



E-kursus
Soontaimede evolutsioon ja süstemaatika
(LOOM.01.015, 3 EAP)

Materjalid

Ene Kook
Silvia Pihu

Tartu Ülikool
2011

1. Evolutsiooni mõiste, evolutsiooni uurimine, evolutsiooniteooriad ja botaanika ajalugu.

Mis on evolutsioon?

Evolutsioonil on mitmeid aspekte, seega on võimalik evolutsiooni mitmeti defineerida.

- Päritavate tunnuste pöördumatu muutumine põlvkonnast põlvkonda organismide populatsioonides (Wikipedia)
- Keerukamate organismide järkjärguline arenemine lihtsamatest
- Elusa looduse ajalooline areng liikide üksteisest põlvnemise kaudu

Organismide grupid, eriti liigid muutuvad ajas nii, et järeltulijad erinevad esivanematest morfoloogiliselt ja füsioloogiliselt. **Sugulasorganismide grupi ajaloolist arengut nimetatakse fülogeneesiks.**

Evolutsiooniprotsessid on kõikehõlmavad.

Evolutsiooni mehhanismideks loetak viit nähtust: mutatsioonide teke, geenitriiv, geenivool, looduslik valik ja rekombineerumine. Looduslik valik ja geenitriiv vähendavad geneetilist mitmekesisust, ülejäänud suurendavad. Need nähtused mõjutavad elusorganisme igast aspektist: pärilikkus, metabolism ja replikatsioon -> anatoomia ja füsioloogia -> liigiteke ja liikide interaktsioonid -> liigisisene varieeruvus.

Makroevolutsioon on liigist kõrgemate üksuste evolutsioon. Kui suhteliselt lühikese (evolutsioonilises mõttes) ajavahemiku jooksul tekib hulk liigist kõrgemaid üksusli ja nende arvukus, mitmekesisus ja areaal suurenevad kiiresti, on tegu radiatsiooniga. Divergents ehk lahknemine on evolutsiooniprotsess, kus varieeruvus suureneb ja organismid (rühmad) muutuvad erinevamateks. Konvergens e. sarnastumine on evolutsiooniprotsess, kus varieeruvus väheneb ja organismid (rühmad) muutuvad üksteisele sarnasemaks.

Evolutsiooni uurimine (tõendid):

Evolutsiooni on võimalik uurida nii otsesete kui kaudsete meetoditega.

Otseselt saame evolutsiooni uurida, kui teeme **eksperimente** – need on võimalikud suhteliselt lühikese elueaga organismide puhul, nagu näiteks bakterid (*Escherichia coli*) ja äädikakärbsed (*Drosophila* sp.). Looduses on võimalik jälgida ka pikema elueaga organismide evolutsiooni, loomulikult on need vaatlused pikaajalised. Eksperimentide hulka võib arvata ka loomade ja taimede **kunstliku aretuse** – samuti saame andmeid selle kohta, kuidas evolutsioon võib toimuda.

Kaudselt on evolutsiooni kohta võimalik tõendeid saada paleontoloogilisest materjalist ehk **fossiilidest**, vastavat teadusharu nimetatakse

paleontoloogiaks, taimedega tegelevat haru paleobotaanikaks. Samuti saab kaudset infot evolutsiooni kohta, võrreldes retsentsete (praegu eksisteerivate) elusolendite **morfoloogiat ja anatoomiat, molekulaarseid tunnuseid**; loomulikult on tänapäevaste organismide andmeid võimalik võrrelda ka fossiilide omadega. **Arengubioloogilised jooned** erinevatel organismidel võivad samuti olla evolutsiooni tõendiks, vastav teadusharu on siis evolutsiooniline arengubioloogia (evo-devo).

Fülogeneetiline süstemaatika – organismide süstematiseerimine
fülogeneesi alusel; organismide ühte rühma kuulumise kriteeriumiks on monofüleetilisus, teistpidi jälle – fülogeneetiliselt põhjendatud on vaid monofüleetilised rühmad, mis koosnevad kõigist ühe esivanema järglastest.

Fossiilid ja fossiliseerumine

Fossiili võib kõige lühemalt defineerida kui eelajaloolise elu tõendusmaterjali, nii otsest (nt dinosauruse luud) kui kaudset (nt dinosauruse jäljed, fekaalid jms). Seega fossiilide hulka ei kuulu ajaloolise aja, so umbes viimase 6000 a jooksul ladestunud objektid.

Indeksfossiilid - fossiilide kogumid, mida kasutatakse Maa pinna stratigraafiliste kihtide identifitseerimiseks ja dateerimiseks, taimede puhul sageli nt spoorid ja tolmuterad. Hea indeksfossiil esineb rohkelt, on kergesti määratav, laia horisontaalse levikuga, kuid suhteliselt kitsa vertikaalse levikuga umbes 1 miljoni a piires. Taimede megafossiile kasutatakse seepärast harvem, et neid ei esine tavaliselt kuigi rohkelt ja neil on suur vertikaalne esinemispiirkond (miljoneid aastaid).

Fossiliseerumine

Valdav enamus taimseid fossiile paikneb **settekivimites**. Settimine toimub tavaliselt veekogudes, settivad osakesed tekivad kivimite erosiooni tulemusel. Litofitseerumisel tekivad settivatest materjalidest erineva tekstuuriga kihid.

Peamised settekivimid:

- **lubjakivi ja dolomiit** - arvatakse, et nende tekkimine on seotud elusorganismide tegevusega (sinikud, bakterid), kuid võib olla ka keemiline;
- **kivisüsi ja pruunsüsi** - taimset päritolu settekivimid;
- **diatomiit ja merevaik** (polümeerne amorfne mineraloid) - samuti taimset päritolu, mis omakorda sisaldavad väga hästi säilinud teisi fossiile.

Taimefossiilid tekivad vaid erilistes keskkonntingimustes, ei piisa veekogust, anorgaanilistest setetest ja taimejäänustest. Tavaliselt surnud orgaanika lagundatakse bakterite ja seente poolt. On vaja tingimusi, **kus lagunemisprotsessid on pärsitud**, nt sood (hapnikupuudus, happeline keskkond). Taimeosad võivad säilida veekogudes ka tugeva surve tingimustes, nt mudas, savis, peenes liivas. Ka kõrbetest on leitud hästi säilinud taimeosi (kõrge temperatuur, niiskusepuudus). Veel üks võimalus on

säilimine jääs.

Neli fossiliseerumise viisi (Schopf 1975):

1. **Rakuline permineralisatsioon** ehk petrifikatsioon ehk kivistumine – **mineraalsed osakesed tungivad taimede sisse ja kivistuvad.** Osakesteks võivad olla lahustuvad silikaadid, kaltsiumkarbonaat, rauaühendid (oksiidid ja sulfiidid) nad tungivad rakkudesse ja rakuvahe ruumidesse. Vastavalt on siis tegu ränistunud või lubjastunud fossiilidega. Peale nende on veel ka nn. söepallid karboni ajastust, seotud bituminoosse kivisöega (sis. mitmesuguseid fossiile, põhjalikult uuritud); aga ka püriidi, fosfaadi, jm-ga läbiimbunud fossiilid.
2. **Söestunud kompressioonid:** sadestumise järel taimeosade rakukestad pehmenevad ja purunevad, lahustuvad ained kaovad ja rõhu all moodustub must, söestunud ja muundunud lade, mis aja jooksul kivistub. Seda tüüpi fossiilide hulgas on enamasti lehtede ja okste jäänused, spoorid, tolmuterad, kutikula tükikesed, aga leitud ka mumifitseerunud õisi, vilju. Nende uurimine nõuab spetsiaalseid tehnikaid, kasutatakse nt lehe kuju, roodumise, epidermi ja õhulõhede uurimisel.
3. **Autogeenne fossiliseerumine ehk tsementeerumine:** lagunemise käigus omandab taimne materjal elektrilaengu, mis tõmbab ligi vastasmärgilise laenguga setteosakesi. Setteosakesed sadenevad laguneva taimeosa peale. Kui osakesteks on rauaosakesed, tekivad rauakongretsioonid, kui karbonaatsed osakesed, siis tekivad tsementeerunud fossiilid. Taimeosa sisestruktuur hävib, kuid moodustub nagu väliskuju kivistunud shabloon (impressioon või kujutis).
4. **Duripartiline fossiliseerumine** – säilimine terve, muutumatuna, näiteks mõningate vetikate (ränivetikad, teat. punavetikad jt) tugevad räni- või lubikestad säilivad nii; on võimalik taimse materjali säilimine külmununa või muudes ekstreemsetes tingimustes (soolsus, temp, pH, hapnikupuudus) – nt järvesetted, merevaik. Sageli on selliseid osakesi võimalik kasutada indeksfossiilidena.

Kuna taimedel esineb nn mosaiikne evolutsioon, kus taimeosad arenevad eri kiirusega (varred kiiremini kui juured ja lehed, reproduktiivsed spoorid aga veelgi kiiremini), siis on mõned fossiilide tüübid evolutsioonisuhete uurimiseks kasulikud - indeksfossiilid, nt spoorid (kiire evolutsioon ja rohke esinemine). Samuti on taimeosad erineva säilivusega (nt hästi säilib puit, halvemini niin, põhikude). Fossiilide uurimise teeb keerukamaks, et me ei tea sageli, millised nägid välja sama taimeliigi erinevad organid, elujärgud, elutsükli faasid. On tavaline, et nt sama taimeliigi organid (lehed ja puit näiteks) on kirjeldatud erinevate taimeliikidena (*Archaeopteris* ja *Callixylon*).

Fossiilide uurimine

1. Paleopalünoloogia

Palünomorfe uuriv teadusharu. Palünomorfid on orgaanilise kestaga mikrofossiilid, mis saadakse kivimeist palünoloogiliste meetoditega (matseratsioon hapete ja alustega, separatsioon raskete vedelikega). Nt eosed, tolmuterad, dinoflagellaadid, seente väikesed viljakehad jm.

Miospoorid - alla 20 mikromeetrise läbimõõduga spoorid, mida on raske omavahel eristada, nt homosporsete taimede isospoorid, heterosporsete taimede mikrospoorid, väikesed megaspoorid, eel-tolmuterad ja tolmuterad. Miospooride kest koosneb intiinist, mille põhiline koostisaine on tselluloos, tavaliselt ei säili; ja eksiinist, mis on mitmekihiline, koosneb sporopolleniinist, säilib hästi.

Tolmuterade tüübid:

Tolmuteradel on **apertuurid** (poorid), st väikesed õhukesekestalised alad eksiinis, mille kaudu tavaliselt idanemisel kasvab välja tolmutoru. Apertuurid võivad olla ümarad (**poraadne** tolmutera) või vagudena (**kolpaadne** tolmutera), nende arv varieerub.

2. Fossiilide vanuse määramine

Radiomeetrilised meetodid

$238 \text{ U} \rightarrow 206 \text{ Pb} + 4\text{H} + \text{soojus}$, pegmatiidis

1/7600000 g Pb/a, poolestusaeg 4500 milj a

Kuid: pegmatiidis ei ole taimseid fossiile, kaudne ja ebatäpne. Parem:

$40 \text{ K} \rightarrow 40 \text{ Ca} + 40 \text{ Ar}$

Kaaliumi sisaldavad settekivimid.

Need meetodid sobivad vanematele fossiilidele kui 100 000 a. Pleistotseeni fossiilidele **radiosüsiniku meetod** (Libby 1955).

^{14}C tekib, kui lämmastikuaatomeid pommitavad atmosfääri ülaosas kosmilised kiired. Oletatakse, et moodustub ajas konstantse kiirusega. Koguneb elusorganismidesse fotosünteesi (CO_2) kaudu ning levib konsumeerimisel. Levik peatub, kui loom sureb ja laguneb.

^{14}C poolestusaeg 5568± 30a Sobib 40 kuni 50 000 a jaoks, täpsus 2-3%.

Geomagnetiline polaarsus

Maa geomagnetväli korduvalt muutunud, ajalugu säilib setetes, koostatud nõ geomagnetilise polaarsuse skaala setetele – selle järgi ka settes olevad taimeosad

Luminestsents

1000-8 milj a

mõõdetakse radioaktiivseid kahjustusi mineraalide struktuurile nt kvartsile ja selle järgi dateeritakse settekiht. protsess algab sadenemisest ja järjest enam

elektrone paikneb mineraali sõrestikus vael kohal, valgus või temp > 500 vabastab elektronid.

Bioloogiline korrelatsioon

Teiste dateeritud jäänuste järgi

Taksonoomia ja süstemaatika

Taksonoomia – liigitus, liigitamisega tegelev teadusharu.

Kreeka keeles: *taxis* – klass + *nomos* – seadus

Taksonoomia mõiste võttis kasutusele Augustin Pyrame **de Candolle** 1913. aastal.

Webster: "... the science of classification of objects".

Judd: "Theory and practice of grouping individuals into species, arranging species into larger groups, and giving these groups names, thus producing a classification."

Süstemaatika

Kreeka keeles: *systema* – süsteem + *atikos* – tõhus

Webster: the science or method of classifying, especially taxonomy

Judd: The science of organismal diversity, frequently used in a sense roughly equivalent to taxonomy

Erast Parmasto (1996) loeb mõisteid taksonoomia ja süstemaatika samatähenduslikeks.

Biosüstemaatika on teadus eluslooduse mitmekesisusest, selle vormidest, põhjustest ning tekkest; liikide ja teiste süstemaatika ühikute piiritlemisest, nimetamisest ja teaduslikult põhjendatud klassifitseerimisest. **Tänapäevane süstemaatika on arengulooline ehk ajalooline teadus.**

Taimeteaduse ajalugu

1. "Rahvabotaanika"

Utilitaarne periood, see tähendab, et taimi õpiti tundma praktilistest vajadustest lähtuvalt. Taimi kasutati söögiks, rõivaste tegemiseks, ravimiseks, tarbeasjade ning ehitusmaterjalina, kogutud teadmisi anti edasi suuliselt – niisiis oli vajalik taimi kuidagi kirjeldada, nimetada ja süstematiseerida. Teadust ei olnud, mingisugune süsteem oli, päranduseks oleme saanud taimede rahvapärased nimetused ja osaliselt on säilinud teadmised taimede kasutamiseviiside kohta. Praegu on tõusev trend veel säilinud rahvalike teadmiste kirjanemine ja kasutamine.

Theophrastus (370-287 e.Kr.) kreeklane, "botaanika isa". Tema loodud on esimene süstemaatiline, loogiline ja kirjutatud klassifikatsioon:

De Historia Plantarum, 480 taksonit, **eluvormidel põhinev süsteem.**

Taimede kirjeldamiseks ja eristamiseks kasutas isegi tunnuseid nagu ülemine ja alumine sigimik, lahk- ja liitlehine kroon. Tema taimenimesid kasutas osaliselt Linné.

Dioscorides (I sajand) kreeklane. Peateos: **Materia Medica**, kus on kirjeldatud 600 taimeliiki koos kasutusviisidega, taimenimed.

“**Pime keskaeg**” - “herbalistid” - toidu- ja ravimtaimede ülevaated - teaduslikult midagi juurde ei andnud, täiesti kunstlikud süsteemid. Samas keskaegsete kloostrite juures olnud botaanikaaiad (nende järglased on paljud Euroopa botaanikaaiad) arendasid ravim- ja maitsetaimede kasvatamise oskust ning nende kaudu toimus kultuurtaimede levik. Ääremärkus: ka Gregor Mendel oli elukutselt vaimulik (munk) kes oma katsed hernestega viis läbi Brno augustiini kloostri aias – küll mitte keskajal, vaid 19. sajandil.

2. Esimesed teaduslikud taimede süsteemid (nn kunstlikud süsteemid, XVI – XVIII sajand):

Caesalpino (1519-1603) itaallane, peateos **De Plantis libri XVI**, ilmunud **1583** üks tähtsamaid Linné- eelseid töid botaanikas.

Eristas oma süsteemis puid ja põõsaid, poolpõõsaid ja rohttaimi. Teoses on kirjeldatud 1500 liiki ja eluvormi ning õite ja viljade ehituse alusel 15 taimerühma. Kasutas funktsionaalse tähtsusega tunnuseid. Oli üks esimesi botaanikuid, kes tegi herbaariumi (260 herbaarlehte, tänapäevani säilinud, asukoht Museo di Storia Naturale di Firenze).

John Ray (1628-1705) inglase, tähtsamad teosed **Methodus Plantarum Nova**, ilmunud **1682**, **Historia Plantarum (1686-1704)**. Peateoses on kirjeldatud 18 000 liiki, kirjeldustes on kasutatud palju tunnuseid, süstemaatika põhiühikuks sai liik. Ray kasutatav süsteem on kohmakas, aga tegelikult Linne omast “loomulikum”.

J.P. de Tournefort (1656-1708) prantslane, peateos **Institutiones Rei Herbariae** ilmunud **1700**. Peateoses on kirjeldatud 9000 liiki, on esitatud selge idee perekondadest, mille Linné üle võttis.

Camerarius (1665-1721) sakslane, peateos **De sexu plantarum epistola (1694)**. Uuris igakülgset taimede paljunemist ja paljunemisorganeid (tolmukad, emakad), viis läbi eksperimente, kus näitas, et tolmeldamata taimedel ei teki seemneid.

3. Karl Linné (Carolus Linnaeus 1707-1778) rootslane, nüüdisaegse taksonoomia rajaja, kelle tööde tähtsus botaanikas on kestev. Tähtsamad teosed ja ideed:

Systema Naturae 1735, Genera Plantarum 1737 – nn seksuaalsüsteem,

Species Plantarum 1753 - binomiaalne nomenklatuur – tänapäevani kasutusel.

Teostes on kirjeldatud 6000 liiki, 1000 perekonda. Tuginedes varasematele teadmistele, lõi Linné suurepärase järjekindla organismide süsteemi, mis

omas ajas (18. sajandil) oli uuenduslik ja särav, suur edusamm looduse klassifitseerimisel ja mõistmisel. Tänapäevaste arusaamade kohaselt on Linné süsteem kunstlik – taimed on perekondadesse ja liikidesse paigutatud sarnasuse, mitte päritolu (fülogeneesi) alusel. Paigutuse aluseks võttis Linné tolmutate ja emakate arvu ning nende esinemisviisi. Tema süsteemis oli eristatud 23 klassi õistaimi + *Cryptogamia* (seened, vetikad, samblad, sõnajalad,).

Linné süsteemi teoreetilisteks alusteks olid järgmised tõekspidamised:

- liigid on loodud Jumala poolt
- liigid on muutumatud
- kõik liigid on ühevanused
- kindel hierarhia

Hiljem, oma elu lõpuosas, tunnustas Linné siiski liikide muutlikkust : hübriidisatsioon loob uusi liike, kuid jäi siiski seisukohale, et perekonnad on loodud ja muutumatud.

4. Linné-järgsed “loomulikud” süsteemid

M. Adanson (1727-1806) prantslane, peateos **Familles des Plantes**, ilmunud **1763**.

Võttis kasutusele taimesugukonnad, need on aluseks tänapäevastele sugukondadele. Juurutas põhimõtte, et tunnuseid tuleb vaadelda komplektina - kõik tunnused koos. Empiiriline lähenemine, feneetika (rajajaks siiski ei saa pidada).

J. B. de Lamarck (1744-1829) prantslane, peateos **Philosophie zoologique**, ilmunud **1809**. Tähtsad on ka tema taimetaksonoomilised ja evolutsiooniteoreetilised tööd ja dihhotoomset tüüpi määramistabelite kasutamine. Lamarcki vaated liikidele erinesid oluliselt Linné vaadetest:

- liigid ei ole ühevanused
- liigid muutuvad erinevates keskkonnatingimustes
- modifikatsioonid on pärilikud

Kui Linné tunnustas valdavalt liike kui Jumala looduid ja seeläbi muutumatuid, siis Lamarck tõi sisse algelise idee evolutsioonist – tunnustas liikide muutumist ajas. Lamarck töötas välja ka oma evolutsiooniteooria, kus näitas, mis on evolutsiooni liikumapanevad jõud ja kuidas konkreetselt evolutsioon toimub, kuid need teooriad on tänapäeval tähtsuse kaotanud.

A.P. (1778-1841) ja **A. de Candolle** (1806-1893), shveitslased, isa ja poeg.

Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis, ilmunud **1823-1873**, isa alustas, poeg jätkas tööd. Teoses on kirjeldatud 58 000 liiki, 161 sugukonda, suurrühmad Vasculares (juhtsoontega) ja Cellulares (juhtsoonteta). Läbiv printsiip nende töös: **süstemaatika peab tuginema taimeorgani ehituse põhiplaani väljendavatele tunnustele, mitte talitluse ja kohastumise tagajärjel tekkinud tunnustele**. A.P de Candolle võttis

kasutusele sona "taksonoomia".

George Bentham (1800-1884) ja **Joseph Dalton Hooker** (1817-1911) inglased Kew'st, **Genera Plantarum**, ilmunud **1862-1883**. Teoses on kirjeldatud 97 205 liiki, 202 sugukonda. Kuigi ilmus pärast Darwinit, selle mõjusid ei ole. Autorid tegelesid vaid seemnetaimedega, teised jäeti välja, kuid nende järgi kujunes kirjeldava botaanika uus standard. Nende poolt kasutusele võetud süsteem on tänapäevalgi (osaliselt) kasutusel Kew herbaariumis.

5. Charles Darwin (1809-1882), inglase, peateos **The Origin of Species**, ilmunud **1859**. Kohe siinkohal peab ära märkima ka teise inglise loodusteadlase Alfred Russel **Wallace** (1823-1913), kellel olid sarnased ideed Darwiniga, kes oli Darwini mõttekaaslane ja toetaja, ja kelle tööd on eelkäijaks tänapäevastele töödele loomade biogeograafias ja ökoloogias.

Darwini teened:

- ei avastanud "looduslikku valikut", kuid selgitas ja põhjendas seda esimesena teaduslikult kui evolutsiooni peamist mehhanismi
- aetas esimesena evolutsiooni geoloogilisse tausta
- tõi evolutsiooni protsesside ja murdepunktide kohta ohtralt näiteid

Darwini (ja Wallace'i) teooria looduslikust valikust

- taime- ja loomaliigid varieeruvad
- välismõjudeta paljunevad organismid geomeetrilises progressioonis
- kuna ressursid on limiteeritud, jäävad ainult osad järglastest ellu
- looduslik valik soosib eelistatud tunnustega isendite ellujäämist
- eelistatud tunnused kanduvad edasi järglastele
- valik toimub tuhandete generatsioonide vältel
- muutuvates tingimustes asendavad uued vormid eelnenud

6. Evolutsiooniteooria areng pärast Darwinit

- Eksperimendid, transplantatsioonikatsed 19. saj lõpul, 20. saj algul.
- Bonnier - alpitaimede ökotüübiline varieeruvus
- Turesson – kortslehed, väitis, et populatsioonide diferentseerumise alus on geneetiline, mitte fenotüübiline. Ökotüübi mõiste.
- von Wettstein 1895 silmarohud *Euphrasia* kevadised ja sügisesed vormid, esinemine ja rohkus seotud niitmise ajaga

Gregor Mendel (1822-1884), sakslane, geneetika rajaja. Sel ajal, kui Mendel tegi oma katsed ja järeldused, ei teatud geenidest veel midagi. Pärilike

tunnuste kandjaid nimetas Mendel faktoriteks. Mendel näitas oma töödes, et tunnused päranduvad ja lahknevad sõltumatult ning tõi välja põhimõtte (valemi), mille järgi saab pärilikke morfoloogilisi tunnuseid järglastel prognoosida lähtuvalt vanemate tunnustest.

Geneetiline “revolutsioon” (20. saj) – tähtsamad suunad

- Kirjeldati Mendeli geneetika füüsikaline alus - **geenid, alleelid, kromosoomid**.
- Kirjeldati **DNA struktuur** (Watson ja Crick), ja funktsioneerimine: replikatsioon, translatsioon, mutatsioonid.
- Pandi teoreetiline alus **populatsioonigeneetikale** (Fisher, Haldane ja Wright), näidati et reaalselt evolutsioon toimub populatsioonides, töötati välja mudelid evolutsiooni kirjeldamiseks populatsiooni tasandil.

7. Sünteetiline evolutsiooniteooria (kujunes välja 20. sajandi esimesel poolel) ühendab liikide evolutsiooni teooria (Darwini teooria) ning geneetikateooria (Mendeli teooria).

Põhipostulaadid

- Evolutsioon on alleelisageduste muutus populatsiooni geenifondis paljude põlvkondade vältel.
- Liikide geenifondid on üksteisest isoleeritud, iga liigi geenifondi säilitab geenisiire (gene flow).
- Liikide osapopulatsioonide vahelised barjäärid, mis vähendavad või elimineerivad geenisiiret, on vajalikud osapopulatsioonide geneetiliseks ja fenotüübiliseks divergeerumiseks.
- Seksuaalselt paljuneva liigi ühel isendil on liigi geenifondist vaid väike osa.
- Isendi alleelikombinatsiooni moodustavad kahe vanema alleelid ja seda võivad muuta mutatsioonid (kromosomaalsed ja geenimutatsioonid).
- Mutatsioonid on uute geenide allikaks.
- Looduslikus valikus edukamad isendid annavad rohkem oma geenidest ja geenikombinatsioonidest järgmise põlvkonna geenifondi.
- Alleelisageduste muutused populatsioonides toimuvad eelkõige loodusliku valiku tulemusel, kuid sageli esineb ka juhuslikke geeni- või kromosoomimuutuste fikseerumisi, **geenitriivi**.
- Uued liigid on tekkinud, kui geenisiiret eristunud populatsiooni ja vanemliigi populatsiooni vahel enam ei toimu.

Fülogeneetilised süsteemid järgivad põhimõtet, et süstemaatiliste ühikute eraldamise aluseks on taimede sugulus, seega süsteem peab peegeldama taimeriigi evolutsiooni. Tunnustatakse vaid monofüleetilisi rühmi, tunnused liigitatakse plesio- ja apomorfseteks (vastavalt ürgseteks ja uudseteks),

rühmasid moodustatakse parsimoonia- ehk säästuprintsiibil. Fülogeneesipuu on teaduslik hüpotees – me ju tegelikult ei tea, kuidas evolutsioon toimus, aga puu näitab evolutsiooni tõenäolist toimumise käiku antud andmete korral. Loomulikult saab evolutsioonipuud kummutada nagu iga muudki teaduslikku hüpoteesi, ükski evolutsioonipuu ei ole päris lõplik tõde.

H.G.A. Engler (1844-1930) sakslane, avaldas oma süsteemi 1892 vähetähtsas publikatsioonis. Hiljem taasavaldas selle koos K.A.E. **Prantl**'iga, **Die Natürlichen Pflanzenfamilien 1887-1915**, 23 köidet. Teos käsitleb taimeriiki laias mõistes – vetikatest kuni õistaimedeni. Ainuke süsteem, mis käsitleb niivõrd laia (taim)organismide hulka sügavuti. Süsteem on kasutusel nt TÜ BÖI herbaariumis. Süsteemi on aja jooksul ka muudetud, 13-17 hõimkonda. Engleril on ka teisi tähtsaid töid: **Syllabus der Pflanzenfamilien 1892**, **Melchior**'i toim. uus täielik versioon 1964.

Das Pflanzenreich 1900-1953 (toimetaja) – koguteos taimeriigist.

N.I. Kuznetsov venelane, avaldas on taimesüsteemi **Vvedenie v sistematiku tsvetkovykh rastenij** (vene k.) **1914**, töötas ka Tartu Ülikoolis.

R.R. Sokal ja **P.H.A. Sneath** ameeriklased, teos **Principles of Numerical Taxonomy 1963**. Nende meetodika oli uudne **feneetika** ehk numbriline taksonoomia.

W. Hennig, **Phylogenetic Systematics 1960** (saksa keeles 1950), meetodiks **kladistika** ehk **fülogeneetiline süstemaatika**. See meetod hakkas alates 1970ndatest taimesüstemaatikas levima, nüüd on muutunud valitsevaks.

K.R. Sporne avaldas oma süsteemi 1974. Kasutas erienvaid meetodeid: kaheiduleheliste arengus “olulised” tunnused statistiliselt, ürgsed/hilisemad seisundid fossiilide põhjal. Pakkus välja sugukondade “arenguindeksid”.

Armen Takhtajan (1910-2009), armeenlane, tähtsaid teoseid mitu:

- Die Evolution der Angiospermen 1959
- System and Phylogeny of Flowering Plants 1966
- Sistema Magnoliofitov (vene k.) 1987

A.J. Cronquist (1919-1992), ameeriklane. Avaldas oma taimesüsteemi **Evolution and Classification of Flowering Plants 1968**, uuemad 1978, 1988, sarnaneb Takhtajani süsteemiga.

8. Molekulaarsüstemaatika. Kõik eelpoolkirjeldatud süsteemid põhinevad morfoloogilistel, anatoomilistel füsioloogilistel jm tunnustel, mis on määratud geenide (DNA, molekulaarsete tunnuste) poolt. Tänapäeval on taimesüstemaatika valdavaks suunaks saanudki **molekulaarsüstemaatika**, kus tunnustena kasutatakse DNA järjestuste tunnuseid või siis mitmesuguste fragmentanalüüside (DNA sõrmejälgede) põhjal saadud mustreid. Samas ei saa öelda, et molekulaarsüstemaatika oleks ainuvalitsev – uusi andmeid

võrreldakse ja kombineeritakse traditsiooniliselt kasutusel olnud andmetega. Uute andmete analüüs on lahendanud mõnegi probleemi taimesüstemaatikas ja võimaldanud kirjeldada küllalt tõenäolise taimede evolutsioonipuu. Samas pole kindlasti tegu meetodiga, mis kõik probleemid lahendab ja igas küsimuses selguse toob.

Soontaimede süsteem, kus kasutatakse molekulaarseid tunnuseid, põhineb DNA järjestuste kladistilistel analüüsil. Selles süsteemis on päriskaheidulehelised, üheidulehelised ja basaalsed rühmad.

Ka on see süsteem paljude teadlaste koostöö vili, seega ei kanna ta ühegi teadlase nime. Esmakordselt esitleti seda süsteemi 1998, hiljem tehti veel täiendatud versioonid 2003 ja 2009 (Angiosperm Phylogeny Group (APG) 1998 ; 2003, 2009). Sama süsteemi esitleb ka

(Bremer, Bremer & Thulin 2000. Introduction to Phylogeny and Systematics of Flowering Plants. Uppsala).

2. Maismaataimede tekkimine. Eellugu ja samblad

Sissejuhatus. Laamtektoonika ja mandritriivi teooria

1915. aastal esitas Wegener kontinentide triivi hüpoteesi – väitis, et kauges minevikus olid kontinendid omavahel ühendatud. See hüpotees leidis tunnustust 1960. aastail, Wegenerit peetakse laamtektoonika rajajaks.

Laamtektoonika teooria põhiline väide on, et **Maa välimine osa koosneb jäikadest plaatidest – litosfääri laamadest, mis on üksteise suhtes pidevas liikumises.** Laamade liikumist kontrollivaks jõuks on vahevöös toimuvad konvektsioonivoolud. Kui kaks laama liiguvad üksteise poole, on tegu konvergentsete äärealadega, kui üksteisest eemale, siis divergentsete äärealadega. **Laamade liikumise tõttu on toimunud mandrite triiv. Mandrite triiv on tähtis Maa kliimat mõjutav tegur; selleks, et mõista taimede evolutsiooni on oluline teada, kuidas on kliima evolutsiooni jooksul muutunud.**

Rekonstruktsioonid – paleomagnetilise ja muu info põhjal tehtud hüpoteesid mandrite liikumisest.

Vastavalt etappidele mandrite triivis, kliima ja elustiku muutustele on teadaolev geoloogiline ajalugu jagatud eoonideks, aegkondadeks ja ajastuteks. Eoonid (3): Arhaikum, Proterosoikum ja Fanerosoikum.

Tähtsündmused Arhaikumis ja Proterosoikumis

Praeguste teaduslike andmete kohaselt loetakse **Maa tekkeajaks 4600-4500 Mat** (miljonit aastat tagasi). **3800-3500 Mat** on tekkinud **grafiit**, samast ajavahemikust pärinevad ka **stromatoliidid** – varaseimad objektid, mida võiks pidada elusorganismideks.

Varaseim fotosüntees on praeguste teadmiste kohaselt dateeritud **3800-**

3400 Mat. Meenutades fakti, et elu tekkis veekeskkonnas, on selge, et need fotosünteesijad olid bakterid ja/või vetikad, mitte veel taimed.

Kindlaks tõendiks elu olemasolust Maal on jäljed 2700 Mat elanud tsüanobakteritest.

2200 Mat suurenes O₂ hulk atmosfääris oluliselt. Varsti (geoloogilises mõttes) pärast seda, **2100 Mat ilmusid eukarüoodid** (nt *Grypania*), 1500-1000 Mat toimus akritarkide divergeerumine ja radiatsioon.

Eluslooduse evolutsioon ei ole olnud sujuv - vahepeal korduvad jääajad, väljasuremised.

Esimesed hulkraksed organismid ilmusid 900-700 Mat, alates 600 Mat on tõendeid selgrootutest loomadest (Edicara fauna).

Proterosoikumi keskel, ca **1100 Mat tekkis supermanner Rodinia ehk Pangea**, mis lagunes **proterosoikumi lõpus**. Hilises proterosoikumis oli jääaeg.

Stromatoliidid

Bakteritele sarnanevad grafiitsed moodustised 3465 Mat Apexi ränikivis (Apex chert) Lääne-Austraalias. Schopf (1993) kirjeldas neid kui koloonialisi tsüanobaktereid (fotosünteesivad organismid) - kui varasemaid elu jälgi. See arvamus lükati üsna pea veenvalt ümber (Brasier et al. 2002, lisaks võib lugeda A&A Lepland Elu jäljed ürgses kivis http://www.loodusajakiri.ee/eesti_loodus/index.php?artikkel=222).

Et uurida varaseimaid elu jälgi kivimites, selleks kasutatakse mitmekesist meetodite arsenali: optiline- ja elektronmikroskoopia, spektroskoopia, geokeemiline analüüs, Ramani spektroskoopia ja skaneeriv konfokaalmikroskoopia.

