

**Tartu Ülikool**

**Ökoloogia- ja Maateaduste Instituut**

**Soontaimede kooslusetüüpide evolutsiooniline vanus**

**Bakalaureusetöö**

**Bioloogia õppekava**

**12 EAP**

**Laurina Šinkejeva**

**Juhendaja: vanemteadur Pille Gerhold**

**Tartu 2016**

# Kokkuvõte

## Soontaimede kooslusetüüpide evolutsiooniline vanus

Käesolev bakalaureusetöö annab ülevaate erinevate tänapäevaste soontaimede kooslusetüüpide aja jooksul muutumisest ja evolutsioonilise vanuse hindamisest suuremate biogeograafiliste piirkondade kaupa. Taimestiku koosluste evolutsiooni uurimiseks kasutatakse mitmeid meetodeid nagu fossiilsed ja molekulaarsed analüüse, mis võimaldavad kooslusetüüpide vanust hinnata.

Mitmete tänapäevaste bioomide teke algas kattesemnetaimede domineerima hakkamisega hilises Kriidis ja Gondwana supermandri lahkumisega, kui levisid suures osas sarnased kooslused külmatundlike taimeliikide ja vihmametsadega. Paleotseenis ja Eotseenis toimus koosluste järsem eristumine ning hakkasid levima uued taksonid nagu näiteks kõrrelised ja liblikõielised Lõuna-Ameerikas. Eotseeni lõpus ja Oligotseeni alguses toimunud kliima jahenemine ja kuivemaks muutumine põhjustasid paljudes bioomides uutele taimekooslustele üleminekut või nende geograafilise asukoha muutust ja põhiliselt levisid kuivad metsakooslused, avatud kooslused ja kõrrelised. Miotseenis hakkasid levima turbasamblad ja tekkis perekond *Sphagnum*. Austraalias hakkas levima siis sklerofüllü bioom. Miotseenis alguses toimus ka troopilise floora levima hakkamine ja ka selle taandumine, kui kliima muutus jahedamaks ja kuivemaks Miotseeni lõpus. Samuti hakkasid Miotseeni keskel domineerima C<sub>3</sub> kõrrelised ja levima C<sub>4</sub> kõrrelised. Miotseeni lõpuks kujunesid välja mitmed tänapäevased rohumaakoolused savannides, Lõuna- ja Põhja-Ameerikas ja hakkasid domineerima C<sub>4</sub> kõrrelised. Pliotseenis levisid rohumaad jätkuvalt edasi, Austraalias toimus kõrreliste järsk levik, Aafrikas arenes välja Fynbose bioom ning 40% Aafrika metsadest. Pleistotseenis toimusid mitmed muutused Lõuna-Ameerika metsades ning Holotseenis toimus Lõuna-Ameerika kuivade pampade vahetumine niiskematega ja Põhja-Ameerika turbaraba väljakujunemine.

**Märksõnad: soontaimed, kooslused, biogeograafia, bioom, evolutsioon,**

## Summary

### Evolutionary age of habitat types of vascular plants

This study provides an overview of the evaluation of evolutionary age of different types of modern vascular plant communities in major biogeographic regions. To study the evolution of community types a number of methods are used, such as fossil and molecular analysis.

The formation of many modern biomes started when angiosperms began to dominate in the Late Cretaceous and when Gondwana supercontinent was drifting apart with the spread of largely similar communities of cold-sensitive vegetation and rainforests. In Paleocene and Eocene communities started to diverge more abruptly and new taxa began to spread, such as grasses and legumes in South America. Cooling of the climate and aridation in Late Eocene and Early Oligocene caused transition to new vegetation or changes in the geographical location of many biomes and the spread of mainly dry forests, open habitats and grasses. In Miocene the spread of peat mosses and formation of genus *Sphagnum* took place. In Australia the sclerophyll biome began to spread. In Early Miocene the spread of tropical flora took place as the climate became cooler and drier. At the end of Miocene tropical flora started to withdraw. Also C<sub>3</sub> grasses began to dominate in the Middle Miocene and the spread of C<sub>4</sub> grasses took place. By Late Miocene many modern grassland habitats in savannas, in South and North America had been developed and C<sub>4</sub> grasses began to dominate. In Pliocene grasslands continued to spread, in Australia grasses began to spread rapidly, in Africa Fynbos biome and 40% of African forests evolved. In Pleistocene a number of changes took place in the forests of South America. In Holocene South American arid pampas turned to humid pampas and peatlands were formed in North America.

**Keywords: vascular plants, habitat, biogeography, biome, evolution**

# Sisukord

Sissejuhatus .....	5
1 Aafrika .....	6
1.1 Metsad .....	6
1.2 Rohumaad .....	7
1.3 Fynbos .....	9
2 Kesk-ja Lõuna-Ameerika.....	11
2.1 Metsad .....	11
2.2 Rohumaad .....	13
3 Põhja-Ameerika.....	15
3.1 Metsad .....	15
3.2 Rohumaad .....	16
4 Euraasia .....	19
4.1 Metsad .....	19
4.2 Rohumaad .....	20
5 Austraalia .....	23
6 Savannid .....	25
7 Sood.....	29
Arutelu.....	31
Tänuavaldused.....	34
Kirjandus .....	35

LISA

## Sissejuhatus

Käesolevas töös käsitlen soontaimede kooslusetüüpe kui bioome ja ökoregioone *sensu* Olson *et al.* (2001), kes defineerisid 14 bioomi ja 867 ökoregiooni, mida piiritlevad geograafilised alad ja kliimavööndid. Tänapäevaste kooslusetüüpide väljakujunemine on toimunud pikema aja vältel, millele on kaasa aidanud välised tegurid nagu kliimamuutused ja kontinentide liikumine, mis on mõjutanud taimestikku. Oma töös uurin kooslusetüüpide vanust suuremate biogeograafiliste piirkondade kaupa.

Kooslusetüüpide vanuse määramiseks on mitmeid meetodeid. Klassikaliselt hinnati kooslusetüüpide vanust fossiilsete leidude abil. See meetod pole aga väga täpne ja sellel on ka teisi puudusi, kuna näiteks troopilistes piirkondades säilib kliima tõttu väga vähe fossiile, seega on mõnede kooslusetüüpide kohta rohkem informatsiooni kui teiste kohta (Pennington *et al.* 2004). Viimastel aastakümnetel on hakanud arenema täpsem, molekulaarse fülogeneesi meetod. Fülogeneetiline meetod põhineb sellel, et kooslusetüübid pole ajas stabiilsed, vaid muutuvad selliste protsesside tulemusena nagu (i) *in situ* evolutsioonilised muutused olemasolevate liikide morfoloogias ja mitmekesisuses; (ii) muutused olemasolevate liikide ohtruses; (iii) võõrliikide tulek; (iv) *in situ* evolutsioonilised muutused võõrliikide morfoloogias ja mitmekesisuses. Kuna protsessid (i), (ii) ja (iv) jätavad jälje liikide fülogeneesi, siis on kooslusetüübi dominantsete liikide fülogeneesi abil võimalik määrata koosluse vanust (Pennington *et al.* 2004).

Arenemas on ka vegetatsioonitüüpide käsitlemine (Bartish *et al.* 2015), kus neid saab klassifitseerida päritolu järgi vanemateks tüüpideks, kuhu kuuluvad vanad rabad ning metsad, ja uuemateks, kuhu kuuluvad noored lüüed ja ruderaalsed kooslused, või siis nende seguks, näiteks rohumaade ja metsade segu. Bartish *et al.* (2015) kontrollisid seda hüpoteesi fülogeneesi metaanalüüsidega andmebaasidest. Sellise käsitluse puhul tuleb aga erinevusi sisse näiteks kuiva või niiske asukoha puhul ning tegelikud keskkonnatingimused ja fülogenees on looduses tihti keerulisemad (Bartish *et al.* 2015).

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade kooslusetüüpide vanuse määramisest suuremate biogeograafiliste piirkondade kaupa, kasutades erinevate meetoditega tehtud erinevaid uurimusi.

# 1 Aafrika

## 1.1 Metsad

Aafrika ekvatoriaalsel alal on väga mitmekesised troopilised vihmametsad, mis on saanud areneda ilma järskude katkestusteta, mis oleks tinginud suuri väljasuremislaineid (Pennington *et al.* 2004). Tänapäeva Aafrika metsad jäävad mitmekesisuses aga siiski Lõuna-Ameerika metsadele alla: õietolmu analüüside võrdlus Aafrika ja Lõuna-Ameerika metsade vahel näitab, et jääaeg siiski mõjutas Aafrika ja Lõuna-Ameerika vihmametsade kooslust ja liigilist mitmekesisust, kuna kliima muutus kuivemaks ja jahedamaks. Selle tagajärjel muutus kuivade metsade ja savannide levik laiaulatuslikumaks, samas kui vihmametsad oli piiratud levikuga (Van der Hammen 1974). See põhjustas ka madalama liigirikkuse Aafrikas võrreldes Lõuna-Ameerikaga, kuna Aafrika jaoks oli kliimamuutuste mõju suurem ja kohanemine raskem (Plana 2004).

Aafrika troopilistes vihmametsades ja kuivemates puistutes domineerivad katteseemnetaimed ning nende tekkimise ja evolutsiooni järgi on võimalik näidata metsade võimalikku vanust (Plana 2004). Kõige varasemad andmed katteseemnetaimede domineerimisest Aafrika metsades pärinevad juba ajast umbes 100 miljonit aastat tagasi (Morley 2003), kuid sel ajal puudusid veel katteseemnetaimede puude taksonid (Jacobs 2004).

Hilises Kriidis ja varases Paleotseenis (umbes 77-55 miljonit aastat tagasi) oli Aafrika isoleeritud teistest mandritest ning asetses 15 kraadi lõunapool tänapäevasest asukohast. Kliima stabiilsuse ja asukoha tõttu oli sel ajal suur osa Põhja-Aafrikast kaetud vihmametsaga ja Lõuna-Aafrika lähistroopilise vihmametsaga (Plana 2004). Kriidi lõpus toimunud massväljasuremise käigus kadus õietolmu andmete põhjal umbes 50% paljasseemnetaimede mitmekesisusest (Plana 2004).

Õietolmu analüüsid tänapäeva vihmametsades olevatest olulistest taksonitest nagu liblikõielised (*Leguminosae*), piimalillelised (*Euphorbiaceae*), annoonalised (*Annonaceae*) ja sugukond  *Icacinaceae*, näitavad, et tänapäeva troopilise vihmametsa taimestik oli Aafrikas olemas juba Paleotseeni alguses (umbes 64 miljonit aastat tagasi) (Jacobs 2004). Mahenge lubjakivi lavamaalt Tansaaniast pärit andmed näitavad, et liblikõielised domineerisid esmaselt

puistus, mis tekkis troopilises Aafrikas Eotseeni keskpaigas (umbes 46 miljonit aastat tagasi) (Jacobs & Herendeen 2004). Eotseeni lõpus toimunud kliima jähnemine viis paljude palmi liikide väljasuremiseni ja üldise mitmekesisuse vähenemiseni vihmametsades, kuigi see ei mõjutanud kontinendi floorat väga suurel määral (Plana 2004). Troopilise Aafrika sisemaal tekitas kliima taimedele veestressi, kuid kõrgematel laiuskraadidel oli niiskem ja soojem kliima ning õietolmu analüüsid näitavad väga mitmekesist metsakooslust Lääne-Aafrika madalikul hilises Eotseenis ja Oligotseenis (umbes 37-25 miljonit aastat tagasi) (Jacobs 2004). Etioopiast pärit makrofossiilid ja õietolmu analüüsid viitavad ka laiaulatuslikele kuivematele metsakooslustele Oligotseenis (Jacobs 2004).

Aafrika kliimat ja geoloogiat kujundasid suures osas Miotseenis aset leidnud sündmused. Miotseeni esimeses pooles toimus kliima kuivemaks muutumine, mis põhjustas ka vihmametsade ja kuivemate metsade asukoha muutust ja üleminekut puis-savannideks (Plana 2004). Lääne-Keenias näitavad imetajate fossiilid metsaga kaetavust varases Miotseenis (Jacobs *et al.* 1999). Hiliseks Miotseeniks (7 miljonit aastat tagasi) oli vulkaanilise tegevuse tõttu suur osa Aafrika tänapäevasest topoloogiast väljakujunenud ning vihmametsad olid kitsendatud väikestele maaosadele kõrgendikel ja jõgedäärsetel madalikel (Plana 2004). Õietolmu andmed näitavad, et varases Pliotseenis (5-3,5 miljonit aastat tagasi) oli niiskem kliima, vihmametsade mitmekesisus suurenes ning madalikel tekkisid refuugiumid, mis olid eraldatud savannide ja mäestikega ning mis aitasid vihmametsadel püsida ja areneda järgnevate kliima kõikumiste ajal (Plana 2004). Molekulaarsed analüüsid näitavad, et 40% tänapäevastest liikidest on pärit Pliotseenist ja Pleistotseenist (ehk nad ei ole vanemad kui 5 miljonit aastat), kui Aafrikas eksisteerisid refuugiumid (Plana 2004).

## 1.2 Rohumaad

Lõuna-Aafrika rohumaad levivad põhiliselt kuivades tingimustes, aga ka jahedates tingimustes, mis esinevad kõrgemates vööndites (Bredenkamp *et al.* 2002). Nii kuivus kui jahedus takistavad nende üldiselt troopiliste alade puudega asutamist (Bredenkamp *et al.* 2002). Hilises Kriidis oli Põhja-Aafrika kaetud troopilise vihmametsaga, mis võis ulatuda isegi kuni Lõuna-Aafrikani (Bredenkamp *et al.* 2002). Kainosoikumist alates arenesid Lõuna-Aafrikas välja tänapäevastele bioomidele sarnased kooslusetüübid (Scott *et al.* 1997). Lõuna-

Aafrika rohumaad on looduslikud ja nad on tekkinud kliima muutuste tõttu: troopiliste metsade asemel hakkasid suurenenud kuivuse tõttu levima avatud lähistroopilised puistud (savannid), millele järgnes Eotseenis-Oligotseenis rohumaade teke, põhjustatuna madalamast temperatuurist ja kontinendi kerkimisest (Bredenkamp *et al.* 2002). Kõrreliste levik alates Kainosoikumist on põhjustanud ühe Maa suurima ja dominantsema bioomi tekke, milleks on parasvöötme ja troopilised rohumaad, mis on tekkinud metsade arvelt (Strömberg 2011).

