

EESTI ELUSTIKU MITMEKESISUSE MUUTUSTEST PÄRAST JÄÄAEGA

Toomas Kukk¹, Lembi Lõugas², Siim Veski³

¹ EPMÜ Zooloogia ja Botaanika Instituut; ² Ajaloo Instituut; ³ TTÜ Geoloogia Instituut

Eestis elab tänapäeval hinnanguliselt 35 000-45 000 organismiliiki, seniste uuringutega on kindlaks tehtud ligikaudu 24 000 liigi esinemine. Ebapiisavalt on uuritud eelkõige prokariote, protiste ning mitmeid selgrootute rühmi, iseäranis putukaid. Ökoloogilistest rühmadest on eriti puudulikud andmed mullaelustiku ning parasitsete ja parasitoidsete lüljalgsede kohta (Kull 1999). Kui suhteliselt hästi on teada taimestiku, selgrootsete loomade ja üksikute selgrootute rühmade (nt. meres elavad molluskid) mitmekesisuse kujunemislugu, siis ülejäänud organismirühmade osas ülevaated praktiliselt puuduvad. Järgnevalt käsitlemegi seepärast eelkõige taimkatet ja taimestikku ning selgrootsete loomi, püüdes vaadelda nende ajalugu koostoimes.

Elustiku ajaloo uurimise valdkonnad, meetodid, uurijad ja olulisemad tööd

Biostratigraafia meetodeist tuntuim ja rohkem kasutatud on **palünoloogia**, mis lisaks õietolmu analüüsile kasutab muid taimseid mikrojäänuseid (õhulõhesid, trihhoome) või setetes säilinud organismirühmi (rohe- ja ränivetikad, juurjalgsed, vesikirbud, dinoflagellaadid). Palünoloogilise meetodiga on saadud suurem osa teabest taimestiku ja taimkatte arengust Eestis ning neid andmeid kasutavad omakorda loomastiku ja inimasustuse uurijad.

Palünoloogia alguseks Eestis peetakse 1924. aastat, mil palünoloogia rajaja L. v. Post määras Kunda leiukohast võetud proovi (V.Lõugas 1988). Ulatuslikult kasutas palünoloogilist analüüsi Eestis von Posti õpilane P.W.Thomson 1920-30ndatel aastatel (Thomson 1925 jt.). Ligi kahekümne õietolmudiagrammi alusel piiritles ta Holotseeni stratigraafia ja metsade arengu põhijooned Eestis. Pärast Thomsoni lahkumist 1939. a. Eestist palünoloogiaalane uurimistöo siin soikus. 1950ndatest jätkas setetest õietolmu uuringuid L. Orviku, hiljem H. Kessel-Rästa, A. Sarv, R. Pirrus, R. Männil, E. Liivrand, K. Veber, T. Koff, K. Kihno, K. Kimmel, A. Poska, S. Veski jt. Taimkatte arengut on põhjalikult kirjeldanud L. Laasimer (1965), samuti J. Paal (1997). Viimasel aastakümnel on uurimistöo olnud tihedas koostöös teiste Balti mere äärsete maade biostratigraafidega. Ülevaateid palünoloogia ajaloost Eestis on kirjutanud L. Orviku (1960) ning E. Liivrand, H. Kessel ja K. Veber (1993).

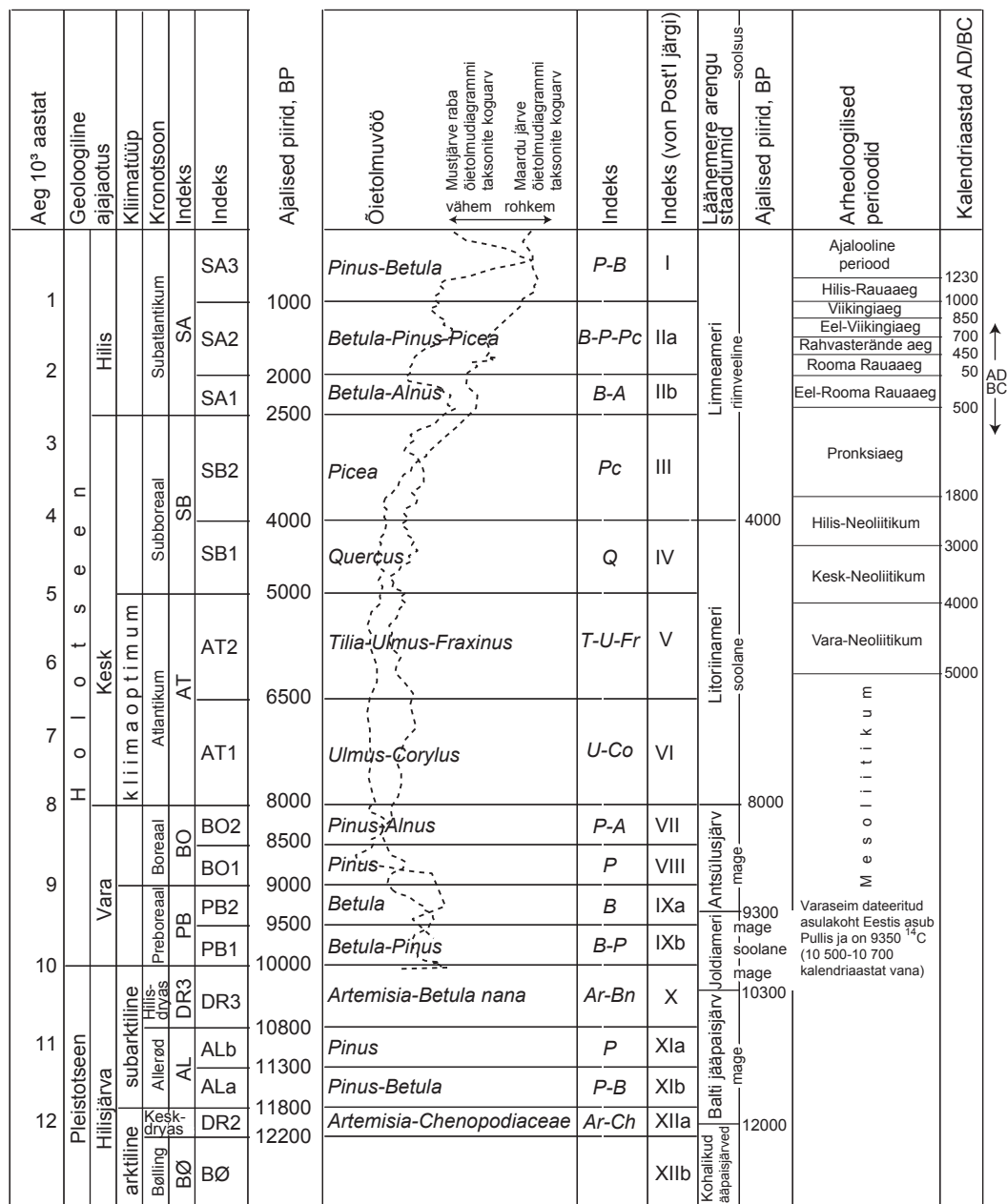
Ränivetikad ehk diatomeed reageerivad kiiresti veekogus toimuvatele keskkonna muutustele ja nende hea säilivus setetes võimaldab rekonstrueerida merede ja järvede arengus toimuvaid seaduspärasusi. Eestis puudub oma diatomistide koolkond, kuigi välismaal töötades saavutasid K. Mölder (Soomes) ja U. Miller (Rootsis) ülemaailmse tuntuse. Eesti ravimudadest määrati ränivetikaid juba 19. sajandi keskel (Weisse 1861). P. Thomson (1939) kasutas diatomeeanalüüsi pärastjääaegse Läänemere eri staadiumide setete eristamisel. Eesti geoloogid on kasutanud Holotseeni mere- ja järvesetete uurimisel suures osas välismaa eriteadlaste abi (soomlased Salmi (1945) ja Hyvärinen (Hyvärinen et al. 1992), venelased Davõdova ja Viõnevskaja jt.), samuti toimus koostöö eesti algoloogi M. Porgiga (Kessel, Pork 1971). Viimasel aastakümnel on avaldanud töid Läänemere arengu ja järvede seisundi muutuste kohta A. Heinsalu (Heinsalu et al. 1999), M. Sakson ja R. Tann.

Taimsed makrojäänused. Teatavates tingimustes säilivad seemned ja viljad, samuti puitunud taimeosad, aga ka lehtede jt. taimeorganite jäänused. Enamasti on võimalik liiki üsna täpselt määrata, ent turbasse või järvemutta satuva peamiselt vee- või sootaimed, peaaegu täielikult puuduvad aga kuivemate alade rohttaimed. Vahel säilivad söestunud viljaterad. Asulate ja linnuste väljakaevamisel leitud viljaterasid on määratud enne II maailmasõda H. Sutter, hiljem A. Rasinõ (V. Lõugas 1988). Viimasel kümnendil on taimsete makrojäänustega Eestis tegelenud S. Hiie, Ü. Sillasoo, M. Abakumova, M. Tammet (1988), J. Piiper (1988) jt.