Artefakt - amorfne grafiit, tõen. hüdrotermaalse tekkega

Schopf et al. 2007 - Kolmedimensioonilised silindrilised moodustised - rakukestad nähtavate pooridega

Praegu teadaolevad elusorganismid liigitatakse kolmeks domeeniks – arhed, bakterid ja eukarüoodid. Arhed on tuumamembraanita ainuraksed organismid, kes keemilise koostise poolest sarnanevad rohkem eukarüootidele kui ülejäänud bakteritele. Arhesid leidub kõikis elukeskkondades, tuntumad arhed eelistavad äärmuslike (temp., soolsus, pH) tingimustega elukeskkondi, kus teisi organisme ei ela.

Osa arhesid kasutab elutegevuseks süsihappegaasi ja vesinikku, jääkainena tekib metaan (metanogeenid). Võib-olla olidki **esimesed organismid – kemotroofsed anaeroobsed arhed**, nende eluks olid Arhaikumi algul sobivad tingimused olemas.

Tingimused Maal ca 4 miljardit aastat tagasi, Arhaikumi algul.

Maa pinnal **puudus mullakiht** (muld on kivimite murenemise ja organismide elutegevuse tulemus – ei saanud veel olemas olla). Sagedased

vulkaanipursked lisasid atmosfääri tolmu ja vulkaanilisi gaase. Suures osas oli Maa pind kaetud **madalate soojaveeliste meredega**.

Vulkaanilistest gaasidest moodustus esialgne atmosfäär, selle koostisesse kuulusid lämmastik, süsihappegaas, vääveldioksiid, vesinik, ammoniaak, metaan. (N_2 , CO_2 , SO_2 , H_2 , NH_3 , CH_4). Atmosfääris **puudus vaba hapnik**.

Puudus osoonikiht ning UV-kiirgus jõudis takistamatult Maale.

Elu isetekkimise teooria:

Kuidas eelpool kirjeldatud tingimustes sai tekkida elu, see on pakkunud mõtlemisainet mitmel sajandil. Elu tekke teooriaid on olemas palju, siinkohal toome ära paar neist, mis on teaduslikult tõestatud.

Niisiis, elu isetekkimise teooria väidab, et elu (keerukad molekulid) võis tekkida iseeneslikult, anorgaanilistest ainetest sobivate tingimuste koosmõjul.

Miller 1953: H_2 , H_2O , NH_3 ja CH_4 segust võib saada elektrilaengu toimel aminohappeid. Sellised lähteained olid algses atmosfääris olemas ja välgulöögi mõjul (ilmselt siiski mitte vahetus läheduses) võisid ju ka aminohapped tekkida. Aminohapped on aga iseloomulikud ainult elusloodusele ning vastupidi - kõik teadaolevad organismid sisaldavad aminohappeid.

Fox 1960: aminohapete segu kuumutamisel laavatükil tekivad polüaminohapped, mis kokkupuutel veega moodustavad nn **mikrokerasid**, mis sarnanevad mõnede väljasurnud bakteritega. Jällegi: kirjeldatud lähteained ja tingimused olid Arhaikumil algsel Maal olemas.

Miks elu praegu ei teki? Põhjusi on palju, alates atmosfääri sobimatust koostisest, ebapiisavast vulkaanilisest aktiivsusest ja lõpetades asjaoluga, et värskelt tekkinud aminohapped söödaks otsekohe ära juba olemasolevate elusorganismide poolt.

Eukarüooidid ja hulkraksus

Esimesed elusorganismid olid anaeroobsed, kuivõrd vaba hapnik tekkis atmosfääri alles peale nende ilmumist. Vaba hapniku olemasolul tekkisid järkjärgult aeroobsed prokarüootsed organismid.

Eukarüootsus on praeguste tõekspidamiste kohaselt eluslooduses tekkinud mitmel teineteisest sõltumatu korral. Põhimõtte aga on ikka sama – ühed prokarüooidid asuvad elama teiste sisse, saades turvalise elukeskkonna ja võimaldades peremeesrakule aktiivsemat ja keerukamat elutegvust. Tõenäoliselt ei toimunud see „vastastikusel kokkuleppel“, vaid algselt üks rakk fagotsütoosis teise, eesmärgiga ta toiduks tarvitada, aga läks teisiti. Tulemuseks on tuumamembraaniga, mitokondrite ja plastiididega rakud. Nähtust ennast nimetatakse **endosümbioosiks**.

Eukarüootsed rakud on võimelised piisavaks infovahetuseks ja spetsialiseerumiseks, et moodustada hulkrakne organism. Hulkrakset organismi iseloomustabki rakkude spetsialiseerumine, sarnaste rakutüüpide koondumine kudedeks, organite moodustumine kooskõlastatult talitlevatest

kudedest. Hulkraksel organismil on püsivam sisekeskkond võrreldes ainuraksega – välispind on suhteliselt väiksem. **Endosümbioos ja hulkraksus panid aluse protistide, seente, taimede ja loomade evolutsioonile.**

Akritarkid

Üherakulised suhteliselt suured ($\geq 50 \mu\text{m}$) mikrofossiilid tundmatu päritoluga, esinevad ohtrasti proterosoikumi ja paleosoikumi ladestutes. Nende järgi dateeritakse ladestuid.

Varem arvati, et esimesed ca 1800 Mat. Nüüd leitud esimesed ca 3200 Mat Lõuna-Aafrikast. Hilisemaid leitud ka Eestist.

Akritarkideks on ilmselt nimetatud erinevaid organisme, enamik **eukarüootsed vetikad**, eriti dinoflagellaatide või rohevetikate eellaste puhkerakud.

Üks näide akritarkidest on **Grypania** 2100 Mat. Ei tea täpselt, mis oli, arvatud ka bakteriaalseks kolooniaks, aga rohkem eukarüootseks vetikaks (vt suurus!).

Kes on taimed?

Taimede hulka on erinevate aegadel arvatud mitmesuguseid organisme. Vanematest taimesüsteemidest võib leida samblikke ja vetikaid, sageli on ka seemned loetud taimeriiki kuuluvaks. Need liigitused olid siiski õiged ainult oma ajas, teadmiste lisandudes on süsteeme palju ümber tehtud.

Taim on autotroofne **eukarüootne** organism, kes muudab valgusenergia keemiliseks energiaks fotosünteesi käigus, $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow$ (klorofüll kloroplastides) $\rightarrow$ süsivesikud.

Siin on taime kriteeriumiks võetud eukarüootsus ja energia saamise viis, see definitsioon hõlmab aga ka osa vetikaid.

Elupuu järgi on taimed ehk arheplastiidid:

- Liitvetikad ehk glaukotsüstofüüdid
- Punavetikad
- **Rohelised taimed**
- Rohevetikad sensu lato:
- Prasinofüüdid
- Rohevetikad
- Ikkesvetikad
- Mändvetikad jt väiksemad rühmad

- Maismaataimed

Judd ja Campbell (2002) – nn. roheliste taimede sünapomorfid.

Rohelised taimed (*Chlorophyta*, *Viridiplantae*) on monofüleetiline rühm, mille autapomorfideks on klorofüll IIb, tärkliis varuainena, kiirjas viburi struktuur, tülakoidid ja transposoonid.

- rohevetikad
- mändvetikad
- ikkesvetikad jt
- maismaataimed

Raven loeb taimede huka ainult maismaataimed ehk embrüofüüdid, seega siis samblad ja soontaimed.

Tingimused Kambriumi (ajastu) esimeses pooles ja elu areng. Maismaataimede tekkimine

Kambriumi kestel oli põhjapoolkeral Panthalassa hiidookean, lõunapoolkeral asetses Gondwana hiidmanner ning Laurentia (Põhja-Ameerika), Baltika ja Siberi mandrid. Kontinendid olid üle ujutatud madalmeredega. Kambriumi kliima oli mõõdukas.

Kambriumi alul suurenes elu jälgede osatähtsus tohutult, sest suurenes nii nende hulk kui ka leviku ulatus. **Kambriumi plahvatuse** teeb märkimisväärseks suure hulga erinevate skeletiga hulkraksete loomade peaaegu üheaegne ilmunine. Ilmusid erinevad veeseligrootute rühmad. See oli oluliseks sündmuseks elu arengus. 540 Mat algas suur planktonvetikate divergeerumine.

Ordoviitsiumis jätkas Baltika manner liikumist ekvaatori poole ning lähenemist Laurentiale (Põhja-Ameerika). Samal ajal kui Baltika liikus ekvaatori poole, praegustest lõunapooluse mandritest moodustunud Gondwana hiidmanner aga nihkus lõunapooluse suunas. Ordoviitsiumis olid mandrid väga madalad ja kaetud madalmeredega. Soe kliima soodustas karbonaatsete setete teket. Atmosfääri CO₂ rohkus, happevihmad, mikroobide ja tsüanobakterite happelised eritised soodustasid mulla teket. Ordoviitsiumi lõpus kattus Gondwana lõunaosa jääga ning põhjustas Hilis-Ordoviitsiumis ühe kõige külmema perioodi Maa ajaloos (440 Mat), sellega kaasnes merepinna vähenemine ja kontinentide avatud randade eksponeerumine. Regiooniti muutus kliima jahedaks ja niiskeks. Hilis-Ordoviitsiumis toimus suur organismide väljasuremine.

Siluri ajastul põrkasid kokku Laurentia (Põhja-Ameerika) ja Baltika (Põhja-Euroopa) manner. See oli tähtsaim laamtektooniline sündmus Kesk-Paleosoikumis - selle tulemusena tekkis Kaledoonia mäestik Euroopas ja Akaadia mäestik Appalachi regioonis Ameerikas. Kliima stabiliseerus Siluris, lõunapoolusel sulasid Gondwana mandriliustikud, põhjustades olulise

meretaseme tõusu. Ekvatoriaalses piirkonnas oli kliima päikseline ja soe, seal moodustusid ulatuslikud rifid.

Maismaataimede võimalikud eellased

Coleochaete ja ***Parka decipiens*** (maismaataim Devoni/Siluri piirilt, 0,5 – 7 cm, sporangiumide jäänused – vahevorm vetikate ja maismaataimede vahel), ***Charophyceae***. Molekulaarsed (*Coleochaete*, *Nitella*), biokeemilised (sporopolleniin, *Spirogyra*, *Chara*, *Coleochaete*), morfoloogilised (*Frittschiella*, *Charophyceae*) sarnasused maismaataimedega.

Maismaataimed tekkisid tõenäoliselt mitte enne Siluri algust, sest enne seda oli hapniku kontsentratsioon liiga madal ja puudus ka osoonikiht. Need olid peamised eeltingimused maismaataimede tekkeks. Soodustavaks tingimuseks oli näiteks autotroofide kasv kalda ja mere piiril, ja orgaanika kuhjumine sinna.

Ordoviitsiumi-Siluri piiril (470-430 Mat) ilmuvad fossiilsesse materjalisse maismaataimede "elemendid" - spetsialiseerunud rakud vee ja toitainete transpordiks, kaitsekohastumused kuivamise vastu, mehhaanilise toetuse elemendid ja paljunemissüsteemi elemendid.

Alates 450 Mat on leitud tetraadidena pakitud **meiospoore**, al. **430 Mat** selle üksikosi - **trileetseid spoore**.

Võrreldes vetikatega on maismaataimede paljunemissüsteem ebasoodsate keskkonnatingimuste eest paremini kaitstud.

Paljunemisorakud (munarakk, spermatoosid, eosed) on kaitstud aurumise eest. Meiospoorid ja tolmutterad on kaitstud mehhaaniliste vigastuste, UVkiirte ja kuivamise eest paksu, **sporopolleniini** sisaldava kestaga.

Maismaataimedele on sügooti pikaajaline säilimine oogoonis iseloomulik ja edasi arenenud võrreldes mõnede rohevetikatega, kel see ka esineb. Sammal- ja soontaimedel areneb sügoot spetsiaalses mitmerakulises paljunemisorganis kaitstud mitmerakuliseks embrüoks. Ka spermid ja meiospoorid arenevad kaitsvates, mitmerakulistes moodustistes. Primitiivsete maismaataimede emassuguorgan on arhegon, isassuguorgan anteriid. Meiospoorid arenevad eoskupas või sporangiumis.

Faaside(generatsioonide) vaheldus

Maismaataimedele on iseloomulik elutsükli faaside vaheldus. Sellise süsteemi teket on seletatud kahel viisil.

Vahelälükke (antiteetiline) teooria. Bower 1935. Haploidne gametofüüt on primitiivne. Sporofüüdi faas on uus, mitmerakuline faas kahe gametofüüdi faasi vahel, mis on tekkinud järkjärgulise lisandumise teel (seda näeme brüofüütidel). Keerukus on saavutatud potentsiaalselt sporogeense koe progresseeruva steriliseerumise tagajärjel. Algselt oli sporofüüt parasiteeriv gametofüüdil. Sporofüüdi evolutsiooni käigus tekkis rohkem steriilseid, ka fotosünteesivaid kudesid, mis muutsid sporofüüdi iseseisvamaks.

Transformatsiooni (homoloogne) teooria. Bower, Allen 1937. Paljudel vetikatel esineb isomorfne faaside vaheldus. Sporofüüdi faas tekkis hüppeliselt, põhjustatuna viivitusest meiosis sügooti idanemisest kuni uue diploidse taime tekkeni. Kui see mutatsioon mõjutas sügooti reaktsiooni väliskeskkonnale, võis erandlik diploidse sporofüüdi teke muutuda valdavaks.

Fotosünteesivate sporofüütidega samblad on primitiivsed; soontaimed ei tekkinud sammaltaimedest, vaid iseseisvalt rohevetikatest. Primitiivsel soontaimel pidi olema isomorfne faaside vaheldus, kus kohastumusena kuivamaa-elule kujunes keerukas vabaltelav sporofüüt redutseerunud gametofaasiga.

Maismaataimedel esinevad koed, mis vetikatel puuduvad (nende kehaks on tallus). Maismaataimed on kuivamise eest kaitstud kutiikula ehk vahakihi (430 Mat), samas on neil siiski vaja keskkonnaga ainevahetust, selleks on neil õhulõhed, kustkaudu toimub gaasivahetus ja transpiratsioon.

Juhtkoe elemendid, trahheiidid ja sooned on tuvastatavad alates 430 Mat.

Devonist pärinevates fossiilides esinevad juba eri tüüpi rakud:

- 1) **Siledad, mikropooridega** sammalde hüdroiidid
- 2) **G-tüüpi trahheiidid** võõtjate paksendustega, mõnede tänapäevaste soontaimede omade sarnased
- 3) **S-tüüpi** helikaalsete paksenditega trahheiidid, rüüniad, ka osade sammalde hüdroiidid
- 4) **P-tüüpi** võrkjate paksendustega, eufüllofüüdid (pärislehttaimed).

Juured tekkisid hiljem, 408 Mat. **Tugikoed** arenesid varre kõrguse suurenedes, ligniin oli tekkinud juba varem.

Viis evolutsioonifaasi maismaataimede arengus

Schopf 1992, Kenrick-Crane 1997

1. Krüptospori-kutiikula faas Ordoviitsium – Alam-Silur

krüptosporide ilmumine (sporopolleniin, kokkupakitud, tetraadid ja diaadid ning monaadid), (idanemis)torukesed siledad, kutiikula teke. Maksasambla-sarnased taimed.

2. Sporofüüdi-trileetse isospori faas Alam-, Kesk-Silur

dihhotoomse harunemise tekkimine, trileetsed isosporid, võõdilised (idanemis)torukesed

1.-2. Eoembrüofüütikum

3. Cooksonia – skulptureeritud sporomorfi faas Kesk-, Ülem-Silur

fertiilsed (sporangiumidega) rüüniad ja spoorid skulptureeritud kestaga

4. õhulõhede – juhtkude faas Ülem-Silur

taimevarred õhulõhede ja (lignifitseerunud) juhtkoega

3.-4. Eotrahheofüütikum

5. sporofüüdi arengufaas alates Alam-Devonist - **Eutrahheofüütikum**

taime suuruse suurenemine, harunemine, sporangiumide arvu tõus, komplekssete trahheiidide teke, lehtede teke

Maismaataimed kui embrüofüüdid.

Embrüofüütide – sammalde ja soontaimede - arengu käigus tekib peale viljastumist **hulkrakne embrüo**, mille areng toimub emasgametofüüdis.

Üldiselt: Taimi eristavad evolutsioonilises mõttes alamatest autotroofsetest organismidest mitmed olulised tunnused:

- isas- ja emasgametangiumite (anteriidid, arhegoonid) eristumine;
- hulkrakne embrüo, mille areng toimub emasgametofüüdis
- hulkrakse diploidse sporofüüdi olemasolu;
- spooride/tolmuterade rakukestad sisaldavad sporopolleniini.

Samblad

Kas samblad ja soontaimed on evolutsioneerunud paralleelselt?

Fülogeneesipuud näitavad enamuses siiski, et sammaltaimed pidid eelnema soontaimedele. Fossiilses materjalis samblaid vähe. Põhjuseks on, et nad fossiliseeruvad halvemini kui soontaimed, aga on võimalik, et kaasa mängib soontaimede kiiresti saavutatud "ülemvõim". Tõenäoliselt leidis üleminekuvorme sammalde ja soontaimede vahel.

Samblad laias mõistes on parafüleetiline rühm, nad ei ole arenenud ühisest ellasest. Ainus ühendav kriteerium on elutsükkel, heteromorfsete faaside vaheldus, kus **sporofüüt on sõltuv domineerivast sõltumatust gametofüüdist**. Võimalik on, et generatsioonide vahetus tekkis primitiivselt epifüütse sporofüüdi arengu käigus. Sammalde juhtelemendid - hüdroidid ja leptoidid - ei ole homoloogsed soontaimede trahheiidide ja sõeltorudega.

Praegu tunnustatakse sammalde süsteemis kolme erinevat suurt rühma.

***Anthocerotophyta* - kõdersamblad**

Ca 100 liiki. Diferentseerumata tallus, sporofüüt fotosünteesiv, piiramatult kasvav (interkalaarne meristeem) - hiline tunnus. Fossiile pole säilinud. Võib olla üleminekurühm.

***Hepaticophyta* - maksasamblad**

9000 liiki, tallus või lehed-varred (leherood puudub). Gametofüüt tavaliselt dihhotoomselt harunev, kuid mitte alati. Puuduvad õhulõhed. Puudub sammak (kolumella). Kas primitiivsed või hilisemad tunnused?

On ka oletusi, et maksasamblad pole monofüleetilised.

Vanim fossiilne sammal - *Pallavicinites devonicus*, väike ribakujuline talloidne maksasammas, Ülem-Devonist. Sarnaneb retsentse perekonnaga *Pallavicinia*.

Lehtjad maksasamblad ilmusid fossiilse materjali järgi alles Tertsiaaris.

***Bryophyta* - lehtsamblad**

15 000 liiki. Püstised, radiaalsümmeetrilised gametofoorid. Lehed asetsevad varrel spiraalselt, lehel on keskrood ja laba. Järgnevalt on iseloomustatud

pärislehtsammalde seltse.

Turbasamblad on fülogeneetiliselt basaalsed - sporofüüt koosneb kolumellast ja eoskuprast, leherood puuduvad (leheroo olemasolu on hiline tunnus).

Pärislehtsamblad:

Lõhiskupralaadsed – neil puudub suuääris, järgmistel olemas.

Kännikulaadsed - puuduvad õhuruumid eoskupras, edasi olemas.

Karusamblalaadsed - epifragma katab eoskupra suuet.

Pärislehtsamblad - sporofüüt terminaalne või lateraalne, keerukas meiosporei-kupar, pika seetaga ühendatud jalaga, mis paikneb gametofüüdi koes, tõeline hügrokoopne peristoom.

Esimesed fossiilsed lehtsamblad - turbasamblataoline *Protosphagnum* Vene Permist. Lehtede rakuline ehitus meenutab turbasammalt, kuid keskrood on olemas (puudub hilisematel ja retsentsetel). Esimene fossiilne pärislehtsammal *Muscites polytrichaceus* Karbonist.

Fossiilsest materjalist järeldub, et maksasamblad ja lehtsamblad olid eristunud ammu enne Paleosoikumi lõppu. Devonist on teada 4 maksasamblaliiki, Karbonist juba 14 samblaliiki, Permist 35.

3. Soontaimede tekkimine

Taimede süsteemis on peamiste ühikutena kasutusel järgmised:

- Riik (kingdom)
- Hõimkond (phylum, division) – phyta
- Klass (class) - opsida
- Alamklass (subclass) – idae
- Selts (order) – ales
- Sugukond (family) - aceae
- Perekond (genus)
- Liik (species)

Loetelus on antud süstemaatika ühiku eestikeelne nimetus, siis ingliskeelne nimetus sulgudes ning lõpuks ladinakeelse nimetuse järelliide, mille järgi saab alati ära tunda, millise taseme ühikuga on tegemist.

Riik *Chlorophyta*

Alamriik *Embryophyta*

- Ülemhmk helviksammaltaimed *Marchantiomorpha*

- Kõdersammaltaimed *Anthoceromorpha*
- Lehtsammaltaimed *Bryomorpha*

Sammaltaimed on juba maismaataimed, kuid neil puuduvad juured ning juht- ja tugikoed. Sporofüüt on gametofüüdist sõltuv.

- Ülemhmk *Polysporangiomorpha* – sammaltaimedest juba keerukamad taimed.

Erinevate taimerühmade teket on küllalt kaua dateeritud fossiilide järgi, kui 20. saj. keskel püstitati molekulaarse kella hüpotees, hakati rühmade tekkeaegu dateerima molekulaarse kella järgi.

Divergentsiajad molekulaarse kella järgi (Zimmer et al. 2007) **on palju varasemad kui fossiilsete leidude järgi.** Näiteks maismaataimede teke on molekulaarse kella järgi dateeritav aega 700 Mat (Proterosoikumi keskel), aga varasemad fossiilid pärinevad alles 450 Mat (Ordoviitsium), kui molekulaarse kella järgi peaks tekkima juba seemnetaimed. Devoni ajastul peaks olema molekulaarse kella järgi tekkinud juba õistaimed, fossiilide järgi võib sellesse aega dateerida paljasseemnetaimede tekke. Muidugi võib juhtuda, et taimerühma tekke ajast jäänud väheseid fossiile ei ole lihtsalt üles leitud, kuid ka molekulaarne kell „käib mõnikord ebatäpselt“, mutatsioonikiirus ei ole ajas muutumatu. Lõplikku tõestust taimerühmade tekkeaegade kohta pole.

Mandrite triiv ja kliimamuutused Silur -> Devon

Siluri ajastul pörkasid kokku Laurentia (Põhja-Ameerika) ja Baltika (Põhja-Euroopa) manner. Kliima stabiliseerus, lõunapoolusel sulasid Gondwana mandriliustikud, põhjustades olulise meretaseme tõusu. Maismaataimedele soodsateks tingimuseks olid näiteks autotroofide kasv kalda ja mere piiril, ning sellega orgaanika kuhjumine sinna, mulla teke, hapniku kontsentratsiooni suurenemine ja osoonikihi teke.

Devonis, Baltika ja Laurentia mandri kokkupõrkel moodustus suur Euroameerika manner. Kokkupõrkele järgnenud mäeteke põhjustas mandrite üldise kerke ja ookeanide taandumise. Eriti suur oli maismaa ülekaal lõunapoolkeral Gondwana hiidmandril. Merede pindala vähenemine ning maismaa pinnamoe suured erinevused põhjustasid äärmiselt kontinentaalse kliima, millega kaasnes mandriliste liivakate ja savikate setete rohkus. Eriti ulatuslikke alasid kattis punaseväriline liivakivi, nn *old red*.

Devoni ajastul toimus ka aktiivne maismaa asustamine uute eluvormide poolt. Varased eostaimed, mis kasvasid Siluri ajastul ainult soodes, moodustasid Hilis - Devonis suuri metsi. Ajastu keskelt pärineb juba ka koldade, osjade ja esimeste sõnajalgade jäänuseid. Merd asustasid rohe- (mõik-), mänd- ja punavetikad.

Enigmaatilised organismid

Prototaxites

Protosalvinia

Küllalt suurte (kõrgus 8 m, läbimõõt 1,25 m) organismide fossiilid. Ei osata

ühessegi teadaolevasse organismirühma liigitada.

Aldanophyton atiquissimum

- Varaseim soontaim Kambriumist?
- Venemaa, Ida-Siber
- Kollataoline
- Kahtlane, kas õigesti dateeritud
- Üks leid. Üks mittetäielik isend 80 mm pikk, teine 13 mm lai. Vars on tihedalt kaetud õhukeste väikeste lehtedega, mis on kuni 9 mm pikad. Leitud on juhtkimpe, aga mitte sporangiume. Pole välistatud vale dateering nõ saastuse tõttu teistest kihtidest.

Soontaimede homospoorne elutsükkel

Diploidne sporofüüt kannab sporangiume, kus tekivad spooride emarakud, need läbivad meioosi ja tekivad haploidsed spoorid. Spoorist (isas- ja emasspoorid on ühesugused) kaasvab haploidne gametofüüt, millel tekivad kas anteriidid või arhegoonid (on võimalik anteriidide ja arhegoonide teke ka samal taimel nt. sõnajalgade eelleht), nendes tekivad vastavalt spermid ja munarakud. Peale viljastumist, milleks on tarvis niisket või veekeskkonda (et sperm saaks munarakuni ujuda) tekib diploidne sügoot, sellest areneb embrüo ning sellest jälle sporofüüt. Sporofüüt ja gametofüüt võivad olla teineteisest sõltumatud.

Tänapäevaste soontaimede eelased:

- ***Ülemhmk Polysporangiomorpha***
 - *Klass Horneophytopsida*
- ***Hmk Soontaimed Tracheophyta***
 - *Klass rüüniad – Rhyniopsida (osa ürgraigastest)*
 - ***Alamhmk raigastaimed Lycophytina***
 - *Klass Zosterophyllopsida*
 - *Klass ürgraigad Psilophytopsida = Trimerophytopsida*
 - *Klass pärisraigad Lycopside*
 - ***Alamhmk pärislehttaimed Euphyllophytina***

Rhynie chert (rüünia kilt)

Settekivim Vara-Devonist (ca 400 Mat), mis sisaldab üllatavalt palju ränistunud taimede ja lüljalgsete fossiile. Leitud Šotimaalt, on moodustunud ajal, mil toimus maismaa hõivamine elusorganismide poolt. Tähelepanuväärne, kuna fossiilide ultrastruktuur on hästi säilinud ja vaadeldav (rakuseinad, õhulõhed, ämblikulaadsete raamatkopsud).

Esimesed maismaataimede fossiilid on leitud Siluri lõpust/Devoni algusest, kuigi taimeosade alusel olid maismaataimed ja ka polüsporangiofüüdid olemas tõenäoliselt juba varem. Osad varasemad fossiilid ei ole soontaimed, vaid nn **polüsporangiofüüdid**, neil puuduvad trahheiidid.

Näiteid polüsporangiofüütidest:

1. *Aglaophyton major*

Rüünia kildast Šotimaal umbes 400 Mat. Kuni 20 cm pikk. Taim, millel olid nii gametofüüt kui sporofüüt võrdselt sõltumatud ja vabaltelavad. Sporofüüt oli dihhotoomselt hargnev ja kandis tipmisi sporangiumeid, produtseeris kaht tüüpi spoori, millest siis kasvasid isas- ja emasgametofüüdid. Kutiikula õhulõhedega, risoom risoididega. Ksüleemis ei ole trahheide. Varasem nimetus *Rhynia major*.

2. Horneophytopsida, Horneophyton lignieri

Sporofüüdi m

aa-aluses osas üks või mitu muguljat moodustist risoididega. täiskasvanud sporofüüt oli vabaltelav, kuigi oma arengu alguses võis ta sõltuda gametofüüdist nagu sammaldelgi. Juhtkimp sisaldas ka tugikude, ent polnud päris samane tänapäevaste soontaimedega. Dihhotoomselt harunenud sporangiumides esines kesksammas ehk kolumella. Võimalik vahevorm sammalde ja soontaimede vahel. Tema kohta kehtib ilmselt elutsükli faaside vahelduse vahelelükke ehk interpolatsiooniteooria. Suurus 15 - 20 cm. Esimene, kellel leitud seenehüüfe (mükoriisa!).

3. Cooksonia pertonii

Pärineb Alam-Devonist, oli küllalt arvukas ja laialt levinud: teda on leitud paljudest leiukohtadest Euroopas ja Põhja-Ameerikas. Iirimaaalt dateeritud 428 Mat. (Silur, vanim soontaim). Väike taim (< 6.5 cm), dihhotoomselt harunev, lateraalsete väljakasveteta. Juhtkoos esinesid rõngastrahheiidid. Harude tippudes neerukujulised sporangiumid, milles valmisid siledad trileetsed eosed. *Cooksonia pertonii* sarnanes klassi *Rhyniopsida* esindajatega. Kuid: trahheiidid leitud vaid steriilsetel, mitte fertiilsetel harudel. Seetõttu on kahtlusi, kas need on ühe ja sama taime osad. Samas on see taim mõnede süsteemide alusel koguni päris-soontaimede hulka kuuluv, alamhõimkonnast raigastaimed.

Maismaataimede diversifikatsioon

Cl. Rhyniopsida – rüüniad (varasematel autoritel ürgragaste klassi selts või sugukond). Hästisäilinud primitiivsed soontaimed Alam-Devonist Rhynie vulkaanilisest kildast Šotimaal. Siia hulka arvavad mõned autorid ka *Cooksonia*.

Rhynia

Varem kuulus siia ka *Aglaophyton major*.

Rhynia esindab primitiivset soontaimet morfoloogiliselt tüüpi, millest hiljem

arenesid soontaimed juurte, lehtede, varte keerukamate juhtkudedega ja kaitstud sporangiumidega. ***Rhynia gwynne-vaughanii*** – iseloomulikud S-tüüpi trahheiidid. Elas 400 Mat, oli 18 cm kõrge, varre läbimõõt 2-3 cm. Mõnedel leitud ainult gametofüüdid - ***Lyonophyton*, *Sciadophyton***, harunevad dihhotoomset, S-tüüpi trahheiidid, gametangiumid.

Kas rüüniate gameto- ja sporofüüdid olid isomorfsed? (pole kindlalt tõestatud). Transformatsiooniteooria elutsükli faaside vahelduse tekkeks.

Suur osa autoreid arvab tänapäeval, et rüüniad on eraldi evolutsiooniharu võrreldes “päris-soontaimedega” (*Eutracheophytes*).

Pärissoontaimed

Kold- e. raigastaimed - *Lycophytina*

Sünapomorfid: neerjad sporangiumid, lateraalsetel lühiharudel, eksarhne ksüleem (protoksüleem väljapool, metaksüleem seespool).

Zimmermanni (1952) teloomiteooria. Käsitleb taime keha keerukamaks muutumist, organite eristumist.

Teloom on primitiivse harunemissüsteemi osa kõige distaalsemast dihhotoomiast kuni haru tipuni. Fertiilsed ja vegetatiivsed teloomid. Harunemissüsteemi osad, mis ühendavad telome, on mesoomid. Kaks või enam mesoomiga ühendatud teloomi moodustavad teloomikimbu. Teloomid ja teloomikimbud evolutsioneerunud nagu näidatud joonistel (vt. Slaidid 3).

“Ülekasv” (overtopping) ⇒ pseudomonopodiaalne harunemistüüp.

Taandarenenud teloomikimbud ⇒ lehed (kidad, pärisraikad, okaspuud).

“Tasapinnastumine” (planation). **“Plaadistumine” (webbing)** viis lameda lehetaolise struktuuri tekkele.

Võrkja roodumise teke (sõnajalad, katteseemnetaimed): süngenees ehk primitiivsete lehtede dihhotoomsete roodude kokkukasvamise ⇒ võrkja roodumisega anastomoosid. Zimmermanni järgi seotud mesoomide ja teloomide tangentsiaalse kokkukasvamisega. Sünangiumide teke.

“Tagasikooldumine” (osja sporangiumi teke).

Nende protsesside kaudu on selle teooria kohaselt teloomikimpudest tekkinud kõik taimeorganid. Muidugi pidid muutustele eelnema muutused genoomis. Looduslik valik toimides uutele genotüüpidele tekitas järkjärgulise modifitseerumise taimeosade ontogeneesi kaudu (hologeneesi kontseptsioon).

Raigastaimede kaks haru:

1. Klass *Zosterophyllopsida*

Pärisraigaste oletatavad eellased, veetaimed “õhuharudega”, varasemad autorid panevad ürgraigaste (*Psilophytopsida*) hulka. 400 Mat – 360 Mat.

Lateraalsed, ümarad või neerjad **sporangiumid**, ksüleem õhuharudel massiivne. G-tüüpi trahheiidid. Pikkus ca 30 cm.

Mikrofüllid (neil nõ eelmikrofüllid, väikeste okaste taolised):

- **enation teooria** - väljakasved (Bower 1935, Gensel 1975; juhtkude puudub tõesti zosterofüllide lehtedel, lehtede juhtkude selle järgi hiljem tekkinud) või muundunud harud
- **teloomiteooria**, juhtkude zosterofüllidel sekundaarselt kadunud (sel juhul pole mitte zosterofüllid pärisraigaste eellased, vaid vastupidi).

Stratigraafia järgi kehtiks pigem esimene. Probleem: kuidas sel juhul tekkisid adaksiaalsed sporangiumid? Teloomiteooria kohaselt on see lihtsamini seletatav. Varastel soontaimedel protosteel, raigastaimedel ja ka eufüllofüütidel sifonosteel.

2. Klass pärisraikad - *Lycopsida*

Nii väljasurnud kui praeguseid vorme. Mikrofüllid. Adaksiaalsed sporangiumid (mikrofüllide kaenaldes).

- *Drepanophycales*

Kaua peeti esimeseks soontaimeks **ogalehikut – *Baragwanthia***. Leitud oletatavalt Siluri lõpul/Devoni algul – ca 420 Mat Austraalias (koosesinevate selgrootute järgi dateeritud, mõned peavad küsitavaks). Kiirjas protosteel rõngastrahheididega, **mikrofüllid** kindlalt olemas - küllaltki arenenud soontaim tegelikult. **Sporangiumid** varrel - **adaksiaalsed**. Kui dateering õige, peaks soontaimed olema palju varasemad kui arvatakse.