Õietolmu analüüsid viitavad kõrreliste olemasolule Põhja-Aafrikas juba Hilis-Kriidis, vahetult enne Paleotseeni (umbes 70 miljonit aastat tagasi). Kõrrelised hakkasid teatud piirkondades domineerima hilises Eotseenis, kuigi on ebaselge, kas kliima muutumise tõttu muutusid kuivemaks troopilised metsad või märgalad, millel domineerisid kõrrelised (Jacobs & Herendeen 2004). Eotseeni keskpaiga taimestik Põhja-Aafrikast ja Tansaania keskosast toetab teooriat võrdlemisi avatud kooslustest kontinendi siseosas, kuid tõendeid kõrreliste olemasolule on vähe (Jacobs & Herendeen 2004). Põhja-Aafrika loomastik Eotseenis ja kuni Miotseeni keskpaigani viitab metsaga kaetud elupaikadele, kuid taimestik Põhja-Aafrika rannikuosas viitab kuivadele ja avatud kooslustele Oligotseeni keskpaigaks (Strömberg 2011). Ugandas viitavad taime fossiilid rikkalikule kõrreliste olemasolule ja mullafossiilid ning kuivusele kohanenud kaheidulehelised näitavad rohumaade kooseksisteerimist vähem avatud puistute ja metsadega varases Miotseenis (Jacobs 2004).

Taimefossiilide andmed hilisest Oligotseenist ja varasest Miotseenist viitavad kuivadele ja märgadele metsadele ja puistutele Ida-Aafrikas (Massini *et al.* 2010). Keeniast Fort Ternanist pärit andmed - kivistunud õietolmu ning eoste kogumid, anatoomiliselt säilinud lehed, loomastiku funktsionaalne morfoloogia, kabiloomade hambad, mullafossiilid ja süsiniku isotoobid mullastiku karbonaatidest - viitavad heterogeensetele elupaikadele Miotseeni keskpaigas, avatud rohumaadele, kus kasvab ka puid ja ülekaaluliselt C<sub>3</sub> fotosünteesirajaga kõrrelisi (Cerling *et al.* 1997a; Jacobs *et al.* 1999). Nigeri jõesuudmest pärit õietolmu andmed suurenevad 2%-lt varases Miotseenis kuni >50%-ni 8,2 miljonit aastat tagasi ja varem, mis viitab täielikult avatud rohumaade tekkimisele alles hilises Miotseenis ja varases Pliotseenis (Morley & Richards 1993). Õietolmu analüüsid näitavad, et Pliotseeniks olid Ida-Aafrikas rohumaad laialt levinud (Bonnefille 1995). Herbivooride, eriti näriliste olemasolu, viitab elupaikade avatumaks muutumisele Lõuna-Aafrikas varaseks Miotseeniks ning avatud, tulealtite ja kõrreliste domineerimisega rohumaade laienemisele hilises Miotseenis ja varases Pliotseenis (5-4 miljonit aastat tagasi) (Jacobs *et al.* 1999).

Meresetetest pärit mulla- ja lehtede fossiilid, millest süsiniku isotoobi andmed näitavad, et C<sub>4</sub> kõrrelised moodustasid väikest osa Ida-Aafrika taimestikust juba 16 miljonit aastat tagasi, kuid muutusid dominantseks alles 5 miljonit aastat tagasi (Levin *et al.* 2004). Samas läksid mõned Ida-Aafrika kabiloomade rühmad üle põhiliselt C<sub>4</sub> dieedile isotoobi andmete põhjal juba 9 miljonit aastat tagasi (Edwards *et al.* 2010). Mullakarbonaadid ja isotoobid näitavad C<sub>4</sub> kõrreliste kindlat olemasolu Ida-Aafrikas 7-8 miljonit aastat tagasi, kuid nad levisid laiemalt alles Pliotseeni lõpus ja Pleistotseeni alguses (Segalen *et al.* 2007). Süsiniku isotoopide ( $\delta^{13}\text{C}$ ) analüüsid kabiloomade hambaemalidest ja silerinnaliste lindude munakoortest Aafrika erinevatest osadest näitavad, et selgroogsed herbivoorid Lõuna-Aafrikas läksid üle põhiliselt C<sub>4</sub> dieedile alles 4-5 miljonit aastat hiljem kui Ida- ja Kesk-Aafrikas. See viitab C<sub>4</sub> kõrreliste leviku laiuskraadilisele sõltuvusele (Segalen *et al.* 2007).

### 1.3 Fynbos

Fynbos on bioom, mis asub Kapi poolsaarel Lõuna-Aafrika vabariigis. Vahemerelised Lääne-Kapimaa põõsastikud on maailmas liigirikkuse ja suure endeemsete liikide arvu poolest ühel kõrgeimal kohal (Linder & Hardy 2004). Peter Goldblatt (1978) populariseeris termini CFR (Kapi floristiline regioon), mis on Kapi poolsaare märkimisväärse mitmekesisuse kese. CFR-i 90 000 km<sup>2</sup> suurusel alal on umbes 9000 liiki, millest 68,8% on endeemsed (Goldblatt & Manning 2002). Linder (2003) näitas, et suur osa Fynbose taimeliikidest kuulub üksikutesse klaadidesse, mis on suuresti kohapeal tekkinud ja püsinud selles bioomis alates Pliotseenist. Suurimad sellised klaadid kuuluvad sugukondadesse Restionaceae, Proteaceae, Bruniaceae, Penaeaceae ja Diosmeae. Nende klaadide tekke uurimine võimaldab määrata Fynbose kui bioomi vanust.

Liigiteke on toimunud Fynbose bioomis mitmeetapiliselt. Üks suurimaid Fynbose klaade on Aafrika Restionaceae sugukond: 350 sugukonna taimeliigist kasvab Fynboses 289 liiki (Linder & Hardy 2004). Linder & Hardy (2004) kasutasid selle klaadi vanuse metaanalüüsiks molekulaarseid andmeid kolmest erinevast analüüsist. NPRS meetod (ingl. k. *nonparametric rate smoothing*), mis vähendab eellase-järeltulija kohaliku liigitekke määra muutusi, andis vanuseks 42,8 miljonit aastat tagasi. Kohaliku kella meetodil (võttes arvesse kohalikke erinevusi liigitekke määras) hinnates algas selle klaadi teke 28 miljonit aastat tagasi

ja globaalse kella meetodil (kõikidele liikidele arvutatakse sama liigitekke kiirus) hinnates 30,2 miljonit aastat tagasi. Lisaks on teada, et viimase 20 miljoni aasta vältel pole selles klaadis erilisi muutusi toimunud, pole toimunud ka järske katkestusi fülogeneetilistes liinides ega liigitekke suurenemist (Verboom *et al.* 2003). Seega jääb Restionaceae liikide teke Fynbose bioomis vahemikku 20-42 miljonit aastat tagasi, mis on vanim kui ükski teine dokumenteeritud liigitekke selles taimestik (Linder & Hardy 2004). Teiste suurimate uuritud Fynbose klaadide (sugukondadest Brassicaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Iridaceae, Poaceae, Rhamnaceae) liigid tekkisid 7-20 miljonit aastat tagasi, kusjuures ligikaudu 15% nende klaadide tänapäevastest liikidest tekkisid Pleistotseenis ja peaaegu 40% liikidest Pliotseeni alguses (Linder & Hardy 2004).

Fynbose taimestik on erineva vanusega ning tänapäevast floorat võib seal eristada alles Pliotseeni algusest alates, umbes 5 miljonit aastat tagasi ja varem (Goldblatt 1997). Ka Linder *et al.* (1992) pakub, et suured alad fynbosest tekkisid umbes hilises Miotseenis kliima muutuse tõttu, mis põhjustas troopilist vegetatsiooni. Miotseeni keskel oli taimestik ja ala troopiline ja mägede poolt eraldatud, mis on erosioonivastastest liivakivist, võimaldades taimestikul kasvada oligotroofselt pinnasel. Troopilise kliima tõttu puudus seal kuivaperiood, kuid pooluste ja ekvaatori vahelise kliima gradiendi järsenemise ja Antarktika täieliku jäätumise tõttu tulid Antarktika külmad tõusuvoolud Lõuna-Aafrika rannikualale umbes 8-10 miljonit aastat tagasi (Siesser 1980). Tulemuseks oli suvise vihmaperioodi ärajäämine, mis põhjustas troopilise floora väljasuremise ning uute liikide tekke, kuna alles jäi ainult talvine vihmaperiood (Linder & Hardy 2004).

## 2 Kesk-ja Lõuna-Ameerika

### 2.1 Metsad

Lõuna-Ameerika metsad on põhiliselt mandri põhjaosa madalikel kasvavad troopilised vihmametsad, kuid vähemal määral leidub ka kõrgendikel kasvavaid kuivemaid metsi. Kogu Neotroopikat ning eriti Amazonase madalikku iseloomustab väga suur liigirikkus, mis arenes pidevalt Paleotseenist Pliotseenini, kusjuures Miotseenis oli Amazonas palju liigirikkam kui tänapäeval (van der Hammen & Hooghiemstra 2000).

Neogeenis toimus troopiliste liikide levik mäestike piirkonda ning mäestike liikide levik troopilistele madalikele. Neogeenis toimusid temperatuuri muutused: põhiliselt külmema temperatuuri faasid segasid faase, mis olid isegi soojemad kui tänapäeval ning üldine kliima jahenemine Neogeeni lõpus ja Pleistotseenis algav jääaeg põhjustasid paljude liikide väljasuremist madalikel (van der Hammen & Hooghiemstra 2000). Õietolmu andmete järgi hakkasid jääaja kõige külmemal perioodil mäestike liigid taanduma. Seda näitab eriti puudepiiri taandumine, mis ulatus umbes 2000 meetrini merepinnast ja oli seega 1200-1500 meetrit madalam kui tänapäeval (van der Hammen 1974). Viimasest jääajast kuni Holotseenini toimuvat temperatuuri langust jääajal ja selle järgset tõusu saab tõestada <sup>14</sup>C isotoobi andmetega kõrgematelt põhjalaiuskraadidelt. Need andmed näitavad, et Pleistotseenis asendasid jääaja maksimumil savannid osa metsadest (van der Hammen 1974). Jääaja maksimumiga samal ajal oli ka väga kuiv periood (21 000-13 000 aastat tagasi), mis põhjustas paljude järvede kuivamist (van der Hammen 1974).

Miotseeni alguses toimus mitmeid keskkonna muutusi nagu kliima soojenemine ja Andide kerkimine, mis tõid kaasa Amazonase ning Orinoco jõgede asukoha muutused, millega omakorda kaasnes ebasobiv niiskuse või temperatuurirežiim, mis põhjustas paljude taimeliikide väljasuremise (van der Hammen & Hooghiemstra 2000). Keskkonna muutused põhjustasid aga ka evolutsioonilisi muutusi, mis viisid kõrge bioloogilise mitmekesisuseni neotroopika taimestik (van der Hammen & Hooghiemstra 2000). Lisaks põhjustas taksonite evolutsiooni ja adaptiooni Andide mäestiku kerkimine (van der Hammen & Hooghiemstra 2000). Õietolmu analüüsid näitavad pidevaid kliima ja metsakoosluse koosseisu muutusi Lõuna-Ameerika loodeosas asuvas Colombias viimase 3,2 miljoni aasta jooksul Pliotseenis ja

Pleistotseenis (Hooghiemstra & Cleef 1995). Andide piirkonnas toimusid muutused eriti Pleistotseenis, kui Põhja-Ameerikast üle Panama maakitsuse levisid sinna umbes miljon aastat tagasi heitlehiste lehtpuude perekond lepp (*Alnus*) ning umbes 330 000 aastat tagasi perekond tamm (*Quercus*) põõgiliste sugukonnast (Hooghiemstra & Cleef 1995).

Metsakoosluste vahelisi erinevusi põhjustab ka erinev sademete hulk - sademeterohkemas piirkonnas, kus sademeid on üle 2000 mm aastas, on liigirikkus suurem ja domineerib vihmamets; kui sademeid on 1000-1500 mm aastas, siis on levinud kuivemad metsad (van der Hammen & Hooghiemstra 2000). Tänapäeval on Lõuna-Ameerikas põhiliselt hooajalised sademed, kuid minevikus on siin olnud erinevusi: Amazonase kaguosast pärit kliimat iseloomustavate geoloogiliste andmete põhjal arenesid Amazonase ja Andide piirkonnad veel 30 000 aastat tagasi sarnaselt, aga vahemikus 12 400 ja 8800 aastat tagasi oli Ida-Amazonas märkimisväärselt niiske ja Andide Altiplano platoo kuiv ning hooajalised sademed olid valdavamad rohkem mandri põhjaosas kui nad on seda tänapäeval (Martin *et al.* 1997).

Amazonase madaliku vihmametsa taimestiku ja Aafrika vihmametsa taimestiku vahel on sarnasusi Gondwana lahknemise algusest (umbes 100 miljonit aastat tagasi), hiljem on aga toimunud biogeograafiline isolatsioon (Pennington & Dick 2004). Amazonase vihmametsade puhul on tähtis osa võõrliikide levikul Lõuna-Ameerikasse teistelt mandritelt – Aafrikast, Põhja-Ameerikast ja Austraaliast (Pennington *et al.* 2004; Pennington & Dick 2004). Aafrika ja Lõuna-Ameerika vahel toimunud levikut näitab molekulaarne fülogenees, kus Amazoni puukooslusest 20% levis sinna palju hiljem pärast Gondwana lahknemist (Pennington & Dick 2004). Kalibreeritud fossiilise kloroplasti DNA fülogeneesi kasutades näitasid Morley & Dick (2003) samas, et mürdilaadsete seltsis oleva sugukonna *Melastomataceae* mandrite vaheline levik toimus Oligotseenis ja Miotseenis (34-5 miljonit aastat tagasi). Õietolmu analüüsid Lõuna-Ameerikast ja Aafrikast näitavad samuti, et taimede levik jätkus veel kaua pärast Gondwana lahknemist, ilmselt tuule, vee, saarte ahelate ja lindude kaudu (Morley 2003). Nii on Kainosoikumi vältel levinud Lõuna-Ameerikasse taksoneid ka Lauraasiast, kust on pärit sugukonnad *Lauraceae* ja *Annonaceae*, ja Austraaliast (Pennington & Dick 2004). Kliima muutused põhjustasid külmatundlike katteseemnetaimede põhilise leviku Kriidi lõpus ja Paleogeeni alguses, kuna kliima oli siis tunduvalt soojem (Morley 2003). Liblikõielised on laialt levinud puude sugukond Lõuna-Ameerika vihmametsades ja globaalsete fossiilsete andmete põhjal tekkisid nad Paleogeeni alguses (Pennington & Dick 2004).