Loomastik. Maapinnast või veekogu setetest leitud loomaluid hakati Eestis uurima 19. sajandi teisel poolel (J.H. Kawall, C. Grewing), kuid materjali kogunes siis üsna vähe. Suurema hoo sai osteoloogiline uurimistöo 1930ndatel aastatel, kui uuriti Kunda Lammasmäe kiviaja asulakohta. Sealsed loomade luujäänused määras J. Lepiksaar, kellest hiljem kujunes rahvusvaheliselt tunnustatud faunaajaloolane. Pärast sõda kasutati Eestis luude määramisel välisabi (V. Tsalkin, V. Lebedev, J. Sloka). 1950ndatel spetsialiseerus loomaluude määramisele Kalju Paaver, kes analüüsis suurema osa Eesti muististest pärit imetajate luuleide. 1990ndate alguses alustas faunaajaloolaseid uuringuid L. Lõugas.

Eesti selgrootsetefauna hilis- ja pärastjääaegset kujunemise käiku käsitlevad olulisemad tööd on J. Lepiksaar (1986), K. Paaver (1965) ja L. Lõugas (1997). Paremini on uuritud suurimetajad, eriti ulukid ja mereimetajad, samas pisiimetajate, kahepaiksete ja roomajate kohta faktid peaaegu puuduvad. Samuti on vähe andmeid Eesti linnustiku pärastjääaegsest kujunemisest. Arheoloogilistes muististes leidub vaid inimese jahitavate suleliste skeletiosi. Linnustiku kujunemise ülevaated on kirjutatud kliimaatilistest tingimustest, keskkonna kujunemisest ja erinevate liikide ökoloogilistest nõuetest lähtudes (Kumari 1954, Lilleleht 1995). Subfossiilseid maismaa imetajate luuleide on Eestis määratud 26 liigil (ilma koduloomadeta); mereimetajaid 5 liiki; linde 18 liiki; kahepaikseid 2 liiki ja kalu 23 liiki.

Proovide vanust määratakse põhiliselt radiosüsiniku meetodil, viimase aastatuhande puidu dateerimisel on abi ka dendrokronoloogiast. **Radiosüsiniku** (¹⁴C) meetodit absoluutse vanuse määramisel rakendati Eestis alates 1959. aastast Tartus ZBI-s (radiosüsiniku labor tegutses ZBIs 1993. aastani ja töötab praegu TÜ Geoloogia Instituudis), 1971. aastast Tallinnas Geoloogia instituudis (TTÜ GI) (Punning 1977, Raidla 1999, Ilves et al. 1974). ¹⁴C meetodi võttis 40ndate lõpul kasutusele Libby (1955). ¹⁴C dateeringutesse (eriti varasematesse) tuleb suhtuda võrdlemisi ettevaatlikult - lubjarikka vee toimel (Eestis tavaline, vt. Veski 1998) võib tegelik vanus olla mõnevõrra kõrgem. Samuti võivad väärtulemusi anda nn reservuaariefekt, taimejuurte läbikasvamine, väär proovihoid jne.



Joonis 1. Eesti elustiku areng pärastjääajal. Korreleeritud on geoloogiline ajajaotus, õietolmuväod, Läänemere staadiumid ja arheoloogilised perioodid. Punktiiriga on näidatud maismaataimede taksonite koguarv Mustjärve raba ja Maardu järve õietolmu diagrammidel.

(Olsson, 1989; Wohlfarth et al., 1998).

Dendrokronoloogilisi uuringuid alustasid Eestis 1970ndatel K. Aluve ja I. Pärt. Lääne-Eesti ehitismälestiste põhjal koostati absoluutne dendrokronoloogiline skaala, mis algab 916. aastast (Aluve 1978). Dendrokronoloogiaga on tegelenud ka E. Lõhmus ja A. Läänelaid.

Mõningaid kaudseid andmeid võib leida ka rahvaluulest, kohanimedest jms. Tänapäeval looduslikult vaid Lääne-Saaremaal ja Lääne-Hiiumaal kasvava jugapuu varasemast ulatuslikust levikust annavad tunnistust jugapuust tulnud kohanimed mitmel pool mandril, näiteks Lõuna-Viljandimaal. Kallaste kandis kasutatakse jugapuud üldmõistena sitke puu tähenduses. Jugapuud tähendav sõna esineb juba läänemeresoome aluskeeltes (Palmeos 1955).

HILISJÄÄAEG

Eesti elustiku liigilise koostise kujunemise ajalugu on suhteliselt noor, selle alguse võib seostada viimase jääaja lõpuga. Varasemate Kvaternaari mandrijäätumiste jäävaheaegade taimkatte areng Eestis on samuti mingil määral teada mattunud orgaaniliste setete (turvas, järvemuda jm.) alusel. Viimasele jäätumisele eelnenud Eemi (Prangli) jäävaheega iseloomustab suurem tamme (*Quercus*), valgepöõgi (*Carpinus*) ja sarapuu (*Corylus*) osakaal taimestikis võrreldes Holotseeniga (Liivrand, 1991). Eemile eelnenud Holsteini (Karuküla) jäävaheaja taimestik sarnanes põhimõtteliselt Holotseeni taimestikule, välja arvatud sarapuu tagasihoidlikum levik.

Viimase (Valdai) jäätumise mandrijää hakkas Eestis taanduma umbes 13 500 aasta eest: Haanja kõrgustikult 13 200-13 000, Otepää-Karula 12 600, Sakala 12 250 ja Pandivere 12 050 ¹⁴C aastat tagasi (BP). Lõplikult vabanes Eesti ala jääst umbes 11 000 aastat tagasi, kuigi kõrgustikel võisid mattunud jääpangad säilida kuni Boreaali alguseni. Kliima pideva soojenemise foonil esines külmemaid ajajärke, nagu näiteks Hilisdrüüas, mil mandrijää püsis kauem ühel kohal ning kujunesid servamoodustised.

Pleistotseeni lõpus ehk hilisjäajal, mandrijää taganeva serva ees ja surnud jää väljadel arenes Eestis arktiline periglatsiaalne tundrataimestik. Bøllingu ja varasemate kronotsoonide setted (vanemad kui 12 200 BP) on Eestis ümbersettinud või pärineb nendes leiduv dieterolm lõunapoolsematelt aladelt. Proovidest on leitud pungsambalaladsete (*Bryales*) ja turbasammalde (*Sphagnum*) eoseid, vaevakase (*Betula nana*), lõikheinaliste (*Cyperaceae*) ja kanarbikuliste (*Ericaceae*) dieterolmu. Kuid selle dieterolmu kohalik päritolu pole kindel. Küll aga on üksikuid viiteid taimestikule Bøllingus: Kurenurmes (Võru-Antsla liinil) moreenide vahel on dateeritud kase ja paju oksaraage (12 400-12 600 BP; Pirrus, 1969; Saarse, 1979). Samadest setetest pärit dieterolmuspekter sisaldab rohkesti ümbersettinud Eemi dieterolmu, lokaalse elemendina võib esile tuua paju ja lõikheinaliste suuremat sisaldust.

Enamus Pleistotseeni loomajäänustest pärineb tundrafaunast. Eestis on siiani teada 26 karvase mammuti (*Mammuthus primigenius*) [hamba-](#) ja luuleidu, üks karvase ninasarviku (*Coelodonta antiquitatis*) leid (aksis) ja kaks ürgpiisoni (*Bison priscus*) leidu (sarvjätked). Tõenäoliselt pärinevad need jääaja vaheajast, mil esimesed siinsed alad olid jäävabad. Võimalik, et osa mammuti luujäänustest pärineb Pleistotseeni lõpust (Lepiksaar 1992). Selgust toovad siia lähemal ajal tehtavad radiosüsiniku dateeringud.