Teloomiteooria järgi rüünia ja kolla vahevorm.

- **Ürgkollalised *Asteroxylaceae***, keda mõned autorid paigutavad seltsi *Zosterophyllales*, teised peavad koldade otsesteks eellasteks. Väljasurnud
- **Kollalaadsed *Lycopodiales***

Rohttaimed või epifüüdid, dihhotoomselt harunevad, lihtsad mikrofüllid, neerukujulised sporangiumid, avanevad ristilõhega, lehtede kaenaldes, sageli koondunud eospeadeks. Kosmopoliitne, 3 perek, 380 liiki. (Bot III al lk 357).

Heterospooria teke

Heterospooria on evolutsioonis tekkinud korduvalt, võimalik, et samal ajal kui homospooria. Võimalik ka, et on toimunud redutseerumine homospooria suunas.

Heterospoorses elutsükliks produtseerib haploidne sporofüüt spooride emarakke, millest tekivad kahte tüüpi spoorid – mega- ja mikrospoorid. Vastavalt kasvavad nendest morfoloogiliselt erinevad haploidsed megagametofüüdid (emased, produtseerivad munarakke) ja mikrogametofüüdid (isased, produtseerivad sperme). Gametofüüdid produtseerivad gameete, toimub viljastumine, tekib sügoot, mis areneb embrüoks, sellest kasvab sporofüüt.

- **Selaginellilaadsed *Selaginellales***

Rohttaimed või epifüüdid, alla 2 cm, heterospoorsed, sporangiumid eoslehtede kaenaldes, mis moodustavad neljakülgse eospea. 1 perek, 750 liiki. Peam. troopiline. (Bot 3 lk 362.)

- **Ürgsoomuspuulaadsed *Protolepidodendrales***

Alam- ja Kesk-Devonis. Arvatavasti ogalehiku otsene järglane. Esinevad harunenud fülloïdid. Vars dihhotoomne esineb protosteel. Sporangiumid asuvad sporofüllide pinnal.

- **Soomuspuulaadsed *Lepidodendrales***

Olid levinud alates Devoni lõpust Kriidini, valdavad Karbonis. **Esimesed puud!** Kõrgusega 10-35 m. Neil esines protosteel, ent ka teiskasv – prokambium! Põhilise osa tüvest moodustas koor (periderm). Korralik juurtesüsteem. Fotosünteesiorganiteks olid mikrofüllid. Paljunemistsükkel oli heterospoorne, eosed valmisid eospeades. (Bot 3 lk 365)

- **Lahnarohulaadsed *Isoetales***

Soomuspuude tänapäevased järglased. Rohtsed veetaimed, kosmopoliitsed, kuid paljudes kohtades harvaesinevad või haruldased (ka Eestis). 150 liiki üle maailma. Vars redutseerunud, sporangiumid lehe alusel koopas, taim on heterospoorne. (Bot 3 lk. 369).

4. Alamhõimkond Pärislehttaimed *Euphyllophytina*

Pärislehttaimede süsteem:

Ülemklass *Moniliformopses*

- Klass ürgsõnajalad *Cladoxylopsida*
- Klass kidad *Equisetopsida* e *Sphenopsida*
 - Selts Ürgkidalaadsed *Hyeniales* †
 - Selts Talblehikulaadsed *Sphenophyllales* †
 - Selts Kalamiidilaadsed *Calamitales* †
- Alamklass osjad *Equisetidae*
- Klass keerdlehikud *Filicopsida*
 - Selts *Rhacophytales* †
 - Selts *Stauropteridales* †
 - Selts *Zygopteridales* †

- Alamklass *raagraikad Psilotidae*
- Alamklass Marattiad *Marattiidae*
- Alamklass Maokeeled *Ophioglossidae*
- Alamklass Sõnajalad *Polypodiidae*
 - Selts *Osmundales*
 - Selts *Filicales*
 - Selts *Polypodiales*
 - Selts *Salviniales*
- Ülemkl *Radiatopses*

Süsteem **APG III järgi**

Class Equisetopsida MAISMAATAIMED

Subclass Anthocerotidae

Subclass Bryidae

Subclass Marchantiidae

Subclass Lycopodiidae

[monilophytes]

Subclass Equisetidae

Subclass Marattiidae

Subclass Ophioglossidae

Subclass Polypodiidae

Subclass Psilotidae

(gymnosperms, angiosperms)

Lehttaimed

Devonis, Baltika ja Laurentia mandri kokkupõrkel moodustus suur Euroameerika manner. Kokkupõrkele järgnenud mäeteke põhjustas mandrite üldise kerke ja ookeanide taandumise. Merede pindala vähenemine ning maismaa pinnamoe suured erinevused põhjustasid äärmiselt **kontinentaalse kliima**, mis hiljem muutus niiskemaks. Devoni ajastul toimus ka aktiivne maismaa asustamine uute eluvormide poolt, **Kesk – ja Hilis-Devonis tekkisid paljud uued taimerühmad ja liikide arv suurenes märkimisväärselt.**

Karbonis hakkasid ürgmandrid Eurameerika ja Gondwana teineteisele lähenema, kokkupõrke tulemusel moodustusid nende servaaladel mäestikud (Hertsüünia kurrutus). 300 Mat oli kujunenud hiidmanner Pangea. Valdavalt, eriti troopikas, oli kliima soe ja niiske, mis soodustas taimestiku arenemist ja kivisöelademete tekkimist. Kliima muutus järkjärgult jahedamaks ja kuivemaks, eriti lõunapoolkeral poolusele lähemal. Lõunapoolkeral oli

Karbonis neli suurt jääaega. Taimestik oli juba kujunenud vööndilisus - eristus troopiline ja parasvöötme taimestik. Põhilised taimed olid kidad (hiidosjad), pärisraikad (hiidkollad), sõnajalgtaimed, seemnesõnajalad. Loomastikule oli iseloomulik maismaaselgroogsete kiire areng ja rohkus, kiiresti arenesid ka putukad.

Endine klass *Trimerophytosida*

Osa endisest ürgragaste klassist. Parafüleetiline rühm. **Ühised tunnused rüüniatega:** dihhotoomselt kolmemõõtmeliselt harunevad lehtedeta (lehetaoliste väljakasvetega) taimed, tipmiste sporangiumidega ja isospoorsed, protosteeliga. **Erinevused:** peaharu pseudomonopodiaalne, külgharud omakorda harunevad dihhotoomselt või trihhotoomselt (rüüniad harunevad hõre-dihhotoomselt), sporangiumid paarikaupa, käävjad, avanevad pikilõhega (rüüniatel ühekaupa, avanevad risti), suhteliselt suur protosteel (rüüniatel väiksem), kooreosa hüpodermiga (rüüniatel pole).

Ürgragaste fossiile on leitud Alam-Devonist Ülem-Devonini.

Perekonnad *Trimerophyton*, *Psilophyton*.

Ürgrakad on tõenäoliselt rüüniate evolutsioonisuuna keerukam aste, mille areng on toimunud "ülekasvu" teel, keerukamaks on muutunud nii anatoomia kui morfoloogia. Sellel rühmal on tähtis koht, kuna tõenäoliselt on ta andnud alguse sooneostaimede evolutsioonisuunale, mis hõlmab kidasid, keerdlehekuid (osaliselt) ja seemnesõnajalgu, seega kogu ülejäänud soontaimede arengule.

Klass Kidad *Sphenopsida*

Ibyka – kas vahevorm ürgragaste ja ürgkidalaadsete vahel? Mõned paigutavad sõnajalgade eellaseks. Leitud Kesk-Devonist. Pseudomonopodiaalne peaharu, spiraalselt asetunud esimese ja teise järgu ebakülgharudega (reduktseerunud teloomikimbud – megafüllide eellased). Aktinosteel, protosteeli taandarengu tagajärjel tekkinud lakuunid.

Selts Ürgkidalaadsed - *Hyeniales*

Hyenia ja *Calamophyton* Devoni ajastust. Dihhotoomselt või dihhopodiaalselt harunenud, teloomsete lehtedega. arvatakse ka kas kidade või sõnajalgade eellasteks, neid paigutatud ka *Trimerophytosida* hulka (sarnased sporangiumid) (Bot II lk 372).

Nn sfenofüüdid on väljasurnud eostaimede rühm Karbonist ja Permist, liigendatud tüvede ja männastes paiknevate lehtedega. Paljunemisorganid kábides. Seltsid talblehiku- ja kalamiidilaadsed. **Retsentsed sfenofüüdid on osjad.**

Selts talblehikulaadsed *Sphenophyllales*

Alates Ülem-Devonist Alam-Triiaseni. Suhted teiste rühmadega ebaselged. Roomavad või ronivad puittaimed, ka üksikud põõsad Karbonist. Kiilukujulised lehed männastena. Ei ole teada, kas neil olid mikrofüllid või megafüllid. Varte läbimõõt kuni 2 cm, harunevad. Triarhne protosteel. Esineb teiskasv, mis

meenutab Karboni raigaspuude teiskasvu. Paljunemisorganid hõredas käbis, mis kannab nime *Bowmanites* (ka *Sphenophyllostachys*).

Selts kalamiidilaadsed – *Calamitales*

Risoomsed puud teiskasvuga, kõrgus kuni 20 m. Niisketes ja märgades kasvukohtades. Nimi *Calamites* anti esialgu leitud õõnsate varte sisse tekkinud kivististele, aga on nüüd omistatud kogu taimele. Lehestik kannab nime *Annularia* või *Asterophyllites* olenevalt tüübist. Kiilukujulised lehed männastes. *Calamites* meenutab hiiglaslikku osja. Sõlmeline õõnes ribiline tüvi.

Alamklass Osjad – *Equisetidae*

Fossiilid esinevad alates Devonist. Kosmopoliitne. Perekond osi *Equisetum*, umbes 15-30 liigiga on ainus retsentne sfenofüütide esindaja. Iseloomulikud tunnused: sõlmeline varre ehitus, okste ja lehtede männasjas asetus, redutseerunud lehed, õõnsad ribilised varred, tipmised käbitaolised eospead ja kлонаalsed risoomid. Sporangiumid kõverdunud jalaga kandjatel, mis koondunud eospeasse. Sekundaarne ksüleem puudub.

Õõnsas varres on juhtkimp jagunenud paljudeks juhtkimpudeks, kuid tegu pole tõelise eusteeliga. Tühjad ruumid juhtkimpudes on protoksüleemi asemel, mis on hävinud venimisel sõlmevahede kasvu käigus. Suured avaused koos kannavad nime vallekulaarsed kanalid, need on tekkinud koorekoe venimisel kasvu käigus. Juhtkimpe toetavad kortikaalse kollenhüümi kimbud ribides.

Sõlmekohtadel on varre ehitus üsna erinev: on sifonosteel ühtse juhtkimbuga. Sarnane oli kõikide nn osjapuude, sfenofüütide ehitus.

Klass *Cladoxylopsida*

Problemaatiline väljasurnud taimede rühm (näiteks *Cladoxylon* ja *Pseudosporochnus*) Devonist Karbonini. Mõned uurijad panevad need sõnajalgade hulka, teised täiesti eraldi. Puukujulised vormid nagu *Pseudosporochnus* olid kuni 3 m kõrged, olles siiski Kesk-Devonis üheks kõrgematest puudest. See oli väike puu ühe tüvega, mida toetas juuremantel. Oksad meenutasid sõnajalalehti.

Cladoxylales on raskemini klassifitseeritav rühm. Perekond *Cladoxylon* kirjeldati 1856. Taimed olid kuni 30 cm kõrged, vartega 3-6 cm läbimõõdus. Primaarne ksüleem koosneb paljudest eri kimpudest, mis lahknevad ja ühinevad. Mõnedel liikidel esineb ka sekundaarne ksüleem.

Selts Ristsõnajalad *Stauropteridales*

Perekond *Stauropteris* on tuntud Karboni ajastust Euroopas ja Põhja-Ameerikas. Keerulised kolmedimensioonilised harunemissüsteemid on juhtkudedega, mis on risoomi omadest oluliselt erinevad ja meenutavad sõnajalgade lehti. *Stauropteris* oli heterospoorne. Eusporangiumilised megasporangiumid, mis sisaldasid kaks funktsionaalset megaspoori, paiknesid võsude tippudes. Mikrosporangiumid paiknesid eraldi individidel,

mida on ka teise liigina kirjeldatud.

Rothwell'i (1996) fülogeneetiline analüüs asetab need taimed Vara-Devoni taimede *Psilophyton* ja *Aglaphyton* sõsarrühmaks. Seega ei ole ta üldse sõnajalgade lähedane sugulane nagu varem arvatud.

Selts *Seigsõnajalad* - *Zygopteridales*

Perekonnad ***Zygopteris***, ***Etapteris***, ***Metaclepsydropsis***, ja ***Clepsydropsis***. olid levinud taimed Hilis-Devonist Permini. Neil kõigil on suured mitmelisulgjad liitlehed, millel aga erinevalt sõnajalgadest on sulglehekesed üksteisega täisnurkade all, mitte ühes tasapinnas. Eoslaide kandvatel lehtedel asendavad piklikud sporangiumid osasid lehekesi. Sporangiumid on ühe või mitme seinakihiga, olles üleminekulised eusporangiumite ja leptosporangiumite vahel. **Eusporangium** – tekkinud epidermise rakkudest, mitmekihilise seinaga, palju spore. **Leptosporangium** – tekkinud ühest eellasrakust, millele on kasvanud varreke; ühekihilise seinaga, sisaldab ligikaudu 64 spoori, esineb vaid sõnajalgadel.

Selts *Rhacophytales*.

Rothwell'i (1996) fülogeneetiline süsteem paneb selle rühma (koos perekonnaga *Rhacophyton*) seemnetaimede sõsarrühmaks.

Rhacophyton. Hästi tuntud Hilis-Devonist Põhja-Ameerikas, Euroopas ja Lääne-Siberis. Poolpüstise tüve ja ridadena paiknevate vastakute harudega põõsas. Okstel oli kaks rida vahelduvaid lehti, mis paiknesid kas ühes tasapinnas või ka eri suundades, kolmedimensiooniliselt. Kuigi ühes tasapinnas olev harunemissüsteem meenutab sõnajalgade lehti, ta ei ole seda, sest *Rhacophyton*'i struktuurid on selgelt harud sekundaarse ksüleemiga. Homospoorsed sporangiumid paiknesid kolmedimensioonilistel harunemissüsteemidel terminaalset. Selle taime juhtkudede ehitus on üsna sarnane sõnajalgadega. Samas, harude süsteem suure lehe asemel lasi mõnedel autoritel (Andrews & Phillips 1968) arvata, et tegu on seemnetaimede eellastega. Cornet jt (1976) väitsid, et *Rhacophyton* pole ei sõnajalg ega seemnetaimede eellane, vaid hoopis kõrvalharu evolutsioonis.

Alamklass Raagraikad *Psilotidae*

Raagraikad on väga lihtsa ehitusega, **kõige lihtsamad retsentsetest maismaataimedest** ja arvati varem seepärast olevat väljasurnud primitiivsete Devoni taimede sugulased. Neil puuduvad nii juured kui ka lehed. Hilisemad arengulised ja molekulaarsed uuringud on aga näidanud, et **tõenäoliselt on tegemist redutseerimisega sõnajalataolistest organismidest**.

See on väike rühm kahe perekonnaga: **raagraigas *Psilotum* ja sammalraigas *Tmesipteris*** väheste liikidega. Mõlemad kasvavad troopikas või subtroopikas, viljakatel muldadel või epifüütidena. *Psilotum* levib Põhja-Ameerikas Kariibi saartel ning Atlandi ookeani rannikul kuni Põhja-Carolinani välja, aga ka troopilises Aasias ja Vaikse ookeani saartel. Lisaks levib ta üle maailma umbrohuna kasvuhoonetes. *Tmesipteris* kasvab Vaikse ookeani lõunaosas: Uus-Kaledoonias, Austraalias, Uus-Meremaal jm. Fossiilsed lähisugulased puuduvad.

Raagraigastel **puuduvad juured**, nad kinnituvad horisontaalse risoomiga. **Varre püstine osa kannab väljakasveid**, mis sisaldavad spetsiaalseid vee ja toitainete voolu reguleerivaid rakke, kuid mitte juhtkude. Seega **ei ole need tõelised lehed**.

Eosed valmivad lühivõrsete tippudes paiknevates **sünangiumites**, mis on **kokku kasvanud kolmest sporangiumist**. Kõigil teistel retsentsetel soontaimedel paiknevad sporangiumid lehtedel või nende muudenditel. Valminud eostest arenevad väikesed (kuni 2 mm) **maa-alused saprofüütsed gametofüüdid**. Gametofüüdid on hermafrodiitsed, toodavad nii emas- kui ka isassugurakke. Viimased on mitmeviburilised ja ujuvad emassugurakkude juurde. Võib esineda ka iseviljastumist.

Sporofüüt kasvab algul gametofüüdi küljes, aga hiljem vabaneb. Raagraika *Psilotum* sporofüüt võib kasvada kuni 30 cm pikkuseks või kõrgemaks. Tal puuduvad tõelised lehed, vars on see-eest roheline, fotosünteesiv ja õhulõhedega. Varres on hõlmne protosteel või sifonosteel, mida ümbritseb endodermis.

Sammalraigas *Tmesipteris* on muidu sarnane, kuid tal esinevad lehetaolised väljakasved, millel on ka juhtkimp. Kas neid pidada tõelisteks lehtedeks, on vaieldav.

Alamklass marattiad *Marattiidae*.

Marattiad on puusõnajalad, mis moodustavad selge fülogeneetilise rühma. Enamik neist on väljasurnud – esinesid väga ohtralt ja mitmekesiselt Paleosoikumis (alates Karbonist). Mõned retsentsed: praegusajal 90 liiki 6 perekonnast troopikas.

Marattiatel on mugulja alusega harunemata tüved, mille sees diktüosteel (sifonosteeli alaliik, kus lehearmid kattuvad). Tüvest algavad ohtrad suured lihakad juured. Eusporangiumid ühinenud sünangiumiteks. Homospoorsed. Retsentne perek ***Marattia***.

Psaronius väljasurnud puu Karbonis ja Permis. 10 - 15 m kõrge Lehed kannavad nime ***Pecopteris***.

Teiskasv puusõnajalgadel puudub. Taime kasvades väike juhtkimp jaguneb mitmeks, põhjustades puitunud tuumiku laienemist. Adventiivsed juured moodustavad juuremantli, mis stabiliseerib tüve.

Alamklass maokeeledaadsed *Ophioglossidae*

Käsitletud nii sugukonna kui seltsina keerdlehekute klassis, aga ka eraldi hõimkonnana *Ophioglossophyta*.

Kaks sugukonda, ***Ophioglossaceae* ja *Botrychiaceae***. Lühiealised eosed valmivad annulusega sporangiumis, mis paiknevad lehelabast välja kasvaval kandjal. Enamasti vaid üks leht aastas. Gametofüüt maa-alune.

Ophioglossum reticulatum, on teadaolevalt suurima kromosoomide arvuga taim: kromosoomide arv $2n=1260$. 3 perekonda, 70-90 liiki, üle maailma.

Alamklass sõnajalad *Polypodiidae* – leptosporangiumilised

Sõnajalgade leheks on **megafüll**, mis noorena on rullis, kasvades keerdub **lahti**, iseloomulik on hästiarenenud roodumine. **Polüsteel**, **astriktraheiidid** (P-tüüpi). Sporangium (leptosporangium) on jala ja üherakulise seinaga, avaneb rõngaga (annulusega), paisates eosed eemale. Sporangiumid on enamasti koondunud soorustesse.

Osmundalised *Osmundaceae*

Iseloomulikud jooned: sporangiumid ei ole soorustes; vähearenenud annulus sporangiumi küljel. Homospoorsed. Eosed on rohelised (fotosünteesivõimelised)

3 perek, 18 liiki, soojas kliimas peaaegu kosmopoliitne.

Tsüaatealised *Cyatheaceae*

Puusõnajalad, kuni 20 m kõrged, kõrgeimad kaasajal esinevad sõnajalad. Lehed nahkjad, suured. Sporangiumid soorustes. Homospoorsed. 3-6 perek, ca 500 liiki, troopilistes metsades.

Marsiilealised (*Marsileaceae*) ja salviinialised (*Salvinaceae*)

Heterospoorsed veesõnajalad. Marsiilealistel pikarootsulised lehed, sporangiumid rõngata, soorusteks on sporokarbid - ei avane induusiumiga.

Marsiilealisios eineb tänapäeval 3 perekonda, 76 liiki, salviinialisi 2 perek, ca 15 liiki. Nad on levinud soojas parasvöötmes ja troopikas.

Imaralised – *Polypodiaceae s.l.*

Hõlmab 11 endist sugukonda, sh *Dryopteridaceae*, *Pteridaceae*, *Aspleniaceae*, *Thelypteridaceae*, *Woodsiaceae*. Monofüleetiline nii morfoloogia kui molekulaartunnuste järgi. Vertikaalne annulus, sporangium jalaga, loori (indusiumiga) soorustes. Megafüllid enamasti sulgjalt lõhestunud. Homospoorsed. Olenevalt käsitlesest sisaldab imaraliste sugukond 193-223 perekonda, 7500 liiki, mis on levinud üle maailma. Sellesse rühma kuuluvad kõik Eestis esinevad päris-sõnajalad.

Seemnetaimede eellased

Seemnetaimede eellaste süsteem:

Alamhõimkond *Radiatopses*

- *Pertica varia*

Ülemkohort *Lignophytia*

- Selts *Aneurophytales*
- Selts *Archaeopteridales*
- Selts *Protopityales*

Kohort seemnetaimed - *Spermatophyta*

Sugukond *Calamopityaceae*

Sugukond *Hydraspermaceae*

Sugukond *Lyginopteridaceae*

Sugukond *Medullosaceae* jne

Seemnetaimede eelased ehk nn. **progümnospermid** esinevad fossiilidena alates *Devoni* keskpaigast. Neil oli paljasseemnetaimedele iseloomulik varre ehitus, kuid nad paljunesid eostega.

Pertica

Elas juba 390 Mat Vara- Devonis. Fossiilid 1968 USA kirdeosas. *Pertica quadrifaria* kasvas aktiivse vulkaani lähedal soos. **Sarnanes**

Psilophyton'iga, oli 1-3 m kõrge, paarisenteetrise läbimõõduga tüvega väike puu. Tüvi kandis neljas reas spiraalselt paiknevaid steriliseid ja fertiiliseid harusid. Fertiilsete okste tipus paiknesid tihedad homospoorseid sporangiumide klastrid. Steriilsed oksad lõppesid kahvlikujuliselt – arvatavasti lehtede arengu esimene etapp.

Varem pandi *Trimerophytopsida* hulka, ent nüüd arvatakse olevat kõrgemal, sest tal on olemas teispuit.

Aneurophyton

Kesk- ja Hilis-Devonist. Viimast järku harusid käsitletakse kui lehti, ehkki need pole lamendunud, aga need suurendasid fotsünteesivat pinda. Fertiilsed harud harunevad dihhotoomselt ja kannavad hulka homospoorseid sporangiume, mis koolduvad sissepoole. Tüves oli hõlmne protosteel, aga ka **teispuit**, mida tootis kambium hõlmade vahel. Juhtkimbud harunesid. Kasvuviis roomav või roniv, tüvi sale.

Archaeopteris

Hilis-Devonist Karbonini on progümnospermide iseloomulikuks esindajaks *Archaeopteris*. Puit – *Callixylon* – kirjeldati eraldi 1911 kui Hilis-Devoni okaspuu Venemaalt. Tüved olid üle meetri läbimõõdus ning kuni 10 m pikad, olles arvatavasti esimesed tõelised puud. Sõnajala lehe taolised tipus lamendunud harunemissüsteemid said nime *Archaeopteris* ("vana sõnajalg"). Fertiilsetel harudel asendab lamendunud "lehte" haru kahe elliptilise sporangiumiga. Kahedimensiooniline harunemissüsteem eristab seda perekonda teistest taolistest. Taim oli heterospoorne, trileetsete spooridega, mille suurus 33 –70 mikromeetrit. Megagametofüüdid olid vabalt liikuvad. *Archaeopteris* oli ilmselt teatud perioodil üsna dominantne, seetõttu on ta hea indeksfossiil.

Callixylon ja *Archaeopteris* seostati kui sama taim C.B. Beck'i poolt 1960 ja viimane tõi sisse ka termini progümnospermid. Võimalik, et on tegu seemnetaimede otse järglasega, samas võib tegemist olla eraldi evolutsiooniharuga ja mitte seemnetaimede otseste eellastega.

Protopityales

Püstised põõsad või puud üle 0.45 m tüveläbimõõduga Vara-Karbonist. Puit koosneb trahheiididest rõngaspooridega. Eoseline paljunemine sarnanes sõnajalgade omaga, homospoorsed või heterospoorsed.

5. Seemnetaimede tekkimine

Seemne evolutsioon

Seemnetaimed on maismaataimedest edukaimad.

Seeme on sisuliselt valminud munarakk koos teda ümbritsevate kestadega - valminud **seemnealge**. Seemnealgme valmimise seemneks käivitab viljastumine ja sellele järgnevad protsessid. Tänapäevaste paljasseemnetaimede viljastamiseks valmis seemnealge koosneb integumendist mikropüüliga ja megasporangiumist ehk nutsellist. Nutsell sisaldab megagametofüüti, mis koosneb toitekoest ja arhegoonidest. Seemnealget võiksime defineerida ka kui kaetud mitteavanevat megasporangiumi. Näiteks soomusvilja (*Lepidocarpon*, soomuspuulised) paljunemisorganit ei saa nimetada seemnealgmeks, kuna see avanes ja lasi spermi otse arhegoonile, viljastamiseks oli vajalik tilkvesi. Definitsiooni kohaselt peaks viljastatud seeme sisaldama embrüot (megagametofüüdi toitekudedes).

Ei saa lahutada seemnealgme evolutsiooni tolmutorude arengust. Tänapäevaste seemnetaimede seemnealge ei avane ja see on ainus mehhanism, mis tagab spermide pääsu munaraku juurde läbi kinnise nutselli ja viljastamise. Need kaks protsessi pidid toimuma paralleelselt.

Fossiilseid leidusid peaksime nimetama seemnealgmeteks, sest embrüo pole enamasti säilinud ja pole võimalik kindlaks teha, kas viljastumine on toimunud või mitte. Siiski nimetatakse neid sageli ka seemneteks. Samuti on fossiilses materjalis raske määrata, kas megasporangium on avanev või mitte, ja kas tolmutoru esineb. Kui pole vastupidist tõestatud, nimetatakse integumentide, mikropüüli, nutselli ja ühe megaspooriga, kuid embrüota paljunemisstruktuuri seemnealgmeks.

Seemnealgmete ja seemnetaimede evolutsiooni kolm astet:

1. Eostaimed, millel kõik spoorid (nii mikro- kui megaspoorigid) väljutatakse avanevatest sporangiumidest.
2. Avanevad sporangiumid, kus mikrospoorigid väljutatakse, kuid megaspoorigid jäävad megasporangiumisse (tavaliselt 4 megaspoori, üks elujõuline). Integumendid puuduvad või esinevad. Viljastamiseks vajalik tilkvesi.
3. Avanevad mikrosporangiumid ja mitteavanevad megasporangiumid.
Esinevad integumendid mikropüüliga. Tolmutoru võimaldab spermi pääsu munaraku juurde.

Isospooridest mikro- ja megaspoorideni

Homospooria on primitiivne, heterospooria progressiivne. Heterospooria arenes enne seemnete teket. Tihti on fossiilses materjalis selle fragmentaarsuse tõttu raske kindlaks teha, kas taim oli homo- või heterospoorne. Ei ole võimalik kindlaks teha, kuid on oletatav ja tõenäoline, et **heterospooria** arengu **esimese astmena** esines nn eksospoorne kahekojalisus, st isosporid andsid idanemisel eksosporseid, erinevast soost gametofüüte (protalliume). **Teine aste**, mille kohta on ka veidi tõestusmaterjali, olid sporangiumid, mis sisaldasid nii mikro- kui ka megaspoore. Ohtralt on fossiilset tõestusmaterjali **kolmanda etapi** kohta, kus on olemas eraldi mikro- ja megasporangiumid. Need fossiilsed taimed andsid endosporseid mikro- ja megagametofüüte, nagu tänapäevasedki. Mikrospoorid endosporsete gametofüütidega väljutatakse, megasporid megagametofüütidega on vabad või jäävad avanevasse või mitteavanevasse sporangiumi.

Esineb selge funktsionaalsete megasporide arvu vähenemise tendents.

Evolutsiooniastmed:

1. Spooride arvu vähenemine mõnedes sporangiumides
2. Ülejäänud spooride suurenemine
3. Spooride arvu ja suuruse konstantsus mõnedes sporangiumides.
4. Ühekojaliste gametofüütide asendumine kahekojalistega
5. Eksosporsete gametofüütide asendumine endosporsetega.

Järjekord pole kindel! Kuni Kesk-Devonini on kõik taimeliidud homospoorsed. Esimene heterospoorne taim Kesk-Devonist: ***Chauleria***. Meenutab seltsi *Aneurophytales* liiget. Heterospooria tekkinud korduvalt (mitmes rühmas enne seemnetaimi).

Seemnealgme evolutsiooni astmed pärast heterospooria teket:

1. Kolme megaspoori taandareng ja ühe funktsionaalse megaspoori teke.
2. Funktsionaalse ja taandarenenud megaspoori säilitamine megasporangiumis (nutselli teke).
3. Endosporse megagametofüüdi teke mitteavanevas megasporangiumis.
4. Mitteavaneva nutselli tipu kohastumine tolmuterade vastuvõtuks.
5. Integumentide teke, mis piiritleb mikropüüli.
6. Tolmutoru teke endosporsetel mikrogametofüütidel.

Järjekord pole kindel!

Eel-seemnealgme nimetame seemnealgmetaolist struktuuri, mille integumentid puuduvad või pole kokku kasvanud, nii et mikropüüli ei ole. ***Archaeosperma arnoldii*** Ülem-Devonist.

Hiljem leitud veidi varasematest kihtidest (siiski Ülem-Devonist) veel primitiivsemad *Elkinsia* ja *Moresnetia*. Integumentide kokkukasvamise rida hiljem rekonstrueeritud Karboni liikide põhjal.

Embrüofüütide evolutsioonis on kohastumusena maismaaelule pidevalt toimunud struktuuride areng, mis kaitsevad paljunemis- ja muid organeid ning kudesid. Nt. mitmerakulised sporangiumid, paksukestalised spoorid, mitmerakulised paljunemisorganid. Selle funktsiooniga ka **integumendid**. Primitiivsed integumendid muundunud sporofüllide näol olemas juba raigastel – soomusvili (*Lepidocarpon*) ja *Miadesmia*. Paljasseemnetaimede integumendid arvatakse siiski olevat tekkinud otse steriilsetest ja fertiilsetest teloomikimpudest süngeneesi teel. Arvatakse, et *Archaeosperma* eelseemnealgme integumendid tekkinud *Archaeopteris*'e taolise taime sporofüllidest, mis on teloomitaolised.

Primitiivsed seemnealgmed olid radiaalsümmeetrilised, arvati et bilateraalsed alles okaspuudel, kuid leitud juba *Spermolithus*'el Ülem-Devonist.

“Hüdraspermse paljunemise” kontseptsioon

Hydrasperma järgi, aga ka teistel primitiivsetel paljasseemnetaimedel.

Tassi- või lehtrikujuline lagenostoom moodustab keraja tolmutukambri membraaalse põhja ja kesksambaga. Joonis! See on tekkinud nutselli tipmiste rakkude ümberpaiknemisel ja omab olulist rolli tolmeldamisel, viljastamisel ja embrüogeneesis. Integumentide ja ümbritsevate struktuuride abiga juhiti tolmuterad otse tolmutukambrisse. edasi megagametofüüdi kasvu tagajärjel purunes kambri põhi ja viljastamine sai toimuda, kesksammas sulges ava. Hiljem asendas mikropüül lagenostoomi selles funktsioonis. Edasised evolutsioonietapid rakuväline ekskreet – nn tolmeldamistilk, mis aitas tolmuteral läbi mikropüüli kanduda (*Callospermation*). Edasi juba tolmutoru taoline moodustis (*Vesicaspora*).

Siit järeldatakse, et peamine evolutsioonisuund oli efektiivsema tolmeldamise kindlustamine ja ka integumentide areng on sellega seotud, kuigi need muidugi kaitsevad efektiivselt ka megagametofüüti.

Tähtis aste hüdraspermse paljunemise arengus oli ka leviste levik. Nutselli, integumentide ja ümbritsevate struktuuride poolt kaitstud embrüol oli kuivades tingimustes suurem šanss ellu jääda ja idaneda kui eostaimede vabadel levistel.

Tolmuterad on mikrospooride homoloogid. Mikrospoor sisaldab endosporset gametofüüti, mis vabastab viburitega gameetid proksimaalsest osast. Tolmuterad idanevad distaalsest osast ja moodustavad tolmutoru. On ka erinevusi eksiini struktuuris.

Seemnealget ümbritsevad struktuurid, nn cupule – viljalehtede eelkäija? Ka see moodustunud muundunud võsude süsteemidest.

Hüdraspermne eelseemnealge tõenäoliselt pärit sõnajalgadelt. seega oleks seemnetaimed monofüleetilised. Kuid on ka seisukohti, et hüdraspermne seemnealgetüüp polnud vajalik seemnealgme arenguks, et on ka teisi evolutsiooniteid, ning seemnetaimed võivad olla polfüleetilised.

“Seemnesõnajalad”

Seemnesõnajalad kõige iidsemad, primitiivsemad seemnetaimed Paleosoikumi aegkonnast. Pärinevad arvatavasti *Aneurophytales*’est (*Progymnospermopsida*).

