuremisvõlga käsitletud, kuid vähe – ajavahemikus 2004–2014 avaldati sel teemal kokku 15 artiklit (Joonis 4).



Joonis 4. Väljasuremisvõlga samblikel käsitlevate artiklite arv vahemikus aastatel 2004-2014 (ISI Web of Knowledge).

Erinevalt mõistest 'väljasuremisvõlg' on 'kolonisatsiooni krediit' saanud vähem tähelepanu ning empiirilised tõendid nähtusest on suhteliselt harvaesinevad (Bagaria *et al.* 2015) (Joonis 5).



Joonis 5. Kolonisatsiooni krediiti (*colonization credit*) käsitlevate avaldatud artiklite arv vahemikus aastatel 2010-2016 (ISI Web of Knowledge).

Kolonisatsiooni krediiti samblike puhul on seni käsitletud ainult ühes artiklis (Gjerde *et al.* 2012).

Sümbiootiliste organismidena on samblike populatsiooni dünaamika lähedalt seotud substraadi dünaamikaga (Scheidegger & Werth 2009). Seetõttu, kui elupaigas toimub häiring, hakkab see mõjutama samblike kooslusi. Väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit samblikke moodustavate seente seas on oluline teema, et mõista koosluste arengut ning tagada võimalused samblike kaitseks, millest saavad kasu ka teised organismid.

3.2. Väljasuremisvõlg ja samblikke moodustavate seente kaitsemeetmed

Väljasuremisvõlg viitab, et peamine eeldus, et liigirikaste kohtade kaitse tagab liikide püsijäämise tulevikus, on ekslik. Pigem on vaja vaadata kaitsealadest eemale, eelistades maastikuskaalal toimuvaid protsesse ajaliselt toimuvatele protsessidele. Seega, teatud liigirikastest paikades, isegi neis, mis on kaitstud, võib esineda „laenatud aeg“ ning esineb jätkuv liikide kadu aastakümneid ja sajandeid. Järeldus on, et liigirikadad jäänuk-elupaigad vajavad abistavaid tegevusi, näiteks looduslike metsade võrgustiku taasteket, et vältida suurt epifüütide mitmekesisuse kadu (Ellis 2008)

Epifüüdid on suur grupp liike, mida maakasutuse muutus negatiivselt mõjutab (Fedrowitz et al. 2012). Puukoorel ja okstel kasvavad epifüütsed samblikud mängivad olulist rolli metsade ökosüsteemide toimimises. Nad mõjutavad veeringet ning seovad õhulämmastiku. Samuti on neil oluline osa metsa toiduvõrgustikus, suurendades mikroelupaikade keerukust ning nad on toiduks paljudele värvulistele (Nascimbene *et al.* 2013).

Potentsiaalsed tegurid, mis mõjutavad epifüütsete samblike isendeid ja populatsioone, võivad olla substraadi kvaliteet ja pikk eluiga, elupaiga keskkond ning kliimatingimused (Öckinger & Nilsson 2010). Elupaikade kadu on üks peamisi tegureid, mis põhjustab globaalseid ja lokaalseid väljasuremisi ja ohustatud liigid asustavad tihti just vähenevaid elupaiku (Ranius *et al.* 2008). Tänapäeval on looduslikud häiringud asendunud põhjavööndis lageraietega, jättes alles vähe peremeessubstraate liikidele (Rudolphi *et al.* 2014). Praeguste esinemismustrite analüüs esitab liiga positiivse vaatenurga esinemiste tõenäosustest, kui populatsioonid jäävad aladele, kus elupaigad on liiga väikesed, et tagada pikaajagset püsivust (Ranius *et al.* 2008). Selleks, et tagada tõhusad kaitsestrateegiad samblike mitmekesisuse parandamiseks, tuleb ruumilises ja ajalisel skaalal hinnata erinevate keskkondlike ja majandustegurite mõju (Nascimbene et al. 2012). Bioloogilise mitmekesisuse kao vähenemiseks intensiivselt majandatavates metsades on soovitatud erinevaid strateegiaid, näiteks suurte reservaalade, puhvertsoonide ja looduskaitsealade rajamist. Põhja-Euroopas on leidnud laialdast kasutust väikeste, eraldiseisvate metsalappide ehk vääriselupaikade säilitamine. Vääriselupaigad

toetavad mitmesuguseid erinevaid liike, kuid nende võime kaitsta liike pika aja jooksul on teadmata (Fedrowitz *et al.* 2012). Nascimbene *et al.* (2013) on esitanud järgmised soovitused, kuidas parandada samblike kaitset produktiivsetes metsamaastikes:

1. identifitseerida ja kaitsta vääriselupaikade liike;
2. parandada metsamaade kvaliteeti, luues metsadest eraldiseisvaid vääris- ja püsielupaiku;
3. säilitada kõrged, vanad puud/elupaigad majandusmetsades;
4. säilitada ja taastada majandusmetsades erinevate puuliikide kooslused;
5. imiteerida looduslike häiringuid metsamajanduse käigus, näiteks eelistada valikraiet lageraiele;
6. pikendada puude raieringi;
7. luua valgusnõudlikele liikidele kunstlike häile
8. jätta metsadesse säilikipuid;
9. jätta metsadesse surnud puitu nagu tüved, kännud, oksad;
10. vältida metsade kuivendust ning taastada märgalade metsad;
11. vähendada fragmentatsiooni;
12. luua ümber metsade puhvertsoonid;
13. kasutada maastikutasandil metsamajanduse planeerimist, säilitades reliiktsed elupaigad ning puud, et tagada liigifondi säilivus, ja rajada rohekoridore, et juhtida liikide levikut.

Ellis (2008) leidis, et haava epifüütide väljasuremisvõlg on teatud liikide jaoks suurem. Sellised liigid on elukoha tingimuste suhtes spetsialistid ning nende levimine on piiratud. Esitati kolm soovitust liikide kaitseks:

1. ühendada haavapuistud metsamajandusega;
2. taasluua looduslike metsade võrgustikke;
3. erineva vanusega haabadest koosnevate puistute taastekke.

Fedrowitz *et al.* (2012) uuringu tulemused viitavad, et väikeste eraldiseisvate metsaosade rajamine Põhja-Euroopa metsamaastikes ei taga liikide säilimist pikas perspektiivis. Simulatsioonis kasutatud madalad puuarvud on võrreldavad nendega, mis asuvad suurtel vääriselupaikadel. Uuringu käigus leiti, et isegi aladel, kus puudub servaepekt, esines liigikadu, mis viitab sellele, et väljasuremise risk on väikestes vääriselupaikades suurem. Kaitsestrateegiad peavad tagama selle, et liikide kolonisatsioonimäärad jäävad piisavalt

suureks, takistamaks kohalikke väljasuremisi, sest madalad kolonisatsioonimäärad iseloomustavad liike, mis seisavad silmitsi väljasuremisriskiga igas stsenaariumis. Kõrgeid kolonisatsioonimäärasid saab soodustada, kui välditakse populatsioonide liiga väikeseks muutumist, et need ei suuda enam toota ja levitada piisaval arvul diaspoore. Lisaks peab hoidma elupaikade vahemaid madalatena, eriti nende liikide jaoks, kellel on madal leviste levikuulatus. Tagatud peab olema jätkuv vanade puude kättesaadavus kaitstavatel aladel, sest puude langemine oli üks põhjus, miks liigid kaovad. See on võimalik, kui vähendatakse suurte puittaimede kärpivate nagu metskitsede (*Capreolus capreolus*) ja põtrade (*Alces alces*) populatsioone ja säilitatakse kõrge kaitseväärtusega puud majandustegevuste käigus. Oluline on, et vanade puude arengu soodustamisega ei oodataks pikalt.

Kokkuvõte

Väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit on teineteisele vastanduvad mõisted, mis mõlemad kirjeldavad elupaikade häiringutest tingitud muutusi. Kui elupaigas on toimunud häiring, siis väljasuremisvõla korral surevad liigid pärast ajalist viivet välja, kolonisatsiooni krediidi korral aga taasasustatakse elupaik mõne aja pärast uuesti uute liikide poolt. Kuna samblikud on pikaealised organismid, mis võivad elada aastasadu, võib leitud kirjanduse põhjal väita, et nad on head uurimisobjektid, mille põhjal hinnata nii väljasuremisvõlga kui ka kolonisatsiooni krediiti; mainitud nähtustega arvestamine võimaldab võtta tarvitusele kaitsemeetmed ohustatud liikide kaitseks.