Keskdrüüase kronotsoonis (12 200-11 800 BP, *Artemisia-Chenopodiaceae* dieterolmuvöö) esines märkimisväärselt ksero- ja halofiilseid taimi, millest paljud Eesti tänapäeva pärismaises flooras enam ei esine: astelpaju (*Hippophae rhamnoides*), *Krascheninnikovia ceratoides* (*Eurotia ceratoides*), *Polycnemum*, efedra (*Ephedra*), laiuv puhmikmalts (*Bassia prostrata*) jt. (Pirrus 1969). Halofüütidest esines näiteks rand-ogamalts (*Salsola kali*), soolaroхи (*Salicornia europaea*) jt. Tundrataimedest leidis lisaks vaevakasele ka rabamurakat (*Rubus chamaemorus*), selaginelli (*Selaginella selaginoides*) ja tänapäeval meil looduslikult mitteesinevat drüüast (*Dryas octopetala*) ja võtmeheina *Botrychium boreale* (Pirrus, Raukas 1996). Puittaimedest oli rohkem mändi kui kaske, olulised olid ka mitmed arktilised pajud (*Salix reticulata*, *S. herbacea*, *S. polaris* jt.) (Thomson 1929), millest mõned on püsinud Eesti taimestikis tänapäevani (*Salix lapponum*, *S. myrtilloides*). Analoogset kooslust võiks tänapäeval kohata näiteks Euraasia põhjaosa rannikutel. Keskdrüüase dieterolmu/taimestiku kohta võib juba öelda, et see esindab *in situ* kooslusi. Rohurindes moodustasid dieterolmu järgi pujud (*Artemisia*) 60% ja maltsalised (*Chenopodiaceae*) 20% (Pirrus, Saarse 1978)

Arktilises seenestikis võis leida puittaimedel kasvavaid torikulisi, nagu ebatuletael (*Phellinus igniarius*), *Piptoporus betulinus*, tuletael (*Fomes fomentarius*), *Cerrena unicolor*, *Coriolus hirsutus*, harilik suitsik (*Bjerkandera adusta*) jt. Huumusesaproobide jaoks polnud sellel perioodil mullastik piisavalt välja kujunenud (Lepik 1941).

Läänemere asemel olid siin jääserva ees kohalikud jääpaisjärved. Keskdrüüases ühinesid ida- ja läänepoolsed jääpaisjärved Pandivere kõrgustiku põhjaserval [Balti jääpaisjärveks](#) (12 000 BP), selle äravool Atlandi ookeani moodustus umbes Kesk-Rootsi kohal. Võimalik, et seda veekogu asustas juba siis viigerhüljes (*Pusa hispida*). Kindlalt viigri esinemist selles jääpaisjärves väita ei saa, sest tema luuleide on teada alles Joldiamere setetest. Kindlasti leidis selles veekogus arktilistele veekogudele iseloomulikke kalaliike nagu siiga (*Coregonus lavaretus*), rääbist (*Coregonus albula*), merihärga (*Triglopsis quadricornis*), tinti (*Osmerus eperlanus*) jms. (Lepiksaar, 1938; Lõugas, 1997; Paaver & Lõugas, *in print*).

Allerõdi kronotsoon (11 800-10 800 BP) koosneb kahest dieterolmuvööst - männi-kase (11 800-11300 BP) ja männi (11 300-10 800 BP). Keskdrüüasega võrreldes on kliima soojem ja arvatavasti ka kuivem, subarktiline. Algas laialdasem metsade levik (säilinud on näiteks männitüved Leedu Allerõdi setetes ja puidutükid ning oksaraod Viitkas, Vastseliina ja Luhamaa vahel; Liivrand, 1999), kuigi säilis ka soodsaid tingimusi valgusnõudlike taimede kasvuks. Allerõdi alumise piiri määrab tuntav puittaimede dieterolmu hulga suurenemine ning rohttaimede (*Artemisia*, *Chenopodiaceae*, *Cyperaceae*) ja vaevakase vähenemine. Iseloomulik on kase osatähtsuse kiire kasv Allerõdi alguses (kase-männi dieterolmuvöö) ja edasine vähenemine. Männi dieterolmu hulk suureneb pidevalt ning Allerõdi lõpuks saavutab see oma hilisjäaja maksimumi (80-91% dieterolmust).

Keskdrüüasest tuntud rohttaimed esinevad ka pidevalt Allerõdis, ent madalama osatähtsusega (rohttaimi ja vaevakaskesse kokku 18-20%). Juhuslike tolmutteradena on leitud alumises Allerõdis angervaksa (*Filipendula ulmaria*), palderjani (*Valeriana officinalis*) jt. Hoopis suurem soo- ja niidutaimede mitmekesisus on männi dieterolmuvöös - lisaks eelnimetatutele näiteks ubaleht (*Menyanthes trifoliata*), harilik ja mõru kirburohi (*Polygonum persicaria*, *P. hydropiper*), ojamõõl (*Geum rivale*), teelehed (*Plantago* sp.). Veetaimedest on teada vahelduvaäeline vesikuusk (*Myriophyllum alternifolium*, retsentne esmasleid 1931), männas-vesikuusk (*M. verticillatum*), jõgitakjad (*Sparganium*), konnarohi (*Alisma*) jt.

Hilisdrüüase kronotsooni algust (10 800 BP) iseloomustab kliima järsk külmenemine. Taimestik avaldub see rohttaimede ja vaevakase dieterolmu osatähtsuse järsus suurenemises. Rohttaimedest domineerib paju (*Artemisia*), eriti Põhja-Eestis. Paju domineerimine viitab avakooslustele rannikul või pinnase kohrutusest tekkinud ajuti taimestumata aladele, kus lühiealised liigid said hõlpsamalt levida. Puhmarindes domineerisid vaevakask, paju ja kadakas. Kanarbikuliste (*Ericaceae*) dieterolmu seas on rohkesti harilikku kukemarja (*Empetrum nigrum*). Puittaimedest valdas Lõuna-Eestis kask ja Põhja-Eestis mänd, kohati on rohkesti ka kuuse dieterolmu, kuid see võib olla välja uhitud varasematest setetest. Samuti võib kase ja männi jt puude dieterolm sellel perioodil pärineda lõunapoolsematelt aladelt. Puude dieterolmu on üldiselt vähem kui Allerõdis. Ilmselt saavutasid kliima jahenemise ja kuivenemise tõttu uuesti ülekaalu tundrailmelised avakooslused, mis olid tunduvalt liigirikkamad ja tihedamad kui Keskdrüüases. Jätakuvalt esinevad Keskdrüüasest tuntud tundrataimed, aga suuremal hulgal. Tänapäeva looduslikust floorast puuduvad näiteks tollased *Chenopodium chenopodioides*, *Lycopodium pungens*, *L. alpinum*. Tähtis osa oli pärislehtsammaldel, nagu skorpionsammal (*Scorpidium*), sirbik (*Drepanocladus*), tõmptipp (*Calligonum*) jt., mis märjematel aladel võisid moodustada massvegetatsiooni (Paal 1997). Hilisdrüüasest on üksikuid andmeid igikeltsa esinemisest Eestis, hilisematest perioodidest need puuduvad (Miidel 1974).

Subarktilises kliimaperioodis (Allerõd ja Hilisdrüüas) esines ilmselt mitmeid parasitseeni. Näiteks võis esineda mesimurakaga (*Rubus arcticus*) seotud mesimuraka-tõlvrooste (*Phragmidium arcticum*) ning kukemarjal (*Empetrum nigrum*) esinev *Chrysomyxa empetri*. Koos kuusega jõudis siia ka kuuseokka-põisrooste (*Chrysomyxa ledi*) (Lepik 1941).

Lagedaid, kanarbikuga kaetud avamaastikke iseloomustavad suured karjaselavad ungulaadid, nagu põhjapõder (*Rangifer tarandus*) ja piison (*Bison priscus* f. *arbustotundrarum*), võib-olla ka metsshobune (*Equus ferus*). Soojemal Allerõdi perioodil taandusid need

liigid subarktilise taimestikuga põhjapoolsetele aladele, kuid naasid külmemal - Hilisdrüüase - perioodil (kahe viimase liigi luuleide ei ole Eestist teada). Põhjapõdra järgi ilmused siinsetele aladele inimene koos oma kaaslaste koeraga. Võrreldes Läti ja Leeduga on Eestist suhteliselt vähe põhjapõdra luu- või sarveleide teada. Üks sarv koos väikese koljutükiga, mis leiti Kunda juurest muistse järve setetest, viitab ilmselt inimese poolt tapetud loomale, sest tegu ei ole mahaheidetud sarvega ega järve uppunud looma terve karkassiga.

Subarktilisel kliimaperioodil on alust arvata kliimaatilistest vastupidavamate, külma ja lund taluvate imetajate sissetulemist. Nendeks võisid olla pruunkaru (*Ursus arctos*), saarmas (*Lutra lutra*), kobras (*Castor fiber*), põder (*Alces alces*), rebane (*Vulpes vulpes*), hunt (*Canis lupus*), ilves (*Lynx lynx*) ja valgejänes (*Lepus timidus*), kuid kliima jahenedes hilisdrüüase perioodil taandusid need lõuna poole (Lepiksaar 1986).