Nimi ***Pteridospermales***, seemnesõnajalad on mõnevõrra eksitav, sest tegu pole sõnajalgadega, vaid varaste seemneteaimedega, kellel olid/on sõnajalgade taolised lehed. See ei ole ka monofüleetiline rühm. Sugukonnad ***Lyginopteridaceae***, ***Calamopityaceae*** ja ***Hydraspermales*** moodustavad parafüleetilise rühma ehk graadi seemnetaimede suhtes basaalselt. Seetõttu on neid klassifitseeritud väga erinevalt. Varasem seemnetaim selles rühmas on *Elkinsia polymorpha*.

Ka okaspuud on tegelikult parafüleetiline rühm.

Veel üks rühm “seemnesõnajalgu” ***Medullosaceae*** on veel lähedasemad seemnetaimedele.

Ka *Lyginopteridaceae* sisesed suhted pole täpselt lahendatud. Tuntumad perekonnad on *Lyginopteris*, *Heterangium*, ja *Laceyia*. Asja teeb raskemaks ka fossiilide puhul tavaline eri leidudest pärit taimeosade kirjeldamine eri nimede all.

Lyginopteris

Karbonist. Iseloomulikud tunnused **eusteel**, **kahepoolne kambium**, **manoksüülne puit**, **hästi arenenud koor** laiade sklerenhüümsete kiududega. Manoksüülne puit, kus rohke parenhüüm paikneb hajusalt trahheiidide vahel, on iseloomulik ka retsentsetele palmlehikutele. Kuid tegelikult terav piir püknoksüülse puiduga, kus parenhüümi on vähe, puudub, üleminek on pidev. *Lyginopteris*’el on kaenlasisene harunemine ja väike leheroots V või W-kujulise lehearmiga, mis näitab, et lehed on arenguliselt erinevad harudest. Leheroots harunenud, lehed nagu *Sphenopteris* või ***Pecopteris***. *Pecopteris* kuulub Karboni marattialiste hulka. Seemnealged kannavad ka nime ***Lagenostoma***, need on väikesed, läbilõikes ümmargused ja paiknevad karikakujulistel steriilset koest alustel (**kuupulid**). Megasporangiumi tipp on kohastunud tolmu vastuvõtuks. Mikrosporangiumid ehk tolmu produtseerivad organid, tuntud nime all *Crossotheca*, on väikesed ja paiknevad klastritena. Tolmutera on trileetne.

Medullosa

Perekonda *Medullosa* ja selle lähisugulasi on palju ja tulemuslikult uuritud. *Medullosa*’l on **avokaadosuurused lihakad seemed ja suured tiibadeta tolmuterad**, mis viitab loomlevile ja loomtolmlemisele. Selle rühma taimi on palju leitud Karboni ajastu troopilistelt ja subtroopilistelt lammidelt koos teiste Paleosoikumi seemnetaimedega nagu *Cordaites*. Nad olid ilmselt **puud**, mis sarnanesid ***Psaronius***’ega.

Medullosa tüvedel on **mitu juhtkimpu** (2-5), igas protosteel, primaarse ksüleemi kimpude ja parenhüümirakkudega. Kahepoolse kambiumi poolt toodetud sekundaarne manoksüülne puit ümbritseb seda. Juhtkimpude vahel on suured säskiired.

Oma polüsteelse juhtkoega on *Medullosa* väga eriline seemnetaimede seas.

Vastavalt arenguloolistele uuringutele on see siiski **eusteel** (Bassinger, Rothwell and Stewart, 1974; Rothwell, 1976) *Medullosa* tüvedel on paks tugev sklerenhüümist koos ohtrate erituskanalite ja näärmetega.

Lehed on tasapinnalised ja tuntud nimede all *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Odontopteris*, *Mixoneura*, and *Callipteridium*.

Medullosa seemnealge on kirjeldatud nime all **Trigonocarpus** või *Pachytesta*. Need on 7 mm kuni 6 cm pikad, läbilõikes ümmargused. Integumendi üks ots on tõmmatud mikropüüli sisse, mis hõlbustab tolmuterade juhtimist mikropüüli. Nutsell on kinnitunud integumendile seemnealgme alusel. *Pachytesta* integument on kolmekihiline: epidermis ja väline lihakas kiht (**sarcotesta**) Tugevat kiulist vahekihti (**sclerotesta**) ja seesmine kiht on õhuke (**endotesta**).

Evolutsioonilised innovatsioonid Paleosoikumi seemnesõnajalgadel:

1. lamendunud bilateraalsümmeetriline leht, mis on arenenud kolmedimensionaalsest radiaalsest teloomikimbust;
2. paljunemisorganite paiknemine lehtedele fertiilsete teloomikimpude modifitseerumise teel;
3. eusteeli areng protosteelist;
4. manoksüülse teispuidu areng;
5. mitteavanevate megasporangiumide tolmlemise arenemine, hüdraspermne paljunemisviis;
6. kaitsvate kihtide – integumentide ja cupule'i arenemine ümber megasporangiumi ümbritsevatest teloomidest – eel-seemnealge;
7. tõeliste seemnealgmete väljaarenemine – integumendid funktsionaalse mikropüüliga, võimaldas suurte iseseisvate seemnetaimerühmade evolutsiooni, nt *Medullosaceae*, *Callistophytaceae*, teised rühmad;
8. tolmutorude areng;
9. teloomikimpude otstes paiknevate mikrosporangiumide klastritest kerajate süngangiumide tekkimine;
10. eel-tolmuterade ja tolmuterade erinevate tüüpide areng trileetsetest mikrospooridest.

Seemnetaimed on monofüleetiline rühm. Paljasseemnetaimed ei ole loomulik rühm, sest nad defineeritakse peamiselt tunnuste puudumise järgi (võrreldes katteseemnetaimedega) ja nad on õistaimede suhtes parafüleetilised.

Seemnetaimede klassifikatsioon:

Väljasurnud “seemnesõnajalad” (4 suguk) †

Alamklass palmlehtikud *Cycadidae*

Suguk *Callistophytaceae* †

Alamklass okaspuud *Piniidae*

ihnlehtikulaadsed *Cordaitales* †

männilaadsed *Pinales* (*Coniferales*)

Suguk *Glossopteridaceae* †

Alamklass hõlmikpuud *Ginkgooidae*

Suguk *Caytoniaceae*, *Corystospermaceae*, *Peltaspermaceae* †

Seltsid *Pentoxylales*, *Bennetitales* †

Alamklass vastaklehtikud *Gnetidae*

Alamklass õistaimed *Magnoliidae*

Muutused kliimas ja elustikus Paleosoikumi lõpus ja Mesosoikumis.

Perm

Gondwana ja Eurameerika ühinemise tulemusel moodustus hiidmanner Pangea. Permi alul taandus meri kõigilt mandreilt, kliima muutus kuivaks ja kontinentaalseks, sest enamuse maismaast jäi meredest kaugemale.

Vara-Permis oli taimestik endiselt rohkesti kidasid. Ajastu teisel poolel suurenes järsult paljasseemnetaimede osatähtsus - ilmusid okaspuud, palmlehtikud ja hõlmikpuud. Selgroogsete hulgas saavutasid maismaal ülekaalu kahepaiksed, meres arenesid kiiresti luukalad, roomajad olid teada teridondid. Maa ajaloo kõige hävitavam organismide väljasuremine oli Permi lõpus (kadus 82% perekondadest ja 50% sugukondadest).

Triias

Paleosoikumi ja Mesosoikumi vahetusel saavutas hiidkontinent Pangea oma lõpliku vormi, hõlmates enamuse kontinentaalsest mandri koorest. Pangea oli nii hiiglaslik, et ulatus ühelt pooluselt teisele. Esimeseks märgiks selle hiidkontinenti lagunemisel oli ookeani tekkimine Gondwana ja India laama vahele. Triias kliima oli kuiv ja kuum, eriti ajastu esimesel poolel.

Triias taimkattes valdasid paljasseemnetaimed: okas- ja hõlmikpuud ning palmlehtikud; rohkesti kasvas seemnesõnajalg. Selgroogseist muutusid arvukaimaks roomajad (sealhulgas kalasissalikud ja tiibsisalikud ning kilpkonnad). Ilmusid esimesed algelised imetajad ja pärisluukalad. Triias algab ühelt poolt Permi lõpul toimunud hävinguga ning lõpeb samuti väljasuremisega.

Juura

Hiidkontinent Pangea hakkas Kesk-Juuras lagunema - Põhja-Ameerika ja Aafrika vahel avanes Põhja Atlandi ookean. Selle käigus liikus Põhja-Ameerika loodesse, tekitades Mehhiko lahe. Juura ajastu keskel veetase tõusis ning mereveed tungisid kiiresti maale, jättes endast maha ulatuslikke merelisi setteid.

Juura maismaa taimeriigis domineerisid paljasseemnetaimed (hõlmikpuud, bennetiidid, palmlehtikud) ja sõnajalgtaimed. Vee-elustikus oli ammoniidide kõrgaeg, selgroogsetest arenesid liigirohkeiks roomajad, neid elutses nii maismaal, õhus kui ka vees. Ilmusid esimesed linnud (arheopterüks), merikrokoallid ja -kilpkonnad.

Kriit

Kriidi ajastul jätkus Pangea hiidmandri (eriti selle lõunaosa) lagunemine. Kontinendid liikusid lähemale nende praegusele asendile. Ajastu lõpuks olid üksteisest eraldunud kõik lõunapoolkera mandrid, Atlandi ookean oli laienenud ja Gondwana lagunenu tütarcontinentideks.

Maismaal jätkus suurte roomajate kõrgaeg.

Taimestik valdasid Kriidi keskpaigani palmlehed, hõlmikpuud, okaspuud ja sõnajalgtaimed, ajastu teisel poolel tõrjusid kiiresti arenevad õistaimed need tahaplaanile.

Taimestik Paleosoikumi lõpul ja Mesosoikumis

Palmlehed

Retsentsed palmlehed moodustavad 11 perekonda ja umbes **100 liiki** levinud **Ameerika, Aafrika, ja Austraalia soojas subtroopikas**. Kõik on reliktid ja endeemse levikuga. On küllalt tõenäoline, et järgmisel geoloogilisel ajastul surevad nad koos hõlmikpuuga välja.

Fossiile leitud alates Karboni ajastust. Nt *Spermopteris* seemnealgmed ja *Taeniopteris* lehed moodustavad ühe liigi. Palmlehedega sarnaneb eelkõige lehtede tunnustelt, näiteks **haplocheilic õhulõhed** ainult kahe kaasrakuga. Viimatinimetatud esinevad paljudel seemnetaimedel nagu okaspuud, hõlmikpuu, efedra, glossopteriidid ja ihnlehed. **Sulgjad liitlehed**, mis on suhteliselt jäigad tänu **paksule hüpodermile**. Permis ilmuvad tänapäevastega sarnased vormid nagu *Crossozamia*. Nende hulgas on liike, mille megasporofüllid paiknevad spiraalselt nagu tänapäevasel perekonnal *Zamia*. Seemnealgmed kinnituvad sporofüllide alaküljele.

Palmlehekute hiilgeaeg oli Mesosoikumis, pärast seda on toimunud vähenemine ja vaikne väljasuremine. Nt ***Leptocycas***. Mesosoikumi palmlehed olid tõenäoliselt saledate tüvedega ja võimalik, et paksude tüvedega vormid tekkisid alles Tertsiaaris.

Mikrosporofüllid on koondunud käbidesse. Nt ***Lasiostrobus*** Karbonist omab juba tänapäevastega suhteliselt sarnast käbi.

***Callistophyton* – seemnetaim ilma kuupulita!**

Kuigi see perekond avastati alles **1970-ndatel**, on see arvatavasti üks tuntumaid Paleosoikumi seemnetaimi. *Callistophyton* on leitud Karboni ajastu lademetest USAs ja Prantsusmaal ning rekonstrueeritud kui väike põõsas või ronitaim oma saleda tüve tõttu. Varres on eusteel viie juhtkimbuga, mis ümbritsevat suurt säsi ning kahepoole kambium, mis toodab manoksüülset teispuitu. Lehed on **30 cm pikad ja *Medullopteris* tüüpi paiknevad spiraalselt**. Nime ***Callospermation*** kannab taime läbilõikes lame seeme, mille kinnitumiskoht pole täpselt teada. Tolmu tootvad organid on **sünangiumid**, mis koosnevad alusel mikrosporangiumide ringist ümber õõnsa tsentri. ***Vesicaspora*, tolmuttera**, sarnaneb okaspuude omale.

Ihnlehtikud ehk kordaiidid Cordaitopsida

Cordaites oli Euroameerika mägimetsade moodustaja Permis. Ta kasvas ka soodes ja moodustas mangroovitüüpi puistuid rannikutel. Suurim diversiteet on leitud Vene-Siberi platoolt, Angara jõe ümbrusest. **Tema lehed olid rihmjad, rööproodsed, paksud ja nahkjad.** Lehtedes oli sklerenhüümikimpe nii juhtkimpude all kui peal. Paljunemisorganid – **emas- ja isaskäbid** kannavad nime **Cordaianthus**. Käbi koosnes primaarsest võsust harudega, mis astetsesid modifitseerunud lehtede kaenlas. Igal harul olid spiraalselt paiknevad soomused, enamik steriilsed, aga osa kandsid tolmukotte või seemnealgmeid. Selline ehitus on homoloogne okaspuude emaskäbiga. Puitunud tüvesid on klassifitseeritud kui *Mesoxylon*, *Cordaixylon*, *Dadoxylon* ja *Pennsylvanioxylon*. Kõik on **püknoksüülse puiduga** ja säsiosas õõnsusega.

Okaspuud

Jugapuulised *Taxaceae*

Perekondi 5, liike 17: põhjapoolkeral. Igihaljad puud või põõsad, vaik puudub, kahekojalised või ühekojalised. Koor soomusjas või lõhedega. Külgharud hästi arenenud, võsud okastega hõredalt kaetud. Okkad lihtsad, lineaalsed, asetsevad spiraalselt, kuid sageli näivalt kaherealiselt. Käbid kaenlasisesed üheaastastel võsudel. Isaskäbid ümarad või munajad, sporofüllidel 2-16 tolmukotti. Emaskäbid ühe soomusega, ühe seemnega, mis tiibadeta, kõva seemnekest osaliselt või täielikult ümbritsetud lihaka või nahkja arilliga, e.k. **marikäbi**. Puit vaigukäikudeta.

Jugapuu *Taxus baccata*

Peajugapuulised *Cephalotaxaceae*

Ainus perekond ***Cephalotaxus*** on lähedane sugukonnale ***Taxaceae***; kuid moodustab eraldi haru ja erineb emaskäbide poolest, milles on mitu kaheseemnelist soomust. Liikide arv vaieldav. Igihaljad puud ja põõsad. Lehed kahes reas, lineaalsed või lantsetjad, 2 õhulõhede reaga. Emaskäbid tipupunga soomuste kaenaldes, piklikud ja longus. Seemned luuviljataolised, sukulentse arilliga. **Levinud Aasias.**

Sciadopityaceae

Oli varem sugukonnas ***Cupressaceae*** (*Taxodiaceae*), aga uuringud on näidanud, et neil puudub lähedane sugulus. Pigem on sugulust sugukonnaga ***Podocarpaceae***. Üks liik ***Sciadopitys verticillata***.

Igihaljas puu 20-30(35) m kõrge. Kahte tüüpi lehti: tüvel väikesed pruunid soomusjad lehed, võsude tippudes fotosünteesivad lehed.

Relikt, elav fosiil, praegu ainult **Jaapanis**; varasem levik olnud kogu põhjapoolkeral, fossiilsed leiud alates Triiasest.

Küpressilised *Cupressaceae*

30 perekonda ja 142 liiki. Fossiilsed leiud alates Juurast.

Varem jaotati kaheks: ***Cupressaceae sensu stricto*** (lehed vastakud 4 reas või männastes) ja ***Taxodiaceae*** (lehed vahelduvad). Emaskäbides soomused

kokku kasvanud, soomusel 1-20 seemnealget püstised, seemed enamasti paariliste tiibadega. Puud või pöösad, vaiguga ja aromaatsed, enamasti ühekojalised. Külgharud hästi arenenud. Vösud lamendunud, tihedalt kaetud soomusjate vm lehtedega. Lehed lihtsad, sageli dimorfsed. Isaskäbid tipmised, üksikud, 2-10 tolmukotti soomuse kohta. Emaskäbid samuti üksikud tipmised, soomused kattuvad, osaliselt kokkukasvanud, valminult puitunud või lihakad. Arill puudub.

Kõige laiem levikuga okaspuude sugukond, levinud kõikidel kontinentidel va Antarktika. Samas enamik perekondi reliktid, va ***Juniperus communis***

***Sequoiadendron giganteum* - h kuni 90 m; kuni 11 m diam.**

Metasekvoia, sekvoiad, küpressid, sooküpressid, ebaküpressid, elupuud, kadakad.

Kivijugapuulised ja araukaarialised

Üks seemnealge soomuse kohta, soomus seemnega kokkukasvanud.

Kivijugapuulised *Podocarpaceae*

Epimaatsium, lihakas "soomus" ühe seemnega, sarnaneb arilliga. Kahekojalised. **perekonda ja 173 liiki**. Igihaljad puud või pöösad, sirge tüve ja horisontaalsete okstega. Lehed spiraalselt või vastakult, soomusjad, okasjad või lamedad lehtjad. Emaskäbi väheste lihakate soomustega, ühe seemnega, tiibadeta, kaetud epimaatsiumiga. Peamiselt **Austraalias**, aga ka nt Lõuna-Aafrikas.

Araukaarialised *Araucariaceae*

Tolmutera eksiin auguline. **3 perekonda ja 40 liiki**. Igihaljad puud spiraalselt paiknevate laiade või kitsaste lehtedega. Suured silindrilised isaskäbid, 12 tolmukotti soomusel. Emaskäbid suured, püstised, ümarad või munajad, sisaldavad piimmahla, soomused ühe seemnega. **Lõunapoolkeral**.

Männilised *Pinaceae*

11 perekonda ja 232 liiki. Fossiilsed leiud alates Kriidist. Monofüleetiline rühm, mida ühendavad eelkõige emaskäbi tunnused: käbi-ja seemnesoomuste kompleks hästi arenenud, soomused paiknevad spiraalselt, vabad, kattuvad, kaks pööratud seemnealget soomusel, seemed tiibadega. Enamasti igihaljad puud, vaiguga, aromaatsed. Ühekojalised. Lehed enamasti okasjad, vahelduvalt või spiraalselt.

Alamsugukonnad:

- ***Pinoideae*. *Pinus*.**
- ***Piceoideae*. *Picea*.**
- ***Laricoideae*. *Cathaya*, *Larix*, *Pseudotsuga*.**
- ***Abietoideae*. *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Pseudolarix*, *Tsuga*.**

Põhjapoolkeral, paljudes piirkondades vegetatsioonidominandid.

Alamkohort Hõlmikpuud *Ginkgoatae*

Ginkgo biloba on ainus tänapäevane liik, kuid fossilised sugulasi on leitud kogu põhjapoolkeralt alates Permist, eriti kasvas nende mitmekesisus Juuras ja saavutas maksimumi Kriidi ajastul. Paljasseemnetaimede rühm, mida peetakse okaspuudele kõige lähemaks. *Ginkgo biloba* on hästi tuntud heitlehine puu (kuni 30 m kõrge) lehvikukujuliste dihhotoomse roodumusega lehtedega. Kahekojaline. Seeme on lihaka väliskestaga ja tugeva sisekestaga, tiibadeta, söödav, selle integument sisaldab iseloomuliku haisuga võihapet. Erineb kõikidest teistest seemnetaimedest (va palmlehikud) selle poolest, et isassugurakk on liikuv; viljastumine tuultolmlemisega.

Looduslikult Hiinas, aga laialt kultiveeritav. Tallinnas põhjapoolseim!

6. Seemnetaimed Mesosoikumis, antofüüdid, õistaimede sünapomorfid.

Seemnetaimede süsteem:

Seemnetaimed (hmk rühm, hmk, kohort *Spermatophyta*)

Väljasurnud “seemnesõnajalad” (4 suguk) †

Alamklass palmlehikud *Cycadidae*

Suguk *Callistophytaceae* †

Alamklass okaspuud *Piniidae*

Alamklass hõlmikpuud *Ginkgooidae*

Suguk *Glossopteridaceae* †

Suguk *Caytoniaceae*, *Corystospermaceae*, *Peltaspermaceae* †

Nn antofüüdid (alamkohort *Anthophytatae*)

Seltsid *Pentoxylales*, *Bennetiales* †

Alamklass vastaklehikud *Gnetidae*

Alamklass õistaimed *Magnoliidae*

Mesosoikum

Paleosoikumi ja Mesosoikumi vahetusel saavutas hiidkontinent Pangea oma lõpliku vormi, hõlmates enamuse kontinentaalsest mandri koorest. Pangea hakkas Kesk-Juuras lagunema. Kriidi ajastu lõpuks olid üksteisest eraldunud kõik lõunapoolkera mandrid, Atlandi ookean oli laienenud ja Gondwana lagunenu tütarcontinentideks.

Taimkattes valdasid paljasseemnetaimed, loomastikus roomajad.

Glossopteriidid

Glossopteriidide keeljad lehed olid ühed esimesed kontinentide triivi teooria tõestusi 1960-ndatel. Nende rohke esinemine Permist Triiaseni kõikidel lõunapoolkera mandritel ja India poolsaarel viis geoloogid järelduseni, et kõik need moodustasid kunagi ühtse suure mandri – **Gondwana**. Need taimed olid Hilis-Permisis lõunapoolkeral dominandid. Nad on rekonstrueeritud kui põõsad ja puud. Paljunemisstruktuuride mitmekesisus on väga suur, **üle 200 liigi** on kirjeldatud. Alles suhteliselt hiljuti, 20. sajandi lõpus viidi kokku lehed, paljunemisorganid ja juured ning tuldi järeldusele, et *Glossopteris*-tüüpi lehega taimede puhul võib tegemist olla tegelikult mitte üldse lähedaste sugulastega. Lehed on keeljad, terve servaga, võrkja roodumisega, kuni 30 cm pikad. Lehed paiknesid spiraalselt või männastena lühivõrsetel.

Püknoksüülne puit on klassifitseeritud kui ***Dadoxylon* (*Araucarioxylon*)**, see sarnaneb ihnlehekute ja araukaarialiste puiduga. Sellist tüüpi puit oli Mesosoikumis konserveerunud ja esines enamikul puittaimedel.

Vertebraria, **juured** on iseloomulikud kiilukujuliste teispuidu kimpude poolest.

Nagu öeldud, paljunemisstruktuurid on väga mitmekesised. Tolmuteri ja seemnealgmeid moodustavad struktuurid paiknevad eraldi modifitseerunud lehtede adaksiaalsel küljel. Seemnealgmed paiknevad struktuuril, mida on nimetatud megasporofülliks, kapiitulumiks, kuupuliks. Üks näide ***Scutum***, oli originaalkirjelduse (Plumstead 1956) järgi kahesuguline õis, seepärast peeti glossopteriide õistaimede eellasteks. Hiljem kui selgus, et tegu on siiski vaid seemnealgmeid tootva struktuuriga, on siiski arvatud, et tegu võis olla viljalehe eelkäijaga. Glossopteriidide puhul on väidetud sugulust ka paljude teiste paljasseemnetaimedega

Peltaspermid – samuti kuupulita!

Kirjeldatud Hilis-Permisis Hilis-Triiaseni Lõuna-Aafrikast, Euraasiast ja Gröönimaalt. Erinevad osad on ühendatud tänu spetsiifilistele struktuuridele-villitaoliste epidermaalustele moodustistele ja õhulõhede morfoloogiale. Taim on nimetatud ka kui ***Lepidopteris*** lehtede järgi, ja ***Peltaspermum***, megasporofüll järgi. Leht on kahelisulgjas. Mikrosporofüll (***Antevsia***) on rekonstrueeritud kui sulgjalt harunenud telg, mis kannab väikesi piklikke tolmutikke. Seemnealget kandvad struktuurid, ***Peltaspermum***, on vihmavarjutaolised kettad seemnealgmetega alaküljel. Seemnealgmetel on painutatud nokad mikropüüluga.

Keitonia Caytonia

Caytonia oli laia levikuga hästi tuntud Mesosoikumi seemnetaim, seda on leitud kogu põhjapoolkeralt Triiasest Kriidini. Need olid väikesed puud, vähemalt osa liike kasvas üleujutatud aladel.

Alguses peeti ka *Caytonia*-t õistaimede lähedaseks sugulaseks oma paljunemisstruktuuride tõttu. Megasporofüll on telg, mis kannab vastakuid paare ümaraid kuupuleid. Kuupulid on painutatud ja sisaldab mitut seemnealget reas mikropüülidega, mis on kanalitega ühendatud kuupuli avaga. Seda peeti viljaks paljude seemnetega. Hiljem on leitud, et tegu on pigem analoogia kui homoloogiaga. Kahekordne integument puudub samuti.

Isassuguorganid, nimega ***Caytonanthus*** kujutavad endast neljast piklikust

mikrosporangiumist kokku kasvanud süngiume, mis sarnanevad **Medullosa** omadega, aga ka õistaimedega.

Lehed kannavad nime **Sagenopteris** ja on sõrmjad liitlehed. Epidermi struktuur sarnaneb õistaimede omaga.

Corytospermaceae

Väike rühm väljasurnud taimi, perekond **Pteruchus**, leitud Triiase ajastust Lõuna-Aafrikas, Austraalias, Argentinas, Tasmaanias, Antarktikas ja Indias. Lehed on väga levinud (ka nime all **Dicroidium**), seetõttu võib arvata, et see oli Triiases üks dominante ja kasutatakse ka indeksfossiilina. Väikesed puittaimed sulgjate lehtedega dihhotoomse roodumisega. Nime **Umkomasia** kannab unikaalne paljunemisstruktuur, mis võiks ühendada seda rühma õistaimedega. Megasporofüll on võsu, kus harud lähtuvad kõrglehtede kaenlast ja kannavad vastakuid paare kõverdunud kiiverjaid kuupuleid. Kuupulid on üheseemnelised. Seemnealgme mikropüül läbib kuupulit selle avasse, olles seega mõnede arvates üleminekustaadium avatud kuupulist suletule nagu õistaimedel. Mikrosporangiumid paiknevad lühikesel võsul, kus vahelduvatel kõrglehtede lamenenud osadel paiknevad mikrosporangiumide klastrid.

Lehti on nimetatud kui **Dicroidium**, **Pachypteris** ja **Stenopteris**; need on lamedad sulgjad liitlehed.

Eelnevad rühmad moodustavad graadi okaspuude, hõlmikpuu ja ihnlehekute ning antofüütide vahel.

Antofüüdid

Antofüütide klaadi sünapomorfid on **redelikujulised ehk P-tüüpi paksendid sekundaarse ksüleemi elementidel –trahheiididel ja traheedel, lihtsulgjad mikrosporangiumid, üks seemnealge kuupulis, tolmutera ehitus arenenud, eksiin teraline, spetsiifilised õhulõhed (syndetothellic, kus kaks paari sulgrakke ja üks või rohkem paari kaaskrakke), reproduktiivorganite koondumine õietaladesse struktuuridesse, mis on sageli biseksuaalsed.**

Pentoxylon

Pentoxylon sai nime viiehõlmalise puidu järgi tüves. **Gondwana** takson, leitud Indiast, Austraaliast ja Uus-Meremaalt. Ilmus Paleosoikumi lõpus, aga hiilgeaeg oli Juurast Kriidini. Selge lühivõrse-pikkvõrse morfoloogia nagu hõlmikpuul. Varres eusteel, kus teispuit viie või kuue kimbuna umber primaarse ksüleemi, sellega sarnaneb perekonnaga **Medullosa**. Lehed lühivõrsetel, pikad ja kitsad, ja neid saab palmlehekute omadest eristada õhulõhede tüübi järgi. Seemnestruktuurid on koondunud käbidesse ja kinnituvad lühivõrsetele. Seemne integument koosneb kahest kihist: seesmine sklerenhüümne ja väline lihakas. Tolmuorganid samuti käbides. Biseksuaalsed õied puuduvad.

Bennettitales

Peeti algul palmlehekuteks, sest kasvuvorm on sarnane. Kuid nende paljunemisorganid ja õhulõhed näitavad nende kuulumist antofüütide hulka.

Ilmusid Triiasest ja surid välja Kriidi lõpuks. Kaks suurt rühma: **cycadeoidid** jämedate tüvede ja kahesuguliste paljunemisorganitega, ning **Williamsonia** ja **Williamsoniella** sugulased saledate harunevate tüvedega ja ühe- või kahesuguliste paljunemisorganitega. Mõlematel on lehearmidega kaetud puitunud tüved nagu palmlehikutel, terved või sulgjad lehed. Erinevad palmlehikutest peamiselt õhulõhede morfoloogia poolest. Peetud õistaimede eellasteks eelkõige kahesuguliste õietaoliste paljunemisorganite tõttu. Näiteks **Williamsoniella**, kellel seemnealgmed vahelduvad soomustega õiepõhja taolisel alusel mitme ringina. Neid ümbritsevad mikrosporofüllid ja kõrglehtede ringid.

Osali liikidel on paljunemisorganid ühesugulised.

Tõenäoliselt tegu homoplaasiaga õie suhtes.

Vastaklehtikud *Gnetophyta*

Vastaklehtikud (efedra ***Ephedra***, vastaklehtik ***Gnetum***, ja velvitšia ***Welwitschia***) on monofüleetiline rühm ja õistaimede sõsarrühm retsentsete taimede hulgas. Ka selle rühma hiilgeaeg on möödas ja enamik nendest on välja surnud. Vastaklehtik on troopilise vihmametsa perekond ca 40 liigiga, aga efedra perekond 30-50 liigiga ja velvitšia ainus liik kasvab vaid Namiibia kõrbes Aafrikas.

Neil on mitmeid õistaimedega ühiseid tunnuseid. Näiteks **võrkjas roodumine vastaklehtikul**. Efedral on redutseerunud okkataolised lehed, kuid erinevalt okaspuudest kahe juhtkimbuga. Hoopis kummalised on velvitšia lehed: üks paar rööproodseid lehti kasvab kogu taime eluea jooksul. Seda peetakse väga kõrgelt arenenud tunnuseks. Kogu rühmal on puidus **trahheed ehk sooned** nagu õistaimedel, kuid nende homoloogsuse suhtes on avaldatud kahtlust.

Efedra on kahekojaline, mega- ja mikrosporangiumite käbid on keeruka ehitusega, kus kõrglehed ümbritsevad sporangiume. Seemnealge on ümbritsetud **kahe integumendiga**, kuid välimist kihti peetakse siin erinevalt õistaimedest redutseerunud kõrgleheks (kuupul). Efedral ja vastaklehtikul on ka **kaheliviljastamise** taoline protsess. Efedral produtseeritakse selle käigus kaks munarakku, millest üks areneb embrüoks, teise areng peetub, aga see ei ole teisele embrüole toiduks. Nii et see on nagu vahestaadium paljassseemnetaimedele iseloomuliku polüembroonia ja kaheliviljastamise vahel. **Vastaklehtiku paljunemisstruktuurid on kõige õietaolisemad**. Käbid on selgelt sõlmelise ehitusega. Kaks kokkukasvanud kõrglehte ümbritsevad iga sporangiumi. Kuupul ümbritseb mitut seemnealget, mida katavad kaks puitunud koekihti, mis on integumendiga kokku kasvanud, moodustades **seemnekesta** nagu õistaimedel.

Varaseimad efedrat meenutava õietolmu leiud, samuti ka **õistaimede õietolmu leiud pärinevad Triiasest**, makrofossiilid Kriidi ajastust. Seega võib nõ õistaimede liin olla olemas juba alates Triiasest, aga kas pole säilinud makrofossiile ebasoodsate tingimuste tõttu või polnud kõik õistaimedele iseloomulikud tunnused siiski tollal veel välja arenenud. **Esimesed õistaimede makrofossiilid pärinevad samuti Kriidi ajastust**. Aga ka molekulaarne kell paneb õistaimede päritolu varasemaks, Triiasest (230 Mat) isegi Karbonini (300 Mat).

Antofüütide hüpotees ütleb, et bennettiidid, vastaklehtikud ja õistaimed moodustavad klaadi. Kuid oponendid väidavad, et ühised tunnused nagu sooned ja õietaolised hermafrodiitsed käbid ei pruugi neis rühmades olla homoloogse tekkega.

Esimese õistaimede kladistilise fülogeneesipuu morfoloogiliste tunnuste põhjal, hõlmates nii fossiliseid kui retsentseid taksonid, tegi 1985 Crane. Antofüütide hüpotees ongi juba sealt pärit. **Molekulaarandmetel põhinevad fülogeneesid** aga toetavad pigem seda, et **vastaklehtikud on okaspuude sõsarrühm**. Siis peaksid ka vastaklehtikute paljunemisstruktuurid olema homoloogsed okaspuude käbidega. Samas nii retsentsete kui väljasurnud okaspuude isaskäbid on leitud olevat palju lihtsama ehitusega. Kuid siiski, suhteliselt hiljuti on leitud Põhja-Ameerika Karboni setetest fossiilne okaspuu vastaklehtikutega sarnase isaskäbi ehitusega.

Gigantopteriidid

Seemnetaimed **Permi** ajastust, ca **250 Mat.** Arvatakse olevat õistaimede vahetud eellased. Üks näide on laialehine ronitaim *Vasovinea tianii*; leitud 1993 Hiinast. Seoses nendega on teadlasi, kes arvavad, et õistaimed olid olemas juba 250 mat. Seda hüpoteesi toetab väidetavalt fossiilsetest gigantopteriididest leitud orgaaniline aine oleaanaan, mis on õistaimedel kaitseks putukate, seente ja mikroobide eest, aga puudub paljasseemnetaimedel. Selline aeg oleks kooskõlas ka molekulaarse kella arvutustega.

Igatahes on nad õistaimede lähimad sugulased, seda näitavad ka mitmed morfoloogilised tunnused. Näiteks **laiad lehed, võrkjas roodumine, paracytic õhulõhed ja sooned**.

ÕIE TEKE

Mudeltaim müürlook *Arabidopsis thaliana*

Geen **LEAFY (LFY)** põhjustab varast õitsemist juba embrüonaalses staadiumis. Normaalujuhul, et taim läheks õitsema, on vajalik faasinihe.