Käesoleva uurimustöö eesmärgiks oli kirjeldada taimeökoloogia mõisteid *väljasuremisvõlg* ja *kolonisatsiooni krediit* ning anda ülevaade, kas ja millisel määral on sarnaseid nähtusi uuritud samblikke moodustavate seente kooslustes. Kuna väljasuremisvõlg ja kolonisatsiooni krediit on eluslooduses aina enam esile kerkivad teemad, siis pikaealised liigid nagu samblikud reageerivad aeglasemalt keskkonnamuutustele ning on mõlema nähtuse aineks. Töö käigus selgus, et väljasuremisvõlga on täheldatud epifüütsetel samblikel, mis kasvavad vanadel haabadel ja tammedel ning vanades metsades, mis on metsamajanduse tõttu aja jooksul fragmenteerunud. Fragmentatsioon viib väikeste populatsioonide tekkele, mis ei ole tasakaalus, ning seetõttu suureneb väljasuremise risk. Pärast elupaigas toimunud häiringut pole uus elupaik liikidega tasakaalus ning liigid peegeldavad hoopis vana elupaika. Isegi kui tänapäeval on pikaealiste puude tõttu liigirikkus säilinud, siis edaspidine vanade puude kadumine viib tulevikus liikide kadumiseni. Kolonisatsiooni krediiti on samblike puhul seni kirjeldatud ainult ühel korral, kus uue sobiliku elukoha asustanud samblikel avastati madal väljasuremismäär.

Kuna tulemused viitavad sellele, et isegi kaitse-eesmärgil eraldatud liigirikastes kohtades on jätkuv liikide kadu, siis ainult kaitsealade rajamisest ei piisa, ning tuleb rakendada lisameetmeid. Pikas perspektiivis ei pruugi näiteks vääriselupaikade rajamine tagada liikide püsijäämist.

Summary

Species richness alteration in time – extinction debt and colonization credit examples in lichen communities

Extinction debt and colonization credit are concepts contrasting with each other, both describing habitat changes after disturbance. If there has been a change in habitat, then according to extinction debt, species are heading towards extinction after notable time lag. Colonization credit, on the other hand, is a framework, where new species colonize a new habitat after time lag. Since lichens are longevous organisms, which can live for hundreds of years, it can be concluded, that they are excellent study species to assess extinction debt as well as colonization credit and to establish conservation measures to protect endangered species.

The purpose of this study is to describe plant ecology concepts *extinction debt* and *colonization credit* and review, whether and at what extent these phenomena have been studied in lichen communities. Because extinction debt and colonization credit are emerging concepts, longevous species like lichens react slower to environmental change and are subject to both phenomena. It appeared that extinction debt was observed in epiphytic lichens, which grew on old aspen and oak trees and old forests. Due to fragmentation, small unbalanced populations arise, and because of that, the risk of extinction increases. After disturbance in the habitat, new habitat is not in balance with species, which mirror the old habitat. Even if today the species richness is obtained because of old trees, further degradation of old trees leads to loss of species. Colonization credit in case of lichens have been studied only once so far, where lichens with low extinction rate have colonized new habitat.

Since the results indicate continuous species loss in protected areas with high species richness, then establishing protection areas is not enough, and further measures should be used. In the long perspective, for example establishing key stone habitats does not assure species persistence.

Tänuavaldused

Sooviksin tänada oma juhendajat Tiina Randlast abivalmiduse ja heade nõuannete eest, mis aitasid töö valmimisele kaasa.

Kirjanduse loetelu

- Aragon G., Belinchon, R., Martinez, I., Prieto, M. 2016. A survey method for assessing the richness of epiphytic lichens using growth forms. *Ecological Indicators* 62: 101–105.
- Bagaria, G., Helm, A., Roda, F., Pino, J. 2015. Assessing coexisting plant extinction debt and colonization credit in a grassland–forest change gradient. *Oecologia* 179: 823–834.
- Banks, J. E. 1997. Do imperfect trade-offs affect the extinction debt phenomenon? *Ecology* 78(5): 1597–1601.
- Berglund, H., Jonsson, B. G. 2005. Verifying an Extinction Debt among Lichens and Fungi in Northern Swedish Boreal Forests. *Conservation Biology* 24: 338–348.
- Courchamp F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *TREE* 14(10): 405–410.
- Cousins, S. A. O. 2009. Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *Journal of Vegetation Science* 20: 3–7.
- Cristofoli, S., Mahy, G. 2010. Colonization credit in recent wet heathland butterfly communities. *Insect Conservation and Diversity* 3: 83–91.
- Cristofoli, S., Piqueray, J., Dufrene, M., Bizoux, J., Mahy, G. 2010. Colonization credit in Restored Wet Heathlands. *Restoration Ecology* 18: 645–655.
- Ellis, C. J., Coppins, B. J. 2009. Quantifying the role of multiple landscape-scale drivers controlling epiphyte composition and richness in a conservation priority habitat (*juniper scrub*). *Biological Conservation* 142: 1291–1301.
- Fedrowitz, K., Kuusinen, M., Snäll, T. 2012. Metapopulation dynamics and future persistence of epiphytic cyanolichens in a European boreal forest ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 49: 493–502.
- Gjerde, I., Blom, H. H., Lindblom, L., Sætersdal, M., Schei, F. H. 2012. Community assembly in epiphytic lichens in early stages of colonization. *Ecology* 93(4): 749–759.
- Hanski, I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici*, 37(4): 271–280.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Univeristy Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Hylander, K., Ehrlén, J. 2013. The mechanisms causing extinction debts. *Trends in Ecology and Evolution* 28(6): 341–346.