Hilisdrüüase lõpul tekkis Balti jääpaisjärvel ühendus Atlandi ookeaniga Billingeni mäe kohal Kesk-Rootsis ja jääjärve tase alanes 25 m võrra, ühtlustudes maailmamere tasemega. Algselt mageveekogu muutus nüüd järkjärgult riimveeliseks Joldiamereks. See oli viigrile teine võimalus Läänemere sisenemiseks, kes isoleerus siin oma algsest karjast Arktikas ja kujunes endeemiliseks alamliigiks *Pusa hispida botnica*. Läänemere võis tol ajal siseneda ka hallhüljes (*Halichoerus grypus*). Siiski võib Joldiameres selle avamere liigi ulatuslikumas levikus kahelda, sest tema toitubaas kalade näol oli riimveelises meres suhteliselt piiratud. Joldiameri oli liiga mage merekalade levikuks. Võimalik oli vaid heeringa (räime) (*Clupea harengus*) sissetulemine sellel ajal. Eesti siseveekogudes ja Joldiamere madalamates osades elutses tol ajal külma taluvad mageveekalad: lisaks eelpoolnimetatutele ka ahven (*Perca fluviatilis*), haug (*Esox lucius*), harjus (*Thymallus thymallus*), särg (*Rutilus rutilus*), luts (*Lota lota*) jms. (Lepiksaar 1938, Lõugas 1997, Paaver & Lõugas, *in print*).

HOLOTSEEN

Ligikaudu 10 300-10 200 algas Kagu-Eesti järvedes orgaanilise aine settimine, mis asendas hilisglatsiaals domineerinud liiva, aleuriidi ja savi settimist. Seda loetakse ühtlasi Pleistotseeni ja Holotseeni piiriks, kokkuleppeliselt on selleks 10 000 BP (Pirrus, Raukas 1996).

Preboreaalne kronotsoon jaotatakse kaheks õietolmuväoks (*Betula-Pinus* 10 000-9500 BP ja *Betula* 9500-9000 BP). Iseloomulikud olid metsatundralmelised hõredad ja valgusküllased kaasikud ja männikud, mille puhma-rohurindes domineerisid kõrrelised, lõikheinad ja sõnajalad. Puittaimedest leidis ka pajusid, kadakat, astelpaju. Pujud ja maltsalised kasvasid enamasti rannikul või veekogude kallastel. Preboreaali lõpul domineerisid hõredad kaasikud, põdsarindes leidis rohkesti vaevakaske ja rohustus angervaksa, veekogude kallastel lõikheinad ja kõrrelised. Suhteliselt suur puju õietolmu osa (nt. Maardu järve proovides, Veski 1998) näib viitavat avakooslustele rannikul või järvede kallastel. Puistus leidis üksikuid sarapuid, leppi ja jalakat. Mitmel pool Lääne-Eestis ja saartel on taimestiku areng preboreaals erinev mandri-Eestist. See seostub läänepoolsete alade kiire maakerkega, mil suured alad Lääne-Eestis vabanesid suhteliselt kiiresti Joldiamere vee alt ja laiad mineraalse pinnasega taimkatteta alad avanesid. Neile rannikuliivikuile oli iseloomulik avatud männi(90%)-astelpaju(kohati 10%) koosus, mida lisaks õietolmule tõendavad ka männiokaste õhulõhed ning astelpaju lehekarvakesed (Veski 1998). Preboreaali lõpus (PB2, 9500-9300 BP) Joldiamere ühendus ookeaniga katkes, veekogu muutus magedamaks ning kujunes Antsülusjärv, mille veetase kerkis sarnaselt Balti jääpaisjärvega üle maailmamere taseme. Väljavool Antsülusjärvest oli Taani väinade kohal.

Preboreaalse kliimaperioodi esimesel poolel, metsasuse suurenedes, leidis põhjapõder uue elupaiga põhjapoolsematel aladel. Ürgpiison ei suutnud arvatavasti taanduda sellise metsastumise eest ja, kuna talle ei leidunud enam sobilikke biotoope, suri välja. Metshobune võis taanduda stepialadele (Lepiksaar 1986). Jääajajärgsetes kasemetsades oli põder põhiline ökosüsteemi "lihatootja", seda nii esimestele siia rännanud inimestele kui ka kiskjatele. Liigid, kes saabusid tol ajal Eesti alale, talusid hästi erinevaid keskkonnatingimusi. Tänapäeval levivad need nii põhja- kui ka lõunapoolsemates metsades, nii taigas kui ka leht- ja segametsades. Iseloomulikud olid pruunkaru, ilves, punarebane, hunt, valgejänes ja kobras. Hilispreboreaals algas lõunapoolsete imetajate sissetulemine. Saabusid ürgveis e. tarvas (*Bos primigenius*), hirv (*Cervus elaphus*), metskits (*Capreolus capreolus*) ja metssiga (*Sus scrofa*). Hirve, metskitse ja metssea luid on leitud näiteks Pulli kiviaja asulakohast.

Sellest ajast pärinevad vanimad keskmise kiviaja (mesoliitikumi) laagriskohad Pulli juures Pärnu jõe kaldal (9300-9500 BP) ning Kunda Lammasmäel (9000-8500 BP, olulise osa siiski 8500 BP või noorem) (Poska, Saarse 1996). Nomaadse eluviisiga hõimude peamiseks tegevusaladeks oli kalapüük ja jahindus, samuti korilus asulakohtade lähiümbruses. Eelajaloolise inimese mõju taimkattetele oli sel ajal hõreda asustuse ja eluviisi tõttu tühine: väheldased puisniiduilmelised ja ruderaallad laagri paikade lähiümbruses ja võibolla ka põlendikud (Poska, Veski *in print*). Taoline vähene inimõju kestis vahelduval määral peaaegu Atlantikumi lõpuni.

Boreaali esimeses pooles (BO1, 9000-8500 BP) suureneb tasapisi männi osatähtsus. Lääne-Eestis võib see olla soodustatud ka Antsülusjärve regressioonil avanevast mineraalsest rannikutasandikust. Metsad on endiselt hõredad, valgusnõudlike rohttaimede ning astelpaju, kadaka ja haavaga. Veekogude kallastel leidis avakooslusi pujude, maltsaliste, angervaksa ja ängelheinaga. Vee- ja sootaimedest leidis tähk- ja männas-vesikuuske (*Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*), penikeeli (*Potamogeton*), vesikirburohtu (*Polygonum amphibium*), ubalehte (*Menyanthes*) jt. (Veski 1998).

Boreaali hilisemas osas (BO2, 8500-8000 BP) tõusis märgatavalt ja järsult **leppade** (*Alnus*) õietolmu osatähtsus. Veekogude kaldal kasvanud tihedad leppikud arvatakse olevat oluliseks õietolmu püüdjaks, mistõttu rohttaimede, aga ka männi, pajude, haabade jt. õietolmu hulga kõik väheneb vastupidiselt lepa õietolmukõverale. Saaremaalt on teada ka pärna esinemine (Saarse, Königsson 1992). Astelpaju, pujude ja angervaksa õietolmu jätkuv esinemine viitab avatud kasvukohtade säilimisele. Pidevalt esineb ka kuuse õietolmu, millest enamus on ilmselt tulnud kaugkandega.

Boreaalis suurenes märgatavalt parasiitsete ja saproobsete seente liigirikkus. Sellest ajast pärinevad Eesti seenestikus näiteks *Melampsorium betulinum*, kellukarooste (*Coleosporium campanulae*), ristirohu-rooste (*Coleosporium senecionis*), põdsasmarana tõlvrooste (*Phragmidium andersonii*), kaera-kroonrooste (*Puccinia coronata*), laikrooste (*Thekospora areolata*) jt. (Lepik 1941).

Eesti kalafauna täienes soojalembelisemate, nn. ponto-kaspia päritolu mageveekaladega. Pulli asulakohast on leitud näiteks koha

(*Stizostedion lucioperca*) ja latikat (*Abramis brama*), Kunda Lammasmäelt linaskit (*Tinca tinca*). Säga (*Silurus glanis*) võis selle grupi kaladest olla üks varasemaid sisserändajaid (Lepiksaar 1938, Lõugas 1997, Paaver & Lõugas, *in print*).