## 2.2 Rohumaad

Rohumaad ehk rohtlad hõivavad üsna suurt osa Lõuna-Ameerikast, kus kutsutakse neid ka pampadeks, ning nad sarnanevad rohkem Ida-Euroopa rohumaadele kui troopilistele rohumaadele (Bredenkamp *et al.* 2002). Pampad asetsevad 32-38 laiuskraadi vahel, aastane sademetehulk jääb 500-1000 mm vahele ning keskmine temperatuur on üsna kõrge, mis põhjustab üsna kuiva kliimaga ala (Bredenkamp *et al.* 2002). Kõrreliste evolutsioon ja levik on põhjustanud rohumaa bioomi tekke metsade arvelt (Strömberg 2011). 60 % pampade kõrrelistest on C<sub>4</sub> fotosünteesilise rajaga, mis hakkas domineerima umbes 8 miljonit aastat tagasi (Edwards *et al.* 2010).

Palju informatsiooni Lõuna-Ameerika rohumaade kohta on tulnud Patagoonia regioonis aladelt (Strömberg 2011). Makrofossiilid ja palünoloogiline ehk õietolmuanalüüs näitavad, et mõned kõrrelised olid seal piirkonnas olemas juba varases Eotseenis, kuigi Eotseeni-Oligotseeni troopilistes ja parasvöötme metsades leidis neid väga vähe (Barreda & Palazzesi 2007). Varaseks Miotseeniks võis leida aga põõsastike ja rohttaimede elemente, sealhulgas haruldast kõrreliste õietolmu, mille hulk oli natukene suurenenud, mis näitas kuivade koosluste olemasolu (Barreda & Palazzesi 2007). Kuni hilise Miotseenini ei olnud kõrrelised aga laia levikuga ja põõsastike ning rohttaimedega kaetud alad olid Patagoonias üsna haruldased (Barreda & Palazzesi 2007). Venetsueela palünoloogiline analüüs näitab, et kõrrelised muutusid dominantseks juba varases Miotseenis (Strömberg 2011). See näitab ka, et Lõuna-Ameerikas tuleb avatud rohumaade ja kõrreliste levikul arvesse võtta laiuskraadilist sõltuvust (Strömberg 2011).

Eotseeni keskpaigaks koosnesid Patagoonias rohumaad umbes 50% ulatuses fütoliitidest, mis viitab kõrreliste suurele osakaalule. Kuid kuna kõrreliste fütoliite on raske alamklaadideks määrata, on ka keeruline aru saada, kas taimestik oli tüüpiline avatud kõrreliste domineeritud rohumaa (Piperno 2006). Samas analüüsid kõrreliste PACMADI klaadi vähesest olemasolust näitavad, et avatud rohumaad olid olemas 42-38 miljonit aastat tagasi (Strömberg 2011).

Eotseeni keskel ja lõpus kasvas hüpsodontsete ehk kõrgekrooniliste hammastega ja keskmise suurusega hammastega loomade hulk ja mitmeskesisus brahhüodontsete ehk madalakrooniliste hammastega loomade hulgas (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006). Hüpsodontsete ja hüpselodontsete ehk kõrgekrooniliste, aga lühikese juurega hammastega herbivooride edasine areng ja mitmekesisustumine näitas laia levikuga avatud rohumaad Patagoonias Oligotseeni lõpus, kuigi oli ka teisi loomarühme, mis näitas, et oli säilinud veel metsalappe. Miotseeni lõpuks olid seal põhiliselt hüpselodontsed loomad ja metsadele viitavad loomarühmad muutusid haruldaseks või surid välja (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006). Süsiniku isotoobi andmed Argentiina karbonaadist näitavad, et C<sub>4</sub> fotosünteesiga kõrrelised olid vähesel määral olemas juba 16,5 miljonit aastat tagasi, aga muutusid dominantseks alles 7 miljonit aastat tagasi (Kleinert & Stecker 2001).  $\delta^{13}\text{C}$  isotoopide andmed hüpsodontsete ehk kõrgekrooniliste hammastega herbivooridelt näitavad, et nad hakkasid toituma C<sub>4</sub> fotosünteesiga kõrrelistest veidi varem, umbes 8 miljonit aastat tagasi, mis toimus enne, kui kõrrelised laiemalt levima hakkasid (MacFadden *et al.* 1996).

Maapinna sooldumine ja soolaluidete moodustumine Pampa piirkonnas näitab, et kliima on hiljuti olnud kuivem, kui arvatakse. See võib olla seotud taimestiku põletamisega sealse varase elanikkonna poolt või on näha jäänukeid kuivadest Pleistotseeni tingimustest, seda näitavad nii kõrreliste õietolmu kui mäletsejate fossiilid (Bredenkamp *et al.* 2002). Prieto (2000) viitas sellele, et hilise jääaja taimestik Pleistotseenis esines põhiliselt kuivadel lagedatel rohumaadel, mis asusid pampa kesk- ja edela osas, mida tuntakse praegu pigem poolniiske kuni poolkuiva kliima poolest. Kuivade rohumaade vahetumine niiskematega toimus varases Holotseenis umbes 11 000 aastat tagasi.

## 3 Põhja-Ameerika

### 3.1 Metsad

Põhja-Ameerikas on levinud parasvööteline ja lähistroopiline metsabioom, kusjuures idas on rohkem levinud parasvööteline ja läänes lähistroopiline mets (Donoghue & Smith 2004). Selle erinevuse on põhjustanud asjaolu, et Põhja-Ameerika lääneosa kliima on muutunud aja jooksul kuivemaks, mis on põhjustanud paljude liikide väljasuremise ja liigilise koosseisu erinevise mandri idaosaga (Donoghue & Smith 2004).

Paleogeenis toimunud globaalne jahenemine põhjustas Põhja-Ameerikas levinud boreotroopiliste metsade väljasuremist või väiksemate laiuskraadide poole levimist, kuid need metsad jäid pidama Põhja-Ameerika lõunapoolsesse ossa, sest ekvaatoriaalsetesse piirkondadesse ei jõudnud nad enne Panama maakitsuse tekkimist (Morley 2003). Tänapäeval on suur osa Paleogeenis ja Neogeenis (umbes 65-15 miljonit aastat tagasi) põhjapoolkeral levinud taimeliikidest koondunud soojadele ja niisketele aladele, milleks on refuugiumid Põhja-Ameerika kagu- ja lääneosas (Milne & Abbott 2002). Molekulaarsed andmed viitavad sellele, et Ida-Aasia ja Põhja-Ameerika paljude taimeliikide lahkumine toimus 10-5 miljonit aastat tagasi (Milne & Abbott 2002). Ühtlasi on teada, et Paleogeenist alates toimivas pidevas mandritevahelises taimede levikus Beringi maakitsuse kaudu toimus külmemal perioodil (6-8 miljonit aastat tagasi) katkestus (Milne & Abbott 2002). Beringi maakitsus katkes lõplikult umbes 5 miljonit aastat tagasi (Milne & Abbott 2002). Ka geoloogiliste ja kliima andmete põhjal on suurem osa Ida-Aasia ja Põhja-Ameerika idaosaa taimestikulahkne mis toimunud viimase 30 miljoni aasta jooksul üle Beringi maakitsuse ja mitte Atlandi ookeani maahenduse kaudu, mis lahkes varem kui 30 miljonit aastat tagasi (Tiffney & Manchester 2001; Donoghue & Smith 2004).

Molekulaarsete ja fülogeneesi andmete põhjal on paljud Põhja-Ameerika parasvöötme taksonid väljakujunenud Neogeenis (Wen 2001). Molekulaarsete ja fülogeneesi andmete põhjal lahkesid termofiilsed ja igihaljad taimegrupid palju varem, fossiilsete andmete põhjal isegi varases Eotseenis (Wen 2001). Varases Eotseenis oli väga soe, millele järgnes kliima jahenemine mitme etapina, millest väljapaistvaim toimus Eotseeni ja Oligotseeni piiril. See põhjustas muutusi taimestikulis: termofiilne ning igihaljas taimestik muutus tavatumaks ja oli koondunud sobivamatele asukohtadele. Samal ajal levis taimestik, millele sobis hooajaline

kliima. Paleogeeni alguses kõrgetel laiuskraadidel olev külmale kohanenud taimestik levis Oligotseenis ja Neogeenis madalamatele laiuskraadidele, tuli aga Miotseenis toimunud kliima soojenemise ajal osaliselt tagasi (Tiffney & Manchester 2001). Miotseeni lõpus toimuva jahenemise tõttu, mis kestis Pleistotseeni jääajani, tekkis järk-järgult tänapäevane floora, mis sisaldas ka heitlehiseid puid ja rohttaimi, samas kadusid suures osas termofiilsed ning igihaljad taimed (Tiffney & Manchester 2001).

Araalialiste (Araliaceae) sugukonna uuringud näitavad morfoloogilisi erinevusi parasvöötme ja lähistroopiliste liikide vahel ja molekulaarsed fülogeneesi analüüsid näitavad, et parasvöötme araalialiste liigid on morfoloogiliselt vähem evolutsioneerunud võrreldes lähistroopilistega (Wen 2001). Ida-Aasiast ja Põhja-Ameerika idaosast pärit fülogeneetiliselt lähedased liigid olid ka morfoloogiliselt sarnasemad, seda tänu keskkonna stabiilsusele, mis säilitas nende sarnasust (Wen 2001).

### 3.2 Rohumaad

Põhja-Ameerikas kutsutakse rohumaad ehk rohtlaid preeriateks. Preeriad on sarnased Euraasia steppidega, kuna nad on parasvöötme rohumaad ning asuvad 30.-60. laiuskraadidel. Rohumaadel võivad kasvada puud, kui ei ole konkurentsi kõrreliste juurtega (Bredenkamp *et al.* 2002). Tänapäeva preeriate taimestik on segu põhjapäritolu parasvöötme ja lõunapäritolu troopilistest taimeliikidest ning 35. laiuskraadil on preeriaid võimalik jagada parasvöötme ja lähistroopiliseks osaks (Bredenkamp *et al.* 2002). Paleotseenis ja Eotseenis laiusid preeriate asemel parasvöötme ja troopilised metsad, mis asendusid põuda taluva taimestikuga, kõrreliste ja rohttaimedega (Bredenkamp *et al.* 2002). Seda taimkatte vahetust seletab järsk ja märkimisväärne globaalne jahenemine ja Kaljumäestiku kerkimine Oligotseenis (Bredenkamp *et al.* 2002).

Kainosoikumi erakordselt rohkete fossiilandmete analüüsid näitavad, et Põhja-Ameerika rohumaadel oli väga keeruline evolutsioon ning kõige varasemad kõrreliste leiud makrofossiilidest on pärit varasest Eotseenist (umbes 55 milj. a. tagasi). Erinevad analüüside meetodid näitavad kolme erinevat võimalust, kuidas ja millal hakkasid sealsed avatud rohumaad levima (Crepet & Feldman 1991).

Makrofossiilid ja kivistunud õietolmu ning eoste kogumid ehk orgaanilised mikrofosfiilid viitavad võimalusele, et Põhja-Ameerika oli Eotseeni algusest kuni keskpaigani kaetud troopilise ja lähistroopilise igihalja taimestikuga või pooleldi heitlehiste kaheiduleheliste metsadega (Strömberg 2011). Eotseeni keskel tekkisid kontinendi sisealadel avatud kuivad rohumaad, mis koosnesid kõrreliste õietolmu nappuse ja makrofossiilide analüüside järgi madalatest puudest ja põõsastest (Leopold *et al.* 1992). Avatud rohumaad, mis olid suures osas kõrrelistest vabad, püsisid Põhja-Ameerika keskosas kogu Oligotseeni vältel. Lõuna-Mehhikost pärit kivistunud õietolmu ja eoste kogumite järgi võis varases Oligotseenis kõrrelisi olla rikkalikumalt aga lõunapool, kus oli rohkem põuda (Ramirez-Arriaga *et al.* 2006). Lehtede, varte, viljade ja seemnete fossiilide kogumid ja õietolm Suurel tasandikul viitavad sellele, et avatud kõrreliste poolt domineeritud rohumaad hakkasid levima Miotseeni keskel kuni lõpus (Strömberg 2011).

Teise võimaluse puhul viitavad fütoliitide kogumikud Suurelt tasandikult metsade üleminekule avatud rohumaadeks varases Miotseenis. Avatud rohumaadel Põhja-Ameerikas toimus varases Oligotseenis (34 miljonit aastat tagasi) kõrreliste taksonoomiline mitmekesisustumine, kuid ökoloogiliselt domineerima hakkasid nad alles hilises Oligotseenis kuni varases Miotseenis (27-23 miljonit aastat tagasi) (Strömberg 2005).

Mullafossiilide andmed Suure tasandiku keskosast, Kaljumäestiku põhjaosast ja Põhja-Ameerika loodeosast viitavad kolmandale võimalusele rohumaade arenguks. Sealsed mullafossiilid näitavad, et avatud rohumaad laienesid erinevates keskkondades varases Oligotseenis, mille tagajärjeks oli segu poolkuivadest puistutest, põõsastikest, ja puhmastega kaetud rohumaadest (Retallack 2007). Mineraaliderikka pinnase olemasolu viitab kuivadele tingimustele, mis näitab, et oletatavalt C3 domineerivad madalamättalised rohumaad levisid kuivemates tingimustes varases Miotseenis (20 miljonit aastat tagasi) (Retallack 2007).