Õitsemise regulatsioon

1. Valgus (pika- ja lühipäevataimed)
2. transkriptsioonifaktor **CONSTANS (CO)**
3. Temperatuur (osa taimi vajab õitsemiseks tavalisest madalamat temperatuuri)
4. Giberrelliin (seostub LFY promootoriga)
5. Sisemised mehhanismid (teatud arengustaadium, nt sõlmede arv)

Õie arengut takistavate geenide ekspressioon peatatakse;

Indutseerimise tagajärjel muutub meristeem õie meristeemiks;

Aktiveeruvad **õie meristeemi geenid** *LFY* ja

AP1 (APETALA1);

Need lülitavad sisse **õie organite geenid**.

Erinevad teooriad õie eellasorgani kohta

Euanthium – kahesugulisest käbist (*Cycadoidea/Bennettitales/Caytoniales*), primitiivsed õied (*Magnolia, Nymphaea*) periandiga, õieosad lehelist päritolu; antofüütide ja *Neopseudanthium* teooria (vastaklehtikud õistaimede eellased); Aga Gnetiidae MADSbox lähem okaspuudele

Pseudanthium ühesugulisest paljunemisorganitest seemnesõnajalgadel, primitiivsed õied periandita (*Archaeofructus*), tolmukad ja viljalehed otse teloomset päritolu; ÕIGEM; AGA kuidas kahesuguliseks?

Biseksuaalsuse tekkimine, eelisasuse teooria

Põhineb eel-seemnetaimede geeniduplikatsioonil, kus tekkis kaks koopiat tuumageeni, mis on seotud paljunemisorganite morfogeneesiga, Üks, *LFY* on paljasseemnetaimedel seotud isas-, teine *NEEDLY* emaskäbide tekkega. *NEEDLY* on õistaimedel kadunud.

Enne või pärast *NEEDLY* kadumist võis toimuda geeniekspressiooniga seotud, kudede spetsiifikat mõjutav (rakk “teab” oma positsiooni ja seoses sellega ta kujuneb koespetsiifiliseks) ehk homöootiline mutatsioon, mis põhjustas emassuguorganite moodustumise isaskäbides, ehk siis mõned isaskäbide sporofüllid muutusid viljalehtedeks ja neil arenesid emassuguorganid.

Üldiselt seemnealgmed, tavaliselt küll steriilsed, võivad tekkida “valedes” kohtades, ektoopselt. Ektoopsed seemnealgmed asendasid emaskäbid. Emakas võis tekkida seemnealgmeid kandvast algselt steriilsest mikrosporofüllist (platsenta), mida ümbritses teine mikrosporofüll (emaka sein). Õiekate võis samuti tekkida basaalsest steriilsetest mikrosporofüllidest.

Eelisasuse teooria väidab, et õistaimedel tekkisid seemnealgmed isaskäbisse ja jäid sinna – tekkisid kahesugulised õied.

Eelemasuse teooria väidab, et emaskäbid redutseerivad alaosas B-klassi geenide ekspressiooni ja see osa muutub isasorganiteks.

Mis toetab eelisasuse teooriat?

- Parsimoonia (kõige lihtsam tee)
- Platsentatsiooni suur varieeruvus võib näidata teket seemnealgmete asumisega “valedesse” kohtadesse
- Eksperimentaalsed andmed, et müürloogal teatud *LFY* mutatsioon kutsub esile tolmukate muutumise viljalehtedeks.

Corytospermales (300-120 Mat) paljunemisstruktuurid sobivad selle teooriaga

Miks mutant - õis püsima jäi?

Võimalik, et biseksuaalsete õite tolmeldamine oli efektiivsem, kuna seemnealgmed eritasid kleepjat vedelikku, mis meelitas putukaid.

Milline võis esialgne õis välja näha?

- Lihtsad laiad lamedad mikrosporofüllid
- Mikrosporofüllid teljel nagu käbil
- Mikrosporofüllidel mitu juhtkimpu

Õistaimede sünapomorfid

Õis (õiekate, tolmukad, emakas)

Suletud viljalehed, vili. Mõnedel pole täielikult suletud. Viljaleht on spetsialiseerunud megasporofüll.

Lihtsad mikro-ja megagametofüüdid (tolmukad, arhegoon puudub). Üks olulisemaid tunnuseid, aga raske näha fossiilidel ja pidevad üleminekud paljasseemnetaimedel. Kust algab nõ lihtne ehk õistaim?

Anatroopne seemnealge, kaks integumenti. Saab vaadata ka fossiilidel, aga palju erandeid.

Tolmuterade idanemine emakasuudmel. Kõikidel õistaimedel.

Kaheliviljastamine ja polüploidne (enam. triploidne) endosperm. Kõikidel õistaimedel, aga ka efedral, kuid triploidne endosperm ainult õistaimedel.

8-tuumaline lootekott (munarakk, 2 sünergiidi, 3 antipoodi ja 2 polaartuum). Palju erandeid.

Tolmuterade eksiin ribiline st eksiin kahekihiline, mille vahel ribad, kõigil teistel taimedel intiin ja eksiin homogeensed

Trahheed ehk sooned juhtkoos. Üks vähemolulisi tunnuseid, sest neid leidub väljaspool õistaimi ja ei leidu osadel õistaimedel.

Lignifitseerunud puidukiud ja sõeltorud saaterakkudega. Natuke parem kui eelmine, sest sõeltorud esinevad vaid õistaimedel.

Võrkjas roodumine

Alkaloidid

7. Fossiilsed õistaimed. Retsentsed basaalsed õistaimed õistaimede evolutsiooni puul

Looduslikud tingimused õistaimede tekke ajal

Mesosoikum. Kriidi ajastu lõpuks olid üksteisest eraldunud kõik lõunapoolkera mandrid. Taimestikust valdasid Kriidi keskpaigani palmlehikud, hõlmikpuud, okaspuud ja sõnajalgtaimed, **ajastu teisel poolel tõrjusid kiiresti arenevad õistaimed** need tahaplaanile. Kriidi lõpus hääbus hulgaliselt loomaliike: kadusid suured roomajad, ürglinnud, ammoniidid ja belemniidid.

Uusaegkond e kainosoikum. Kainosoikumis on kujunenud tänapäeva ookeanid ja mandrid. Kainosoikumi **taimestikule on iseloomulikud katteseemne- ehk õistaimed.** Selgrootute seas muutusid liigirohkemaks putukad, selgroogsete seas imetajad ja linnud. Kainosoikumit on kutsutud ka **imetajate aegkonnaks**, kuna selle aegkonna suurimateks maismaa loomadeks on olnud imetajad.

Paleogeeni ajastul jätkus Pangea hiidmandri lagunemine ja 50 - 55 miljonit aastat tagasi põrkus India laam kokku Aasiaga, mille tulemusena hakkas kerkima Himaalaja keskahelik. Austraalia, mis oli siiani olnud ühendatud Antarktikaga, hakkas liikuma põhja. Umbes 20 miljonit aastat tagasi eemaldus Araabia poolsaar Aafrikast ning avanes Punane meri.

Paleogeenis jätkus **imetajate kiire areng.**

Neogeenis jätkusid juba Paleogeenis alanud kontinentide kokkupõrked, mille tulemusena moodustusid sellised kõrged mäeahelikud nagu Alpid, Himaalaja, Kaljumäed, Kaukasus jt. Neogeeni **kliima hakkas külmenema, muutudes sesoonsemaks.** Ajastu lõpus hakkasid tekkima uued mandriliustikud, mis valitsesid kogu järgneva Pleistotseeni.

Neogeeni kliima, taimestik ja loomastik sarnanesid üldjoontes tänapäevastega. Paljud praegu laialt levinud taime- ja loomaliigid nagu näiteks maod, laululinnud, konnad, rotid, hiired ning taimedest rohttaimed hakkasid kiiresti levima just Neogeenis. Ka esimesed inimese eellased ilmusid Miotseeni lõpus.

Kvaternaar on Kainosoikumi noorim, **nüüdisajal jätkuv geoloogiline ajastu;** algas 1,81 miljonit aastat tagasi. Ajastule on iseloomulik mandrijääätumus (jääaeg), mis oli eriti ulatuslik põhjapoolkeral. Kvaternaari kliima on perioodiliselt muutunud, jääajad on vaheldunud jäävaheaegadega. Perioodilised kliimamuutused on suuresti mõjutanud maailmamere taset, kõikumine on ulatunud kuni 200 meetrini.

Pleistotseeni organismid ei erinenud oluliselt nüüdisaegsest.

Esimeste õistaimede tekke kohta on teada:

(1) Esimesed tõelised õistaimede fossiilid pärinevad Kriidi ajastust. Oletatud on, et õistaimed võisid olemas olla varem, aga fossiilid puuduvad nt seetõttu, et esimesed õistaimed kasvasid mägedes, kuivades regioonides, kus fossiilid ei säili. Siiski ei saa õistaimede olemasolu tõestada enne Kriiti.

(2) Õistaimede häll on tõenäoliselt Kriidi troopikas, eriti Gondwana põhjaosas. Seda tõendab õietolmu levik.

(3) Varaste õistaimede tunnused olid segu praegustel eri rühmadel esinevatest tunnustest.

Õistaim või mitte?

Küsimusealune liik on ***Sanmiguelia lewisii***, leitud Ülem-Triiase kihtidest Colorados. Selle taime lehed meenutavad palmilehti, need on rööproodsed nagu üheidulehelistele iseloomulik. Paljunemisorganite seos lehtedega ei ole selge ja need ei ole hästi säilinud. Seega taime seos õistaimedega pole tegelikult teada.

Archaeostrobilus cupulanthus sarnaneb vastaklehtikulaadsetega, näiteks on tal suured käbid klastritena, kolm kõrglehte koos, eraldatud pikemate sõlmevahedega (enam-vähem ringidena) ja keerukad kuupuliga ühesugulised õied. Emaskuupuli välisküljel on näärmes, mis meenutavad isasõie tolmukaniite. Isaskuupuli sees on sterilised filamendid. Need võivad viidata päritolule biseksuaalsest õiest. Tolmutera on lihtne, üheavaline, radiaalsümmeetriline. See viitab, et see taim võiks olla primitiivsem kui vastaklehtikulaadsed. Tõenäoline, et *Archaeostrobilus* kuulub samasse liiki kui fossiilsete lehtede ja varte alusel nime saanud kui *Pelourdea poleoensis*. Viimane on rohttaim, ei sarnane kuigivõrd õistaimedega oma spiraalselt asetsevate pikkade lehtede poolest. Suured käbid olid arvatavasti terminaalsed. Ka seemed sarnanevad vastaklehtikulaadsetega.

Siit tuleneb hüpotees, et õistaimed pärinevad siiski juba Triiasest, kuid suurem radiatsioon toimus siiski Kriidi ajastul.

Õistaimede õietolm ja lehed Kriidi ajastust

Kriidi ajastu lehtede ja õietolmu leiud väikestest lihtsa roodumusega lehtedest kuni suurte keerukate liitlehtedeni, monosulkaatsest tolmuterast kuni trikolpaatseni demonstreerivad õistaimede radiatsiooni Kriidi ajastul. On näidatud, et lehtede mitmekesisus, keerukus ja korrapärasus suurenesid ajas.

Arvatakse, et umbes 90 Ma oli olemas enam-vähem täielik õistaimede diversiteet.

Archaeofructus liaoningensis

140 Ma vana fossil (ülemine osa taimest) Kirde-Hiinast. Seemneid sisaldavad kinnised, aga lehtjad viljalehed (ca 1 mm pikad). Ilus vahevorm. Selge õiekate puudub, aga iga vilja alusel on lehed (Sun, Dilcher, Zheng & Zou 1998, Science)

Archaeofructus sinensis

125 Ma vana terviktaime fossil. Rohttaim, ca 25-50 cm kõrge. Olemas viljad (suletud viljalehed) ja tolmukad, asetsevad spiraalselt. Viitab sellele, et esialgsed õistaimed võisid olla rohttaimed madalas vees (Sun et al. 2002, Science).

Mõlemad suhteliselt hiljuti avastatud. Vanimad õistaimede fossiilid, viitavad sellele, et õistaimed olid olemas varem kui arvatud. Õistaimede eellased ja varased õistaimed olid rohttaimed väikeste kahesuguliste õitega.

Portugalist on leitud 2001 ka 125 Ma vana vesiroos, nii et õistaimede häll võiks tõesti pigem olla vees.

Archaeanthus

100 Ma vana, nõ klassikaline fossiil, puitaim, magnooliataoline, aga hoopis hilisem. Ka sellel võsutaoline õis, apokarpne emakkond pikal õiepõhjal. Edasine evolutsioon on kulgenud viljalehtede arvu vähenemise, õiepõhja lühenemise ja viljalehtede kokkukasvamise – sünkarpse emakkonna suunas.

Koevolutsioonil putukatega oluline roll! Pärit ilmselt Aasiast

Küsimused, millele fossiilid päriselt vastust ei anna

- Kas esivanem oli puu (*Magnoliidae*) või rohtaim (*Nymphaeales*)?
- Kas esimene oli suur “käbijas” õis (*Magnoliidae*) või väike väheseosaline õis (*Chloranthaceae*)?
- Kas enne oli lame tolmuks (lehest) või niitja varrega (teloom süngiumiga)?

Õistaimed on kõige edukam taimerühm 250 000 liigiga 350 sugukonnas. Miks?

Adaptiivsed tunnused varastel õistaimedel:

- **Vastupidavad lehed.**
- Efektiivne juhtkude –**sooned**
- **Tugev seemnekest**

Teised õistaimede adaptiivsed tunnused:

- Efektiivne **tolmeldamine ja seemnelevi**
- **Heitlehisus**, võimaldab elada külmas kliimas
- **Keemiline kaitse** herbivooride eest
- **Rohttaimed**, mis tulevad toime raskemate tingimustega kui puud

APG süsteem

Hõimkond KATTESEEMNETAIMED – ANGIOSPERMAE (ANTOPHYTA)

Katteseemnetaimed ehk õistaimed on kõigist taimerühmadest kõige liigirikkam ja ökoloogiliselt silmapaistvaim rühm. Nad valdavad enamuses maismaa ja magevee-taimkattes kogu maailmas. Katteseemnetaimi on 250 000 kuni 300 000 tunnustatud liiki.

Katteseemnetaimed ehk õistaimed moodustavad hästi iseloomustatava monofüleetilise rühma, mida kinnitab mitu ainukordset tunnust. Neile tunnustele viitavad rühma mõlemad nimetused. Nimetus "õis-" on ilmselge, kuigi erinevat tüüpi "õied" on olemas ka paljasseemnetaimedel vastaklehtikulaadseil (*Gnetales*, mõne klassifikatsiooni järgi *Gnetophyta*) ja ka mõnedel väljasurnud rühmadel (näit. bennetiitidel). Katteseemnetaimede õied on unikaalsed oma tolmuksate ehituse ja suletud viljalehtede - emakate - esinemise poolest. Tolmuksad koosnevad üldiselt varrest - tolmuksaniidist - ja ülemisest osast -

tolmukapeast, milles on kaks paari tolmupeesi. Emakad on varustatud suudmealaga õietolmu vastuvõtmiseks. Emakasuu asub mõnikord, kuid mitte alati, emaka alumisest osast - sigimikust - eristuva pikenenud kaelal. Sigimik sisaldab seemnealgmeid ja areneb seemnetega viljaks. Nimetus angiospermid (=katteseemnetaimed) tähendabki "seemneid pudelis".

Õistaimedel on ka mitu unikaalset embrüoloogilist tunnust. Isasgametofüüt on taandarenenud kolmeks rakutuumaks tolmuteras ja sellest tekkivas tolmutorus. Emasgametofüüt koosneb tavaliselt 8-tuumalisest lootekotist seemnealgmes. Esineb ka hulk 8-tuumse lootekoti sekundaarseid modifikatsioone - nn. *Polygonum*-tüüpi lootekott. Katteseemnetaimede eripäraseks tunnuseks on kaheliviljastamine, millega tekib mitte üksnes sügoot ja uus sporofüüt, vaid ka triploidne endosperm. See on energiasäästlik moodus, kuna endosperm areneb ainult juhul, kui on toimunud viljastamine. Kaheliviljastamise esinemist on näidatud ka katteseemnetaimede eeldatavas sõsarrühmas *Gnetales*, kuid ilma järgneva endospermi moodustumiseta.

Anatoomiliselt iseloomustab katteseemnetaimi rida puidukohastumusi. Floem koosneb sõeltorudest koos kaasrakkudega, mis on tekkinud samadest emarakkudest. Ksüleem sisaldab sooni astmik- või lihtsate sõelplaatidega. Paljudel katteseemnetaimedel sooned puuduvad. Neist mõnede puhul näib tõenäoline, et soonte puudumine on sekundaarne (kuigi see on vaieldav). On oletatud ka soonte mitmesugust päritolu.

Traditsiooniliselt jaotatakse õistaimed kaheidulehelisteks ja üheidulehelisteks. Neist esimene ei moodusta siiski monofüleetilist rühma. Kaheidulehelised koosnevad hulgast mitmesugustest katteseemnetaimede fülogeneetilistest alusharudest ja suurest monofüleetilisest alamrühmast - päriskaheidulehelistest. Umbes 2/3 katteseemnetaimede liikidest on päriskaheidulehelised ja 1/4 üheidulehelised. Neid rühmi käsitletakse järgmistes peatükkides. Ülejäänuid, fülogeneetiliselt basaalseid katteseemnetaimi, mida vahel kutsutakse "magnoliidideks", vaadeldakse siin.

Fülogeneetilistel alusrühmadel puuduvad üheiduleheliste ja päriskaheiduleheliste spetsialiseerumised. Neil on mitmesugust tüüpi õied, sageli 3-osalised või spiraalselt paiknevate vabade õiekattelehtede, tolmupea ja viljalehtedega. Õied on sageli protogüümsed. Õiekattelehtede eristumine tupp- ja kroonlehtedeks, kokkukasvamised (liitkroonlehisus, liitvili) ja sügomorfsed õied on haruldased. Tolmuterad on harilikult ühekavilised (mitte kolmeavalised ehk triaperturaatsed nagu päriskaheidulehelistel) või avata - inaperturaatsed. Tavalised on eeterlike õlidega rakud ja bensüülisokinoliinalkaloidid.

Erinevad molekulaarsed analüüsid on näidanud, et fülogeneetiliselt basaalsed katteseemnetaimed ehk "magnoliidid" koos ei moodusta monofüleetilist rühma, kuid hulk alamrühmi on monofüleetilised. Neist on allpool kirjeldatud kuut sugukonda: vesiroosilisi (***Nymphaeaceae***), loorberilisi (***Lauraceae***), magnoolialisi (***Magnoliaceae***), annoonalisi (***Annonaceae***), pipralisi (***Piperaceae***) ja tobiväädilisi (***Aristolochiaceae***). Vesiroosilised ja mõned teised sugukonnad on seltsini klassifitseerimata. Ülejäänud viis sugukonda on paigutatud kolme monofüleetilisse seltsi loorberilaadsed, magnoolialaadsed ja pipralaadsed (***Laurales***, ***Magnoliales*** ja ***Piperales*** - kõik on allpool kirjeldatud).

Mitu fülogeneetiliselt basaalsed väikest sugukonda on siin vahele jäetud, kuid mõned on märkimisväärsed. Parasiitsed taimed raitlillelised (**Rafflesiaceae**) tungivad oma peremeestaimesse nagu seened ja moodustavad mõned silmapaistvad õied. Kagu-Aasia raitlille (*Rafflesia*) õied on kõigist õitest suurimad, mõned ligi 1 m läbimõõdus. Sugukond kardheinalised (**Ceratophyllaceae**) koosneb ainsast perekonnast kardhein (*Ceratophyllum*) väheste vee-rohttaimede liikidega. Kardhein on morfoloogiliselt eraldiseisev ja on kerkinud tähelepanu alla oma basaalse asendi tõttu mõnedes molekulaarandmetest saadud fülogeneetilistes puudes (vt. allpool). Isoleeritud asendi tõttu on see taim nüüd klassifitseeritud omaette seltsi kardheinalaadsed (**Ceratophyllales**). Katteseemnetaimede viimaste molekulaarfülogeeniate järgi paiknevad amborellalised (**Amborellaceae**) basaalses asendis. See on Uus-Kaledoonia monotüüpne sugukond. Amborella on soonteta ja väikeste ühesuguliste õitega (isasõites on palju tolmukaid mitmes reas) puittaim.

Botaanikud on ammust ajast arutlenud esimeste katteseemnetaimede päritolu ja ilme üle. Vaieldud on, kas esmastel katteseemnetaimedel olid suured õied paljude spiraalselt paiknevate õiekattelehtede, tolmukate ja viljalehtedega nagu seltsis magnoolialaadsed või väheste osadega väikesed õied. Viimatised esmaste katteseemnetaimede kivististe leiud on näidanud väikeste, primitiivsete õite suurt mitmekesisust. Seega vähemalt suured *Magnolia*-tüüpi õied on teisesed.

Veel üheks lahendamata küsimuseks on üheiduleheliste ja päriskaheiduleheliste päritolu, ehk täpsemalt, nende lähimate sugulas- ehk sõsarrühmade kindlakstegemine. Morfoloogilised andmed osutavad (vähemalt pealiskaudselt), et üheiduleheliste lähimad sugulased võivad asuda rühmades vesiroosilised (**Nymphaeaceae**) ja pipralaadsed (**Piperales**). Kuna nende rühmade enamik liikmeid on rohtsed, ent teised fülogeneetiliselt basaalsed katteseemnetaimed (magnoolialaadsed - **Magnoliales**, loorberilaadsed - **Laurales**) nagu ka muud seemnetaimed on puittaimed, siis on üheidulehelisi ja nende oletatavaid sugulasi nimetatud "paleoherbideks". Molekulaarsed analüüsid on siiski näidanud, et paleoherbid on polüfüleetilised.

Molekulaarsed andmed kloroplastide DNA *rbcl* järjestusest ja tuuma poolt kodeeritud ribosoomi-RNA-st pakuvad erinevaid alternatiive. Eriti märkimisväärne on, et *rbcl* järjestused asetavad kardheina kõige basaalsemasse positsiooni, sõsarrühmaks kõigile teistele katteseemnetaimedele, kuna rRNA järjestused näitavad, et vesiroosilised ja mõned morfoloogiliselt isoleeritud puittaimede sugukonnad nagu näiteks amborellalised (**Amborellaceae**) ja aniisipuulised - **Illiciaceae** (tähtaniisipuu - *Illicium*) eeldavad basaalselt positsiooni. Viimased mitmel geenil põhinevad sõltumatud molekulaaranalüüsid on näidanud, et need sugukonnad moodustavad alusharude astmestiku katteseemnetaimede fülogeenias. Selle astmestiku alguses on amborella, sellele järgnevad vesiroosilised (**Nymphaeaceae**) ja seejärel aniisipuulised (**Illiciaceae**) koos mõne väikese sugukonnaga. Nendel sugukondadel (välja arvatud aniisipuulised) on ühine morfoloogiline tunnus: viljalehed on algul avatud ja sulguvad alles õitsemisajal sekretsiooniga: viljalehtede servad pigem kleepuvad kui kasvavad kokku. See tunnus on tõenäoliselt varajasimate õistaimede primitiivne seisund.

Tõsisem probleem on katteseemnetaimede fülogeneetilise puu

juurimine. Raskus seisneb lähedaste sugulaste puudumises teiste seemnetaimede seas. Välisrühmad on väga kauged, mis teeb juurimise ebakindlaks. On tehtud uusi katseid juurida puud duplikaatsete geenide abil. Õistaimede aluse fülogeenias on viimane sõna veel ütlemata. Ent igatahes on võimalik teha kindlaks rida monofüleetilisi rühmi (pipralaadsed - *Piperales*, loorberilaadsed - *Laurales*, magnoolialaadsed - *Magnoliales*, üheidulehelised ja päriskaheidulehelised) ning näidata nende vahelisi sarnasusi.

Amborellales, Amborellaceae, *Amborella trichopoda*

Põõsas-väike puu. Trahheed puuduvad. Lehed vahelduvad, lihtsad. Kahekojaline, ühesugulised õied. 7-11 õiekattelehte. Palju tolmukaid. Tolmuterad ühepoorilised. 5-6 viljalehte, ülemine sigimik. Koguluuvili. Uus-Kaledoonia endeem. Varem loorberiline.

Varaseim retsentne õistaim.

Nymphaeales, Nymphaeaceae

Üldiseloomustus: *hajusate soontekimpudega vee-risoom-rohttaimed, eeterlike õlide rakkudeta*. Limakarvad ja limakanalid. Juhtkimbud hajusalt. Õhukanalid (aerenhüüm). Lehed ja õied pika raoga, suured.

Lehed: vahelduvad *pikarootsulised* lihtlehed

Õied: hüpogüünsed kuni epigüünsed, suured, üksikud

Õiekate: *4-6 tupplehest ja paljudest spiraalselt asetsevaist kroonlehtedest*

Õiekroon: vabadest kroonlehtedest, *tõenäoliselt tekkinud staminoodidest*, aktinomorfne

Tolmukad: *arvukad, spiraalselt asetsevad, lamendunud* Sageli üleminekul kroonlehtede-tolmukate vahel.

Viljalehed: *mitu*

Sigimik: *üldiselt sünkarpne*, Platsentatsioon parietaalne (seemnealgmed hajusalt kambrites). Emakasüümed pikad.

Vili: kogupähklike, *käsnjas ja ebakorrapäraselt avanev*

Vesiroosilised (*Nymphaeaceae*) on 50-100 liiki vaikselt kasvavaid vee-rohttaimi kogu maailmas. Mõned tunnused on ühised üheidulehelistega, näit. hajusad juhtkimbud. Suurtel õitel on õiekate 4-6 tupplehest ja arvukatest spiraalselt paiknevaist kroonlehtedest. Vesiroosiliste "tupplehed" ja "kroonlehed" ei ole siiski samased enamiku teiste katteseemnetaimede (s.o. päriskaheiduleheliste) tupp- ja kroonlehtedega. "Tupplehed", mis on vesiroosil rohelised ja sepaloïdsed (tupplehtede-taolised) ning vesikupul värvunud ja petaloïdsed (kroonlehtede-taolised), on oletatavalt homoloogsed teiste katteseemnetaimede kogu õiekattega, kuna "kroonlehed" on tekkinud staminoodidest (kõlutohmukatest). Paljudel vesiroosiliste liikidel esineb sujuv üleminek kroonlehtedest tolmukateks. Tolmukad paiknevad spiraalselt ning on lamendunud, puudub selge piir tolmukaniidi ja tolmukapea vahel. Sünkarpne, paljudest viljalehtedest koosnev sigimik valmib käsnjaks, limaseks viljaks, millest seemned ebakorrapäraselt vabanevad.

6 perek, 50-100 liiki, kogu maailmas.

Austrobaileyales*, *Austrobaileyaceae DNA tunnusta alusel eristatakse ca 100 liiki. Liaanid vastakute tervete lehtedega, suurte longus õitega. Vili ellipsoidne mari. Austraalia.

Illiciaceae. Terved pipramaitselised lehed, õis paljulehise õiekattega ja viljalehtedega ühes ringis. Viljad üheseemnelised kuprad. Puud ja pöösad. Sisaldavad aniisiõli (terpenoid). Aasia, Ameerika. 1 perek, 37 liiki.

Schisandraceae. Liaanid ühesuguliste õitega. *Illiciaceae* + *Schisandraceae* – kolmekaviline tolmutera. USA, Aasia.

Trimeniaceae. Puud või liaanid väikeste tuultolmlevate õitega. Australia, Uus-Ginea.

Magnoliidae

Magnoliales* + *Laurales ühised tunnused:

- Neolignaanid – taimedele iseloomulikud polüfenoolsed ühendid
- Kutiikula vaha ribiline, palmitool
- Tolmukad spiraalselt

Canellales* + *Piperales ühised tunnused:

- Flavonoolid
- Tolmukad väljapoole pööratud

Selts *Magnoliales* - magnoolialaadsed

Selts magnoolialaadsed (*Magnoliales*) sisaldab kuus sugukonda peaaegu 3000 liigiga. Suurima liikide arvuga on sugukond annoonalised (***Annonaceae***), sellele järgnevad muskaadilised (***Myristicaceae***) ja magnoolialised (***Magnoliaceae***). Annoonalised ja magnoolialised on hästi tuntud ilu- ja viljapuud troopikas. Nendega sarnased muskaadiliste sugukonna enamasti troopilised puittaimed annavad muskaatpähkliks (*Myristica*) nimetatavat vürtsi. Ülejäänud kolme sugukonda käsitletakse enamasti monotüüpsetena.

Magnoolialaadsed on kõik puittaimed. Eeterlike õlide rakud annavad kägardatud lehtedele ja koorele iseloomuliku lõhna. Enamik liike sisaldab ka bensüülisokinoliinalkaloide. Puudel on tavaliselt suured üksikud õied paljude spiraalse paigutusega tolmukate ja viljalehtedega. Õietolmurikkad tolmukad on heaks toiduallikaks tolmeldavatele mardikatele ja teistele putukatele. Sigimik on üldiselt apokarpne (lahkviljalehine) ning areneb erinevat tüüpi viljadeks, sageli kas lihakateks kogumarjadeks, kuivadeks kogukukruteks või tiib-sulgviljadeks.

Sugukond *Magnoliaceae* - magnoolialised

Ühised tunnused

Üldiseloomustus: puittaimed

Lehed: vahelduvad lihtlehed, *laiade pungi varjavate ja siis varisevate abilehtedega*

Õied: hüpogüünsed, *suured, üksikult või mõnekaupa*

Õiekate: aktinomorfne, *palju spiraalselt või ringidena paiknevaid kokkukasvamata õiekattelehti*

Õiekroon: -

Tolmukad: *arvukalt spiraalse paiknemisega lamendunud tolmukaid*

Viljalehed: *arvukalt, spiraalse paiknemisega*

Sigimik: *apokarpne*

Vili: *kogukukkur või kogu-tiibvili*

Sugukond magnoolialised (*Magnoliaceae*) koosneb 220 **põõsa- ja puuliigist** Ida-Aasiast, vähem Põhja- ja Lõuna-Ameerikast. Mitut **magnoolialiiki** ja **tulbipuud** (*Liriodendron tulipifera*) kasvatatakse ilutaimedena.

Magnoolialiste liikide lehed on varustatud **suure abilehega**, milles algul asub võrse tipupung, nii et abileht ümbritseb lehte. Varisemisel jätavad abilehed rõngakujulise armi võrse ümber. **Õied on suured** ja silmapaistvad. Õiekate koosneb paljudest õiekattelehtedest, mis paiknevad kas spiraalselt või sagedamini kolme või enama ringina. Välimised õiekattelehed võivad olla sepaloïdsed (tupplehtjad), ent selge vahe tupplehtede ja kroonlehtede vahel puudub. **Pikenenud õiepõhjale** kinnituvad spiraalselt arvukad tolmukad ja viljalehed. Tolmukad on rihmakujulised, selge piirita lameda tolmukaniidi ja tolmukapea vahel. Apokarpne emakkond koosneb rohkem või vähem kokkukasvanud emakatest ja valmib kogukukkruteks, harvem tiibviljadeks või marjadeks. Helendav puit.

Sugukond *Annonaceae* - annoonalised, 128 perekonda 2300 liiki. Aromaatsed puud-põõsad, trahheed lihtsate pooridega. Kolmetine õiekate.

Vili apokarpne marjade kogum või lihakas ebasünkarp. Troopikametsades üle maailma. Ilang (lõhn), annoonad (puuviljad).

Selts *Laurales* - loorberilaadsed

Selts loorberilaadsed (*Laurales*) sisaldab seitse sugukonda ja umbes 2400 liiki. Paljud on majanduslikult tähtsad puidu või vürtsidena. Kõige tuntum ja seltsi suurim sugukond on loorberilised (***Lauraceae***). Suure erinevusega seltsi teistest sugukondadest paistab silma väike sugukond ***Calycanthaceae***, mis varem arvati kuuluvat magnoolialaadsete seltsi. *Calycanthaceae* sugukonna taimedel on erinevalt teistest kahekavilised (disulkaatsed) tolmutterad ja kaks seemnealget igas viljalehes. Seltsi suuruselt teine sugukond on ***Monimiaceae***, mille taimedel paljudel on viigimarja-taolised suletud hüpantiumid (õiepõhjad).

Loorberilaadsed esinevad troopilistel või soojadel aladel. Nad on lõhnava koorega ja eeterlike õlidega puittaimed. Parimaks morfoloogiliseks sünapomorfiks on nende perigüünsed õied, milles viljaleht või viljalehed on

sageli kinnitunud sügavalt lihaka õiepõhja sees, mis võib vilja valmimisel puituda. Teisi tunnuseid, nagu ühe seemnealgmega viljalehed, vastakud lehed ja inaperturaatsed (avata) tolmutterad, esineb ka mõnedel teistel fülogeneetiliselt basaalsel kattesemnetaimedel.

Sugukond *Lauraceae* - loorberilised

Ühised tunnused:

Üldiseloomustus: *eeterlike õlidega rakkudega ja bensüülsokinoliinalkaloididega* puittaimed

Lehed: vahelduvad lihtlehed

Õied: hüpogüünsed kuni perigüünsed, pigem väikesed, ebasarikais või kobarais

Õiekate: 3-osaline, vabade õiekattelehtedega, aktinomorfne

Õiekroon: -

Tolmukad: *kuni 4 ringis, igas ringis 3 tolmukat, avanevad klappide abil*

Viljalehed: 1

Sigimik: *apokarpne*

Vili: mari või **luuvili**

Loorberilised on valdavalt troopiliste põõsaste ja puude sugukond, mis hõlmab 2500 liiki (50 perek), sealhulgas mitu tähtsat puiduandjat. Aromaatsete puud-põõsad Aasia, Lõuna-Ameerika.