Atlantikumi varasemas osas (AT1, 8000-6500 BP, jalaka-sarapuu õietolmuvöö) muutub kliima niiskemaks ja soojemaks. Algab laialdane rabade teke (Laasimer 1965). Õietolmudiagrammidel suureneb pidevalt sarapuu ja lepa ning ebaregulaarselt jalaka õietolmu osatähtsus (Veski 1998). Laialehistes metsades leidus peale tamme, jalaka ja pärna vähemal määral vahtrat, raagremmelgat, valgepööki jt., kohati ka üksikpuudena kuuske. **Kuuse** sissetung algab Kagu-Eestist ligikaudu 8000 aastat tagasi, varase Atlantikumi lõpuks jõuavad kuusemetsad ligikaudu Jõgeva- ja Viljandimaale (Saarse, Poska, Veski 1999). Suhteliselt rohkem männikuid säilis Lääne- ja Loode-Eesti transgressioonialadel. Rohurindes kujunes *Galeobdolon-Asperula-Asarum*'i kooslus, mis oli tänapäevasesest analoogist ilmselt liigirikkam. Sellel perioodil levis laialt luuderohi (*Hedera helix*), mis tänapäeval on säilinud üksnes selle perioodi reliktilina läänesaarte lääneosas. (Laasimer 1965). Saaremaa proovides saavutab jalakas oma ohtruse maksimumi. Rohkesti leidub lääne-mõõkrohtu (*Cladium mariscus*). Esineb ka puuvõõriku (*Viscum*) õietolmu (Saarse, Königsson 1992).

Sarapuuvõsad rohkete pähklikega ja paksu huumusekihiga on sobilikuks keskkonnaks metssigadele, mäkradele (*Meles meles*), siilidele (*Erinaceus europaeus*) ja muttidele (*Talpa europaea*). Sarapuulehtedest moodustunud kõdu on rikas usside, putukate ja molluskite poolest, mis ongi toidubaasiks paljudele omnivooridele. Talveund magavatele loomadele on tähtsad rasvarikkad sarapuupähklid. Metssiga, orav (*Sciurus vulgaris*), leethiir (*Clethrionomus glareolus*), metshiir (*Apodemus sylvaticus*), kaelushiir (*A. flavicollis*) ja pähklinäpp (*Muscardinus avellanarius*) sõltuvad samuti sarapuupähklike olemasolust. Orav, leethiir ja metshiir, kes koguvad pähkleid talvevarudeks, saabusid Eesti alale tõenäoliselt just sellel ajavahemikul (Lepiksaar 1986).

Orava järel tuli ka tema põhiline vaenlane - metsnugis (*Martes martes*). Metsnugise luid on leitud ka Pulli asulakohast. Tuhkru (*Putorius putorius*) ja metskassi (*Felis silvestris*), kes mõlemad on head lindude ja pisiimetajate püüdjad, ilmumine suurendas kiskjate arvu siin veelgi. Metskassi luid on leitud näiteks Peipsi järve lähedalt Kääpa varaneoliitilisest asulakohast. Oluliseks troofiliseks faktoriks muutus ka inimene koos oma kodustatud koeraga.

Litoriinamere alguses (8000 BP) avanevad Taani väinad ning soolase ookeanivee sissetung Läänemerre soodustas planktoni paljunemist, mis omakorda suurendas merekalade, eriti heeringa (räime), arvukust. See meelitas Läänemerre Atlandi kalasööjaid mereimetajaid. Huvitavam nende seas oli grööni hüljes (*Pagophilus groenlandicus*), kes tänapäeval asustab vaid Atlandi ookeani põhjaosa ja Põhja-Jäämerd. Samuti alustas pringel (*Phocaena phocaena*) oma rännakuud Läänemerre. Suurenenud merefauna koosseis ahvatles inimesi asustama rannikut ja saari. Just sellest perioodist on teada märgatav rannikuasulate arvu suurenemine. Pea kõigis nende leiumaterralides on ülekaalus grööni hülge luujäänused. Siiani pole jõutud üksmeelele, kas see liik Läänemeres ka poegis, sest pole teada ühtegi vastündinud grööni hülge luujäänust (Lepiksaar 1986, Lõugas 1997).

Litoriinamere staadiumist pärineb enamik meie merekaladest: tursk (*Gadus morhua*), lest (*Pleuronectes flesus*), kammeljas (*Scophthalmus maximus*), kilu (*Sprattus sprattus*) jms. Võimalik, et tol ajal saabus Läänemerre uus heeringa (räime) populatsioon ning seepärast võib tänapäeval eristada kahte räime alamliiki: kevad- ja sügisräime (Ojaveer 1988).

Õietolmudiagrammid Kahala järve ja Narva ümbruse hilise mesoliitikumi (7500-6500 BP) Kunda kultuuri asulakohtade naabrusest näitavad püsivat inimasustust: ruderaal- ja niidukoosluste laienemist ning metsade karjatamist. Suureneb puusõietolmu osatähtsus. Umbes samasse aega jääb Võrtsjärve madaliku koloniseerimine, millele viitab puittaimede osatähtsuse vähenemine, kõrreliste arvukuse järsk suurenemine, ruderaalkoosluste teke ning kuuse kiire levimine (7000-6200 BP) selles piirkonnas (Poska, Saarse 1996).

Hilisemasse Atlantikumi (AT2, 6500-5000 BP) jääb kliimaoptimum, mil laialehised metsad katsid suurema osa Eestist. Esindatud on kõik kaasajal Eestis esinevad laialehised liigid, ka pöök, mis Atlantikumi alguses puudus. Kase ja männi õietolm langeb miinimumini, sama juhtub ka õietolmudiagrammidel leiduvate taksonite koguarvuga. Taksonite arvu miinimum on pigem seotud lopsaka laialehise metsa filtreerimisvõimega kui tegeliku liikide arvu vähenemisega. Saaremaa analüüsid on märgata jalaka mõningast vähenemist ja pärna osatähtsuse suurenemist (Saarse, Königsson 1992). Perioodi nooremas osas on märgata rohttaimede arvukuse tõusu, esindatud on näiteks perekonnad oblikas (*Rumex*), robirohi (*Rhinanthus*), sugukonnad mailaselised (*Scrophulariaceae*), tulikalised (*Ranunculaceae*) ja nelgilised (*Caryophyllaceae*). Seega leidub metsades avatud alasid, millele viitab ka mulla erosioon (terrigeense materjali hulga suurenemine veekogudes, näiteks Maardu järves, Veski 1998) ning puusõietolmu hulga järsk suurenemine (Saarse, Königsson 1992). Arvatakse, et selle aja inimene lõi karjakasvatuseks, seega ka rohttaimede soodsamaid lagedamaid alasid metsa põletades ja raadades (Veski, Lang, 1996).

Atlantikumi niiske ja soe kliima ning liigirohke ja lopsakas taimestik löid soodsad tingimused ka seenestiku arenguks. Sellel perioodil esines näiteks turbasamblal parasiteeriv *Tilletia sphagni*, mille eoseid on leitud mitmetest soodest (Lepik 1941).

Niiske ja soe kliima ning soostumine oli eelduseks sookilpkonna (*Emys orbicularis*) levikule. Vee-eluliste imetajate populatsioonide suurus kasvas (näiteks kobras, saarmas, mügri ja vesimutt) just tänu sellisele keskkonnamuutusele. Võib oletada ka euroopa naaritsa (*Lutreola lutreola*) levikut sel ajal Eesti aladele (Lepiksaar 1986).

Peale soode ja järvede esines lagedamaid alasid jõgede ääres, mis olid tihti tekitatud kobraste tegevuse tulemusel. Koprattammide tõttu üleujutatud ja hiljem vee alanedes lagedaks jäänud alad olid soodsad paigad nii lindudele ja pisiimetajatele kui ka põtradele ja tarvastele. Selline "servaeft" andis hästivarustatud jahiala ka metskassile. Kuigi arheoloogiliste leidude järgi oli põder ikka põhiline jahiloom, kasvas tarva, hirve, metskitse ja metssea osa jahisaagis (Paaver 1965, Lepiksaar, 1986). Arheoloogilistest perioodidest hõlmab hiline Atlantikum Mesoliitikumi lõpu ja Vara-Neoliitikumi.

Subboreaali vanem osa (SB1, 5000-4000 BP, tamme õietolmuvöö) algab iseloomuliku jalaka osatähtsuse langusega (nn *landnam* - esmakirjeldaja Iversen 1949). Selle fenomeni põhjuste üle on pikka aega vaieldud, tõenäoliselt on põhjuseks paljude tegurite koosmõju: kliima jahenemine, muude ökoloogiliste tingimuste ebasobivaks muutumine (sh. parasiitseed, teistele liikidele konkurentsis allajäämine) ning inimõju (lehisvihtade varumine ja viljaka mullaga alade ülesharimine). Muutunud tingimustes saavad soodsamad võimalused sarapuu, tamm ja kuusk. Pisut suureneb ka valgusnõudlike rohttaimede (näiteks *Helianthemum*, *Rumex*, *Melampyrum*, *Plantago lanceolata*) ning ruderaalide (*Artemisia*) osatähtsus ja liigiline mitmekesisus (Saarse, Königsson 1992, Veski 1998).

Hilisneoliitikumis jõudsid siia lõuna poolt nn. venekirveskultuuri hõimud, kes olid karjakasvatavad ja tundsid kõplapõllundust.