Vähesed fütoliidid C<sub>4</sub> kõrrelistest Suurelt tasandikult näitavad nende olemasolu umbes 19 miljonit aastat tagasi (Strömberg 2005). Süsiniku isotoopide analüüsid fütoliitide kogumikest näitavad, et PACMADi klaadi kõrrelised oli küllaltki levinud peaaegu kogu Miotseeni jooksul. C<sub>4</sub> PACMADi klaadid hakkasid muutuma dominantsemaks C<sub>3</sub> taimede kõrval 5,5 miljonit aastat tagasi ja 3-2 miljonit aastat tagasi toimus üleminek üle 80% C<sub>4</sub> taimedele (McInerney *et al.* 2011). Kõrreliste levik niiskematesse mullafossiilidesse viitab, et C<sub>4</sub> rohumaad kujunesid Põhja-Ameerikas välja 7-6 miljonit aastat tagasi (Strömberg 2011). Süsiniku isotoobi analüüsid hobuste hambaemalidest viitavad sellele, et mõned loomad

toitusid ainult C<sub>4</sub> kõrrelistest 6,6 miljonit aastat tagasi, enne kui C<sub>4</sub> oli muutunud domineerivaks (Passey *et al.* 2002).

## 4 Euraasia

### 4.1 Metsad

Euraasias levivad parasvöötmelised, lähistroopilised ja troopilised metsabioomid. Euraasia parasvöötme metsabioom on hästi arenenud Euroopas ning Lääne- ja Ida-Aasias (Donoghue & Smith 2004). Eotseeni ja Oligotseeni piiril toimus suur kliima jähnenemine, mis sai alguse juba Varases Eotseenis ning millele eelnes väga sooja kliimaga aeg, kus termofiilsed ja külmatundlikud liigid asusid isegi 50.-60. laiuskraadidel (Tiffney & Manchester 2001). Kliima jähnenemise käigus toimusid taimestikust muutused ning termofiilne igihaljas taimestik suri kõrgematel laiuskraadidel välja ja muutus ülejäänud Euroopas haruldasemaks (Tiffney & Manchester 2001). Oligotseenis hakkas levima hooajalise kliimaga sobiv taimestik ning Paleotseenis kõrgematel laiuskraadidel olevad metsad levisid Oligotseenis ja Neogeenis madalamatele laiuskraadidele (Tiffney & Manchester 2001). Varases Miotseenis toimuva aeglase kliima soojenemise tõttu hakkasid mitmed kadunud liigid taas levima, kuid taandusid jälle, kui kliima hakkas Miotseeni lõpus jähnenema (Tiffney & Manchester 2001). Kliima jähnenemine kestis kuni jääajani Pleistotseenis, mis põhjustas tänapäevase taimestiku, nagu heitlehiste puude ja rohhtaime teket ning levikut Euroopas (Tiffney & Manchester 2001).

Paleogeenis ja Neogeenis (umbes 65-15 miljonit aastat tagasi) põhjapoolkeral levinud liigid on nüüdseks suures osas taandunud soojematele niisketele aladele – refuugiumitesse Ida-Aasias ja Euraasia edelaosas (Milne & Abbott 2002). Ida-Aasias on molekulaarsete analüüside põhjal näha erinevus Kagu-Hiina ja Himaalaja piirkonna ning Jaapani, Korea ja Kirde-Hiina refuugiumis esinevate liikide vahel (Milne & Abbott 2002). Globaalne jähnenemine Paleogeenis põhjustas keskmistel laiuskraadidel kasvavate boreotroopiliste metsade väljasuremist või väiksematele laiuskraadidele levimist (Morley 2003). Väiksematele laiuskraadidele levimist takistas suures osas aga Vahemeri, Alpide kerkimine ja Sahara kõrb, kuid Ida-Aasias said boreotroopilised taksonid kasutada Lõuna-Hiina vihmametsi refuugiumina (Morley 2003). Kliima jähnenemine põhjustas põhjapool segunenud mesofüütsete metsade tekke (Donoghue & Smith 2004).

India maa-ala kokkupõrge Aasiaga toimus Eotseeni kesk- ja lõpuosas (50-39 miljonit aastat tagasi) ning sellel ajal asetsesid mõlemad mandriosad sarnastel laiuskraadidel ja niiske

kliimaga alal, mida näitavad sarnased setetest pärit andmed (Morley 2003). Kagu-Aasiast pärit kivistunud õietolmu ning eoste kogumid näitavad mõnede taksonite nagu prootealiste (*Proteaceae*), restioliste (*Restionaceae*) ja seebipuuliste (*Sapindaceae*) järsku levikut (Morley 1998). Need rühmad olid omased Indiale Paleotseenis ja varases Eotseenis ning pärinesid Lääne-Gondwanast, mis näitab, et katteseemnetaimed ei pärinenud Kagu-Aasia piirkonnast vaid Gondwana supermandrilt (Morley 1998). Eotseeni keskosast pärit kivistunud õietolmu ning eoste kogumid näitavad palju mitmekesisemat taimestikku kui Paleotseenis ja Eotseeni lõpus, mis viitab Kagu-Aasia taimestiku isoleeritumale arengule ning näitab, et Indiast pärit taimeliigid olid agressiivsemad ja põhjustasid Kagu-Aasias paljude endeemsete liikide väljasuremist (Morley 1998). Miotseeni keskel toimus Sunda mandrilava kokkupõrge Austraaliaga, mis põhjustas ka liikide levikut nende piirkondade vahel (Morley 1998).

## 4.2 Rohumaad

Euraasia parasvöötmes asuvad avatud kuiva rohumaad ehk rohtlat nimetatakse stepiks. Mandri piires on see bioom muutlik: lääne ja lõuna suunas muutuvad stepid killustunumaks, põhjapoolne parasvöötme stepp muutub lõuna pool aga peaaegu troopiliseks rohumaaks, tuues kaasa ka erinevused taimestikus (Bredenkamp *et al.* 2002). Eotseeni lõpus hakkas Euraasia taimestik, mis oli eelnevalt peaaegu täielikult metsane, muutuma kuivade tingimuste tõttu rohumaale sarnasemaks (Pott 1995). Kuivade ja kuumade Lääne- ja Kesk-Euroopa steppide geograafiliselt eraldi paiknemine viitab sellele, et nad on jääajajärgsed reliktid ning tänapäeval pool-looduslikud, mis tähendab seda, et tulekahjude või inimtegevuse puudumisel nad metsastuksid (Pott 1995). Euraasias on põhjalikult uuritud rikkalikud Neogeeni fossiilid, mille abil saab hästi iseloomustada kolme regiooni: Lääne-Euraasia, Lõuna-Aasia ja Hiina (Strömberg 2011).

Lääne-Euraasiast on teada, et kõrreliste makrofossiilide ja õietolmu andmetel leidis kõrrelisi varases Eotseenis Inglismaal, ülejäänud Lääne-Euraasias olid nad aga haruldased (Strömberg 2011). Kuigi Põhja- ja Kesk-Euroopa olid valdava aja Kainosoikumist metsaga kaetud, siis Miotseenis tõusis kõrreliste osatähtsus Lõuna- ja Lääne-Euraasias (Kovar-Eder *et al.* 2008). Õietolmu analüüsid viitavad avatud taimestikuga rohumaale Vahemere idaosas Kreekas, kus oli rohkelt kõrrelisi ja üha rohkem kuivusele kohanenud puid hilises Miotseenis

(umbes 10-7 miljonit aastat tagasi) (Ioakim et al. 2005). Fütoliitide kogumid Türgist ja ümberkaudsetelt aladelt näitavad, et avatud rohumaade dominantsemaks muutumine leidis aset varases Miotseenis (Strömberg 2011). Suuremas osas Miotseenis annavad fütoliitide andmed mõista, et puudega kaetavuses oli märkimisväärseid erinevusi, kuna leidis kõrrelistega domineerivaid metsastunud piirkondi, mis muutusid üldisemalt sarnasemaks ja avatumaks alles hilises Miotseenis (Strömberg *et al.* 2007). Mulla fossiilsed andmed on Lääne-Euraasias üpris harvad, kuid mullafossiilid Miotseeni keskelt (umbes 15 miljonit aastat tagasi) Paşalarist Türgist viitavad kuivadele heitlehiste puistutele (Bestland 1990), mis läheb kokku teiste ettekujutustega avatud kuivadest kooslustest hiljemalt Miotseeni keskpaigaks.

Varases Miotseenis domineerisid Lääne-Euraasias brahhüodontsed ehk madalakrooniliste hammastega kabiloomad, mis viitab lähistroopilistele metsadele (Eronen *et al.* 2010). Miotseeni keskel asendusid need Vahemere idaosas vähehaaval hüpsodontsete ehk kõrgekrooniliste hammastega ja keskmise suurusega hammastega loomastikuga, mis viitab kuivadele avatud kooslustele (Strömberg 2011). Herbivooride hammaste analüüsid Vahemere idaosast on tuvastanud erinevaid dieete kõrrelistest toitujatest kuni lehtedest-viljadest toitujateni, mis viitab sellele, et Miotseeni kesk- ja hilisosas võis loomastik hõivata pigem kõrreliste domineerimisega metsastunud piirkondi tüüpiliste savannide asemel (Strömberg 2011). C<sub>4</sub> fotosünteesilise rajaga kõrreliste õietolm moodustab Edela-Euroopas 26-62% varases Oligotseenis, mida näitavad kivistunud õietolmu ja eoste analüüsid (Urban *et al.* 2010). Süsiniku isotoobi analüüsid mullafossiilidest ja kabiloomade hambaemalidelt näitavad, et Neogeenis oli Lääne-Euraasias ülekaalus C<sub>3</sub> taimestik (Quade *et al.* 1994).

Lõuna-Aasias, Nepali keskosas moodustab õietolm kivistunud õietolmust ja eoste analüüsides 10-35%, mis näitab, et kõrrelised olid seal keskmiselt levinud hilises Miotseenis, kuid õietolmu protsent kasvas >90% vahemikus 8,5 ja 6,5 miljonit aastat tagasi (Hoorn *et al.* 2000). Süsiniku isotoobi ja kabiloomade hambaemalide analüüsid näitavad, et mõned herbivoorid hakkasid toituma domineerivalt C<sub>4</sub> kõrrelistest umbes 8,5 miljonit aastat tagasi (Badgley *et al.* 2008).

Kuigi Kirde- ja Lõuna-Hiina olid suures osas kaetud niiskete, parasvöötme ja lähistroopiliste metsadega, kivistunud õietolm ja eosed näitavad, et kuivusele kohanenud puhmastega avatud kooslused tekkisid seal Paleogeenis (Paleotseenist Oligotseenini) (Leopold *et al.* 1992). Kõrrelised olid haruldased kuni varase Miotseenini, kuid levisid Miotseeni keskel ja lõpus itta ja lõunasse (Jiang & Ding 2009). Varaseimad imetajate tõendid

avatud elupaikadest on Eotseeni-Oligotseeni piiril, kui loomastikus domineerisid hüksodontsed ehk kõrgekrooniliste hammastega ja igemest mööda ulatuva hambaemaliga närilised ja jäneselised, kes olid asendanud varem domineerivad kabjalised (Yuanqing *et al.* 2007). Varases Miotseenis oli loomastik Hiina lääne-ja keskosas rohkem hüksodontsem kui mujal Euraasias ja see jätkus kogu Miotseeni vältel, viidates samuti avatud elupaikadele (Eronen *et al.* 2010).

## 5 Austraalia

Austraalia on valdavalt kuiva kliimaga kontinent, millel on väga suure liigirikkusega piirkondi ja mitmekesine taimestik paljude kooslustega nagu kuivad rohumaad, poolkuivad skleromorfsed põõsastikud, puhmastikud ja rohumaad kõrgematel altituudidel ning troopilised vihmametsad (Hill 2004). Taimede fossiilsed andmed näitavad, et tänapäeva taimestikus on elemente vihmametsadest, mis katsid Austraaliat, kui see oli veel ühenduses Gondwanaga (Hill 2004). Hilises Kriidis (umbes 98-65 miljonit aastat tagasi), kui Austraalia oli veel ühendatud Lõuna-Ameerika, Lääne-Antarktika ja Uus-Meremaaga, toimus paljude taime- ja loomarühmade teke ning suur osa tänapäevasest Austraalia taimestikust pärineb just sellest ajast (Hill 2004). Viimase 40 miljoni aasta jooksul on Austraalia taimestikku toimunud ka palju kauglevi ning muutusi taimestikus on põhjustanud ka inimeste saabumine Austraaliasse (Hill 2004). Austraalia taimestiku ajalugu peegeldavad fossiilsed andmed õietolmust ning eostest, makrofossiile leidub vähem (Crisp *et al.* 2004).

Suuremad floora elemendid olid Paleotseeniks juba välja arenenud, kuid looduslikud rohumaad arenesid Eotseeni lõpus kliima kuivemaks ja jahedamaks muutumise tõttu ning tänapäevased rohuakooslused hakkasid tekkima ilmselt Oligotseenis, kus kõige laiemalt levis spinifekshein (*Spinifex*) (Bredenkamp *et al.* 2002). Austraalia lahknemine Antarktikast umbes 30 miljonit aastat tagasi põhjustas muutusi kliimas (Crisp *et al.* 2004). Molekulaarsed fülogeneesi andmed näitavad 25-10 miljonit aastat tagasi kliima jahedamaks, kuivemaks ja sessoonsemaks muutumist ning Austraaliale erilise sklerofüllii bioomi kiiret levikut, kus domineerisid perekonnad eukalüpt (*Eucalyptus*), akaatsia (*Acacia*) ja sugukond kasuariinlased (*Casuarinaceae*) (Crisp *et al.* 2004).