Loorberilised sisaldavad eeterlike õlidega rakke ja bensüülsokinoliinalkaloide. Eeterlikud õlid on kaneelikoore ja loorberilehtede tähtsad koostisained. Õied on üsna väikesed ja silmapaistmatud. Tupp- ja kroonlehtedeks eristumata õiekate koosneb kuuest õiekattelehest kahes ringis. Loorberiliste kõige iseloomulikumat tunnusd leiduvad tolmukatel. Need paiknevad põhiliselt neljas ringis, kuigi sisemised ringid võivad olla taandarenenud staminoodideks või puududa. Tolmukapead avanevad ülespoole kaarduvate klappidega, mida on tolmukapeas kaks või neli. Mõnede tolmukapeade alusel võivad olla nektarinäärmed. Õie ainus emakas areneb marjaks või luuviljaks.

Kaneelipuu (*Cinnamomum*) perekonna liigid annavad kaneeli (kooreribad) ja kamprit. **Avokaado** ehk ameerika pirnloorber (*Persea americana*) on algelt Ameerika puuvili. **Loorberipuu** (*Laurus nobilis*) lehti kasutatakse vürtsina ja akadeemiliseks kaunistuseks.

Selts *Piperales* - pipralaadsed

Pipralaadsete (*Piperales*) selts sisaldab neli sugukonda 3500 liigiga. Neist 85% kuulub sugukonda pipralised (***Piperaceae***) ja 2000 liiki perekonda

pipar (*Piper*). Paljusid pipraliste liike kasutatakse vürtsidena, mitmed tobiväädiliste (***Aristolochiaceae***) liigid on mürgised ja neid kasutatakse meditsiinis. Mõlemas sugukonnas leidub palju ilutaimedena kasvatatavaid liike. Ülejäänud kahest väikesest sugukonnast ühes - ***Saururaceae*** - on kena pinnakattetaim *Houttuynia*, mille lehti tarvitatakse Hiinas ka aedviljana. Neljanda, monotüüpse sugukonna ***Lactoridaceae*** esindajate kivistisi on teada Kriidiajastust. Tänapäeval on see taim (*Lactoris*) väga ohustatud: 1992. a. oli Juan Fernandezi saartel seda endeemi leitud ainult 12 isendit.

Pipralaadsed on peamiselt troopilised taimed - põõsad, liaanid või rohttaimed, mõnikord epifüütsed. Lehed on vahelduvad, sageli puhetunud aluselt. Üldiselt on lehed eeterlike õlide kerajate rakkude tõttu lõhnavad, paljud liigid sisaldavad alkaloide.

Sugukond *Piperaceae* - pipralised

Ühised tunnused:

Üldiseloomustus: rohtne või puitunud, *hajusate juhtkimpudega*

Lehed: vahelduvad lihtlehed

Õied: hüpogüünsed, *väga väikesed, kilpjate kandelehtedega, tihedates tähkades*

Õiekate: *puudub*

Õiekroon: -

Tolmukad: *sageli 3+3 või ainult 2*

Viljalehed: 1-4

Sigimik: sünkarpne või apokarpne

Vili: väike luuvili või mari

Pipraliste (*Piperaceae*) sugukond koosneb rohkem kui kahest tuhandest liigist (*Peperomia* 1000, *Piper* 1000). Troopikapiirkondades, valdavalt vihmametsades. Enamik liike kuulub kahte suurde perekonda pipar (*Piper*) ja peperoomia (*Peperomia*). Neist esimesse kuulub **must ja valge pipar** (*Piper nigrum*, vastavalt valmimata ja valminud viljad) ja teised eeterlike õlidega vürtsitaimed, viimatinimetatus (*Peperomia*) on palju pilkupüüdva lehestiku pärast kasvatatavaid taimi.

Pipraliste sugukonnas esineb mõni anatoomiliselt huvitav tunnus. Näiteks paiknevad juhtkimbud vartes hajusalt, kuid mitte samamoodi nagu vesiroosilistel ja üheidulehelistel. Õied on väga väikesed ja õiekatteta. Tihedates lihakates peades õisi toetavad pisikesed kilpjad soomused. Tavaliselt on õies 3+3 või 2 tolmuakat (*Peperomia*), aga neid võib olla kuni kümme. Emakkond koosneb 3-4 viljalehest või on apokarpne (peperoomial) ning vili on väike luuvili või mari, mida sageli levitavad nahkhiired.

Sugukond *Aristolochiaceae* - tobiväädilised

Ühised tunnused:

Üldiseloomustus: *puitunud ronitaimed või rohtsed püsikud*

Lehed: vahelduvad lihtlehed, *üldiselt sõrmroosd ja südajad*

Õied: üksikult või kobarais, *epigüünsed ja sügomorfsed*, väga suured kuni silmapaistmatud

Õiekate: *aluselt putkjas*, 1-3 laiuva kroonlehtja hõlmaga

Õiekroon: -

Tolmukad: 4 kuni palju, sageli 6

Viljalehed: 4-6

Sigimik: sünkarpne

Vili: tavaliselt kupar

Tobiväädilised (*Aristolochiaceae*) on esmajoones pantroopiline sugukond. Mõningast majanduslikku kasutamist leiavad nad ilutaimedena. 600 liigist kuulub perekonda tobiväät (*Aristolochia*) ligi 500 liiki.

Tobiväädilised on sageli iseloomulike suurte veidrate õite ja viljadega liaanid. Kroonja kastanpruuni kuni kollaka trompetikujulise õiekatte putkeosa on kõver ja suue laiuv. Õied talitlevad kärbsepüünisena. Nektarikarvade lõhn meelitab ligi putukaid (sageli kärbsed), keda hoitakse õites kuni tolmucapeade valmimiseni. Viljad on sageli aluselt ebatäielikult avanevad kuprad, mis rippkorvina vabastavad tuullevivaid seemneid.

Selts *Chloranthales*, *Chloranaceae*

Ebakindel koht süsteemis, varem on see rühm arvatud *Laurales* koosseisu.

Väikesed redutseerunud õied peades - kõige primitiivsemad? Vastakud hambulised lehed.

8. Õistaimed III – üheidulehelised

Üheidulehelised *Liliana*

Üheiduleheliste hulka kuulub ¼ õistaimedest. Rühma monofüleetilisust toetab hulk tunnuseid, nii morfoloogilisi kui ka molekulaarseid. Olulisim sünapomorfne tunnus üheidulehelistel on, et seemnes on vaid **üks iduleht**. Samuti on neil **narmasjuurestik**, kus peajuur on redutseerunud ja asendunud külgsuurtega. **Suletud juhtkimbud paiknevad hajusalt**. Kimpude vaheline kambium puudub. Teiskasvu esineb harva ja see toimub varre parenhüümis. **Lehed on rootsuta, rööp- või kaarroodsed**, teisi roodumistüüpe esineb harva. **Õied on kolmetised, pentatsüklilised** $P_{3+3} A_{3+3} G_3$ (P = õiekate; A = tolmucape; G = emakas). **Nektaariumid asuvad sigimiku vaheseintel**. Üheidulehelistel on ühekaviline (ühepooriline) ehk **monosulkaatne tolmutera**, mida esineb veel õistaimede basaalses rühmas, aga päriskaheiduleheliste puhul mitte.

Kalmuselaadsed *Acorales*

Kalmuselaadsed on **väike selts**: 1 sugukond ja 1 perekond, 2-4 liiki. Nad on **niiskused rohttaimed**, püsikud, mis on levinud põhjapoolkeral Aasias, Euroopas ja Ameerikas. **Üheiduleheliste basaalne rühm**, sõsarrühmaks kõigile ülejäänud üheidulehelistele. Õisik on tihe **tähk**, õiskud paiknevad lateraalselt. Omapärase **magusa lõhna** tõttu on neid kasutatud ruumide puhastamisel ja putukatõrjeks. Lineaalsed terveservalised lehed on **lehed on saduljalt, kahes reas**. Näide kalmus (*Acorus calamus*).

Konnarohulaadsed *Alismatales*

Konnarohulaadsed on **veelised või poolveelised rohttaimed**, mis on levinud kogu maailmas nii mage- kui ka merevees. Õied on pöörises või tähkades. Tolmukaid ja viljalehti on palju, üheiduleheliste tavapäraselt trimeerne õieosade arv on kordistunud. Osa liikide tolmlamine toimub vee vahendusel. **Endosperm on helobiaalne, täiskasvanud seemnetes puudub** endosperm, idu kasutab selle arengu jooksul ära. Võhalistel on rakuline endosperm ja see on olemas ka täiskasvanud seemnetes. Samuti **puudub mükoriisa**.

Endosperm õistaimedel

Õistaimede seemnetes võib toitekoeks võib olla **endosperm** (tekib lootekoti teistuumast viljastamisel) ja/või **perisperm** (tekib nutselist). Toitecoe paigutumise võimalusi on veel. Okaspuudel tekib endosperm enne viljastumist, selle rakud on haploidsed. Katteseemnetaimede triploidne (polüploidne) endosperm **tekib lootekoti teistuumast** (keskrakust), **kui üks kahest tolmuteras olevast spermist selle viljastab**. Sellepärast nimetatakse õistaimede viljastumist kaheliviljastumiseks. Peale viljastamist hakkab teistuum jagunema ja moodustab endospermi. **Katteseemnetaimedel tekib seemne toitekude vaid siis, kui viljastamine on toimunud – evolutsiooniliselt edukas protsess**. Endospermi edasine areng võib olla kolme tüüpi.

Nukleaarne endosperm: endospermi rakutuum paljuneb vabalt, rakusein tekib alles hiljem. Tekib vedel endosperm (näiteks kookospähkli vedel osa, coconut water). **Rakuline endosperm**: samaaegselt endospermi rakutuum jagunemisega tekivad ka rakuseinad. Näiteks kookospähkli tuum (coconut meat). **Helobiaalne endosperm** : peale viljastumist toimub jagunemine ja siis üks rakkudest paljuneb edasi nuklearselt, teine rakuliselt.

Konnarohulised *Alismataceae*

Mageveelised rohttaimed, mis on levinud üle maailma. Näited: jõgi-kõõlusleht (*Sagittaria sagittifolia*), millel on veesisesed lehed lineaarsed, veest välja ulatuvad lehed ovaalsed kuni nooljad. Harilik konnarohi (*Alisma plantago-aquatica*).

Võhalised *Araceae*

Suurim konnarohulaadsete sugukond – enam kui 100 perekonda, 3700 liiki. Võhalised on peamiselt levinud troopikas, vähem põhjapoolkera parasvöötmes. Võhaliste sugukonda kuuluvad rohttaimed, mis **kasvavad maismaal soistes kohtades**. Öhujuured on iseloomulikud. Lehed võivad olla sõrmja ja sulgja roodumisega. Õied on väikesed ning on tähkõisikutes, mis on kõrglehtede kaenlas või kõrglehtedega ümbritsetud. Õisikud võivad olla ka väga suured. Sageli sisaldavad taimed kaltsiumoksalaati kristalliide või druusidena juhtkimbu ümber. Erinevalt teistest konnarohulaadsetest on neil **tsellulaarne (rakuline) endosperm**.

Näited: titaanjuur (*Amorphophallus campanulatus*), omapärase ehitusega taim. Maa-alusest mugulast kasvab välja üks roheline leht ja üks õisik kõrglehega. Õisikus on isas- ja emasõied, isetolmlemise vältimiseks eksponeeritakse õietolm putukatele alles siis kui nad on taimelt lahkumas. Hiid-titaanjuurel (*A. titanum*) on mõõdetud maailma kõige suurem harunemata õisik: 2,5m pikk ja 1,5m lai. Filodendron (*Philodendron*), diifenbahhia (*Diffenbachia*), kalla (*Zantedeschia aethiopica*) on troopilised taimed, meil kasutusel toataimedena. Eestis esinevad soovõhk (*Calla palustris*), väike lemmel (*Lemna minor*).

Kilbukalised *Hydrocharitaceae*

Kilbukalised on veetaimed, esinevad nii mage- kui ka merevees peamiselt troopikas, aga mõned liigid ka parasvöötmes. **Näited:** konnakilbukas (*Hydrocharis morsus-ranae*) ja vesikarikas (*Stratiotes aloides*). Vesikarikas on omapärane taim, veedab enamiku oma elust vee all ja õitsedes tuleb veepinnale. Ei ole põhja kinnitunud, hõljub vabalt. Õied võivad olla nii ühe- kui kahe- või mitmekesised, on ka hermafrodiitseid, tavaliselt paljuneb vegetatiivselt. Kanada vesikatk (*Elodea canadensis*), Eestis ei õitse, aga levib, on invasiiv paljudes riikides, meri-näkirohi (*Najas marina*) kasvab meres.

Luigelillelised (*Butomaceae*): harilik luigelill (*Butomus umbellatus*),

Rabakalised (*Scheuchzeriaceae*): rabakas (*Scheuchzeria palustris*)

Penikeelelised (*Potamogetonaceae*): kaelus- penikeel (*Potamogeton perfoliatus*), veetaimed, palju liikidevahelisi hübriide.

Õisluhalised (*Juncaginaceae*): soo-õisluht (*Triglochin palustre*), rand-õisluht (*T. maritimum*)

Lemmelillelised (*Tofieldiaceae*): harilik lemmelill (*Tofieldia calyculata*).

Meriheinalised (*Zosteraceae*): pikk merihein (*Zostera marina*)

Haneheinalised (*Zannichelliaceae*), harilik hanehein (*Zannichellia palustris*)

Heinmudalised (*Ruppiaceae*), harilik heinmuda (*Ruppia maritima*).

Liilialaadsed *Liliales*

Kosmopoliitne rohttaimede selts, mitmekesisus on suurem põhjapoolkeral, 16 sugukonda ja 1500 liiki.

Liilialiste tavaliselt värvikad ja silmapaistvad õied on hüpogüünsed (ülemine

sigimik). Õiekate kolmetine, lahklehine. Nektaariumid asuvad õiekattelehtede basaalsel osal, mitte sigimiku vaheseintel, nagu üheidulehelistel tavaline. Tolmukad (3+3) on ekstrorssed ehk avanuvad väljapoole (üheidulehelistel tavaliselt avanuvad sissepoole, introrssed). Geofüüdid, neil esinevad risoomid või sibulad, nendena veedavad ebasoodsa aastaaja. Lehed asetsevad kodarikuna või vahelduvalt, rööproodsed. Vili kupar, milles on seemned pakitud just nagu mündid virnadesse.

Liilialised (*Liliaceae*) – 19 perekonda ja 600 liiki. On sibulatega rohttaimed, 6 õiekattelehte, olemas basaalsed nektaariumid. On levinud põhjapoolekera parasvöötmes. Näited: kirju liilia (*Lilium martagon*), metstulp (*Tulipa silvestris*), kollane kuldtäht (*Gagea lutea*).

Sügislillelised (*Colchiaceae*) – mugulatega rohttaimed, sisaldavad alkaloide. Harilik sügislill (*Colchicum autumnale*)

Melanthiaceae – ussilakk (*Paris quadrifolia*), trillium (*Trillium ovatum*), alkaloidega, tupp-ja kroonlehed on eristunud.

Asparilaadsed *Asparagales*

Asparilaadsed on **suur selts**: 14-24 sugukonda, 1100 perekonda, 26 000 liiki. Eluvormilt on need taimed mitmekesised, esineb nii rohttaimi kui ka pöösaid ja puid. Kosmopoliitsed. Peaaegu kõik nad on **geofüüdid**, esinevad sibulad, mugulad või risoomid. **Seemnekest on musta värvi, sest sisaldab fütomelaani** – see on asparilaadsete tähtsaim morfoloogiline tunnus, mis basaalsel asparilaadsetel siiski puudub, ilmselt on tekkinud hiljem selle rühma arengu käigus. **Nektaariumid asetsevad sigimiku vaheseintes**, nagu üheidulehelistele omane. **Sisaldavad helidoonhapet**, mis on mürgine.

Käpalised (*Orchidaceae*)

On tähtsaim sugukond liilialaadsete seltsis, liikide arvult maailmas 2 kohal. Hõlmab 22 000 liiki 880st perekonnast. **Rohttaimed, enamik on epifüüdid, levinud on üle maailma**, neid ei kasva ainult igikeltsaga aladel. Populaarsed ilutaimed, millest on aretatud ligikaudu 100 000 kultuursorti.

Käpalistel esineb **orhidoidne mükoriisa**. Reeglina on nad **geofüüdid: risoomide, mugulsibulate või tuberiididega, sageli õhujuurtega. Osal liikidel puudub fotosünteesivõime** ja nad parasiteerivad mõnel peremeestaimel (näiteks pruunikas pesajuur *Neottia nidus-avis*). **Õied on spetsiifilised**: epigüünsed (alumine sigimik), 180 kraadi pööratud, sügomorfsed, üks õiekatteleht on huuleks muutunud (basaalse nektaariumiga). Algselt on käpalistel olnud kolm tolmuakat, valdaval osal retsentsetel liikidel on fertiilne neist vaid üks, mis kasvab emakaga kokku, moodustades samba. **Viljaks on kupar**, kus sees on tolmjad seemned.

Eestis on 37 liiki käpalisi. Suurim perekond on sõrmkäpp (*Dactylorhiza*) 10 liiki, käpp (*Orchis*) 4 liiki, neuvaip (*Epipactis*) 3 liiki. Esindatud on käokeel *Platanthera*, käopõll *Listera*, tolmpäa *Cephalanthera*, käöraamat *Gymnadenia* ja veel hulk perekondi.

Huvitav on saaremaa sõrmkäpp (*Dactylorhiza osiliensis*), mis on arvatavasti

hübriidset päritolu (võib olla mitmekordne hübriid). Sõrmkäppadel on aktiivne liigiteke ka tänapäeval. Haruldane, tedaolevalt paar populatsiooni.

Näited: vanill (*Vanilla*), dendroobium (*Dendrobium*), kahelehine käokeel (*Platanthera bifolia*), kaunis kuldking (*Cypripedium calceolus*).

Võhumõõgalised *Iridaceae*

Võhumõõgaliste hulka kuuluvad taimed on **risoomiga või mugulsibulatega rohttaimed**. Levinud üle maailma, rohkem esineb neid troopilises Ameerikas, Lõuna-Aafrikas ja Vahemeremaades. Populaarsed ilutaimed. 66 perekonda, u 2000 liiki. **Lehed on lineaalsed**, alusel varreümbrised. Õied epigüünsed (alumine sigimik), õiekate kolmetine, **välimise ringi õiekattelehed on allapoole käärdunud, sisemise ringi omad püstised**. Õiekattelehed on mustilised, basaalseste nektariumitega. Sigimik sünkarpne. Vili kupar. Juhtkimpude ümber on kaltsiumokslaadi kristallid.

Näited: siberi võhumõõk (*Iris sibirica*), kollane võhumõõk (*Iris pseudacorus*), freesia (*Freesia*), safrankrookus (*Crocus sativus*), mille emakakaeltel tehakse safranit, niidu-kuremõõk (*Gladiolus imbricatus*).

Amarüllilised (*Amaryllidaceae*):

Kosmopoliitne rühm, kuhu kuuluvad taimed on **sibulatega rohttaimed**, 73 perekonda 1600 liiki. **Lehed on rööproodsed, kodarikuna või näiliselt vahelduvad**. Esineb nii **epigüünseid kui ka hüpogüünseid** õisi. Iseloomulik on tipmine **sarikõisik** ühe või enama paberja kandlehega alusel. Sarikõisik on vahel redutseerunud kuni ühe õieni, nagu näiteks nartsissidel ja lumikellukestel, kuid kandleht(-ed) on säilinud. Kroonlehed võivad olla nii vabad kui ka kokku kasvanud, perekonna lauk (*Allium*) liikidel on väikesed õied, mis on sinised või violetsed, erinevalt ülejäänud amarülliliste suurtest valgetest kollastest või punastest õitest. **Perekonna lauk (*Allium*) liigid sisaldavad rohkesti mitmesuguseid eeterlikke õlisid ja väävlisisaldusega orgaanilisi happeid**, mis annavad neile iseloomuliku tugeva lõhna, samuti rohkesti C-vitamiini.

Näited: amarüll (*Amaryllis*), ratsuritähk (*Hippeastrum*), nartsiss (*Narcissus*), murulauk (*Allium schoenoprasum*), küüslauk (*Allium sativum*), karulauk (*Allium ursinum*).

Asparilised (*Asparagaceae*)

Suur sugukond: 153 perekonda 2480 liiki, levinud üle maailma. Eluvormilt on nad mitmekesised: esineb nii rohttaimi kui ka põõsaid ja ronitaimi.

Näited Eestis kasvavatest taimedest: siniliilia (*Scilla sibirica*, hea levija), maikelluke (*Convallaria majalis*), kuutõverohud (*Polygonatum*), leseleht (*Maianthemum bifolium*).

Ameerika agaav (*Agave americana*) on tänapäeval invasiiv Aafrikas ning Lõuna-Euroopas. Agaavid on sukulentsed. Kiuline täakliilia (*Yucca*

filamentosa) on samuti Põhja- ja Kesk-Ameerika pärismaine liik.

Kommeliiniidid *Commelinids*

Kommeliiniidide hulka kuulub umbes **pool kõigist üheidulehelistest**. Kokku on neid neli seltsi, kus palmilaadsed (*Arecales*) on ülejäänud kolmele, (kõrreliselaadsed *Poales*, kommeliinilaadsed *Commelinales* ja ingverilaadsed *Zingiberales*) sõsarrühmaks. Kõige püsivam tunnus selles rühmas on **tärkliserikas endosperm**; teistel õistaimedel on endosperm kas õlirikas või puudub üldse. Samas, ka palmilaadsetel on siiski õlirikas endosperm. Kommeliiniididele on iseloomulikud **lignifitseerumata rakukestad ja lehtedes asuvad ränikehakesed**. **Õiekate on diferentseerunud tupeks ja krooniks** või taandarenenud. **Õisik on kõrglehtedega**. Kommeliiniidide erinevaid organeid katab **epikutikulaarne vaha** – vahakiht on kutikula peal kaitseks kuivuse eest.

Palmilaadsed *Arecales*

Palmilaadsete eluvormid on **puud ja on ka mõni liaan**, 202 perekonda ja 2600 liiki. Neil puudub teiskasv, tüvi kõigepealt jämeneb ja siis hakkab kasvama pikemaks, tüvi haruneb väga harva. Nad on levinud **troopikas**, kus nad asustavad kõiki kooslusi, suurim on nende mitmekesisus on troopilistes metsades. Nad on üheidulehelistev evolutsionipuul teiste kommeliiniidide sõsarrühmaks. Erinevalt teistest kommeliiniididest on neil seemnetes **õlirikas endosperm**.

Palmilaadsete **lehed on suured**, sõrmjalt või sulgjalt jagunenud ja roodunud. **Õied on väikesed, kui koondunud suurtesse keerukatesse õisikutesse**. **Vili luuvili või mari**.

Palmilaadsetel on suur majanduslik tähtsus – nad annavad puitu, kiudaineid, õli, vaha ja toitu.

Palmilaadsetele kuulub hulk suurusrekordeid taimeriigis. Suurim leht raffiapalmil (*Raphia*) – ca 25x3 m; suurim harunenud õisik harilikul varipalmil (*Corypha umbraculifera*) – ca 7,5 m pikkune, hinnanguliselt sisaldab 10 miljonit tagasihoidlikku õit; suurim seeme seišellipalmil (*Lodoicea maldivica*) – kuni pool meetrit pikk massiga 15-30 kg; pikim vars rotangpalmil (*Calamus manan*) – üle 200 m, vanimad teadaolevad idanemisvõimelised seemned datlipalmil (*Phoenix dactylifera*) – ca 2000 aastat vanad. Kolumbia vahapalm (*Ceroxylon quindiuense*) on kõige kõrgem üheiduleheline – võib kasvada 60 meetri kõrguseks.

Kommeliinilised (*Commelinaceae*)

Kommeliinilaadsed on **troopilised sukulendid**. **Lehed on tavaliselt tupega**. Kolmetised õied võivad olla nii aktino- kui ka sügomorfsed, tavaliselt on nad

hermafrodiitsed, paralleelselt võib esineda ka ühesugulisi õisi. **Tolmukaniidid on karvased, õisikud on suured. Seemned on kaanega**, endosperm tärklikerikas. Näited: tradeskantsia (*Tradescantia*), harilik kommeliin (*Commelinia communis*)

Ingverilaadsed *Zingiberales*

Ingverilaadsed on tüüpiliselt suured **rohttaimed, millel esineb risoom**. Troopikataimed. Sulgroodsed suured lehed asetsevad vahelduvalt, kinnituvad rootsuga. **Õied on sügomorfsed**, epigüünsed, sageli on suurtes eredavärvilistes õisikutes. **Õie põhitud on kolmetine, tolmu-konnas esineb reduktsiooni** – tavalise 6 tolmu- asemel võib olla 5, osas rühmades esineb vaid üks fertiilne tolmu- , teised on muundunud staminodideks. Ingverilaadsed sisaldavad rohkesti **eeterlikke õlisid**, mitmeid neist kasutatakse maitsetaimedena. Osa liike on ka toidutaimedena tähtsad.

Näited: harilik ingver (*Zingiber officinalis*), banaan (*Musa*), suurim rohttaim maailmas.

Körreliselaadsed *Poales*

Körreliselaadsed on **rohttaimed, mis parasvöötmes domineerivad taimestik**us, levinud on nad üle maailma. Nad on **tuultolmlejad**, tugevasti redutseerunud väikeste õitega, mis on koondunud liitõisikutesse.

Tärglikerikas endosperm on nukleaarne. Tupega lehed asetsevad kaherealise- l. Õhulõhe ka- sarakud on erilise kujuga. Epiderm sisaldab ränikehakesi, seetõttu on kõrrelised tugevad ja jäigad taimed.

Majanduslikult tähtis rühm, v- b inimesele kõige tähtsam taimerühm üldse.

Bromeelialised (*Bromeliaceae*)

Bromeelialised on rohttaimed ja epifüüdid, levinud niiskes troopikas Ameerikas ja Aafrikas, 1400 liiki. Morfoloogiliselt väga varieeruv rühm: väga erinevad lehtede kujud, õisikute tüübid jne. Osa liike on võimelised lehtede vahel vett säilitama. Õisikud on eredad ja lehestik võib olla värviline.

Näited: vriisea (*Vriesea sintensii*), ananass (*Ananas comosus*).

Loalised *Juncaceae*

Loalised on levinud nii põhja- kui lõunapoolkeral, aga mitte troopikas. Tüüpiliselt on nad parasvöötme taimed. Loaliste hulka kuuluvad **rohttaimed**, millel on risoomid ja siledad **varrel kolmes reas asuvad lehed**. Lehtedel on avatud lehetupp. Tolmuterad on tetraadidena. **Õisikud on pöörisjad, kandlehega**, mis mõnikord näib varre pikendusena ja õisik on siis näival- t külmine. Õiekate kolmetine, lahkeline, roheline või must või pruun. Esineb õieosade reduktsiooni, kuid mitte tugevalt. Eestis on 2 perekonda ja 21 liiki loalisi, perekond piiphein (*Luzula*) 5 liiki ja perekond luga (*Juncus*) 16 liiki.

Lõikheinalised *Cyperaceae*

Lõikheinalised on levinud **põhjapoolkera parasvöötmes, kus nad niisketes ja soistes kasvukohtades on domineerivad**. Suurim perekond tarn (*Carex*).

Lõikheinalised on **rohttaimed, ristlõikes kolmekandiliste vartega**. Lehed asetsevad varre tahkudel, moodustades kolm rida. **Lehetuped on kinnised**, erinevalt kõrrelistest. Õied hüpogüünsed (ülemine sigimik), tuultolmlejad.

Õiekate on tugevasti redutseerunud, tupp ja kroon pole eristunud, õiekate võib koosneda ainult karvakestest (villpea, *Eriophorum*) või üldse puududa (tarn, *Carex*). **Iga õis on ühe kandlehega**. Õied on koondunud pähikutesse, need on omakorda koondunud liitõisikutesse. Sigimik sünkarpne, ühe seemnealgmega. **Viljaks on pähklike**. Tarnadel esineb **vesilevi: pähklikest ümbritseb põisik**, selle ja pähklikese vahele jääb õhk, mis annab ujuvuse. Eestis on 12 perekonda ja üle 100 liigi. Suurim perekond Eestis on tarn (*Carex*) 77 liiki, Alsse (*Eleocharis*) Eestis 7 ja villpeasid (*Eriophorum*) 4 liiki.

Näited: soo-alss (*Eleocharis palustris*), lapik soonerohi (*Blysmus compressus*), ahtalehine villpea (*Eriophorum angustifolium*), alpi jänesvill (*Trichophorum alpinum*), meri-mugulkõrkjas (*Bolboschoenus maritimus*), kare kaisel (*Schoenoplectus tabernaemontanii*), valge nokkhein (*Rhynchospora alba*), pruun sepsikas (*Schoenus ferrugineus*).

Kõrrelised *Poaceae*

Kõrreliste sugukond on liikide arvult on 5. kohal õistaimede seas. Liike on 10 000 üle maailma, on tähtsad nii parasvöötmes kui ka troopikas. Eristatakse 12 alamsugukonda.

Valdav enamik kõrrelisi on **rohttaimed**, kuid bambus (*Bambusa*) on puitunud. Kõrreliste varreks on **kõrs, mis on seest õõnes, ristlõikes ümar, esinevad sõlmed**. **Lehetupp on avatud**, lehelaba alusel esineb keeleke. On eriline õieehitus ($P_{(2)+2}A_3G_{(3)}$). **Õiekate on äärmiselt redutseerunud**. Kõrrelised on tuultolmlejad, nende õied on hüpogüünsed (ülemine sigimik), iga õis on kahe kandlehega (välissõkal ja sisesõkal). Sõklad (emaka ja tolmu ümber) on tekkinud kõrglehtedest, samuti libled pähiku alusel. Pähikud (ühe- või kaheõielised) moodustavad tähk- või pöörõisikuid. Sigimik sünkarpne, ühe seemnealgmega. **Vili on piklik ruljas teris**.

Kõrreliste vegetatiivse paljunemise ja taastumise võime on suur, kuna neil esinevad maa-aluste organitena risoomid ja stoolonid ning meristeem paikneb varresõlmedes ja lehelaba alusel – üks võimalik alus nende evolutsioonilisele edukusele.

Olulised teraviljad: mais (*Zea mays*), riis (*Oryza sativa*), harilik nisu (*Triticum aestivum*), kõva nisu (*Triticum durum*), kaer (*Avena sativa*), hirss (*Panicum miliaceum*), sorgo (*Sorghum bicolor*), rukis (*Secale cereale*), oder (*Hordeum vulgare*).

Bambus (*Bambusa vulgaris*) ja suhkruroog (*Saccharum officinarum*)

Eestis on kõrrelised avakooslustes domineeriv rühm. Enamik kuulub alamsugukonda *Pooideae*. 48 perekonda ja üle 100 liigi, sh 7 teravilja, mis

ajuti ka metsistuvad. Näited: aasnurmikas (*Poa pratensis*), aas-rebasesaba (*Alopecurus pratensis*), pilliroog (*Phragmites australis*).

Hundinuialised *Typhaceae*

Hundinuialiste hulka kuuluvad taimed on ühekojalised, **rohtsed, tärgliserikka risoomiga soo- või kaldataimed**. Nad on **levinud parasvöötmes** nii põhja- kui ka lõunapoolkeral. Nende **varrel ei esine sõlmi**, ühesugulised õied on tugevalt redutseerunud. Hundinuial on õied silmapaistvates ruljates tõlvikutes. Jõgitakjate õied on kerakujulises õisikus.

Näited: Liht-jõgitakjas (*Sparganium emersum*), laialehine hundinui (*Thypha latifolia*)

9. Päriskaheidulehelised. Basaalsed rühmad ja rosiidid. Malviidid

Päriskaheiduleheliste hulka kuulub umbes $\frac{3}{4}$ õistaimedest.

Päriskaheidulehelised on monofüleetiline rühm, kaheidulehelised (kõik taimed, millel on kaks idulehte) seda ei ole. Kaks idulehte on ka nn. basaalsedel kaheidulehelistel: vesiroosilised (*Nymphaeaceae*), tobiväädilised (*Aristolochiaceae*), pipralised (*Piperaceae*), loorberilised (*Lauraceae*), magnoolialised (*Magnoliaceae*) ja annoonalised (*Annonaceae*), samuti paljasseemnetaimede hulka kuuluvatel vastaklehtikutel (*Gnetales*).

Päriskaheidulehelistel on mõned tunnused, mis on neile läbivalt omased, erandeid väga vähe. Iseloomulik on **kolmepooriline tolmutera** (kui poorid on piklikud, nimetatakse seda kolmekaviliseks). Üheiduleheliste tolmutera on ühepooriline. **Õiekate on diferentseerunud tupeks ja krooniks**, kroonlehed ja tupplehed **asuvad kahes ringis**, vaheldumisi. Eeterlikud õlid on sageli sekundaarselt kadunud. **Trahheed on lihtsad**.

Sõsarrühmaks on päriskaheidulehelistel kardheinalaadsed *Ceratophyllales*. Olulised basaalarühmad on tulikalaadsed (*Ranunculales*), prootealaadsed (*Proteales*) ja kivirikulaadsed (*Saxifragales*).

Basaalsed päriskaheidulehelised

Tulikalaadsed *Ranunculanae*

Ülemseltsi tulikalaadsed kuuluvad taimed on levinud **põhjapoolkera parasvöötmes**, troopilise levikuga sugukondi on vähe. Nad on **rohttaimed**, mille hulgas on mõni ronitaim ja poolpöösas. Tulikalaadsed on basaalne päriskaheiduleheliste rühm, kuhu kuulub kaks suurt sugukonda **tulikalised (*Ranunculaceae*)** ja **magunalised (*Papaveraceae*)**, lisaks mõned väiksemad. Lehtedeks on tavaliselt lõhestunud lihtlehed. Õiekatte välimine

ring on kroonjas, **tupp ja kroon on eristumata**. Tolmukaid ja viljalehti on **palju**. Õieosad asetsevad pikenenud **õiepõhjal spiraalselt**, mida peetakse ürgseks tunnuseks. Tulikalaadsed sisaldavad mürgiseid **bensüülisokinoliinalkaloide**, mis esinevad ka magnoolialistel ja loorberilistel (samuti võimalik ürgne tunnus). Tolmutera ehituse alusel (**kolmepooriline**) loetakse tulikalaadseid päriskaheiduleheliste hulka.