Avatud kultuurmaad inimasulate ümber said uuteks elupaikadeks paljudele liikidele. Konkurents karjakasvatajate ja metsloomade vahel võis olla suhteliselt terav, kuna avatud maastikke rannikul, jõgede ja järvede ääres oli sellel metsaga kaetud territooriumil vähe. Sel oli mõju ka kopra ja tarva populatsioonidele. Kultuurmaade laienemine oli tingitud aletustehnika kasutamisest primitiivses põllunduses. Sellised maastiku teised moodustised olid soodsad näit. valgejänesele, metskitsele, mägrale, tuhkrule, rebasele ja isegi hundile (Lepiksaar 1986).

Seoses kliima kontinentaalsusega olid metsad hõredamad ning rohusööjad loomad võisid laiemalt kasutada metsasiseseid alasid. Tammeterude rohke leidumine oli kindlasti soodne metssea populatsioonidele. Lendorava (*Pteromys volans*) elutegevus sõltub tugevalt vanadest haavapuudest ja rahnide tehtud aukudest, mida tol ajal võis piisavalt leiduda. Kaljukass e. ahm (*Gulo gulo*) levis siia ilmselt koos idast tulnud kuusemetsadega. Selle liigi leide Eestis on teada Võru lähedalt Tamula ja Narva lähedalt Riigiküla hilisneoliitilistest asulakohtadest. Naaberladelt pärit leidude järgi otsustades võis ahm, kes on seotud taiga ja metsatundraga, siiski siin ka varem levinud olla. Sellest perioodist on pärit metshobuse (*Equus ferus*) luuleiud Kääpa asulakohast Peipsi äärest (Paaver 1965, Lepiksaar 1986).

Subboreaali keskpaigas (4000 BP) hakkasid Taani väinad seoses maailmamere taseme alanemisega kitsenema ning soolane Litoriinameri hakkas muutuma riimveeliseks Limneamereks. Rikkalikud heeringa (räime) ja hüljeste luujäänused tollest ajast viitavad selle protsessi pikaajalisusele. Viigrit, kes praegu eelistab Läänemere põhjaosa, võis leida siis ka lõuna poolt. Randali (*Phoca vitulina*) luuleide on Läänemere ümbrusest väga vähe teada. Samas levis see liik tol ajal näiteks Lääne-Eesti saarestikus nagu seda kinnitavad leiud muistsest Asva asulakohast Saaremaal (Lepiksaar 1940, Lõugas 1997). Gröõni hülge luid on saadud veel isegi I aastatuhande lõpu asulatest, kuid mitte hilisematest (Lepiksaar 1986, Lõugas, 1997).

Arheoloogilistest perioodidest vastab subboreaali esimesele poolele kesk-neoliitikum, kronotsooni lõpule ka hilis-neoliitikum. Vanimad koduloomade - veise, sea ja kitse-lamba - leiud Eestis on teada hilisneoliitilistest asulakohtadest Kagu-Eestis ja Saaremaal (Akali, Tamula, Loona) (Paaver 1965, Lõugas 1994, Maldre 1999). Üksikuid pisut kahtlust äratavaid kultuurkõrreliste tolmutteri on leitud Vooremaalt Kõrenduse kivilalme lähedusest, mille vanuseks on määratud 4500 BP. Samas on turbasse sattunud ka nõgese ja väikese oblika (*Rumex acetosella*) tolmutteri, mis kõneleb õige varajases maaviljelusest (Pirrus, Rõuk 1988). Sellest perioodist on kultuurkõrreliste õietolmutteri (esiteks *Avena*-tüüp, mis võib sarnaneda mõningatele metsikutele kaeradele ja sellele järgnev *Triticum*-tüüp, arvatavasti *Triticum monococcum*) leitud ka Mustjärve raba ja Maardu järve (Veski publitseerimata andmed) setetest. Enamasti jääb tõsisema teraviljakasvatuse algus siiski hilisematesse ajajätkudesse (nt. Maardu ümbruses katkematu teraviljade tolmutterade sisaldus 3800 BP, Veski 1998).

Hilises Subborealis (SB2, 4000-2500 BP, kuuse õietolmuvöö) jätkub laialehiste metsade järk-järguline kadumine ning kase ja männi osatähtsuse suurenemine. Rohkesti leidub tamme, mille maksimum Maardu järve ümbruses on 4000 BP ning kuuske, mille maksimum on 3500 BP. Ligilähedasel samal ajal (3700 BP) saavutas kuusk oma maksimumi ka Ida-Eestis (Koff 1994). Tamme õietolmu hulga suurenemine viitab puisniiduilmeliste, hõredate puudega maastike kujunemisele, sest üksikpuud õitsevad märgatavalt rikkalikumalt kui tihedas metsas kasvavad. Suurenenud kadaka osatähtsus ning süstlehise teehehe (*Plantago lanceolata*) ja teraviljade õietolmu pidev esinemine näitab maastiku avatuse suurenemist ning laialdase teraviljakasvatuse algust. Viimast kinnitab ka järvesettes puusõietolmu hulga suurenemine (Saarse, Königsson 1992, Veski 1998). Arheoloogilistest materjalist kinnitavad teraviljakasvatust Pronksiaja lõpu nn Balti- ja Kelti muistseid põllud loomaastikel mitmel pool Põhja-Eestis ja saartel (Lang 1996). Taoliste põldude servavallide alt leitud alepõletamise söe ¹⁴C dateerimisel saadud tulemused (Lang 1994) ühtivad täielikult samavanuselistes õietolmuspektrites registreeritud teraviljade õietolmu jt. kultuuriindikaatorite massilise esinemisega. Esmakordselt esineb Pronksiaja lõpu setetes rukki (*Secale cereale*) õietolmu. Arvatakse, et see liik esines alguses umbrohuna nisuja odrapõldudel, ning alles hiljem Eel-Rooma ja Rooma Rauaajal võeti rukis kasutusele iseseisva põllukultuurina.

Hilissubborealist alates algab taimestiku näiline liigilise mitmekesisuse suurenemine, mis avaldub õietolmudiagrammil registreeritud taksonite koguarvu tõusus. Kultuurmaastikel, nagu seda on Maardu ümbruse alvarid, on see pidev ja katkematu protsess, erinevalt näiteks Mustjärve raba ümbrusest, kus taksonite arv on kõikuv, sõltudes selleaegse inimese mõjust maastikele, eriti nende avatusele.

Pronksiaegsete asulakohtade jäätme fauna domineerivad juba koduloomade luud, s.h. hobune, näidates karjakasvatajate lihaelistusi ja metsloomaliha kasutuse vähenemist (Lõugas 1994, Maldre 1999). Sea luujäänuseid, mis on väga sarnased metsavormi omadega, on leitud juba hilisneoliitilistest asulakohast Loonas Saaremaal (Paaver 1965). Metssead võisid asulate ümbruses toituda inimese toidujäänustest (rannikul näiteks kalarapetest). Peale sea ei ole ühegi teise looma kodustamist Eestis täheldatud. Kitse ja lamba kodustamine toimus kindlasti mujal, sest nende algvormide levila jääb siit liiga kaugemale.

Subatlantikumi vanema osa (SA1, 2500-2000 BP, kase-lepa õietolmuvöö) suurema osatähtsusega puuliikideks on kask, kuusk ja lepp, kusjuures viimane pole näiteks Saaremaal nii oluline kui mandril (Saarse, Königsson 1992). Arheoloogilistest perioodidest vastab sellele Eel-Rooma raua-aeg.

Esimese aastatuhande alguses m.a.j., kui kuusk saavutas Eestis oma teise maksimumi, intensiivistus taigale iseloomulike loomade sissēränne idast. Näiteks võis ahm just siis Eestis laiemalt levinud olla. Suured kuusemetsad olid meelepärased ka oravatele ja metsnugistele, kelle arvukus tollal kasvas. Kui Kesk-Euroopa ilvese, karu ja põdra populatsioonid kannatasid suurenenud jahipidamise käes, siis Baltimaadel pidasid need vastu tänu idast tulevatele täiendusele.

Kuusikute levikuga seoses tekkis omamoodi üleminekutsoon põhja- ja lõunaboreaalsete metsade vahel. Loomaliigid, kelle eluks sobisid rohkem lõunapoolsed metsad, nagu tarvas, punahirv, metssiga ja metssass, taandusid lõuna poole. Seda tingis mitte niivõrd temperatuuri alanemine, kui paksemaks muutunud lumikate. Tarva kadumine on kindlasti seotud ka intensiivse kütimisega nii meil kui mujal, mille tulemusel see liik 17. sajandil Poola metsades lõplikult hävitati. Tarva kadumise aega Eestist on raske kindlaks teha, sest viimased selle liigi luuleiud on teada neoliitikumi lõpust. Teoreetiliselt aga võis tarvas siinseid paiku pärast seda veel mõnda aega asustada.