Varases Eotseenis levisid Lõuna-Austraalias rohked troopilised ja lähistroopilised vihmametsad (Hill 2004). Eotseeni keskpaigast-lõpust pärit kivistunud õietolmu ning eoste kogumid näitavad, et vihmametsadega koos eksisteeris sklerofüllii taimestik (Martin 2006). Eotseeni lõpus ja Oligotseeni alguses toimuv kliima jahenemine põhjustas paljude troopiliste katteseemnetaimede väljasuremist, millele järgnes varases Miotseenis soe ja niiske kliima ning suur mitmekesisus metsakooslustes (Martin 2006). Miotseeni keskel hakkas kliima muutuma kuivemaks ja jahedamaks, kuni hiliseks Miotseeniks oli kliima niivõrd kuiv ja jahe, et suur osa vihmametsadest Kesk- ja Kagu-Austraalia sisemaal oli muutunud sklerofüllii

metsaks (Martin 2006). Fütoliitide andmed näitavad kõrreliste haruldust Miotseenis, kuid järsku levikut 4 miljonit aasta tagasi, jõudes rohkuse haripunkti 2,5 miljonit aastat tagasi (Strömberg 2011).

Austraalia ja Kagu-Aasia vaheline üksikute liikide levik algas Oligotseeni lõpus, kuid suurem kokkupõrge Kagu-Aasia Sunda mandrilava ja Austraalia vahel toimus Miotseeni keskel, mis põhjustas rohkemate liikide migratsiooni Austraalia ja Kagu-Aasia vahel (Morley 1998). Ida-Austraalia vihmametsades on samuti vähesel määral Kagu-Aasia päritoluga taimestikku (Morley 2003).

Vaikse ookeani ja Austraalia laama kokkupõrkel hilises Miotseenis ja Pliotseenis (umbes 10 miljonit aastat tagasi) moodustusid mäestikud Põhja-Austraalias ja Uus-Meremaal (Sanmartin & Ronquist 2004). Uus-Meremaal kerkis Kaikoura mäestiku piirkond, millel tekkisid rohumaad Pliotseenis, kui kliima jahenes kuni jääajani Pleistotseenis (Bredenkamp *et al.* 2002). Tulekahjud ja karjatamine põhjustasid seal rohumaade levikut varem lõunapöogi (*Nothofagus*) metsaga kaetud piirkondadesse (Bredenkamp *et al.* 2002). Pliotseenis (umbes 5-1,8 miljonit aastat tagasi) hakkasid Kagu-Austraalias avatud rohumaad kliima kõikumiste tõttu metsi asendama (Hill 2004). Hilises Pliotseenis toimus järsk üleminek parasvöötme vihmametsadelt kõrreliste poolt domineeritavatele kooslustele Lake George piirkonnas Canberra lähedal (Hill 2004).

## 6 Savannid

Savann on üks suurimaid maismaa bioome, mis on eriti levinud Aafrikas. Troopilised ja lähistroopilised savannid jäävad ekvatoriaalsete vihmametsade ja kõrbete ning poolkõrbete vahele ja asuvad Aafrikas, Austraalias, Lõuna-Ameerikas ja ka Lõuna-Indias (Huntley & Walker 1982). Laiemas mõttes on savannile iseloomulik avatud rohumaa koos põõsaste, lõikheinaliste ja üksikute puudega (Sankaran *et al.* 2005). Troopilisi ja lähistroopilisi rohumaid saab jaotada kõrgemate rinnete järgi. Rangemalt klassifitseerides nimetatakse savannideks rohumaid, kus on olemas puu- ja puhmarinne. Kuna reaalsuses toimub üleminek rinnete olemasolus järk-järgult, kasutatakse mõistet savann laiemalt troopiliste ja lähistroopiliste rohumade kohta. Savanni, kus kasvavad puud, võib nimetada puis-savanniks, ilma puudeta ala aga rohumaa savanniks. Sademete rohkus on põhiline erinevus metsa- ja rohumade vahel. Ühtlase ja kõrge sademete hulgaga ala on sobiv troopiliste vihmametsade kasvuks, pikem kuivaperiood on sobiv aga rohumade arenguks (Bredenkamp *et al.* 2002). Lisaks on rohumade arengule kaasa aidanud ka metsapõlengud (Bond *et al.* 2003).

Mõned autorid on veendumusel, et savannid evolutsioneerusid koos C<sub>4</sub> fotosünteesilise raja tekkega (Sage 2004), mis võimaldas suuremat fotosünteesi efektiivsust globaalse kliimamuutuse tagajärjel kõrgeenenud temperatuuri ning vähema õhus leiduva süsihappegaasi puhul (Beerling & Osborne 2006). Samaaegne metsa taandumine savannide eest ja metsa niiske mikrokliima kadumine suurendas veelgi piirkonna ariidsust (Bouchenak-Khelladi & Hodkinson 2011). Puud aga kasutavad evolutsiooniliselt hoopis C<sub>3</sub> fotosünteesilist rada. Kahe fotosünteesilise raja erinevus on jätnud jäljed süsiniku isotoopidesse taimedes, pinnases ja herbivooride hammastes. C<sub>4</sub> fotosünteesilist rada kasutavate taimede biomassi järsust tõusust võis järeldada rohumade hüppelist laienemist maailmas umbes miljoni aasta jooksul, millega paigutub tänapäevane savanni koosluse algus hilisesse Miotseeni ajastikku, umbes 8 miljonit aastat tagasi (Cerling *et al.* 1997b). Teised autorid väidavad, et üheks C<sub>4</sub> taimede leviku laienemise põhjuseks võis küll olla CO<sub>2</sub> vähenemine atmosfääris, mis põhjustas C<sub>3</sub> taimede fotosünteesilise aktiivsuse langemist allapoole C<sub>4</sub> taimede oma (Cerling *et al.* 1997b), kuid CO<sub>2</sub> tase hakkas langema juba Oligotseenis, jõudes kriitilise piirini juba 20 miljonit aastat varem (Pagani *et al.* 2005). Seega ei saa CO<sub>2</sub> vähenemine olla ainus põhjus C<sub>4</sub> savanni laienemisel, kuid täpseid põhjuseid ei ole veel teada (Beerling & Osborne 2006).

Savanni kui bioomi tekke paigutumist Miotseeni kinnitavad ka Keeniast leitud karbonaadi setted, kuhu on salvestanud segunenud C<sub>3</sub> ja C<sub>4</sub> taimestikku juba alates 15 miljonist aastat tagasi, kuid herbivooride hambaemal on näha üleminekut eksklusiivselt C<sub>4</sub> taimede dieedile vahemikus 8,5 ja 6,5 miljonit aastat tagasi (Morgan *et al.* 1994). Cerling *et al.* (1997b) dokumenteerisid herbivooride hambaemalide süsiniku isotoopide abil samuti, et hobused ja elevantid hakkasid Keenias tarbima põhiliselt C<sub>4</sub> taimi ajavahemikus 8-6 miljonit aastat tagasi.

C<sub>4</sub> fotosünteesilise raja ja savannide tekkimisega seostatakse ka teisi põhjuseid. Kliima muutust mõjutavad muuhulgas ka tuli ja suits (Andreae *et al.* 2004; Koren *et al.* 2004), mistõttu põlenguid seostatakse C<sub>4</sub> savannide ökosüsteemide tekkega. Tule ja herbivooride mõjul taimestikule on paralleele, kuna mõlemad tarbivad suurt osa taimestikust ja on võimelised muutma biomassi või seda kontrolli all hoidma. Suure muutuse puhul biomassis võivad muutuda ka ökosüsteemid (Bond & Keeley 2005). C<sub>4</sub> savannid on kõige sagedamini kulutulega põlevad ökosüsteemid maailmas, kus põlengud toimuvad tavaliselt iga 2-3 aasta tagant, harvem veel tihedamini (Hoffmann *et al.* 2002).

Savanni põlengutes tekivad söestunud kõrreliste kutiikulid, mille rohkuse järsku suurenemist on täheldatud Atlandi ookeani setetes, Nigeri jõesuudmes, ja mille pärinemise võib dateerida samuti 8 miljonit aastat tagasi (Morley & Richards 1993; Retallack 2001). Varajasse Miotseeni on Nigeri jõesuudmes dokumenteeritud 2% kõrreliste õietolmu fossiilides ning söestunud kutiikuleid ei leitud nendes proovides üldse. Miotseeni keskpaigani (umbes 16 miljonit aastat tagasi) kasvas õietolmu hulk 10%-ni ja söestunud kutiikuleid oli 2%. Märkimisväärne kasv toimub mõlemas hilise Miotseenini (umbes 8,2 miljonit aastat tagasi) ning pärast seda, kus kõrreliste õietolmu hulk on ligikaudu 50% ja söestunud kutiikuleid maksimaalselt 30%. See näitab Lääne-Aafrikas savannide teket. Ida-Aafrika kohta on õietolmu ja makrofossiilide andmed lünklikud ja keerulisemad kui Nigeri jõesuudme andmed, samas võib leida loomastiku ja isotoobi andmeid (Jacobs 2004). Puude anatoomilised tõendid viitavad hooajaliselt kuivale keskkonnale (Jacobs 2004). Pliotseeni ja nooremad õietolmu analüüsid on pidevalt registreerinud kõrreliste õietolmu vähemalt 50%, viidates laiaulatuslikule kõrreliste katvusele (Bonnefille 1995).

Savanni-metsa piiril Amazonase piirkonnas täheldati meteoroloogilistes uuringutes, kuidas „tule-kliima tagasiside“ hüpotees on seotud kahte tüüpi tsüklitega taimestiku tulekahjudes. Esimeses tekitavad tulekahjud musta suitsu aerosoolosakesi, mis absorbeerivad

päieškiirguse, mille tõttu tõuseb atmosfääris temperatuur ja väheneb puhas energiavoog maapinnani (Menton *et al.* 2002). Hüdroloogilises tsüklis põhjustab see aurustumise aeglustumist, pidurdab pilvede moodustumist ning vähendab sademeid (Andreae *et al.* 2004). Sellised tulekahjud mõjutavad puude suremust, suurendavad põuda ja põhjustavad ka C<sub>4</sub> taimede leviku laienemist (Beerling & Osborne 2006). Metsi hävitavas teist tüüpi tsüklis põhjustavad tulekahjud samuti suitsu aerosoole, mis aga vähendavad pilvedes tilkade suurust, tugevdavad soojusjuhtivust ning muudavad sademed harvemaks, kuid intensiivsemaks (Koren *et al.* 2004). Need põhjustavad samamoodi puude hävimist, tulekahjusid ning soodustavad veelgi enam C<sub>4</sub> taimede levikut (Beerling & Osborne 2006). „Tulekliima tagasiside hüpotees“ võib olla piisav, selgitamaks metsade kiiret üleminekut savannideks üle kontinentide Miotseenis, ja need tsüklid aitavad kaasa savanni ökosüsteemide ökoloogilisele edukusele tänapäevalgi (Beerling & Osborne 2006).

Tulekahjude tähtsuse kohta C<sub>4</sub> fotosünteesilist rada omavate taimede levimisel on leitud veel tõendeid õietolmu ja söe analüüsides. Need pärinevad järve setetest, Wonderkraterist, Lõuna-Aafrikast, kus savannis ei kasvanud puud viimase jääaja jooksul. Sellel ajal oli ka CO<sub>2</sub> kontsentratsioon atmosfääris 50% madalam ja tulekahjud palju tihedamad kui tänapäeval. Puud hakkasid seal kasvama alles 10 tuhat aastat tagasi, kui CO<sub>2</sub> kontsentratsioonid tõusid tööstusajastu eelsele tasemele ja tulekahjude arv vähenes (Scott 2002).

Savanni kui bioomi vanust saab hinnata ka taimede fossiilsete meetodite järgi, ning see on muutunud üheks põhiliseks meetodiks savanni vanuse uurimisel pärast selle laiemalt levimist eelmise sajandi keskpaigas. Uuritakse kõrreliste fossiile, mis on põhiliselt esindatud õietolmuna. Kõrreliste õietolmu järgi on võimalik taimi identifitseerida kuni sugukonna tasemeni, mitte täpsemini. Seega kasutatakse hoopis õietolmu kogust koostise asemel, geoloogilise indikaatorina kainosoikumi aegkonna määramiseks. Enamus sugukondadest on tuultolmlejad, mille kergesti lenduvad ja hajutatavad tolmuterad panustavad fossiilide andmetesse (Jacobs 2004). Kasutada saab ka vanemaid selgroogsete fossiilide andmeid ja uuemaid andmeid stabiilsete süsiniku isotoopide kohta, mille abil on võimalik tõendada C<sub>4</sub> taimede levikut.

Üldiselt ühilduvad süsiniku isotoopide ning taimede ja selgroogsete fossiilandmed, mille järgi saab üheselt määrata savanni kui bioomi evolutsiooni. Selliste andmete järgi olid kõrrelised Lääne-Aafrikas olemas juba Paleotseenis (64 miljonit aastat tagasi), hakkasid

laienema Miotseeni keskel (16 miljonit aastat tagasi) ja hõlmasid suuri alasid hilises Miotseenis (8 miljonit aastat tagasi) (Jacobs 2004). Ida-Aafrikas toimus laienemine metsadest avatud rohumaadeks või savannideks vahemikus 12,6 ja 6,8 miljonit aastat tagasi ja suurem laienemine C<sub>4</sub> taimede dieedi järgi herbivooridel 8,5 miljonit aastat tagasi (Jacobs 2004).

## 7 Sood

Turbarabades domineerivad turbasamblad, põhiliselt perekonna *Sphagnum* ehk turbasammalde liigid. Turbasamblad katavad suurt osa boreaalsetest põhjapoolkera turbarabadest (Rydin *et al.* 2006). Turbasammalde levikut ja mitmekesisustumist põhjapoolkeral seostatakse kliima jahenemisega, mis toimus Oligotseenist Pliotseenini, põhiliselt Miotseenis, sest enne Oligotseeni ei olnud seal turbasammaldele sobivat kasvukeskkonda (Shaw *et al.* 2010). Tänapäevaste turbarabade asemel olid seal varem troopilised ja parasvöötmelised taimeregioonid ja ökosüsteemid (Shaw *et al.* 2010). Kuigi turbasamblad on põhiliselt levinud põhjapoolkeral ning seal väga hästi kohanenud külmade tingimustega, leidub neid ka lõunapoolkeral, kuid mitmed tähelepanekud näitavad, et põhjapoolkera liigid on evolutsiooniliselt vanemad kui lõunapoolkera liigid (Shaw *et al.* 2010).