Tulikalised *Ranunculaceae*

Rohkem või vähem **mürgised** (esineb ka ohtlikult mürgiseid) **rohttaimed** vahelduvate lõhestunud lihtlehtedega. Kroon aktinomorfne (kroon võib ka puududa), nektariumid kroonlehtede alusel. Hüpogüünsed õied, õiepõhi sageli pikenenud. Tolmukaid ja viljalehti on palju, sigimik apokarpne (lahkviljalehine). Viljatüüpe on palju. Eestis 12 perekonda, 36 liiki (*Ranunculus* 19 liiki, *Thalictrum* 5, *Anemone* 3, *Aconitum*, *Pulsatilla* 2)

Näited: kibe tulikas (*Ranunculus acris*), tume särjesilm (*Ranunculus aquatilis*) metsülane (*Anemone silvestris*), sinilill (***Hepatica nobilis***), väike hiiesaba (*Myosurus minima*), palu-karukell (*Pulsatilla patens*).

Magunalised *Papaveraceae*

Magunaliste hulka kuuluvad **põhjapoolkeral levinud mürgised rohttaimed**. Nad **sisaldavad piimmahlas alkaloide**; piimahl paikneb piimasoonetes või piklikes näärmerakkudes. Lehed vahelduvad, sageli lõhestunud. Hüpogüünsete õite **õiekate on omapärane: 2 tupplehte; 2+2 kroonlehte**. Õiekroon lahklehine, aktino- või sügomorfne. Tolmukaid või palju. Viljalehti 2 kuni palju, **sigimik mitmepesaline sünkarpne**. **Vili kupar**.

Näited: harilik punand (*Fumaria officinalis*), millel on sügomorfne kroon. Unimagun (*Papaver somniferum*), mis on oopiumi allikaks – oopium on kuivatatud piimahl, mis sisaldab 25 erinevat alkaloidi. Mooniseemned, mis on kasutatavad pagaritoodete maitsestamiseks, ei ole mürgised. Magunalisi on maailmas on 40 perekonda ja 750 liiki.

Kukerpuulised *Berberidaceae*

Kukerpuuliste hulka kuuluvad **põõsad ja mitmeaastased rohttaimed, mis on levinud peamiselt parasvöötmes** aga ka subtroopikas üle maailma. **Lehed on vahelduvad** lihtlehed või sulgjate lihtlehed. Sisaldavad alkaloid **berberidiini**. Sugukonnale iseloomulik õieosade tsükliline (mitte spiraalne) asetus koos õieosade arvu vähenemisega (sageli kolmetised õied), tolmuks (kuni 18, tavaliselt 6) on harilikult kahes ringis. Vili kukkurvili, mari, harvem pähklike. Harilik kukerpuu (*Berberis vulgaris*).

Prootealaadsed *Proteanae*

Prootealaadsed on lõunapoolkeral levinud taimed: **puittaimed ja veetaimed**. **Molekulaarsetele andmetele tuginedes** on prootealaadsete seltsi klassifitseeritud lootoselised, plaataniised ja prootealised. Õied on keerukates

õisikutes, mis meenutavad korvõisikut. Rühm on heterogeenne, ühest küljest on antud taimedel tunnuseid, mis kindlalt paigutavad neid päriskaheiduleheliste hulka (näiteks **kolmepooriline tolmutera**), teisest küljest on need taimed omavahel siiski väga erinevad ja nende levilad asuvad üksteisest kaugel. Ilmselt on nad reliktid ürgsest rühmast, mis on suuremas osas välja surnud.

Sugukonda **lootoselised (Nelumbonaceae)** kuulub paar liiki veetaimi ühest perekonnast. India lootos (*Nelumbo nucifera*) on levinud Aasias, ameerika lootos (*Nelumbo lutea*) Põhja- ja Kesk-Ameerikas.

Sugukonda **plataanilised (Platanaceae)** kuulub 1 puittaimede perekond, 9 liigiga, levinud põhjapoolkera parasvöötmes ja subtroopikas. Nendele puudele on iseloomulik, et koor tuleb maha plaatidena. Nt. idaplaatan (*Platanus orientalis*)

Prootealiste (Proteaceae) sugukonda kuulub palju Lõuna-Aafrika liike nii troopikas kui subtroopikas, Nt. valgepuu (*Leucadendron*) ja *Protea obusifolia*.

Päriskaheiduleheliste tuumrühm

Päriskaheiduleheliste tuumrühma (rosiidid, asteriidid ja nende sõsarrühmad) üks iseloomulikumaid tunnuseid on **viietine õis, millel on tupp ja kroon eristunud**. Väljaspool kaheiduleheliste tuumrühma esineb viietisi õisi harva. Päriskaheiduleheliste tuumrühma taimedel on **kolmekaviline (trikolpaatne) tolmutera** ja **nukleaarne endosperm**. Juure apikaalne meristeem on suletud. Seemnekesta ehitus on spetsiifiline. Lisaks veel molekulaarsed tunnused.

Kivirikulaadsed Saxifragales

Asetamata selts päriskaheiduleheliste hulgas, basaalne. Teda defineeritakse **molekulaarsete tunnuste alusel**, morfoloogia põhjal pole sellist rühma (APG III mõistes) kunagi eristatud. Iseloomulikud on **aktinomorfset viietised õied** ja **alusel kokkukasvanud või peaaegu vabad viljalehed**, mille emakakaelad asetsevad eraldi. **Endosperm on tsellulaarne**. Lehed on hambulised ja näärmetega.

- **Nõiapuulised (Hamamelidaceae)** väike sugukond, alla 100 liigi. Põõsad ja puud, kasvavad Ameerikas ja Aasias, Eestis pole. Neid on peetud väga primitiivseteks. Virgiinia nõiapuu (*Hamamelis virginiana*).
- **Paksulehelised (Crassulaceae)**. Sukulentsete lehtedega taimed, mis on kosmopoliitsed, kuid rohkem levinud põhjapoolkeral ja Lõuna-Aafrika kuivades piirkondades. Eestis kukehari, liivsibul LK (metsistub kultuurist); Maailmas 45 liiki paksulehelisi, Eestis 5. Näited: kukehari (*Sedum*), võsu-liivsibul (*Jovibarba globifera*). Toataimedena kasvatatakse portulak-turdlehte (*Crassula ovata*) ja erinevaid kalanhoe (*Kalanchoe*) liike.
- **Sõstralised (Grossulariaceae)**. Enamasti põhjapoolkera parasvöötmes levinud põõsad, lehed on hõlmised, viljaks on mari.

Näited: karusmari (*Grossularia*) ja punane sõstar (*Ribes rubrum*), kusjuures must sõstar (*Ribes nigrum*) on Eestis looduslik liik

- **Kivirikulised (*Saxifragaceae*)**. Põhjapoolkera parasvöötmes kasvavad rohttaimed, 30 perekonda ja 600 liiki. Näited: harilik kivirik (*Saxifraga granulata*) ja harilik lepiklill (*Chrysosplenium alternifolium*)

“Rosiidid” *Rosanae*

Rosiidide hulka kuulub **ligikaudu veerand kõigist retsentsetest õistaimedest**. Rosiidide hulgas on rohkem puittaimi kui teistes rühmades. Selle rühma eristamisel on olulised molekulaarsed tunnused, aga ka morfoloogilised. Rosiididel **esinevad abilehed** (vahel rudimentsed), tunnus, mis väljapool rosiidide rühma esineb harva. Iseloomulikud on **diplostemoonsed õied** (tolmukad kahe või enama vahelduva ringina), välimine ring kroonlehtedega vahelduvalt. Keemilise kaitsena herbivooride vastu on olemas **tanniinid ehk parkained** (esinevad ka vesiroosilistel ja kanarbikulisel, teistel harva). Need sugukonnad, kus tanniinid puuduvad on varustatud üldiselt mingisuguse muu keemilise kaitsega (glükosinolaadid kapsalaadsetel). **Pikk embrüo**. Seemnetel **puudub endosperm või on väga väike**. Rosiidid moodustavad õistaimede evolutsiooni puul kaks suurt klaadi:

- **pärisrosiidid I ehk „fabiidid“** – neil puudub või on väike endosperm, sellesse rühma kuulub lämmastikku siduv klaad, lisaks veel mõned rühmad, näiteks malpiigilaadsed, jänese-kapsalaadsed
- **pärisrosiidid II ehk „malviidid“** – esinevad flavonoolid, on üks emakakael, näiteks kapsalaadsed, kassinaerilaadsed, seebipuulaadsed

Viinapuulaadsed *Vitales*

Õistaimede süsteemis kujutavad viinapuulaadsed endast kõigi teiste rosiidide sõsarrühma. Viinapuulised (*Vitaceae*) on **troopilised või subtroopilised ronitaimed**. Kõitroad tekivad võsu tipus otsmistest pungadest, esineb **sümpodiaalne kasv** (üks viimase lehe kaenlapungadest moodustab uue peavõsu). Väikesed rohekad õied moodustavad pöörise või ebasarika (viinamarjakobara). Õied on viietise krooniga, esineb nii täielikult kahesugulisi õisi, kui ka ühesugulisi isas- ja emasõisi, mida viljastatakse ainult risttolmlemisel. Viljaks on mari. Näide: harilik viinapuu (*Vitis vinifera*)

Pärisrosiidide I rühm ehk “fabiidid”

Rosiidide suurem alamrühm, mille ühe osa moodustab nn. **lämmastikku siduv klaad**. Sellesse klaadi kuuluvad roosilaadsed, oalaadsed, kõrvitsalaadsed ja pöögilaadsed, kõik taimed, mis teadaolevalt on sümbioosis lämmastikku siduvate bakteritega. Teise osa moodustab nn. **COM-klaad** (*Celastrales, Oxalidales, Malpighiales*), nende kahe sõsarrühmaks on *Zygophyllales*. Fabiididele on iseloomulik väike või puuduv endosperm, lisaks

iseloomustatakse seda rühma veel molekulaarsete tunnustega.

Malpiigialaadsed *Malpighiales*

Molekulaarsete tunnuste alusel eristatud suur selts, palju sugukondi, ca 16000 liiki. Morfoloogiliste tunnuste alusel pole sellist rühma kunagi eristatud.

- **Piimalillelised (*Euphorbiaceae*)** – suurim sugukond malpiigialaadsete seltsis. Troopikas kasvavad **rohttaimed**, vähesed on ka pöösad või puud, suurim mitmekesisus on Aafrikas. Osa on sukulentid. Õied on väikesed, ja tagasihoidlikud kõrglehed on sageli dekoratiivsed. **Palju mürgiseid taimi**: piimalillelised võivad sisaldada diterpeenseid estreid, alkaloide, glükosiide, ritsiini. Piimmahl (lateks) on omane osale piimalilleliste. Näited: harilik piimalill (*Euphorbia helioscopia*), kanaari piimalill (*Euphorbia canariense*), püsik-seljarohi (*Mercurialis perennis*), kaunis piimalill e. jõulutäht (*Euphorbia pulcherrima*).
- **Manglipuulised *Rhizophoraceae*** – mangroovimetsi moodustavad puud Aafrikas ja Aasias.
- **Pajulised *Salicaceae***, parasvöötmes kasvavad niiskuslembesed **puud ja pöösad**, vahelduvad lihtlehed võivad olla äärest hambulised ja näarmelised. Õied on ühesugulised. Pajud õitsevad enne lehtimist, annavad omavahel ka hübriide, mistõttu on neid raske määrata. Perekonnas paju on üle maailma 450 liiki, Eestis 21. Pajulistele on iseloomulik kiire kasv. Näited: *Caesaria*, raagremmelgas (*Salix caprea*), harilik haab (*Populus tremula*).
- **Kannikeselised – *Violaceae*** Rohttaimed, pöösad ja väikesed puud. Sugukonnale on iseloomulik kleistogamia (kui õis jääb tolmeldamata, siis arenevad suletud õied, mis tolmeldavad end ise). Näited: imekannike (*Viola mirabilis*), *Rinorea*.
- **Linalised (*Linaceae*)** on troopikas (vähem) ja parasvöötmes (rohkem) levinud taimed, mille hulgas on nii roht- kui puittaimi. Näited: aaslina (*Linum catharticum*), kultuurlina (*Linum usitatissimum*, kiutaim).
- **Kluusialised *Clusiaceae* + naistepunalised *Hypericaceae***
Kluusialised on levinud troopilistes piirkondades ja on puittaimed, naistepunaliste hulgas leidub nii roht- kui puittaimi ja nad on enam-vähem ülemaailmse levikuga. Naistepunalised on ravimtaimed. Näited: kandiline naistepuna (*Hypericum maculatum*), kluusia (*Clusia lanceolata*).
- **Raitlillelised *Rafflesiaceae* + kannatuslillelised *Passifloraceae*.**
Raitlillelised on parasiittaimede sugukond, kus taimedel puuduvad lehed ja varred, samuti pole tõelisi juuri. Taim koosneb haustoritest, millega hangib peremeestaimelt ressursse ja **hiiglaslikust õiest** (suurima, arnoldi raitlille *Rafflesia arnoldii* õie läbimõõt kuni 1m, kaal ligikaudu 10 kg), mis lõhnab nagu mädanev liha ja on sama värvi; tolmeldavad siis need putukad, kellele selline kompleks on atraktiivne. **Kannatuslillelised on troopiliste puittaimede sugukond (puud, pöösad, liaanid)**, mille õieosade kuju samastatakse Kristuse kannatuse elementidega (okaskroon, naelad,

rist). Erinevaid kannatuslillelisi tolmeldavad nii linnud, nahkhiired kui ka putukad, osal on söödavad viljad – passioonid.

Jänesekapsalaadsed *Oxalidales*.

Jänesekapsalised *Oxalidaceae* on seltsi suurim sugukond. Rohttaimed, põõsad ja väikesed puud, mille lehtedel on liikumisvõime: pimedas või kuivas laseb taim lehed longu. Eestis üks liik jänesekapsas (*Oxalis acetosella*), üheks näiteks on veel karambola e. tähtvili (*Averrhoa carambola*).

Oalaadsed *Fabales*

Seltsi põhiosa moodustab oaliste sugukond 18000 liigiga – suuruselt kolmas taimesugukond maailmas. Esineb mitmesuguseid eluvorme rohtsetest efemeeridest kuni suurte puudeni. Teised sugukonnad on väikesed.

Liblikõielised *Fabaceae*:

Fabaceae, liblikõielised e. oalised e. kaunviljalised (18000 liiki) – liblikõielised laias tähenduses. Tähtis iseloomulik tunnus on **lämmastiku sidumise võime**, tänu sümbioosile juuremügarates elavate lämmastikku siduvate bakteritega (nt. *Rhizobium*). Kuna selline süsteem tagab täiendava varustamise toitainetega siis on liblikõielised olnud evolutsiooniliselt edukad, nad on levinud üle kogu maailma, olles sageli pioneerliigiks. Morfoloogiliselt iseloomustavad seda rühma **abilehtedega sulgjad liitlehed**. Kroonlehed on vabad, **õis sügomorfne**. **Tolmukaid on 10, viljalehti 1, vili on kaun**, mis võib olla iseavanev või mitteavanev.

Liblikõieliste sugukonnas eristatakse **kolme alamsugukonda**:

tsesalpiinialised *Caesalpinioideae*, mimoosilised *Mimosoideae*, liblikõielised *Faboideae*.

- **Tsesalpiinialised *Caesalpinioideae***. Sellesse alamsugukonda kuuluvad troopilised puud, millel on küll sügomorfsed õied, kui teiste liblikõieliste omadest erinevad. Lämmastiku sidumise võime esineb vaid osal nendest taimedest. Näited: senna (*Senna*), tsesalpiinia (*Caesalpinia*).
- **Mimoosilised *Mimosoideae***. Troopikas ja parasvöötme soojemas osas. Rohttaimed, põõsad ja puud, mille õitel on väikesed kroonlehed ja arvukad suured eredavärvilised tolmukad. Näited: akaatsia (*Acacia*), mimoos (*Mimosa*). Häbelik mimoos (*Mimosa pudica*) on tuntud selle poolest, et puudutuse peale voldib lehed kokku.
- **Liblikõielised *Faboideae***. Rohttaimed, puud ja põõsad, millel on iseloomulik liblikõis. See on sügomorfne viietine õis, mille kroonlehed on erineva kujuga: puri + 2 tiivakest + laevuke (1+1), viljalehti on 1, tolmukaid 10, kusjuurea 9 on kokku kasvanud ja 1 vaba. Sageli esinevad nendel taimedel köitraid. Sümbioos lämmastikku siduvate bakteritega on tavaline. Majanduslikult tähtsad toidu ja söödataimed, maailmas 3000 liiki, Eestis 70 liiki 23-st perekonnast. Näited:

toidutaimed: arahhis ehk maapähkel (*Arachis*), aeduba (*Phaseolus*), aedhernes (*Pisum*), sojauba (*Glycine*). Teisi liblikõielisi: harilik hiirehernes (*Vicia cracca*), mets-seahernes (*Lathyrus vernus*), valge ristik (*Trifolium repens*). Liblikõieliste hulka kuulub ka maailma suurim taimeperekind hundihammas (*Astragalus*), sisaldab ca 3000 liiki.

Vahulillelised *Polygalaceae*. Kosmopoliitsed rohttaimed, puud ja põõsad. Näited: mõru vahulill (*Polygala amarella*), *Polygala fruticosa*.

Roosilaadsed *Rosales*

Seltsi praegune maht põhineb molekulaarsetel andmetel. Iseloomulik on sümbioos lämmastikku siduvate bakteritega (*Frankia*) roosõielistel, hõbepuulistel, türnpuulistel. Seltsi kümnest sugukonnast on roosõieliste sugukond suurim. Seltsile iseloomulikud tunnusused on veel redutseerunud endosperm ja hüpantium. Hüpantium on õie ehituse omapära, kus tupplehtede, kroonlehtede ja tolmuksade alumised osad on õiepõhjaga kokku kasvanud ja ümbritsevad emakat.

Roosõielised *Rosaceae*

Kosmopoliitne sugukond, 3000 liiki, rohkem liike kasvab parasvöötmes. Roosõieliste eluvormid on varieeruvad, **palju on puittaimi**. Lehed on tavaliselt keeruka ehitusega: **lõhestunud lihtlehed, erinevad lihtlehed, abilehed** on ka tavalised. Esineb **nektariumiga hüpantium**, õied perigüümsed. Viietise lahklehise krooniga õies on **palju tolmuksade**. **Viljalehti on mitu, sigimik apokarpne**. Viljad on varieeruvad, sageli **lihakad**.

Sugukonnas eristatakse alamsugukondi:

- **Kibuvitsalised *Rosoideae*:** kibuvits (*Rosa*), metsmaasikas (*Fragaria vesca*), vaarikas (*Rubus idaeus*), tedremaran (*Potentilla erecta*);
- **Enelalised *Spiraeoideae*:** pajulehine enelas (*Spiraea salicifolia*);
- **Ploomipuulised *Amygdaloideae*:** kirss (*Cerasus*), ploom (*Prunus*)
- **Õunapuulised *Maloideae*:** õunapuu (*Malus*), viirpui (*Crataegus*)

Mooruselised *Moraceae*

Piimasoontega troopilised puittaimed - siia kuulub puid, põõsaid, epifüüte ja liaane. **Ühesugulised ilma kroonita õied on tihedas õisikus**. Tolmuksad avanevad „plahvatusena“. Viljalehti 1 või 2, sigimik sünkarpne. Pähklikesed või luuviljad sageli on kinnitunud lihaskale õiepõhjale. Näited: viigipuu (*Ficus carica*), levinud troopikas ja lähistroopikas, ~1500 liiki, õied ühesugulised, õisik kujuneb liitvilikonnaks. Moorus (*Morus nigra*), söödavate viljadega Kagu-Aasia puu.

Kanepilised *Cannabaceae*

Kahekojalised puud ja rohttaimed, mis sisaldavad varres pikki tugevaid niinekiude. Lehed on sõrmhõlmised või sõrmjad liitlehed, abilehtedega. Kanep (*Cannabis sativa*) sisaldab psühhoaktiivseid aineid ja on ka kanepikiu allikas. Humal (*Humulus lupulus*) omab tähtsust õlle maitsestatamisel ja konserveerimisel.

Türnpuulised *Rhamnaceae* ja jalakalised *Ulmaceae*

Türnpuuliste hulka kuulub ca 900 liiki, enamasti põõsad, mis on levinud parasvöötme lõunaosas ja troopikas. Õies 4-5 tupplehte, kroonlehed on väikesed või puuduvad. Viljalehti 2-5. Vili enamasti väike, lihakas, marja meenutav luuvili (vahel kuivvili). Näide türnpuu (*Rhamnus cathartica*).

Jalakalised on lihtlehised puud, levinud põhjapoolkera parasvöötmes, 150 liiki, õied väikesed, kroonita, ühe- või kahesugulised, paiknevad üksikult või kimpudena. Kuivviljad levivad tuule abil. Näited jalakas (*Ulmus glabra*) künnapu (*Ulmus laevis*).

Nögeselised *Urticaceae*

Kosmopoliitsed põõsad, liaanid, rohttaimed, harva ka puud. Neil on lihtsa **spiraalse ehitusega ühesugulised õied** (spiraalne ehitus vanapärane tunnus), tavaline on **õieosade reduktsioon**. Esineb pikkade niinekiududega liike. **Sigimik kahest viljalehest**, ühepesaline, üheseemneline. Vili on tavaliselt **pähklike**. Emakasüdamed hästi arnenenud, tolmukail vedrutaoline paiskemehanism. Nögese kõrvekarvad on kaitseks herbivooride eest. Näited: kõrvenõges (*Urtica dioica*), raudnõges (*Urtica urens*).

Kõrvitsalaadsed *Cucurbitales*

Kõrvitsalaadsed on enamjaolt levinud troopikas; parasvöötmes ja subtroopikas on nad ka esindatud, kui vähemal määral. Eluvormide poolest on nad mitmekesised. Rühma ühendav tunnus on ühesugulised viietised õied.

***Cucurbitaceae*:**

Kõrvitsaliste sugukonda kuuluvad ronivad, **kõitraagudega rohttaimed**, mille on sõrmroosid lehed, abilehed puuduvad. Aktinomorfses, liitkroonlehisel õies esineb hüpanthium. Vili on sünkarpne ja lihakas. Esineb **sümbioos lämmastikku siduvate bakteritega** (*Frankia*). Näited: kurk (*Cucumis sativus*), kõrvits (*Cucurbita pepo*), arbuus (*Citrullus vulgaris*).

Pöögilaadsed *Fagales*

Pöögilaadsete seltsi taimed on levinud üle kogu maailma. Sellesse seltsi kuuluvad **puud ja põõsad, mis on tuultolmlejad**, seetõttu on neil tagasihoidlikud õied, õisikuteks on urvad, mis saavad tuule käes liikuda. Õied on ühesugulised, kroon puudub. Viljaks on üheseemneline luuvili või päkel. Esineb sümbioos lämmastikku siduvate bakteritega (*Frankia*).

Pöögilised *Fagaceae*

Igihaljad ja heitlehised puud ja põõsad. Suur majanduslik tähtsus (puit, söödavad viljad). Näited: pöök (*Fagus silvatica*), tamm (*Quercus robur*), harilik kastanipuu (*Castanea sativa*).

Kaselised *Betulaceae*

Põhjapoolkera heitlehised puud ja põõsad (lisaks mõni perekond *Andides*). Suur majanduslik tähtsus (puit, söödavad viljad). Näited: arukask (*Betula pendula*), sanglepp (*Alnus glutinosa*), sarapuu (*Corylus avellana*).

Pärisrosiidide II rühm ehk “malviidid

Pärisrosiidide II rühma kuuluvad **mürdilaadsed (*Myrtales*)**, **kapsalaadsed (*Brassicales*)**, **kassinaerilaadsed (*Malvales*)** ja **seebipuulaadsed (*Sapindales*)**. Malviidide hulka kuuluvad taimed sisaldavad flavonoole, enamasti on emakkonnal üks emakakael. Endosperm on suhteliselt redutseerunud. Rühma piiritlemisel on tähsad molekulaarsed tunnused, eriti rbcL-järjestuste analüüs, ühiseid morfoloogilisi tunnuseid esineb vähe. Nn. lämmastikku mitte siduv klad.

Kurerehalaadsed *Geraniales*

Geraniaceae

Kurerehalaadsete seltsi suurim sugukond on kurerehalised (*Geraniaceae*), ülejäänud sugukonnad on väikesed. Seltsi kuuluvad **põhiliselt rohttaimed**, puitaimi on, aga vähe, levinud on nad peamiselt **põhjapoolkeral**.

Kurerehalistel esinevad **aromaatseid õlisid sisaldavad näärmekarvad**, millest tulenevalt on neil ka eriline lõhn. **Lehed on lõhestunud, abilehtedega. Viietised**, aktinomorfseid, vabade kroonlehtedega õied on koondunud **ebasarikjatesse õisikutesse**. Tolmukaid on 10-15. Nektaariumid on tavaliselt tolmukate alusel, aga pelargooniumidel on ühest kroonlehest moodustunud kannusnektarium (seetõttu on nende õis kergelt sügomorfne). **Sünkarpne ühe emakakaelaga emakkond** koosneb viiest viljalehest. Viljaks on viiest osaviljast koosnev **laguvili**. Iselevi kas paiskumise teel või vilja küljes oleva hügrokoopse noka abil, mis „kaevab“ vilja maasse

Kurerehalised (*Geraniaceae*), 7 perekonda, kus 800-900 liiki. Näited: vöötpelargoon (*Pelargonium zonale*), verev kurereha (*Geranium sanguineum*).

Mürdilaadsed – *Myrtales*

Mürdilaadsed on **puit- ja rohttaimed lihtsate vastakute lehtedega**. Puittaimede **koor on kihiline, puit on sisemise floemiga** (floem paikneb ksüleemi suhtes seespool). Värvikates õites esineb õõnes hüpantium (õiepõhja ja sigimiku kokkukasvamisel tekkinud moodustis), mürdilaadsete sünkarpse sigimikuga **emakkond paikneb hüpantiumi sees. Hüpantium on nektariumiga** (nagu ka roosõielistel) ning on osal liikide erksavärviline ja silmapaistev. Tolmukad on pungas painutatud.

Mürdilised ja roodlehelised on suured sugukonnad (mõl üle 4000 liigi), teised

on väiksemad.

Mürdilised (Myrtaceae) – troopikas kasvavad puittaimed. Lehed on terved, läbipaistvate näärmetäppidena on näha eeterlike õlide kogumikud. Aromaatseid eeterlikke õlised kasutatakse farmaatsias ja kosmeetikas, nt. eukalüptilõli; taimeosi kasutatakse vürtsidena (nelgipuu *Syzygium aromaticum*, mille õiepungi nimetatakse nelgiks). Õiekate neljatine või vietine, viljalehti 2-5, tolmuksad võivad olla silmapaistvalt värvunud. Näited: harilik mürt (*Myrtus communis*), eukalüpt (*Eucalyptus*), melaleuka (*Melaleuca*).

Roodlehelised (Melastomataceae) – troopilised rohttaimed, puud ja põõsad. Lehed on terved ja vastakud, reljeefselt roodunud. Näide: mikoonia (*Miconia*).

Kukesabalised (Lythraceae) – 30 perekonda, milles 600 liiki. Eestis kasvavad niiskuslembesed muda-ajakapsas (*Peplis portula*) ja kukesaba (*Lythrum salicaria*). Kukesabaliste hulka kuuluvad ka hennapõõsas (*Lawsonia inermis*) ja granaatõunapuu (*Punica granatum*).

Paljulillelised (Onagraceae) – kosmopoliitsed rohttaimed, paarkümmend perekonda, 650 liiki. Näited: kaheaastane kungingakepp (*Oenonthera biennis*), pajulille perekonnast põdrakanep (*Epilobium angustifolium*).

Kapsalaadsed – *Brassicales*

Seltsis on üks suur sugukond (ristõielised) ja hulk väikesi. Kapsalaadsete ühendavaks tunnuseks on nende **unikaalne sekundaarne ainevahetus**, millega nad toodavad metaboliite kaitseks herbivooride vastu. Ained, mida kapsalaadsed toodavad, on **glükosinolaadid, mis lagunevad sinepiõlideks**. Glükosinolaatide hüdrolyüsi glükoosiks ja sinepiõlideks viib läbi ensüüm mürosiin, mida hoitakse spetsiaalsetes rakkudes – mürosiinirakkudes. Tänu sinepiõlidest tingitud teravale ja/või omapärasele maitsele kasutatakse mitmeid kapsalisi toiduks/vürtsidena.

Morfoloogilisi tunnuseid, mis toetaks kapsalaadsete monofüüliat, on raske leida. Õiekate on ristõielistel ja reseedalistel neljatine, väiksemates sugukondades õie ehitus varieerub.

Ristõielised - *Brassicaceae*

Ristõielised on sinepiõlised sisaldavad rohttaimed, mis **on levinud parasvöötmes ja troopikas** (vähem). **Lehesis vahelduv**. Õiekate on neljatine, aktinomorfne, lahkeline: **4 kroonlehte, 4 tupplehte, 6 tolmuksat, 2 viljalehte**. Sugukonna nimi tuleneb õie ehitusest – neli õieosa (nt. kroonlehte) asetsevad õies ristkülikuliselt. **Sigimik sünkarpne, jaotatud kaheks kambriks** sekundaarse vaheseina poolt. **Viljaks on iseavanev kõder**, mille ehitus varieerub sugukonna sees. **Õiepõhi on pikenenud ja moodustab gūnofoori**, mille otsas asub sigimik. Eestis on ristõielistest 40 perekonda ja 77 liiki, maailmas on 340 perekonda, 3700 liiki.

Näited: DNA-uuringutes ohtralt kasutatav harilik müürlook (*Arabidopsis thaliana*), on ka Eestis levinud. **Olulisi kultuurtaimi**: kapsas (*Brassica oleracea*), valge sinip (*Sinapis alba*), mädarõigas (*Armoracia rusticana*). **Umbrohtudena** on levinud põldsinip (*Sinapis arvensis*), harilik hiirekõrv

(*Capsella bursa-pastoris*) tõlkjas ehk rakvere raibe (*Bunias orientalis*). Mererandadel kasvab merikapsas (*Crambe maritima*), niitudel jürilill (*Cardamine pratensis*).

Kapsalaadsete hulka kuulub näiteks ka kappar (*Capparis spinosa*), mille vürtsika maitsega õiepungad on söödavad.

Kassinaerilaadsed – *Malvales*

Kassinaerilaadsed **esinevad peamiselt troopikas ja Vahemeremaades**. Nende hulgas on nii **rohttaimi kui ka pöõsaid ja puid**. Iseloomulikeks tunnusteks on **tähtkarvad, limarakud ja limakanalid**. **Lehed on sõrmjad** või sõrmjalt roodunud. **Arvukad tolmukad on kimpudena**, tolmukaniidid on kokkukasvanud. Õied on sageli suured ja dekoratiivsed.

Sugukond kassinaerilised (*Malvaceae*) on suur: 9 alamsugukonda, 250 perekonda ja üle 4000 liigi. Troopikas suurimad perekonnad sellest sugukonnast hibiskus (*Hibiscus*, meil dekoratiivtaim, nn. hiina roos või toakask) ja kassinaeris (*Malva*). Eestis esinevad perekonnast kassinaeris inimkaaslevad umbrohud, 6 liiki. Maailmas tähtsamad liigid koola (*Cola*), puuvill (*Gossypium hirsutum*), kakao (*Theobroma cacao*). Perekond pärn (nt. harilik pärn *Tilia cordata*) kuulub kassinaeriliste hulka. **Kuldkanniliste (*Cistaceae*) sugukonda** kuulub vähem taimi: 8 perekonda ja 175 liiki. Nt harilik kuldkann (*Helianthemum nummularium*).

Seebipuulaadsed – *Sapindales*

Seebipuulaadsete hulka kuuluvad **troopikas ja subtroopikas levinud puittaimed**. Lehed on **liit- või lõhestunud lehed**. **Viietised õied on netarikettaga**, mis on oluline ühendav tunnus selles rühmas. Viljad on varieeruvad (vrdl. vaher, mango, apelsin, india pähkel e. nakra).

Suurim sugukond on **seebipuulised (*Sapindaceae*)** – vähem kui 150 perekonda, kuni 2000 liiki. Näited: perekond vaher (110 liiki, nt. *Acer platanoides*), ilupuuna kasvatatakse parasvöötmes hobukastanit (*Aesculus hippocastanum*). **Anakardilised (*Anacardiaceae*)** koondab ligikaudu 1000 liiki troopikas kasvavaid taimi. Nt äädikapuu (*Rhys typhina*), mango (*Mangifera indica*), pistaatsia (*Pistacia vera*), lääneanakard e. india pähkel (*Anacardium occidentale*). **Ruudilised (*Rutaceae*)** on samuti troopikataimede sugukond (160 perekonda, 1800 liiki), neile on iseloomulik eeterlike õlide sisaldus (lehtedel ja viljade koorel on näha läbipaistvad näärmetäpid – õlide mahutid). Lehed on neil terved, sekundaarselt kokku kasvanud liitlehed. Tuntud on perekond tsitrus, näited: sidrun (*Citrus limon*), apelsin (*Citrus sinensis*), mandariin (*Citrus reticulata*).

10. Päriskaheidulehelised II. Rosiidid (järg), asteriidid

Pärisrosiidide II rühm ehk “malviidid

Pärisrosiidide II rühma kuuluvad **mürdilaadsed (*Myrtales*)**, **kapsalaadsed (*Brassicales*)**, **kassinaerilaadsed (*Malvales*)** ja **seebipuulaadsed (*Sapindales*)**. Malviidide hulka kuuluvad taimed sisaldavad flavonoole, enamasti on emakonnal üks emakakaal. Endosperm on suhteliselt redutseerunud. Rühma piiritlemisel on tähsad molekulaarsed tunnused, eriti rbcL-järjestuste analüüs, ühiseid morfoloogilisi tunnuseid esineb vähe. Nn. lämmastikku mitte siduv klad.