Subatlantikumi keskmisele osale (SA2, 2000-1000 BP, kase-männi-kuuse õietolmuvöö) vastab arheoloogilistest perioodidest Rooma raua-aeg kuni Viikingiaja lõpuni. Subatlantilise kliimaperioodi teise poole algust, u. 1900-900 aastat tagasi, iseloomustab pehmem merelise kliima ja kultiveerimise tulemusel avamaastike laienemine. Uue kultiveeritud liigina võib märkida köietoarainet

kanepit (*Cannabis*-tüüp), mille õietolm umbes Viikingiaja paiku õietolmuspektritesse ilmub. Avamaastikud mõjutasid lõunapoolsete loomaliikide, nagu metssiga, metskits ja hirv (taas-)levikut Eesti alale. Euroopa piisoni (*Bison bonasus*) leiud Lõuna-Eestist Rõngust lubavad arvata, et selle liigi saabumine siinsetele metsastunud aladele on seotud just nimetatud kliimamuutustega ja sobiva biotoobi kujunemisega. Kui Eestis on piisoni luuleide teada vaid Rõngust, siis otsustades Läti ja Leedu arheozooloogilise materjali järgi, oli see liik nendel territooriumitel üsna laialt levinud. Eestis ja Lätis pole piisoni luid keskajast enam teada, seega asustas see liik Eesti lõunapoolsemaid metsi suhteliselt lühikest aega. Ilmselt oli piisoni taandumine lõuna poole seotud järjest paksenevast talvisest lumikattest II aastatuhande alguses (Lepiksaar 1986).

Inimtegevuse laienemine võimaldas paljude liikide ulatuslikumat levikut. Näiteks pakkusid kivehitiste alumised osad, kiviaiad ja põllukivihunnikud soodsaid elamisvõimalusi kivinugisele (*Martes foina*). Hoonete katusealused said varjupaigaks mitmetele nahkhiireliikidele (suur-nahkhiir, suurkõrv), kes hakkasid ehitisi eelistama looduslikele koobastele ja puuõõnsustele. Kultuurmaade kujunemine ja pehmem, mitte nii niiske kliima esimesel aastatuhandel, lubas lõunapoolsete, stepile iseloomulike liikide sisserännet - Eestisse jõudsid põld-urahiir, pisihiir ja juttelghiir (Lepiksaar 1986).

Seoses kliima algava jahenemisega ja elamute intensiivsema rajamisega teise aastatuhande alguses kohastusid soojalembelisemad pisinärilised - leethiir, metshiir, kaelushiir ja juttelghiir - talvituma soojades majades. Koduhiirel, kes saabus Eestisse ilmselt kaubakoormatega, oli aastaringne antropofiilsus juba antiikajal välja kujunenud. Kaubakoormatega saabus peamistesse sadamatesse ka kodurott (*Rattus rattus*). Keskajal levinud katk, mida kandsid edasi rotid, viitab juba väga hästi väljakujunenud rotipopulatsioonidele (Lepiksaar 1986). Kodukass toodi Eestisse umbes esimese aastatuhande alguses m.a.j. Temast sai hiljem üks peamisi koduhiire ja -roti ohjeldajaid.

Subatlantikumi nooremas osas (SA3, 1000-0 BP, männi-kase õietolmuvöö) omandas taimestik kaasaegse ilme. Esimesed kirjalikud andmed flora liigilisest koosseisust ilmuvad 18. saj. alguses (Kukk 1999). Märgatavalt suureneb tulnukate ja kultuurist metsistuvate taimede osakaal - uute soontaimeliikide lisandumise kiirus on viimasel kahel sajandil olnud keskmiselt kolm liiki aastas (Kukk, avaldamata andmed) .

Umbes 700-800 aastat tagasi sages eriti külmade talvede sagedus, mistõttu seda aega nimetatakse ka väikeseks jääajaks. Neid talvesid iseloomustab nn. hundinuhtlus. Külmad ja lumerohked talved, jahipidamine ja huntide suur arvukus viisid hirve, metskitse ja metssea arvukuse miinimumini. Umbes sellel ajal saabus Eestisse ka rändrott (*Rattus norvegicus*). 19. sajandi keskpaigast muutus kliima jälle natuke pehmemaks. Sellega seoses suurenesid põdra ja metskitse populatsioonid, kuid vähenes pruunkaru ja hundi arvukus. Kirjalikele allikatele viidates saabus halljänes (*Lepus europaeus*) Eestisse arvatavasti 19. sajandil.

Kokkuvõtteks

Elustiku mitmekesisuse suurenemisel võib eristada kolme märgatavat liigirikkuse tõusu:

- a) Keskdrüüases ja Allerõdis mandijääst vabanenud maismaa koloniseerimine tundra- ja avakoosluste taimedega,
- b) Atlantikumi alguses seoses kliima soojenemise ja merelisemaks muutumisega. Samasse aega jääb Litorinamere kujunemine, mil soolase merevee sissetungiga suurenes mereelustiku liigirikkus,
- c) Subboreaali keskosas (ca 4000 BP) seoses ulatuslikuma karjakasvatuse ja põllunduse algusega, mil suurenes sünanthropsete liikide osatähtsus.

Tänuavaldused

Artikli koostamisel oli suurt kasu Kalevi Kulli, Ivar Puura ja Arvi Järvekülje soovitudest ja kommentaaridest.

Kirjandus

- Aluve, K. 1978. Eesti NSV lääneosa ehitismälestiste dendrokronoloogilisest dateerimisest. - Ehitus ja Arhitektuur 2: 18-23.
- Heinsalu, A., Veski, S., Moora, T. 1999. Bio- and chronostratigraphy of the Early Holocene site of double storeyed buried organic matter at Paikuse, southwestern Estonia. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Geology, 48, 1. 48-66.
- Hyvärinen, H., Raukas, A., Kessel, H. 1992. Mastogloia and Litorina Seas. - A. Raukas and H. Hyvärinen (eds.), Geology of the Gulf of Finland. Estonian Academy of Sciences, Tallinn: 296-312. (in Russian).
- Ilves, E., Liiva, A., Punning, J.-M. 1974. Radiocarbon dating in the Quaternary geology and archaeology of Estonia. Academy of Sciences of the Estonian S.S.R. Institute of Zoology and Botany, Institute of Geology, Tallinn. 231. (vene keeles).
- Iversen, J. 1949. The influence of prehistoric man on vegetation. DGU IV. Rkke. Bd. 3, 6: 25.
- Kessel, H., Pork, M. 1971. On biostratigraphy of bottom deposits of the Balticum in Estonia, Palynological Investigations in Balticum, 98-110.
- Koff, T. 1994. The Development of Vegetation. - Punning, J.-M. (Ed.) The Influence of Natural and Anthropogenic Factors on the Development of Landscapes. The Results of a Comprehensive Study in NE Estonia. Institute of Ecology, Estonian Academy of Sciences. Publication 2/1994, Tallinn: 24-57.
- Kukk, T. 1999. Eesti taimestik. Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tartu-Tallinn. 464.
- Kull, T. (toim.) 1999. Eesti bioloogilise mitmekesisuse kaitse strateegia ja tegevuskava. EPMÜ Keskkonnakaitse Instituut, Tallinn-Tartu. 184.
- Kumari, E. 1954. Eesti NSV linnud. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn. 415.
- Laasimer, L. 1965. Eesti NSV taimkate. Valgus, Tallinn. 399.
- Lang, V. 1994. Celtic and Baltic fields in North Estonia. Fossil field systems of the Late Bronze Age and Pre-Roman Iron Age at Saha-Loo and Proosa. - Acta Archaeologica, 65: 203-219.
- Lang, V. 1996. Muistne Rävälä. Muinasaja teadus 4(1-2). Tallinn. 277+629.