Lehtsammaltaimede hõimkonna ehk brüofüütide fülogeneetilised analüüsid nukleotiidide järjestuste alusel plastiididest, mitokondritest ja tuuma genomist viitavad brüofüütide hõimkonda kuuluva perekonna *Sphagnum* tekkele üpris hiljuti (umbes 20 miljonit aastat tagasi) (Shaw *et al.* 2010). Fülogeneetilised analüüsid võrdleva morfoloogia ja fossiilide põhjal viitavad brüofüütide lahknemisele soontaimedest enne, kui viimased mitmekesisustid Paleosoikumi keskosast kuni lõpuni ehk rohkem kui 250 miljonit aastat tagasi (Shaw & Renzaglia 2004). Turbasammalde levimine põhjustas brüofüütide kui väga vana klaadi domineerimist kõrgetel laiuskraadidel asuvates soodes, mis põhjustas ka soode laienemist (Greb *et al.* 2006). Shaw (2010) näitas taksonoomiliste ja molekulaarsete analüüsides ning fülogeneetilise rekonstruktsiooniga, et lehtsammaltaimede hõimkond jagunes Paleosoikumis (vähemalt 196 miljonit aastat tagasi) kaheks suureks liiniks, millest üks tütarliin hõlmas klasse *Andreaeopsida* ja *Bryopsida* ehk lehtsamblad ja teine tütarliin hõlmas klasse *Takakiopsida* ja *Sphagnopsida* ehk turbasamblad, millest *Takakiopsida* ja *Sphagnopsida* lahkesid vahemikus 128 ja 319 miljonit aastat tagasi. Perekond *Sphagnum* mitmekesisustus aga võrdlemisi hiljuti, kuna hilisem ühine eellane peaaegu kõikide turbasammaldega oli 7-20 miljonit aastat tagasi. Molekulaarsed andmed, mida kinnitavad ka vähesed fossiilsed andmed, näitavad turbasambla perekonna liikide hiljutist ja väga järsku levikut (Shaw *et al.* 2010). Turbasambla liikide mitmekesisustumise aeg ühtib  $\delta^{18}$  hapniku isotoopide andmetega süvamerest, mis näitavad, et põhjapoolkeral toimus Neogeenis kiire

kliima jahenemine, mis algas 15 miljonit aastat tagasi ja lõppes 10 miljonit aastat tagasi (Zachos *et al.* 2001). Samaaegselt perekonna *Sphagnum* mitmekesisumisega toimus fossiilsete andmete põhjal ka boreaalsete ja arktiliste ökosüsteemide laienemine kõrgematel laiuskraadidel Miotseeni lõpus ja Pliotseenis (Elias *et al.* 2006).

Põhja-Ameerikas Floridas asub turbaraba Everglade, mis tekkis kliima muutuste ja meretaseme tõusu tõttu (Gleason & Stone 1994). Põhja-Ameerika põhjaosas hakkas jää taanduma Pleistotseeni lõpus ning Florida lõunaosas muutus kliima lähistroopiliseks, mis põhjustas niiskuse suurenemist ja hooajalist vihmasedu ja üleujutusi, mis oli vajalik Everglade'i märgala väljakujunemiseks (Gleason & Stone 1994). Meretaseme tõusu tõttu vähenes äravool, mis põhjustas turba kuhjumise. Turbaraba väljakujunemine algas Holotseeni viimases pooles, 5000 aastat tagasi (Gleason & Stone 1994).

Samuti näitavad setetest pärit andmed, et Kagu-Austraalia madalikul olid varasest Oligotseenist kuni varase Miotseenini turbasood (Hill 2004). Need läksid aga Miotseeni alguses ja keskel järk-järgult üle kuivemateks skleromorfseteks piirkondadeks, mida näitavad Kagu-Austraalia Latrobe Valley söe analüüsid (Hill 2004).

## Arutelu

Käesolevas töös püüdsin anda ülevaate tänapäevaste soontaimede kooslusetüüpide aja jooksul muutumisest ja evolutsioonilise vanuse hindamisest.

Töö tulemusena selgus, et mitmete tänapäevaste bioomide teke algas kattesemnetaimede domineerima hakkamisega hilises Kriidis (Morley 2003) ja Gondwana supermandri lahkumisega, kui levisid suures osas sarnased kooslused külmatundlike taimeliikide ja vihmametsadega (Pennington & Dick 2004). Paleotseenis ja Eotseenis toimus koosluste järsem eristumine (Pott 1995; Bredenkamp *et al.* 2002) ning hakkasid levima uued taksonid nagu näiteks kõrrelised (Jacobs 2004) ja liblikõielised Lõuna-Ameerikas (Pennington & Dick 2004; Stömberg 2011). Eotseeni lõpus ja Oligotseeni alguses toimunud kliima jahenemine ja kuivemaks muutumine põhjustasid paljudes bioomides uutele taimekooslustele üleminekut või nende geograafilise asukoha muutust (Ratallack 1997; Tiffney & Manchester 2001) ja põhiliselt levisid kuivad metsakooslused (Jacobs 2004), avatud kooslused ja kõrrelised (Strömberg 2005; 2011). Miotseenis hakkasid levima turbasamblad ja tekkis perekond *Sphagnum* (Shaw *et al.* 2010). Austraalias hakkas levima siis sklerofüllü bioom (Crisp *et al.* 2004). Miotseenis alguses toimus ka troopilise floora levima hakkamine (van der Hammen & Hooghiemstra 2000) ja ka selle taandumine, kui kliima muutus jahedamaks ja kuivemaks Miotseeni lõpus (Tiffney & Manchester 2001; Martin 2006). Samuti hakkasid Miotseeni keskel domineerima C<sub>3</sub> kõrrelised (Ratallack 1997) ja levima C<sub>4</sub> kõrrelised (Strömberg 2005). Miotseeni lõpuks kujunesid välja mitmed tänapäevased rohumaakoolused savannides (Cerling *et al.*, 1997b), Lõuna- ja Põhja-Ameerikas ja hakkasid domineerima C<sub>4</sub> kõrrelised (Edwards *et al.* 2010) McInerney *et al.* 2011). Pliotseenis levisid rohumaad jätkuvalt edasi (Jacobs *et al.* 1999), Austraalias toimus kõrreliste järsk levik (Strömberg 2011), Aafrikas arenes välja Fynbose bioom (Goldblatt 1997) ning 40% Aafrika metsadest (Plana 2004). Pleistotseenis toimusid mitmed muutused Lõuna-Ameerika metsades (van der Hammen & Hooghiemstra 2000) ning Holotseenis toimus Lõuna-Ameerika kuivade pampade vahetumine niiskemataga (Prieto 2000) ja Põhja-Ameerika turbaraba väljakujunemine (Gleason & Stone 1994).

Töö tulemusena selgus ka, et kõikide kooslusetüüpide vanus ei ole üheselt määratletav, samas kui mõnede kooslusetüüpide vanuse saab üsna täpselt paika panna.

Esiteks on kooslusetüüpide vanuse hindamine raskendatud siis, kui kooslusetüübi areng on mõjutatud välistest mõjudest nagu kliimast. Paljud muutused tänapäevaste bioomide väljaarenemises on toimunud kliimamuutuste tõttu. Kliima jahenemine ja kuivemaks muutumine on toimunud erinevatel ajaperioodidel, kusjuures kõige tähelepanuväärsemate mõjutustega on kliima muutunud Eotseeni ja Oligotseeni piiril ning Miotseeni ja Pliotseeni piiril. Nendel ajaperioodidel oli muutusi kooslusetüüpides kõige rohkem, põhiliselt toimus troopilise ja termofiilse taimestiku väljasuremine või kohastumine uutele tingimustele. Kuivemad perioodid põhjustasid avatud koosluste ja kõrreliste levimist. Külmemate ja kuivemate perioodide vahel olid soojemad ja niiskemad perioodid, mis taastasid mingil määral taimestikku.

Teiseks on kooslusetüüpide vanuse määramine raskendatud selliste koosluste puhul, kus esineb erinava päritoluga liike. Tänapäevastes kooslustes on nimelt liike, mis on väga vana päritoluga ehk tingimused nende kasvuks olid võrdlemisi soodsad ja nad ei pidanud nii palju evolutsioneeruma. Samas on ka palju hiljutisema päritoluga liike, mis võivad olla ka ühe kooslusetüübi sisesed. Näiteks rohumaa bioome on hea võrrelda liikide, põhiliselt kõrreliste, leviku järgi (samuti C<sub>3</sub> kõrreliste ülemineku järgi C<sub>4</sub> kõrreliste), kuna need domineerivad ka tänapäeval rohumaaadel.

Kolmandaks on kooslusetüüpide vanuse määramine raskendatud, kui kooslusetüübi kohta on vähe informatsiooni, näiteks troopilistes piirkondades, kus uuritav materjal nagu makrofossiilid on sooja ja niiske kliima tõttu halvemini säilinud (Pennington *et al.* 2004).

Mõnede kooslusetüüpide puhul on aga võimalik üpris hästi piiritleda tekke- ja leviku aega. Rohumaade ja savannide puhul on seda palju lihtsam öelda, kuna nad on võrdlemisi avatud kooslused kõrreliste olemasoluga ning avatud koosluste ja kõrreliste teke ja levik on tänapäevaks hästi paika pandud (Morgan *et al.* 1994; Cerling *et al.* 1997b; Kleinert & Stecker 2001; Jakobs 2004). Parasvöötme rohumaaades on palju andmeid fütoliitide, makro-, mikro- ja mullafossilide kohta. Savannides ja Lõuna-Ameerika rohumaaades on palju süsinike isotoopide andmeid herbivooride hammastest ja õietolmu fossiile (Cerling *et al.* 1997b), mis näitasid C<sub>4</sub> kõrreliste laiemalt levima hakkamist (MacFadden *et al.* 1996), kuna C<sub>4</sub> kõrrelistel levivad seal piirkondades suures ulatuses.

Kergem on määrata ka nooremaid kooslusetüüpe, kuna materjali, millest määrata, on rohkem ja see on paremini säilinud. Viimaste hulka kuulub lisaks rohumaaadele ka Fynbose

bioom (LISA 1: Pliotseen, Pleistotseen), mis on kõige hiljutisema tekkega ja spetsiifiliste taimeklaadidega, mis võimaldavad tekke paremat uurimist. Fynbose koosluse tekke uurimiseks on ka palju meetodeid: fossiilsed, mulla, õietolmu ja setete analüüsid ning isotoobi analüüsid loomade hambaemailidelt, mis täiendavad üksteist ja annavad terviklikuma ülevaate.

Keerulisem on määrata vanemaid kooslusetüüpe, kuna neil ei ole ühtset vanust ning bioom on tekkinud aja jooksul nii-öelda „mitu korda“, mis põhjustas väga erineva vanusega tänapäeva kooslused. Nendeks kooslusetüüpideks on põhiliselt troopiliste ja parasvöötme metsade piirkonnad. Näiteks Aafrika vihmametsade vanust on põhimõtteliselt võimalik määrata katteseemnetaimede järgi (Plana 2004). Kuid andmed katteseemnetaimede domineerimistest Aafrika metsades pärinevad ajast umbes 100 miljonit aastat tagasi (Morley 2003) (LISA 1: Hilis-Kriit). Nendes piirkondades levivad suures osas katteseemnetaimed, kuid need tekkisid väga ammu ja on suurel määral evolutsioneerunud, mistõttu on tänapäevaste koosluste konkreetset teket on raske määrata. Metsabioomide puhul on olnud soodsaid ja ebasoodsaid aegu, mis on olnud suures osas tingitud kliimamuutustest ning olenevalt nende üleelamisest on jõudnud liigid evolutsioneeruda või osaliselt refuugiumites säilida. Samuti on keerulisem määrata vanust soodel, kuna paljud seal domineerivad liigid on väga vana päritoluga (välja arvatud turbasamblad, mis on tekkinud üpris hiljuti, umbes 20 miljonit aastat tagasi (Shaw *et al.* 2010) ja mis on mitmekesisustunud 15-10 miljonit aastat tagasi; LISA 1: Miotseen), aga konkreetset tänapäevast kooslust on pigem nooremad. Ka on soode ja rabakoosluste vanust määravaid andmeid konkreetsete asukohtade kohta ebapiisavalt või kui on ka andmeid märgalade olemasolust minevikus, ei pruugi need kattuda tänapäevaste taimekooslustega, et hästi võrrelda eri kontinentidel olevate kooslusetüüpide teket. Lisaks eristuvad boreaalsete rabade ja soode liigiline mitmekesisus, kliima ja kooslused lähistroopilistest soodest (Gleason & Stone 1994), mis teeb nende üks ühele võrdlemise raskemaks.

## **Tänuavaldused**

Täna oma töö juhendajat Pille Gerholdi kasulike nõuannete ja kommentaaride ning toetava suhtumise ja kannatlikkuse eest, mis olid töö kirjutamisel suureks abiks.

## Kirjandus

- Andreae, M. O., Rosenfield, D., Artaxo, P. *et al.* (2004). Smoking rain clouds over the Amazon. *Science*, 303, 1337–1342.
- Badgley, C., Barry, J. C., Morgan, M. E., Nelson, S. V., Behrensmeyer, A. K., Cerling, T. E., & Pilbeam, D. (2008). Ecological changes in Miocene mammalian record show impact of prolonged climatic forcing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(34), 12145-12149.
- Barreda, V., & Palazzesi, L. (2007). Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-early Neogene: origin of arid-adapted floras. *The botanical review*, 73(1), 31-50.
- Bartish, I. V., Ozinga, W. A., Bartish, M. I., Wamelink, G. W., Hennekens, S. M., & Prinzing, A. (2016). Different habitats within a region contain evolutionary heritage from different epochs depending on the abiotic environment. *Global Ecology and Biogeography*.
- Beerling, D. J., Osborne, C. P., *et al.* (2006). The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12, 2023–2031.
- Bestland, E. A. (1990). Sedimentology and paleopedology of Miocene alluvial deposits at the Paşalar Hominoid site, Western Turkey. *Journal of Human Evolution*, 19(4), 363-377.
- Bond, W. J., Midgley, G. F. and Woodward, F. I. (2003). What controls South African vegetation: climate or fire? *South African Journal of Botany*, 69, 79-91.
- Bond, W. J., Keeley, J. E. (2005). Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 2, 387–394.
- Bonnefille, R. (1995). A reassessment of the Plio-Pleistocene pollen record of East Africa. *Paleoclimate and human evolution*, 299-310.
- Bouchenak-Khelladi, Y., & Hodkinson, T. R. (2011). Savanna biome evolution, climate change and the ecological expansion of C4 grasses. *Climate Change, Ecology and Systematics*, 156.