- Jackson S. T., Sax, D. F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 153–160.
- Johansson, V., Snäll, T., Ranius, T. 2013. Estimates of connectivity reveal non-equilibrium epiphyte occurrence patterns almost 180 years after habitat decline. *Oecologia* 172: 607–615.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Roda, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 564–571.
- Kolk, J., Naaf, T. 2015. Herb layer extinction debt in highly fragmented temperate forests – Completely paid after 160 years? *Biological Conservation* 182: 164–172.
- Lommi, S., Berglund, H., Kuusinen, M., Kuuluvainen, T. 2010. Epiphytic lichen diversity in late-successional *Pinus sylvestris* forests along local and regional forest utilization gradients in eastern boreal Fennoscandia. *Forest Ecology and Management* 259: 883–892.
- Magnusson, M. 2011. The importance of habitat networks for the grey-sided vole (*Myodes rufocanus*) and the lungwort lichen (*Lobaria pulmonaria*). Swedish University of Agricultural Sciences, Sweden: 13.
- 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.
- Nascimbene, J., Marini, L., Odor, P. 2012. Drivers of lichen species richness at multiple spatial scales in temperate forests. *Plant Ecology & Diversity* 5(3): 355–363.
- Nascimbene, J., Ylisirniö, A., Pykälä, J., Giordani, P. 2013. Lichens: sensitive indicators of changes in the forest environment. – In: Kraus D., Krumm F. (eds) Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute, pp. 180–185
- Palto, H., Norden, B., Götmark, F., Franc, N. 2006. At which spatial and temporal scales does landscape context affect local density of Red Data Book and indicator species? *Biological Conservation* 133: 442–454.
- Ranius, T., Eliasson, P., Johansson, P. 2008. Large-scale occurrence patterns of red-listed lichens and fungi on old oaks are influenced both by current and historical habitat density. *Biodiversity and Conservation* 17: 2371–2381.

- Rudolphi, J., Jönsson, M. T., Gustafsson, L. 2014. Biological legacies buffer local species extinction after logging. *Journal of Applied Ecology* 51: 53–62.
- Scheidegger, C., Werth, S. Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biology Reviews* 23: 55–66.
- Snäll, T., Ehrlen, J., Rydin, H. 2005. Colonization – extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* 86: 106–115.
- Thijs, K. W., Aerts, R., Musila, W., Siljander, M., Matthysen, E., Lens, L., Pellikka, P., Gulinck, H., Muys, B. 2014. Potential tree species extinction, colonization and recruitment in Afromontane forest relicts. *Basic and Applied Ecology* 15: 288–296.
- Tilman D., May, R. M., Lehman, C. L., Nowak, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- Öckinger, E., Nilsson, S. G. 2010. Local population extinction and vitality of an epiphytic lichen in fragmente old-growth forest. *Ecology* 91(7): 2100–2109.

Internetileheküljed

- Ellis, C. J. 2008. Explaining the composition and diversity of lichen epiphytes on Aspen (*Populus tremula* L.)
[<http://rbgweb2.rbge.org.uk/lichen/conservation%20biology/aspen%20epiphytes/aspen%20epiphyte.pdf>] 23. märts 2016
- ISI Web of Knowledge. [www.webofknowledge.com] 11. mai 2016
- Pärtel, M., Tullus, H., Helm, A., Randlane, T. 2016. Nutikas elurikkuse kaitse loodus- ja majandusmetsades: ökoinformaatika lahendused Eesti lõunaosa näitel. Poster RMK teadusseminaril 2015.
[http://esamba.bo.bg.ut.ee/groups/nutikaselurikkus/wiki/1b9ea/Poster_RMK_konverentsile_2016_veebruari.html] 17. mai 2016

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Liis Sisask,

(sünnikuupäev 24.01.1994)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Liigirikkuse muutumine ajas – väljasuremisvõla ja kolonisatsiooni krediidi näiteid samblikke moodustavate seente kooslustes“, mille juhendaja on Tiina Randlane.

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 19.05.2016