- Lepik, E. 1941. Einige Fragmente aus der geschichtlichen Entwicklung der ostbaltischen Pilzflora. - *Loodusuuri ajalo* 47(1-2): 81-145.
- Lepiksaar, J. 1938. Eesti kalastiku kujunemise loost jääajast tänapäevani. - *Eesti Kalandus* 11,12: 285-290, 302-305.
- Lepiksaar, J. 1940. Gröõni hüljesest, *Phoca groenlandica* Exl., Läänemeres, tema uue leiu puhul pronksiaegsest asualast Asvas, Saaremaal. - *Eesti Loodus* 8(2): 87-90. Lepiksaar, J. 1986. The Holocene History of Theriofauna in Fennoscandia and Baltic Countries. - *Striae* 24: 51-70.
- Lepiksaar, J. 1992. Remarks on the Weichselian megafauna (*Mammuthus*, *Coelodonta* and *Bison*) of the "interglacial" area around the Baltic basin. - *Annales Zoologici Fennici* 28: 229-240.
- Libby, W. F. 1955. Radiocarbon dating. Chicago-London-Cambridge, 175.
- Liivrand, E. 1991. Biostratigraphy of the Pleistocene deposits in Estonia and correlations in the Baltic region. Stockholm University, Department of Quaternary Research, 19. Stockholm. 114.
- Liivrand, E. 1999. Intermorainic deposits in Kammeri, Kurenurme and Viitka. - Kirsimäe, K., Ainsaar, L. (Eds.) Field Symposium on Pleistocene stratigraphy and glacial chronology, May 18-23., 1999, Institute of Geology, University of Tartu, Tartu. 33-37.
- Liivrand, E., Kessel, H., Veber, K. 1993. Palüoloogilistest uurimistest Eestis. - Viiding, H., Raukas, A. (toim.) Teaduse ajaloo lehekülgi Eestist. IX. Geoloogia rajajooni Eestis. ELUS, Tallinn: 56-72.
- Lilleleht, V. 1995. Linnud - Raukas, A. (toim.) Eesti. Loodus. Valgus, Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn. 470-478.
- Lõugas, L. 1994. Subfossil vertebrate fauna at Asva site, Saaremaa. Mammals. - Reports of the Estonian Archaeological Society, *Stilus* 5: 71-93.
- Lõugas, L. 1997. Post-glacial development of vertebrate fauna in Estonian water bodies. A palaeozoological study. *Dissertationes biologicae Universitatis Tartuensis*, 32. Tartu University Press, Tartu. 182.
- Lõugas, V. 1988. Loodusteaduslike meetodite kasutamisest Eesti arheoloogias. - Rõuk, A.-M., Selirand, J. (toim.) Loodusteaduslike meetodeid Eesti arheoloogias. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Ajaloo Instituut, Tallinn: 13-25.
- Maldre, L. 1999. Osteological Evidence for the Introduction of Farming in Estonia. - *PACT* 57: 185-190.
- Miidel, A. 1974. Settekiilude leide Põhja-Eestist. - *Eesti Geograafia Seltsi aastaraamat 1971/1972*: 17-23.
- Olsson, I. U. 1989. The ¹⁴C method. Its possibilities and some pitfalls. An introduction. - *PACT* 24: 161-177.
- Orviku, L. 1960. Über den Zustand der Palinologischen Untersuchungen in Estland (Zusammenfassung). - *Geoloogia Instituudi uurimused V*: 317-337. (vene keeles)
- Ojaveer, E.A. 1988. Baltijskije sel'di. - *Agro-promizdat*, Moskva. 206.
- Paal, J. 1997. Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon. Classification of Estonian vegetation site types. KM info- ja tehnokeskus, Tallinn. 297.
- Paaver, K. 1965. Formirovanie teriofauny i izmenchivost' mlekopitajuschich Pribaltiki v holocene., Tallinn. 494.
- Paaver, T., Lõugas, L. in print. The origin and history of fish fauna in Estonia.
- Palmeos, P. 1955. Ühest läänemeresoome keelte puunimest. - *Eesti NSV TA Toimetised* 4(1): 137-141.
- Piiper, J. 1988. Raigastvere järve ümbruse taimestiku muutused (taimede makrojäanuste analüüsi põhjal). - Rõuk, A.-M., Selirand, J. (toim.) Loodusteaduslike meetodeid Eesti arheoloogias. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Ajaloo Instituut, Tallinn: 85-96.
- Pirrus, R. 1969. Stratigraphic division of South Estonian Late Glacial deposits by means of pollen analysis. - *ENSV TA Toimetised. Keemia. Geoloogia*, 18(2): 181-191 (vene keeles).
- Pirrus, R., Raukas, A. 1996. Late-glacial stratigraphy in Estonia. - *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Geology* 45(1): 34-45. Pirrus, R., Saarse, L. 1978. Late-Glacial lake sediments in Estonia. - *Polskie Arhiwum Hydrobiologii*, 25(1/2): 333-336.
- Poska, A., Veski, S. in print. Man and Environment at 9500 BP. A palynological study of an Early-Mesolithic settlement site in South-West Estonia. *Proceedings of the 5 EPPC, Acta Palaeobotanica*, supplement 2.
- Punning, J.-M. 1977. Isotoobid jutustavad minevikust. Valgus, Tallinn. 133.
- Raidla, V. 1999. ¹⁴C meetodi kasutamise võimalustest Eesti põhjavete uurimisel. Bakalaurusetöö, Tallinna Pedagoogikakooli Matemaatika-Loodusteaduskonna Geoökoloogia õppetool, Tallinn. 54.
- Saarse, L. 1979. Distribution and conditions of sedimentation of limnoglacial clayey deposits in South Estonia. - *Proceedings of the Academy of Sciences of the Estonian SSR, Geology*, 28(4): 145-151 (vene keeles).
- Saarse, L., Königsson, L.-K. 1992. Holocene environmental changes on the Island of Saaremaa, Estonia. - *PACT* 37: 97-131.
- Saarse, L., Poska, A., Veski, S. 1999. Spread of *Alnus* and *Picea* in Estonia. - *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Geology* 48(3): 170-186.
- Salmi, M. 1945. Ein von der Litorinatransgression Überspültes Torflager in NE-Estland zwischen Narwa und Narwa-Jõesuu. *Acta Geographica*, 9, 4. 1-13.
- Tammet, M. 1988. Tartu keskaegsete jäätmeaukude karpoloogilise analüüsi tulemusi. - Rõuk, A.-M., Selirand, J. (toim.) Loodusteaduslike meetodeid Eesti arheoloogias. Eesti NSV Teaduste Akadeemia Ajaloo Instituut, Tallinn: 97-102.
- Thomson, P. W. 1925. Eesti soode ja järvelademete stratigraafia. - *Sookultuur* 3: 35-45.
- Thomson, P.W. 1929. Die regionale Entwicklungsgeschichte der Wälder Estlands. - *Tartu Ülikooli Geol. Inst. Toim.*, 29: 1-88.
- Thomson, P.W. 1939. Tabellarische Übersicht über das Alluvium Estlands. *Beitr. z. Kunde Estlands, Naturwissenschaftliche Reihe*, Bd. 1(½): 32-38.
- Veski, S. 1998. Vegetation History, Human Impact and Palaeogeography of West Estonia. Pollen Analytical Studies of Lake and Bog Sediments. Doctoral Dissertation. STRIAE 38. Societas Upsaliensis pro Geologia Quaternaria, Uppsala. 119+21.
- Veski, S., Lang, V. 1996. Prehistoric human impact in the vicinity of Lake Maardu, North Estonia. A synthesis of pollen analytical and archaeological results. - *PACT* 51: 189-204.
- Weisse, J.F. 1861. Die Diatomaceen des Bodenschlammes von Arensburg und Hapsal, wie auch des sogenannten Mineralschlammes

der Soolen-Badeanstalt in Staraja Russa. Mélanges Biologique d l'Acad. Imp. des Sciences d. St.-Petersbourg 3, 4.
Wohlfarth, B., Possnert, G., Skog, G. 1998. Pitfalls in the AMS radiocarbon-dating of terrestrial macrofossils. - Journal of Quaternary Science, 13(2): 137-145.

CHANGES IN THE DIVERSITY OF PLANT- AND ANIMAL-LIFE AFTER THE LAST ICE AGE IN ESTONIA

Toomas Kukk¹, Lembi Lõugas², Siim Veski³

1 EAU Institute of Zoology and Botany; 2 Institute of History; 3 TTU Institute of Geology

The predicted range of organism taxa inhabiting Estonia at the present time is around 35-45 000. Of those the existence of 24 000 taxa has been proved. Almost all of them immigrated into Estonia after the last ice age. Using the results of a variety of methods and analyses, such as radiocarbon dating,

dendrochronology, biostratigraphy, plant macrofossils and osteology we give an overview of the immigration and diversity of lifeforms (especially flora and vertebrates) after the last ice age in Estonia.

Ice started to retreat 13 500 ¹⁴C years BP from South-Estonia opening a space for arctic tundra flora and fauna immigration. Since then we may point out three major increases in the diversity of taxons in Estonia:

1. The colonization period of Older Dryas and Allerød when periglacial open tundra vegetation and animals immigrated into the ice-freed area.
2. The beginning of the climatic optimum when in connection with the improving climate and development of the saltwater Litorina Sea taxon variety increased.
3. Around 4000 BP, together with increased cattle-rearing, field cultivation and agricultural practices in general, the number of taxa, especially synanthropic, increased.