- Bredenkamp, G. J., Spada, F., & Kazmierczak, E. (2002). On the origin of northern and southern hemisphere grasslands. *Plant Ecology*, 163(2), 209-229.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., Ambrose, S. H., Leakey, M. G., & Solounias, N. (1997a). Dietary and environmental reconstruction with stable isotope analyses of herbivore tooth enamel from the Miocene locality of Fort Ternan, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 33(6), 635-650.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J. *et al.* (1997b). Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389, 153–158.
- Crepet, W. L., & Feldman, G. D. (1991). The earliest remains of grasses in the fossil record. *American Journal of Botany*, 1010-1014.
- Crisp, M., Cook, L., & Steane, D. (2004). Radiation of the Australian flora: what can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1450), 1551-1571.
- Donoghue, M. J., & Smith, S. A. (2004). Patterns in the assembly of temperate forests around the Northern Hemisphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1450), 1633-1644.
- Edwards, E. J., Osborne, C. P., Strömberg, C. A., & Smith, S. A. (2010). The origins of C4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science*, 328(5978), 587-591.
- Elias, S. A., Kuzmina, S., & Kiselyov, S. (2006). Late Tertiary origins of the Arctic beetle fauna. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241(3), 373-392.
- Eronen, J. T., Puolamäki, K., Liu, L., Lintulaakso, K., Damuth, J., Janis, C., & Fortelius, M. (2010). Precipitation and large herbivorous mammals II: application to fossil data. *Evolutionary Ecology Research*, 12(2), 235-248.
- Gleason, P. J., & Stone, P. (1994). Age, origin, and landscape evolution of the Everglades peatland. *Everglades: the ecosystem and its restoration*, 149-197.
- Goldblatt, P. (1978). An analysis of the flora of Southern Africa: its characteristics, relationships, and origins. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65, 369-436.

- Goldblatt, P. (1997). Floristic diversity in the Cape flora of South Africa. *Biodiversity & Conservation*, 6(3), 359-377.
- Goldblatt, P., & Manning, J. C. (2002). Plant diversity of the Cape region of southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 281-302.
- Greb, S. F., DiMichele, W. A., & Gastaldo, R. A. (2006). Evolution and importance of wetlands in earth history. *Geological Society of America Special Papers*, 399, 1-40.
- Hill, R. S. (2004). Origins of the southeastern Australian vegetation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1450), 1537-1549.
- Hoffmann, W. A., Schroeder, W., & Jackson, R. B. (2002). Positive feedbacks of fire, climate, and vegetation and the conversion of tropical savanna. *Geophysical Research Letters*, 29(22).
- Hooghiemstra, H., Cleef, A. M., Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E., & Luteyn, J. L. (1995). Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the North Andean montane forest and páramo. In Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Proceedings of a symposium, *New York Botanical Garden, 21-26 June 1993*. (pp. 35-49). New York Botanical Garden.
- Hoorn, C., Ohja, T., & Quade, J. (2000). Palynological evidence for vegetation development and climatic change in the Sub-Himalayan Zone (Neogene, Central Nepal). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 163(3), 133-161.
- Ioakim, C., Rondoyanni, T., & Mettos, A. (2005). The Miocene basins of Greece (Eastern Mediterranean) from a palaeoclimatic perspective. *Rev. Paléobiol. Genève* 24: 735-48
- Jacobs, B. F., Kingston, J. D., & Jacobs, L. L. (1999). The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 590-643.
- Jacobs, B. F. (2004). Palaeobotanical studies from tropical Africa: relevance to the evolution of forest, woodland and savannah biomes. *The Royal Society*, 393, 1450, 1573-1583.
- Jacobs, B. F., & Herendeen, P. S. (2004). Eocene dry climate and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 213(1), 115-123.

- Jiang, H., & Ding, Z. (2009). Spatial and temporal characteristics of Neogene palynoflora in China and its implication for the spread of steppe vegetation. *Journal of Arid Environments*, 73(9), 765-772.
- Kleinert, K., & Strecker, M. R. (2001). Climate change in response to orographic barrier uplift: Paleosol and stable isotope evidence from the late Neogene Santa Maria basin, northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin*, 113(6), 728-742.
- Koren, I., Kaufman, Y. J., Remer, L. A. *et al.* (2004). Measurement of the effect of Amazon smoke on inhibition of cloud formation. *Science*, 303, 1342–1345.
- Kovar-Eder, J., Jechorek, H., Kvaček, Z., & Parashiv, V. (2008). The integrated plant record: An essential tool for reconstructing Neogene zonal vegetation in Europe. *Palaios*, 23(2), 97-111.
- Leopold, E.B., Liu, G., Clay-Poole, C. (1992). Low-biomass vegetation in the Oligocene? In *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*, ed. DR Prothero, WA Berggren, pp. 399–420. *Princeton, NJ: Princeton Univ. Press*
- Levin, N. E., Quade, J., Simpson, S. W., Semaw, S., & Rogers, M. (2004). Isotopic evidence for Plio–Pleistocene environmental change at Gona, Ethiopia. *Earth and Planetary Science Letters*, 219(1), 93-110.
- Linder, H. P. (2003). The radiation of the Cape flora, southern Africa. *Biological Reviews*, 78(4), 597-638.
- Linder, H. P., & Hardy, C. R. (2004). Evolution of the species-rich Cape flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1450), 1623-1632.
- Linder, H. P., Meadows, M. E., & Cowling, R. M. (1992). History of the Cape flora. *The ecology of fynbos: Nutrients, fire and diversity*, 113-134.
- Macfadden, B. J., & Cerling, T. E. (1996). Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 103-115.

- Martin, L., Bertaux, J., Corrège, T., Ledru, M. P., Mourguiart, P., Sifeddine, A., ... & Turcq, B. (1997). Astronomical forcing of contrasting rainfall changes in tropical South America between 12,400 and 8800 cal yr BP. *Quaternary Research*, 47(1), 117-122.
- Martin, H. A. (2006). Cenozoic climatic change and the development of the arid vegetation in Australia. *Journal of Arid Environments*, 66(3), 533-563.
- Massini, J. G., Jacobs, B. F., & Tabor, N. J. (2010). Paleobotany and sedimentology of late Oligocene terrestrial strata from the northwestern Ethiopian Plateau. *Palaeontologia Electronica*, 13(1).
- McInerney, F. A., Strömberg, C. A., & White, J. W. (2011). The Neogene transition from C 3 to C 4 grasslands in North America: stable carbon isotope ratios of fossil phytoliths. *Paleobiology*, 37(01), 23-49.
- Menon, S., Hansen, J., Nazarenko, L., & Luo, Y. (2002). Climate effects of black carbon aerosols in China and India. *Science*, 297(5590), 2250-2253.
- Milne, R. I., & Abbott, R. J. (2002). The origin and evolution of Tertiary relict floras. *Advances in Botanical Research*, 38, 281-314.
- Morgan, M. E., Kingston, J. D., Marino, B. D. (1994). Carbon isotopic evidence for the emergence of C4 plants in the Neogene from Pakistan and Kenya. *Nature*, 367, 162–165.
- Morley, R. J., & Richards, K. (1993). Gramineae cuticle: a key indicator of Late Cenozoic climatic change in the Niger Delta. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 77(1), 119-127.
- Morley, R. J. (1998). Palynological evidence for Tertiary plant dispersals in the SE Asian region in relation to plate tectonics and climate. *Biogeography and geological evolution of SE Asia*, 211-234.
- Morley, R. J. (2003). Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics*, 6(1), 5-20.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., ... & Loucks, C. J. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.

- Ortiz-Jaureguizar, E., & Cladera, G. A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments*, 66(3), 498-532.
- Pagani, M., Zachos, J. C., Freeman, K. H. *et al.* (2005). Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. *Science*, 309, 600–603.
- Passey, B. H., Cerling, T. E., Perkins, M. E., Voorhies, M. R., Harris, J. M., & Tucker, S. T. (2002). Environmental change in the Great Plains: an isotopic record from fossil horses. *The Journal of Geology*, 110(2), 123-140.
- Pennington, R. T., Cronk, Q. C., & Richardson, J. A. (2004). Introduction and synthesis: plant phylogeny and the origin of major biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1450), 1455-1464.
- Pennington, R. T., & Dick, C. W. (2004). The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 359(1450), 1611-1622.
- Piperno, D. R. (2006). *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. Rowman Altamira. 304 pp.
- Plana, V. (2004). Mechanisms and tempo of evolution in the African Guineo-Congolian rainforest. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 1585–1594.
- Prieto, A. R. (2000). Vegetational history of the Late glacial–Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157(3), 167-188.
- Pott, R. (1995). The origin of grassland plant species and grassland communities in Central Europe. *Fitosociologia*, 29, 7-32.
- Quade, J., Solounias, N., & Cerling, T. E. (1994). Stable isotopic evidence from paleosol carbonates and fossil teeth in Greece for forest or woodlands over the past 11 Ma. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 108(1-2), 41-53.
- Ramírez-Arriaga, E., Prámparo, M. B., Martínez-Hernández, E., & Valiente-Baunet, A. (2006). Palynology of the Paleogene Cuayuca Formation (stratotype sections), southern

- Mexico: Chronostratigraphical and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141(3), 259-275.
- Retallack, G. J. (2001). Cenozoic expansion of grasslands and climatic cooling. *Journal of Geology*, 109, 407–426.
- Retallack, G. J. (2007). Cenozoic paleoclimate on land in North America. *The Journal of Geology*, 115(3), 271-294.
- Rydin, H., Gunnarsson, U., & Sundberg, S. (2006). The role of Sphagnum in peatland development and persistence. In *Boreal peatland ecosystems* (pp. 47-65). Springer Berlin Heidelberg.
- Sage, R. F. (2004) The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytologist*, 161, 341–370.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J. *et al.* (2005). Determinants of woody cover in African Savannas. *Nature*, 438, 846–849.
- Sanmartín, I. & Ronquist, F. (2004). Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Syst. Biol.* 53, 216–243
- Scott, L., Anderson, H. M., & Anderson, J. M. (1997). Vegetation history. *Vegetation of southern Africa*, 62-84.
- Scott, L. (2002). Microscopic charcoal in sediments: quaternary fire history of the grassland and savanna regions in South Africa. *Journal of Quaternary Science*, 17, 77–86.
- Shaw, J., & Renzaglia, K. (2004). Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany*, 91(10), 1557-1581.
- Shaw, A. J., Devos, N., Cox, C. J., Boles, S. B., Shaw, B., Buchanan, A. M., ... & Seppelt, R. (2010). Peatmoss (Sphagnum) diversification associated with Miocene Northern Hemisphere climatic cooling?. *Molecular phylogenetics and evolution*, 55(3), 1139-1145.
- Siesser, W. G. (1980). Late Miocene origin of the Benguela upwelling system off northern Namibia. *Science*, 208(4441), 283-285.
- Ségalen, L., Lee-Thorp, J. A., & Cerling, T. (2007). Timing of C 4 grass expansion across sub-Saharan Africa. *Journal of Human Evolution*, 53(5), 549-559.

- Strömberg, C. A. (2005). Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(34), 11980-11984.
- Strömberg, C. A. (2011). Evolution of grasses and grassland ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 39, 517-544.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292(5517), 686-693.
- Tiffney, B. H., & Manchester, S. R. (2001). The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. *International Journal of Plant Sciences*, 162(S6), S3-S17.
- Urban, M. A., Nelson, D. M., Jiménez-Moreno, G., Châteauneuf, J. J., Pearson, A., & Hu, F. S. (2010). Isotopic evidence of C4 grasses in southwestern Europe during the Early Oligocene–Middle Miocene. *Geology*, 38(12), 1091-1094.
- van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 3-26.
- van der Hammen, T., & Hooghiemstra, H. (2000). Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, 19(8), 725-742.
- Verboom, G. A., Linder, H. P., & Stock, W. D. (2003). Phylogenetics of the grass genus *Ehrharta*: evidence for radiation in the summer-arid zone of the South African Cape. *Evolution*, 57(5), 1008-1021.
- Wen, J. (2001). Evolution of eastern Asian–eastern North American biogeographic disjunctions: a few additional issues. *International Journal of Plant Sciences*, 162(S6), S117-S122.
- Yuanqing, W., Jin, M., Xijun, N., & Chuankui, L. (2007). Major events of Paleogene mammal radiation in China. *Geological Journal*, 42(3-4), 415-430.

# LISA

LISA 1. Uuritud kooslusetüüpides toimunud olulised muutused geoloogiliste ajastute kaupa.

Algus (milj. a. tagasi)	Ajastu	Ajastik	Sündmus kooslusetüübis (toimumise aeg)	Viide
	Kvaternaar	Holotseen	Sood - P-Am turbaraba väljakujunemine (5000 aastat tagasi)	Gleason & Stone 1994
			Savann - Lõ-Aafrikas Wonderkrateri järve setetest õietolmu ja söe analüüside järgi hakkasid savannis puud kasvama, kui tulekahjude arv vähenes (10 000 a. tagasi)	Scott, 2002
0,0115			L-Am pampas kuivade rohumaade vahetumine niiskematega (11 000 a. tagasi)	Prieto 2000
		Pleistotseen	Sood - P-Am jää taandumine, kujunes välja Everglade'i märgala (Pleistotseeni lõpp)	Gleason & Stone 1994
			L-Am metsad - Amazonase ja Andide piirkonnad hakkasid sademete, kliima poolest eristuma (30 000-12 400 a. tagasi)	Martin <i>et al.</i> 1997
			L-Am metsad - Andide piirkonnas muutused, sinna levisid u 1 milj. a. tagasi perekond lepp ( <i>Alnus</i> ) ja u 330 000 a. tagasi perekond tamm ( <i>Quercus</i> )	Hooghiemstra & Cleef 1995
			Fynbose kladidest 15% tänapäevastest liikidest tekkisid (Pleistotseenis)	Linder & Hardy 2004
2,588			L-Am metsad - jääaja algus põhjustas paljude liikide väljasuremist madalikel (Pleistotseenis)	van der Hammen & Hooghiemstra 2000
		Pliotseen	P-Am preerias üleminek üle 80% C <sub>4</sub> taimedele (3-2 milj. a. tagasi)	McInerney <i>et al.</i> 2011
			Aaf metsad - 40% tänapäevastest liikidest kujunes välja, molekulaarsete analüüside põhjal (Pliotseen-Pleistotseen)	Plana 2004
	L-Am metsad - Colombias kliima ja metsakoosluse koosseisu muutused õietolmu analüüside põhjal (viimase 3,2 milj. a. jooksul Pliotseenis ja Pleistotseenis)		Hooghiemstra & Cleef 1995	
	Aus - Fütoliitide andmete järgi kõrreliste järsk levik (4 milj. a. tagasi) jõudes rohkuse haripunkti (2,5 milj. a. tagasi)		Strömberg 2011	
	Aaf metsad - vihmametsad refuugiumites (5-3,5 milj. a. tagasi)		Plana 2004	
	Aus - Kagu-Austraalias avatud rohumaad asendasid metsi (u 5-1,8 milj. a. tagasi)		Hill 2004	

		Lõ-Aafrika rohumaad - selgroogsed herbivoorid põhiliselt C <sub>4</sub> dieedil (5-4 milj. a. tagasi)	Segalen <i>et al.</i> 2007
		Aafrika rohumaad - L-Aafrikas avatud, tulealtite ja kõrreliste domineerivate rohumaade laienemine (5-4 milj. a. tagasi)	Jacobs <i>et al.</i> 1999
		Fynbose klaadidest peaaegu 40% tänapäevastest liikidest tekkisid (Pliotseeni alguses)	Linder & Hardy 2004
5,332		Fynboses võib eristada tänapäevast floorat (u 5 milj. a. tagasi ja varem)	Goldblatt 1997
	Neogeen	P-Am metsad - Kliima jahenemise tõttu järk-järgult tänapäevase floora teke, kadusid paljud termofiilsed, igihaljad taimed (Miotseeni lõpp-Pleistotseeni jääaeg)	Tiffney & Manchester 2001
		Eur metsad - Kliima jahenemine põhjustas tänapäevase taimestiku levikut Euroopas (Miotseeni lõpp-Pleistotseeni jääaeg)	Tiffney & Manchester 2001
		P-Am preerias C <sub>4</sub> PACMADi kõrrelised dominatsemad C <sub>3</sub> kõrval (5,5 milj. a. tagasi)	McInerney <i>et al.</i> 2011
		P-Am metsad - Molekulaarsete andmete järgi Ida-Aasia ja P-Am paljude taimeliikide lahknemine, lõppes Beringi maakitsuse kadumisega (10-5 milj. a. tagasi)	Milne & Abbott 2002
		P-Am preerias süsiniku isotoobi järgi loomad toitusid ainult C <sub>4</sub> kõrrelistest (6,6 milj. a. tagasi)	Passey <i>et al.</i> 2002
		P-Am preerias C <sub>4</sub> avatud rohumaad kujunesid välja (7-6 milj. A. tagasi)	Strömberg 2011
		Eur rohumaad - Lõ-Aasias, Nepali keskosas kasvas kõrreliste õietolmu protsent >90% (8,5-6,5 milj. a. tagasi)	Hoorn <i>et al.</i> 2000
		Savann - Keenias herbivooride hambaemailis näha üleminek eksklusiivselt C <sub>4</sub> taimede dieedile (8,5-6,5 milj. a. tagasi)	Morgan <i>et al.</i> 1994; Cerling <i>et al.</i> , 1997b
		Savanni põlengutest söestunud kõrreliste kutiikulite rohkuse suurenemine Nigeri jõesuudmes (8 milj. a. tagasi)	Morley & Richards, 1993; Retallack, 2001

			Savanni tänapäevase koosluse algus, C <sub>4</sub> taimede järsk laienemine (u 8 milj. a. tagasi)	Cerling <i>et al.</i> , 1997b
			L-Am pampas domineerisid C <sub>4</sub> taimed (8 milj. a. tagasi)	Edwards <i>et al.</i> 2010
			Aafrika rohumaad - Ida-Aafrikas rohumaade täielik levik, Nigeri jõesuudmest õietolmu andmed 2 % varases Miotseenis kuni >50% (8,2 milj. a. tagasi)	Morley & Richards 1993a
		Miotseen	Eur rohumaad - Lõ-Aasias C isotoobi, kabiloomade hambaemalide analüüside järgi toitused mõned herbivoorid domineerivalt C <sub>4</sub> kõrrelistest (u 8,5 milj. a. tagasi)	Badgley <i>et al.</i> 2008
			Fynbos - Antarktikas külmad tõusuvoolud L-Aafrika rannikualale, troopilise floora väjasuremine, kuna suvine vihmaperiood jäi ära (8-10 milj. a. tagasi)	Siesser 1980; Linder <i>et al.</i> 1992; Linder 2003
			Ida-Aafrika rohumaad - kabiloomad põhiliselt C <sub>4</sub> dieedil isotoobi andmete põhjal (9 milj. a. tagasi).	Edwards <i>et al.</i> 2010
			Eur rohumaad - õietolmu analüüside järgi avatud taimestikuga rohumaad Vahemere idaosas Kreekas (umbes 10-7 milj. a. tagasi)	Ioakim <i>et al.</i> 2005
			L-Am metsad - Amazonas palju liigirikkam kui tänapäeval, taksonite evolutsiooni ja adaptatsiooni põhjustas Andide mäestiku kerkimine (Miotseen)	van der Hammen & Hooghiemstra 2000
			Eur metsad +Aus - Sunda mandrilava kokkupõrge Austraaliaga, liikide levik Austraalia ja Kagu-Aasia vahel (Miotseeni keskel)	Morley 1998
			Ida-Aafrikas laienemine metsadest avatud rohumaadeks, savannideks (12,6-6,8 milj. a. tagasi)	Jacobs 2004
			Sood - perekonna <i>Sphagnum</i> mitmekesisustumine, fossiilide põhjal (15-10 milj. a. tagasi)	Zachos <i>et al.</i> 2001
			Keenia savannis karbonaadi setetest C <sub>3</sub> ja C <sub>4</sub> taimed (15 milj. a. tagasi)	Morgan <i>et al.</i> 1994
			Eur rohumaad - Türgis kuivad heitlehised puistud mullafossiilide järgi, mis näitab avatuid kuivi elupaiku (u 15 milj. a. tagasi)	Bestland 1990
			Aus - sklerofüllid (eukalüpt, akaatsia, kasuariinlased) bioomi levik (25-10 milj. a. tagasi)	Crisp <i>et al.</i> 2004

		tagasi)	
		Savann - Nigeri jõesuudmest õietolmu 10%, söestunud kütikuleid 2% ehk kõrrelised hakkasid laienema (16 milj. a. tagasi)	Jacobs 2004
		L-Am pampas C <sub>4</sub> kõrrelisi vähesel määral (16,5 milj. a. tagasi)	Kleinert & Stecker 2001
		P-Am preerias C <sub>4</sub> kõrreliste vähene olemasolu fütoliitidest (19 milj. a. tagasi)	Strömberg 2005
		P-Am preerias C <sub>3</sub> kõrrelised domineerisid mullafossiilide põhjal (20 milj. a. tagasi)	Ratallack 1997
		Sood - perekond <i>Sphagnum</i> teke, fülogeneetilised analüüsid (20 milj. a. tagasi)	Shaw <i>et al.</i> 2010
		P-Am metsad - Molekulaarse ja fülogeneesi andmete põhjal paljud P-Am parasvöötme taksonid kujunesid välja (Neogeenis)	Wen 2001
		Eur rohumaad - avatud elupaikadega rohumaade dominantsemaks muutumine fütoliitide kogumite järgi Türgist (varane Miotseen)	Strömberg 2011
		Aafrika rohumaad - Ugandas rikkalik kõrreliste olemasolu taime-, mullafossiilide järgi (varases Miotseenis)	Jacobs 2004
		Aus - soe ja niiske kliima ning suur mitmekesisus metsakooslustes (Miotseen)	Martin 2006
		Eur rohumaad - Hiina lääne- ja keskosas loomastik hüpsodontsem kui mujal Euraasias, viidates avatud elupaikadele Varases Miotseenis, jätkus kogu Miotseenis	Eronen <i>et al.</i> 2010
		L-Am metsad - troopiliste liikide levik mäestike piirkonda ning mäestike liikide levik troopilistele madalikele (kogu Neogeenis)	van der Hammen & Hooghiemstra 2000
23,03		Sood - turbasammalde levik (Oligotseenist Pliotseenini, põhiliselt Miotseenis)	Shaw <i>et al.</i> 2010
		P-Am preerias hakkasid kõrrelised fütoliitide põhjal ökoloogiliselt domineerima (27-23 milj. a. tagasi)	Strömberg 2005
		Aaf metsad - kuivemad metsakooslused Etioopias Oligotseenis	Jacobs 2004
		Aafrika rohumaad - P-Aafrika rannikuosas kuivad, avatud elupaigad (Oligotseeni	Strömberg 2011

	Paleogeen	Oligotseen	keskel)	
			Fynbos - Restionaceae sugukonna teke, kohaliku kella meetod (28 milj. a. tagasi)	Verboom et al. 2003
			Fynbos - Restionaceae sugukonna teke, globaalse kella meetod (30,2 milj. a. tagasi)	Verboom et al. 2003
			Aus - loodulike rohumaade teke, kliima jahedamaks, kuivemaks (Oligotseen)	Bredenkamp <i>et al.</i> 2002
			P-Am preerias mullafossiilide põhjal avatud rohumaad laienesid (varases Oligotseenis)	Ratallack 1997
33,9 ± 0,1			P-Am preerias avatud rohumaadel kõrreliste mitmekesisustumine fütoliitide põhjal (34 milj. a. tagasi)	Strömberg 2005
		Eotseen	Eur metsad - kliima jahenemine termofiilsed ja külmatundlikud liigid kadusid kõrgematelt laiuskraadidelt (Eotseeni Oligotseeni piir)	Tiffney & Manchester 2001
			Aafrikas rohumaade teke, temperatuuri alanemine, kontinendi kerkimine (Eotseeni-Oligotseenis)	Bredenkamp <i>et al.</i> 2002
			Aus - toimunud palju kauglevi (viimase 40 milj. a. jooksul)	Hill 2004
			Eur rohumaad - eelnevalt metsane taimestik, hakkas muutuma rohumaale sarnasemaks, kuivade tingimuste tõttu (Eotseeni lõpp)	Pott 1995
			L-Am pampas tekkisid avatud rohumaad ja PACMADi kõrrelised (42-38 milj. a. tagasi)	Strömberg 2011
			Eur metsad - India ja Aasia maa-ala kokkupõrge, India taksonite levik Kagu-Aasiasse (50-39 milj. a. tagasi)	Morley 1998; 2003
			Fynboses Restionaceae sugukonna teke, NPRS meetod (42,8 milj. a. tagasi)	Verboom et al. 2003
			Aaf metsad - liblikõielised domineerisid troopilises Aafrikas esmaselt (46 milj. a. tagasi)	Jacobs & Herendeen 2004
	Aus - lõunaosas troopilised, lähistroopilised vihmametsad (varane Eotseen)	Hill 2004		
55,8 ± 0,2	P-Am preerias varasemad kõrreliste leiud makrofossiilidest ( u 55 milj. a. tagasi)	Crepet & Feldman 1991		

		Paleotseen	Eur rohumaad - Kirde-ja Lõuna-Hiinas tekkisid kuivad avatud elupaigad kivistunud õietolmu ja eoste järgi (Paleogeenis - Paleotseenist Oligotseenini)	Leopold <i>et al.</i> 1992
			Aus - suuremad floora elemendid arenesid välja (Paleotseeniks)	Bredenkamp <i>et al.</i> 2002
			Savann - kõrrelised Lääne-Aafrikas olemas (64 milj. a. tagasi)	Jacobs 2004
			Aaf metsad - tänapäeva troopilise vihmametsa taimestik (u 64 milj. a. tagasi)	Jacobs 2004
			Eur metsad - kliima jahenemise tõttu suur osa boreotroopilistest liikidest refuugiumites Ida-Aasias ja Euraasia edelaosas(65-15 milj. a. tagasi)	Milne & Abott 2002
			P-Am metsad - kliima jahenemise tõttu suur osa boreotroopilistest liikidest refuugiumites P-Am kagu-, lääneosas(65-15 milj. a. tagasi)	Milne & Abott 2002
			L-Am metsad - liblikõielised laialt levinud puude sugukond L-Am vihmametsades, globaalsete fossiilsete andmete põhjal tekkisid (Paleogeeni alguses)	Pennington & Dick 2004
66,5 ± 0,3			L-Am metsad - kliima muutuste tõttu külmatundlike katteseemnetaimede põhiline levik (Kriidi lõpus ja Paleogeeni alguses), kuna kliima oli siis tunduvalt soojem	Morley 2003
	Kriit		Hilis-Kriit	Aafrika rohumaad - kõrreliste olemasolu P-Aafrikas, õietolmu analüüside järgi (umbes 70 milj. a. tagasi)
		Aaf metsad - P-A vihmamets, L-A lähistroopiline vihmamets (77-55 milj. a. tagasi)		Plana 2004
		L-Am metsad - Amazonase madaliku vihmametsa ja Aafrika vihmametsa vahel sarnasusi Gondwana lahknemisajast (u 100 milj. a. tagasi) hiljem biogeograafiline isolatsioon		Pennington & Dick 2004
		Aus - tänapäeva taimestik vihmametsede elemente Gondwanaga ühendusajast (98-65 milj. a. tagasi)		Hill 2004
99,6 ± 0,9		Aaf metsad - katteseemnetaimed domineerisid (u 100 milj. a. tagasi)		Morley 2003

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Laurina Šinkejeva

(sünnikuupäev: 10.05.1994)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Soontaimede kooslusetüüpide evolutsiooniline vanus“, mille juhendaja on Pille Gerhold,

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 alates **26.05.2016** kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **26.05.2016**