Kurerehalaadsed *Geraniales*

Geraniaceae

Kurerehalaadsete seltsi suurim sugukond on kurerehalised (*Geraniaceae*), ülejäänus sugukonnad on väikesed. Seltsi kuuluvad **põhiliselt rohttaimed**, puitaimi on, aga vähe, levinud on nad peamiselt **põhjapoolkeral**.

Kurerehalistel esinevad **aromaatseid õlisisid sisaldavad näärmekarvad**, millest tulenevalt on neil ka eriline lõhn. **Lehed on lõhestunud, abilehtedega. Viietised**, aktinomorfseid, vabade kroonlehtedega õied on koondunud **ebasarikjatesse õisikutesse**. Tolmukaid on 10-15. Nektaariumid on tolmuks alusel aga pelargooniumidel on ühest kroonlehest moodustunud kannusnektarium (seetõttu on nende õis kergelt sügomorfne). **Sünkarpne ühe emakakaalaga emakkond** koosneb viiest viljalehest. Viljaks on viiest osaviljast koosnev **laguvili**. Iselevi kas paiskumise teel või vilja küljes oleva hügrokoopse noka abil, mis „kaevab“ vilja maasse

Kurerehalised (*Geraniaceae*), 7 perekonda, kus 800-900 liiki. Näited: vöötpelargoon (*Pelargonium zonale*), verev kurereha (*Geranium sanguineum*).

Mürdilaadsed – *Myrtales*

Mürdilaadsed on **puit- ja rohttaimed lihtsate vastakute lehtedega**. Puittaimede **koor on kihiline, puit on sisemise floemiga** (floem paikneb ksüleemi suhtes seespool). Värvikates õites esineb õõnes hüpantium (õiepõhja ja sigimiku kokkukasvamisel tekkinud moodustis), mürdilaadsete sünkarpse sigimikuga **emakkond paikneb hüpantiumi sees. Hüpantium on nektariumiga** (nagu ka roosõielistel) ning on osal liikide erksavärviline ja silmapaistev. Tolmukad on pungas painutatud.

Mürdilised ja roodlehelised on suured sugukonnad (mõl üle 4000 liigi), teised on väiksemad.

Mürdilised (*Myrtaceae*) – troopikas kasvavad puittaimed. Lehed on terved, läbipaistvate näärmetäppidena on näha eeterlike õlide kogumikud. Aromaatseid eeterlikke õlisisid kasutatakse farmaatsiaas ja kosmeetikas, nt. eukalüptilõli; taimeosi kasutatakse vürtsidena (nelgipuu *Syzygium aromaticum*, mille õiepungi nimetatakse nelgiks). Õiekate neljatine või viietine, viljalehti 2-5, tolmuks võivad olla silmapaistvalt värvunud. Näited: harilik mürt (*Myrtus communis*), eukalüpt (*Eucalyptus*), melaleuka (*Melaleuca*).

Roodlehelised (*Melastomataceae*) – troopilised rohttaimed, puud ja põõsad. Lehed on terved ja vastakud, reljeefselt roodunud. Näide: mikoonia (*Miconia*).

Kukesabalised (*Lythraceae*) – 30 perekonda, milles 600 liiki. Eestis kasvavad niiskuslembesed muda-ajakapsas (*Peplis portula*) ja kukesaba (*Lythrum salicaria*). Kukesabaliste hulka kuuluvad ka hennapõõsas (*Lawsonia inermis*) ja granaatõunapuu (*Punica granatum*).

Paljulillelised (*Onagraceae*) – kosmopoliitsed rohttaimed, paarkümmend perekonda, 650 liiki. Näited: kaheaastane kuningakepp (*Oenothera biennis*), pajulille perekonnast põdrakanep (*Epilobium angustifolium*).

Kapsalaadsed – *Brassicales*

Seltsis on üks suur sugukond (ristõielised) ja hulk väikesi. Kapsalaadsete ühendavaks tunnuseks on nende **unikaalne sekundaarne ainevahetus**, millega nad toodavad metaboliite kaitseks herbivooride vastu. Ained, mida kapsalaadsed toodavad, on **glükosinolaadid, mis lagunevad sinepiõlideks**. Glükosinolaatide hüdroolüüsi glükoosiks ja sinepiõlideks viib läbi ensüüm mürosiin, mida hoitakse spetsiaalsetes rakkudes – mürosiinirakkudes. Tänu sinepiõlidest tingitud teravale ja/või omapärasele maitsele kasutatakse mitmeid kapsalisi toiduks/vürtsidena.

Morfoloogilisi tunnuseid, mis toetaks kapsalaadsete monofüüliat, on raske leida. Õiekate on ristõielistel ja reseedalistel neljatine, väiksemates sugukondades õie ehitus varieerub.

Ristõielised - *Brassicaceae*

Ristõielised on sinepiõlised sisaldavad rohttaimed, mis **on levinud parasvöötmes ja troopikas** (vähem). **Leheseis vahelduv**. Õiekate on neljatine, aktinomorfne, lahkeline: **4 kroonlehte, 4 tupplehte, 6 tolmukat, 2 viljalehte**. Sugukonna nimi tuleneb õie ehitusest – neil õieosa (nt. kroonlehte) asetsevad õies ristikujuliselt. **Sigimik sünkarpne, jaotatud kaheks kambriks** sekundaarse vaheseina poolt. **Viljaks on iseavanev kõder**, mille ehitus varieerub sugukonna sees. **Õiepõhi on pikenenud ja moodustab gūnofoori**, mille otsas asub sigimik. Eestis on ristõielistest 40 perekonda ja 77 liiki, maailmas on 340 perekonda, 3700 liiki.

Näited: DNA-uuringutes ohtralt kasutatav harilik müürlook (*Arabidopsis thaliana*), on ka Eestis levinud. **Olulisi kultuurtaimi**: kapsas (*Brassica oleracea*), valge sinip (*Sinapis alba*), mädarõigas (*Armoracia rusticana*). **Umbrohtudena** on levinud põldsinip (*Sinapis arvensis*), harilik hiirekõrv (*Capsella bursa-pastoris*) tõlkjas ehk rakvere raibe (*Bunias orientalis*). Mererandadel kasvab merikapsas (*Crambe maritima*), niitudel jürilill (*Cardamine pratensis*).

Kapsalaadsete hulka kuulub näiteks ka kappar (*Capparis spinosa*), mille vürtsika maitsega õiepungad on söödavad.

Kassinaerilaadsed – *Malvales*

Kassinaerilaadsed **esinevad peamiselt troopikas ja Vahemeremaades**. Nende hulgas on nii **rohttaimi kui ka põõsaid ja puid**. Iseloomulikeks tunnusteks on **tähtkarvad, limarakud ja limakanalid**. **Lehed on sõrmjad** või sõrmjalt roodunud. **Arvukad tolmukad on kimpudena**, tolmukaniidid on

kokkukasvanud. Õied on sageli suured ja dekoratiivsed.

Sugukond kassinaerilised (*Malvaceae*) on suur: 9 alamsugukonda, 250 perekonda ja üle 4000 liigi. Troopikas suurimad perekonnad sellest sugukonnast hibiskus (*Hibiscus*, dekoratiivtaim, nn. hiina roos või toakask) ja kassinaeris (*Malva*). Eestis esinevad perekonnast kassinaeris inimkaaslevad umbrohud, 6 liiki. Maailmas tähtsamad liigid koola (*Cola*), puuvill (*Gossypium hirsutum*), kakao (*Theobroma cacao*). Perekond pärn (nt. harilik pärn *Tilia cordata*) kuulub kassinaeriliste hulka. **Kuldkanniliste (*Cistaceae*) sugukonda** kuulub vähem taimi: 8 perekonda ja 175 liiki. Nt harilik kuldkann (*Helianthemum nummularium*).

Seebipuulaadsed – *Sapindales*

Seebipuulaadsete hulka kuuluvad **troopikas ja subtroopikas levinud puittaimed**. Lehed on **liit- või lõhestunud lehed**. **Viidetised õied on netarikettaga**, mis on oluline ühendav tunnus selles rühmas. Viljad on varieeruvad (vrdl. mango, apelsin, india pähkel e. nakra).

Suurim sugukond on **seebipuulised (*Sapindaceae*)** – vähem kui 150 perekonda, kuni 2000 liiki. Näited: perekond vaher (110 liiki, nt. *Acer platanoides*), ilupuuna kasvatatakse parasvöötmes hobukastanit (*Aesculus hippocastanum*). **Anakardilised (*Anacardiaceae*)** koondab ligikaudu 1000 liiki troopikas kasvavaid taimi. Nt äädikapuu (*Rhys typhina*), mango (*Mangifera indica*), pistaatsia (*Pistacia vera*), lääneanakard e. india pähkel (*Anacardium occidentale*). **Ruudilised (*Rutaceae*)** on samuti troopikataimede sugukond (160 perekonda, 1800 liiki), neile on iseloomulik eeterlike õlide sisaldus (lehtedel ja viljade koorel on näha läbipaistvad näärmetäpid – õlide mahutid). Lehed on neil terved, sekundaarselt kokku kasvanud liitlehed. Tuntud on perekond tsitrus, näited: sidrun (*Citrus limon*), apelsin (*Citrus sinensis*), mandariin (*Citrus reticulata*).

Nelgilaadsed – *Caryophyllanae*

Nelgilaadsed on suur selts, kuhu kuulub 25 sugukonda. Monofüleetilisust toetavad nii molekulaarsed kui ka morfoloogilised andmed, kuigi esineb hulk erandeid. Üks läbiv tunnus on **tärkliserohke perisperm** (või endosperm), mis enamusel päriskaheidulehelistel sekundaarselt puudub.

Nelgilaadsetele on iseloomulik on see, et **antotsüaniinide asemel on betalaiinid** (annavad punase või sinise värvi). **Sigimik on sageli ühepesaline**, kusjuures **seemnealgmed kinnituvad pesa alusele või keskele** (platsentatsioon tsentraalne vaba või basaalne). Lehed on enamasti terved. **Sageli on üks ring õiekattelehti** (tupp ja kroon ei eristu). Mükoriisa puudub.

Tatralised – *Polygonaceae*

Tatralised on peamiselt **põhjapoolkera parasvöötmes** kasvavad taimed, kuid neid leidub ka igal pool mujal maailmas (üle 1100 liigi). Suurem osa nendest on **mitmeaastased rohttaimed ja põõsad vahelduvate lihtlehtedega**, mille alusel on kaks abilehte tõrveks kokku kasvanud. Iseloomulikud on **paisunud**

varresõlmed, liitõisikud ja kolmetine õiekate (kahe ringina). Vili on **kolmekandiline pähklike**. Eestis 5 perekonda, 35 liigiga. Oblikas - 200 liiki, Eestis 12 liiki. Kirburohi 150 liiki, Eestis on 17 liiki.

Näited: tatar (*Fagopyron esculentum*), seemneid kasutatakse toiduks, rabarber (*Rheum rhabarbrum*), mille lihakad leherootsud on söödavad, hapu oblikas (*Rumex acetosa*), kasutatakse salatites, ussitatar (*Polygonum bistorta*).

Huulheinalised – Droseraceae

Väike kosmopoliitne sugukond, kuhu kuulub kolm perekonda **putuktoidulisi rohttaimi** (80 liiki maailmas, 3 liiki Eestis). Kasvavad toitainevaestes kasvukohtades, näiteks rabades, nagu on tüüpiline putuktoiduliste puhul. Putukate püüdmisel kasutavad **kleepuvat eritist tootvaid näärmekarvu**, mis on puutetundlikud (ümaralehine huulhein, *Drosera rotundifolia*). Teine variant putukate püüdmiseks on **raamatukaantena sulguvad lehed** (kärbsesepüüdis, *Dionaea muscipula*).

Tinajuurelised – Plumbaginaceae

Mitmeaastased rohttaimed, poolpõõsad või põõsad, Nad võivad kasvada väga erineva kliimaga kohtades, peamiselt on nad siiski stepi-, poolkõrbe- või mererannataimed. Kokku ~500 liiki, enamik Euraasias. Näited: Eestis looduslikult esinev merikann (*Armeria*), ilutaimena kasvatatakse erinevaid parkjuuri (*Limonium*), mis võivad ka metsistuda.

Nelgilised Caryophyllaceae

Nelgiliste hulka kuuluvad **rohttaimed**, millel on **lihtsad vastakud, abilehtedeta lehed**. Nad on suuremas osas levinud **põhjapoolkera parasvöötmes**. Õied on viietised ja aktinomorfed, **tupp ja kroon on diferentseerunud** (teistel nelgilaadsetel on sageli diferentseerumata). Tolmukaid on 5-10, viljalehti 2-5. Ebasarikõisik. Viljaks on kupar. Nende keemilisse koostisesse kuuluvad **antotsüaniinid** – erinevalt teistest nelgilaadsete sugukondadest. Eestis on 18 perekonda, 52 liiki.

Näited: tähthein (*Stellaria media*), harilik põisrohi (*Silene cucubalus*), habemelk (*Dianthus barbatus*), nõmmnelk (*Dianthus arenarius*). Maailmas *Silene* 720 liiki, *Stellaria* 175 liiki, *Dianthus* 300 liiki.

Rebasheinalised (Amaranthaceae)

Rebasheinaliste hulka kuulub tänapäeval 180 perekonda, u 2000 liiki rohttaimi ja poolpõõsaid. Nad on levinud rohkem **troopikas ja subtroopikas**, kuid küllalt palju on ka parasvöötmes. Väikesed aktinomorfed õied on liitõisikutes, õiekate on lihtne kolmetine kuni viietine, kilejas. Tolmukad liituvad alusel toruks. **Õisikuks on tihti dihaasium, mille äärmised õied on steriilsed ja kujunevad viljade levimist soodustavateks haakemoodustiteks**. Vili - kõrglehtedest ümbrise sees on 1 seeme.

Näited: Harilik peet (*Beta vulgaris*), spinat (*Spinacia oleracea*), rebashein (*Amaranthus*), harilik soolarohi (*Salicornia europaea*, soolakutaim), valge hanemalts (*Chenopodium album*).

Kaktuselised (Cactaceae)

Kaktused on **kuivadele kasvukohtadele kohastunud sugulendid**: nende ehitus ja füsioloogia on suunatud veekao vähendamisele (reduktseerunud lehed, transpiratsioon vaid öösel, nn.CAM-taimed – metabolismi iseärasused). Kaktuseliste **lehed on asteldeks või ogadeks muundunud**, lühivõsud ogadega. **Varred on lihavad, klorofülliga ja fotosünteesivõimelised**. Teistest tüvisukulentidest eristab neid astelde paiknemine kõrgematel moodustistel varre küljes – areoolidel. **Õiekattelehti on palju, selget piiri tupp- ja kroonlehtede vahel pole, õied on värvilised, lõhnavad ja nektaririkkad**. Esineb hüpanthium. Viljaks on mari. Kaktused on tüüpiliselt levinud troopilises Ameerikas: 100 perekonda, 1500 liiki. Ilutaimed, nt näsakaktus (*Mammillaria*) osal viigikaktustel (*Opuntia*) on söödavad viljad. Vahemere piirkonda on viigikaktused sisse toodud košenilltaide kasvatamise eesmärgil, et saada nendest täidest punast värvi.

Kanntaimelised – *Nepenthaceae*

Troopilised liaanid, mis on levinud Kagu-Aasias, Madagaskaril ja Indias. Putuktoidulised, saagi püüdmiseks on keeruline organ – urn, mille serv eritab mesimahla, selle all on sisekülg sile ja vaha tõttu libe. Lisaks on urn putukatele atraktiivselt värvunud. Kanntaim (*Nepenthes*).

Asteriidid *Asteranae*

Asteriidid moodustavad õistaimede liikide arvust ühe kolmandiku. Nad jaotatakse kümnesse seltsi: **2 basaalsel seltsi** kontpuulaadsed (*Cornales*) ja kanarbikulaadsed (*Ericales*); **pärisasteriidid I** (nn. lamiidid, 4 seltsi): *Garryales*, emajuurelaadsed (*Gentianales*), iminõgeselaadsed (*Lamiales*), maavitselaadsed (*Solanales*), ja **pärisasteriidid II** (nn. kampanuliidid, 4 seltsi): astelpõõselaadsed (*Aquifoliales*), sellerilaadsed (*Apiales*), astrilaadsed (*Asterales*) ja uniohakalaadsed (*Dipsacales*).

Asteriidid on **rohttaimed**, mille valdaval enamikul on **kokkukasvanud kroonlehed**. Erandiks on sellerilaadsed, kuid nende lahkehine kroon on sekundaarne. Ka kontpuulaadsed (*Cornales*) on lahklehise krooniga. Veel on asteriididele iseloomulikud **väikese nutselliga ühekattelised seemnealgmed, endospermi rakuline (tsellulaarne) arenguviis ja iridoiidide (terpenoidid) esinemine** (puudumine loetakse sekundaarseks). **Kahest viljalehest koosnev emakkond** on iseloomulik pärisasteriidide I ja II rühmale, erandiks on suurem osa uniohakalaadsete (*Dipsacales*) seltsi sugukondi ja osa kontpuulaadsete (*Cornales*) sugukondi.

Kontpuulaadsed *Cornales*

Cornaceae

Kontpuulised on **vastakute lihtsate lehtedega puud ja põõsad**. Lehtede roodumus on iseloomulik: lehelaba külgrood kaarduvad ja jäävad ühendatuks ka lehe katkirebimisel ("Cornus-test"). Õisikud on suured, samas kui neljatised **õied on väikesed ja vabade kroonlehtedega**, mis pole asteriidide hulgas tavaline. **Viljaks on luuvili**. Näited: *Cornus sanguinea* – verev kontpuu, kukits: *Chamaepericlymenum sueticum* – rootsi kukits.

Kanarbikulaadsed *Ericales*

Seltsi ühendavad molekulaarsed tunnused, millest olulisim on rbcL-järjestus, morfoloogilisi tunnuseid, mis oleks kõigile rühmadele selles seltsis ühised on raske leida. Enamik neist on **vahelduvate lihtlehtedega puittaimed**. Lehed on ääristatud eriliste hammastega. **Õied võivad olla nii liit- kui ka lahkkrõonlehised, enamik on aktinomorfset, tolmukaid võib olla palju**, kuid siiski on õie tunnused seltsi piires tugevalt varieeruvad.

Kanarbikulised *Ericaceae*

Kanarbikuliste sugukonna taimed on valdavalt **puittaimed**. Sekundaarselt rohtsed on näiteks uibulehed (*Pyrola*) ja seenlill (*Monotropa*), viimane on lisaks veel klorofüllita ja saprofüütse toitumisega. **Lehed on väikesed, jäigad, erikoidsed**. Kanarbikulised kasvavad valdavalt happelistel muldadel ja omavad erikoidset mükoriisat. Väikestes **kokkukasvanud krooniga** aktinomorfsetes **õites on tavaliselt 10 tolmukat**, mis valmimise ajal kõverduvad, nii et on lõpuks ülemise otsaga allapoole. Vili on **kupar või mari**. Kanarbikulised on suur sugukond, Eestis esineb 20 liiki kolmest alamsugukonnast.

Ericoideae - (850 liiki maailmas, Eestis näiteks sookail (*Ledum palustre*), kukemari (*Empetrum nigrum*) 1-2 liiki, kanarbik (*Calluna vulgaris*), mudakanarbiku (*Erica tetralix*) isendeid pole enam viimasel ajal Eestist enam leitud.

Vaccinioideae – mustikas (*Vaccinium myrthillus*, maailmas 450 liiki), jõhvikas (*Oxycoccus palustris*), pohl (*Vaccinium vitis-idaea*), küüvits (*Andromeda polifolia*), hanevits (*Chamaedaphne calyculata*).

Monotropoideae – seenlill (*Monotropa hypopitys*), leesikas (*Arctostaphylos*) ja uibuleht (*Pyrola*)

Nurmenukulised *Primulaceae*

Nurmenukuliste sugukonda kuuluvad **rohttaimed, millel on aktinomorfset kokkukasvanud kroonlehtedega õied**. Õied on **viietised**. Lehed on sageli kodarikuna, võivad olla ka vahelduvad, vastakud või männastes. Vili on **kupar**. Sugukonnas on kaks suurt perekonda nurmenukk (*Primula*) ja metsvits (*Lysimachia*), teised perekonnad on väiksemad. Nurmenukuliiike iseloomustab emakate erikaelsus, millega tagatakse risttolmlemine.

Näited: nurmenukk (*Primula veris*), harilik nõmmkann (*Androsace septentrionalis*), metsvits (*Lysimachia vulgaris*), rannnikas (*Glaux maritima*), laanelill (*Trientalis europea*) Nurmenukulised on **levinud põhjapoolkeral**.

Eebenipuulised (*Ebenaceae*) – troopilised viljapuud, mida kasvatatakse ka subtroopikas, nt. hurmaa: *Diospyros kaki*, samast perekonnast pärineb ka eebenipuu.

Sapotillilised (*Sapotaceae*) – troopilised puud õlirikaste seemnetega ja maitsvate viljadega, näit: sapotillipuu (*Manilkara zapota*), marmelaadipuu (*Pouteria sapota*)

Sarratseenialised *Sarraceniaceae* – putuktoidulised sootaimed (toitainevaene keskkond!) Põhja- ja Lõuna-Ameerikas. Putukate püüdmiseks

on kohastunud pikaks toruks keerdunud lehed, milles on seedeensüümide lahus, lisaks võivad olla veel allapoole suunatud karvad ja kleepuvad eritised, mis putukat kinni hoiavad.

Theaceae – teepõõsalised; vahelduvate terveservalise igihaljaste lehtedega põõsad; teepõõsas (*Camellia sinensis*). Erinevad teeliigid (nt. must tee roheline tee, punane tee) on valmistatud sama taimeliigi droogidest, ainult nende töötlemisviisid on erinevad.

Lemmaltsalised (*Balsaminaceae*) – Rohttaimed parasvöötmes ja troopikas. Neid iseloomustab ebakorrapärane õis – üks kroonjalt värvunud tuppleht moodustab kannuse, teised on kahanenud. Kroon sügomorfne, kroonlehed võivad olla osaliselt kokku kasvanud. Valminud vili jaguneb viieks osaks, iselevi. Looduses esinevad Eestis õrn lemmalts (*Impatiens noli-tangere*), väikeseõieline lemmalts (*Impatiens parviflora*), mis pole pärismaine, ilutaimena kasvatatakse aedbalsamiini (*Impatiens balsamina*).

Siniladvalised (*Polemoniaceae*) – viietiste õitega rohttaimed, mis on peamiselt levinud Ameerikas, Euraasias laialt levinud vaid 1 perekond - siniladv (*Polemonium*). Eestis looduslikult üks liik, harilik siniladv (*Polemonium caeruleum*). Sugukonda kuulub ka perekond floks ehk leeklill (*Phlox*), paljude vormidega ilutaim.

Pärisasteriidide I rühm ehk lamiidid

Rühma kuulub neli seltsi: **emajuurelised (*Gentianales*)**, **maavitsalised (*Solanales*)**, **iminõgeselaadsed (*Lamiales*)**, **lontpõõsalaadsed *Garryales***. Lisaks loetakse nende juurde kuuluvaks sugukond **karelehelised (*Boraginaceae*)**, mille kindlat kuuluvust pole siiani suudetud tõestada.

Lamiidide monofüleetilisust toetavad molekulaarsed tunnused, morfoloogilised tunnused on küllalt varieeruvad. Nende vartel on trahheed lihtsate perforatsioonplaatidega, enamasti esinevad neil vastakud lehed (samas maavitsalaadsetel suuremas osas vahelduvad). Emakkond koosneb kahest viljalehest (asteriididele omane tunnus), õies on nektaridisk.

***Boraginaceae* karelehelised**

Asetamata sugukond (mõni tuhat liiki), mis kuulub lamiidide hulka, kuid praeguste teadmiste põhjal ei saa öelda, kas ta peaks olema omaette seltsis või siis mõne olemasoleva seltsi koosseisus. Sellesse kosmopoliitsesse sugukonda kuulub nii **puit- kui ka rohttaimi**, mis enamasti on **kare- või jäikkarvased** (ränistunud või lubjastunud karvad). **Viietised liitkroonlehiselised on spiraalsetes või sirpjaates ebasarikõisikutes**. Õiekroon sisaldab sageli mähke või soomuseid, mis osutavad tolmeldajatele nektari asukohta või siis kaitsevad nektarit. **Emakkond koosneb kahest viljalehest, arengu alguses on sigimik kahepesaline, küpsedes muutub neljapesaliseks**. Viljaks on neljaks osaks lagunev laguvili või neljaseemneline luuvili. Enamiku kareleheliste emakkonna ehitus sarnaneb huulõieliste (*Lamiaceae*) omaga.

Eestis 22 liiki 13 perekonnast, näiteks muru-lõosilm (*Myosotis laxa*), harilik ussikeel (*Echium vulgare*). Laiast maailmast näide oivaline ussikeel (*Echium*

fastucosum).

Maavitsalaadsed Solanales

Maavitsalaadsete selts koosneb kahest suurest (**maavitsalised - Solanaceae** ja **kassitapulised – Convolvulaceae**) sugukonnast, lisaks on veel hulk väiksemaid. Erinevalt lähedastest seltsidest **puuduvad maavitsalistel iridoiidid** (seevastu esinevad alkaloidid) ja lehed asetsevad varrel vahelduvalt.

Maavitsalised Solanaceae

Maavitsaliste hulgas on nii rohttaimi (enamik) kui ka liaane ja põõsaid. Iseloomulik on **alkaloidide** esinemine (näiteks nikotiin tubakataimes, solaniin tomatis). **Vahelduva leheseisuga lehed** on tavaliselt paljad, kujult lihtsad või mõne sulglehekeste paariga paaritusulgjad. Õied asetsevad ebasarikjates õisikutes või on üksikult. **Õiekate on viietine, liitlehine**, nii kroonlehed kui ka tupplehed on kokku kasvanud, tolmuks 5, viljalehti 2. Sigimik asetseb õies viltu. Viljaks on **mari või kupar**. Maailmas on maavitsalised levinud troopikas, peamiselt Lõuna-Ameerikas. Suurim maavitsaliste sugukond 3000 liigiga. Näited: must maavits (*Solanum dulcamara*), tomat (*Solanum lycopersicon*), kartul (*Solanum tuberosum*), tubakas (*Nicotiana tobacum*), koera-pöörirohi (*Hyoscyamus niger*).

Kassitapulised Convolvulaceae

Sugukond, kus esineb **palju väänduvate vartega rohttaimi**. Huvitavaks näiteks on parasiitaim võrm (*Cuscuta europea*), mis väändub ümber oma peremeestaime, kasvatab haustorid tema vaskulaarsesse süsteemi ja hakkab siis toituma peremeestaime arvel, kusjuures tema enda juur sureb ära. Teisi näiteid: kassitapp (*Convolvulus arvensis*), lehtertapp (*Ipomoea* sp.), viimasesse perekonda kuulub ka troopiline toidutaim söödav lehtertapp (*Ipomoea batatas*, maguskartul), millel süüakse mugulaid.

Emajuurelaadsed Gentianales

Sarnaselt maavitsalaadsetega esinevad emajuurelaadsetel **alkaloidid**. **Lehed on vastakud. Esinevad näärmed**. Varres on iseloomulik **sisemine floem** – niin puiduosa sees. **Õis on neljatine või viietine**, sigimik ülemine. Iseloomulik on kroonitipmete keerumine õiepungaks. Siia kuuluvad madaralised (*Rubiaceae*), emajuurelised (*Gentianaceae*) ja koerakoolulised (*Apocynaceae*).

Madaralised Rubiaceae

Suurim sugukond emajuurelaadsete seltsis, maailma taimesugukondadest suuruselt neljas. Sugukonnas on **põhiliselt puittaimed** (puud, põõsad, liaanid), rohttaimi on vähem. Nagu emajuurelaadsetel tavaline, on madaralistel **vastakud lehed** (ka männastes või ebamännastes). Sigimik on alumine. **Õis neljatine või viietine** (harva kolmetine) **liitlehise krooniga, kaks viljalehte**, kaheosaline jaguvili. Valdavalt kasvavad troopikametsades,

kus üle 600 perekonna. Liike on maailmas ligikaudu 10 000. Eestis on 4 perekonda ja 21 liiki. Suurim *Galium* 16 liigiga. Näited: röga juur (*Psychotria*) – 1400 liiki troopilisi puittaimi, osa neid välja suremas metsaraie tõttu, kohvipuu (*Coffea arabica*),

Emajuurelised *Gentianaceae*

Parasvöötmes levinud rohttaimede sugukond (vähem kui 100 perekonda). Lehed on neil terveservelised lihtlehed, abilehti pole. Õis neljatine või viietine, kroon on enamasti liitlehine, esinevad ebasarikjad õisikud või on õied üksikult. Suurim on perekond emajuur (Eestis 2 liiki, harvaesinevad), näiteks sinine emajuur (*Gentiana pneumonanthe*).

Koerakoolulised *Apocynaceae*

Koerakoolulised on peamiselt troopikas kasvavad roht- ja puittaimed, millel esineb piimmahl (sisaldab alkaloide ja lateksit), lehed on vastakud. Omapärane kahest viljalehest koosneva emakkonna ehitus – viljalehed on emaka suudmeosas kokku kasvanud, moodustades sageli mitmesuguseid kohastumisi risttolmlemise soodustamiseks. Nende hulgas esineb mürgiseid taimi, osa kasutatakse ravimtaimedena. Eestis esineb kultuurist metsistunud väike igihali (*Vinca minor*). Näiteid maailmast: *Asclepias*, *Apocynum*.

11. Asteriidsid (järg)

Iminõgeselaadsed Lamiales

Suur selts, kuhu kuulub ca 20 sugukonda

Lehed on enamasti vastakud, kuid on erandeid. **Õied** on tavaliselt **sügomorfseid** (kahehuulelised), esineb ka aktinomorfsete õitega rühmi, näiteks õlipuulised. **Õied on neljatised**, mis on ebatavaline lamiidide hulgas, **tolmukaid on 4 või 2** ja need on spetsiifilise ehitusega, mis on iseloomulik sellele seltsile. **Esinevad näärmekarvad**. Kõrglehed on sageli värvunud. Tärglise asemel on neil oligosahhariidid. Kuigi ükski iseloomulik morfoloogiline tunnus pole omane kõigile iminõgeselaadsetele, toetavad rühma monofüleetilisust veel keemilised, embrüoloogilised ja molekulaarsed tunnused. Kosmopoliitne.

Õlipuulised *Oleaceae*

Õlipuuliste hulka kuuluvad ülemaailmse levikuga **puittaimed** (põõsad, puud, liaanid). Nende **aktinomorfseid õied** on enamasti hästi lõhnavad, koondunud keerukatesse õisikutesse ja sisaldavad 2 või 4 tolmuat.

Sugukond on iminõgeselaadsete seltsis basaalse asetusega, kõigile teistele sõsarrühmaks. Sugukonda kuulub olulisi kultuurtaimi nagu õlipuu (*Olea europaea*), harilik jasmiin (*Jasminum officinale*), harilik sirel (*Syringa vulgaris*). Tagasihoidlike tuultolmlevate õitega on harilik saar (*Fraxinus excelsior*) selles sugukonnas teistest erinev.

Gesneerialised Gesneriaceae ja karusõralised Acanthaceae

Gesneerialised on troopikas ja subtroopikas levinud **rohttaimed** **sugukond**, kus on vaid mõned puittaimed. **Sügomorfsed õied on sageli värvikad ja silmapaistvad**, paljusid liike kultiveeritakse ilutaimedena, nt sântpoolia ehk aafrika kannike (*Saintpaulia*) ja keerdviljak (*Streptocarpus*).

Sugukonda **karusõralised** kuuluvad troopikas kasvavad **puud, põõsad, ronitaimed ja mõni epifüüt**. Neil on **lihtsad vastakud lehed**, mis võivad sisaldada tsüstoliite (kaltsiumikonkretsioone). **Neljatiste õite juures on iseloomulik see, et õieraag võib olla värvunud ja silmapaistev**. Näited: *Avicennia* - mangroovimetsi moodustav puu, *Acanthus* – Vahemeremaadel ja Aasias levinud rohttaim.

Sealõuarohulised Scrophulariaceae

Kosmopoliitsed, peamiselt siiski **parasvöötmes levinud rohttaimed**. Lehtede, õisikute ja õite ehitus varieerub. **Valdavalt on õis on sügomorfne** (seetõttu morfoloogiline sarnasus huulõielistega), **kokkukasvanud krooniga, neljatine või viietine**, tolmukaid 5, 4 või 2, viljalehti 2. Õie kuju varieerub, on erinevaid kahehuulelisi õisi ja kannusega õisi. **Viljaks on kupar**.

Suurim perekond on perekond vägihein (*Verbascum*) – 360 liiki, näide: üheksaväginine (*Verbascum thapsus*). Perekond sealõuarohi (*Scrophularia*) on maailmas esindatud u 200 liigiga, Eestis kasvab looduslikult harilik sealõuarohi (*Scrophularia nodosa*). *Nemesia* – troopikast pärinev ilutaim.

Teelehelised Plantaginaceae

Teeleheliste sugukonda kuuluvad **rohttaimed, mis on levinud parasvöötmes** kogu maailmas, esineb ka põõsaid ja veetaimi. **Lihtsad lehed asetsevad varrel spiraalselt või vastakult. Õied on sügomorfsed** (kahehuulelised) kuni peaaegu aktinomorfsed. Viljaks on seinavanev kupar. On olemas **spetsiifilised näärmekarvad**.

Maailmas on 100 perekonda u 2000 liiki, Eestis 32. *Veronica* Eestis 16 liiki, *Plantago* 6 liiki. Näited: harilik käokannus (*Linaria vulgaris*), harilik mailane (*Veronica officinalis*) – mailase õis pudeneb kergelt (mehe truuduseks nimetatakse), suur teeleht (*Plantago major*), verev sõrmkübar (*Digitalis purpurea* on ravimtaim), ilutaimena kultiveeritav lõvilõug (*Antirrhinum*).

Soomukalised Orobanchaceae

Soomukaliste sugukonda kuuluvad taimed on **parasiidid või poolparasiidid** (holoparasiidid või hemiparasiidid). Nad on levinud **põhjapoolkera parasvöötmes ja Aafrikas. Kobarõisikutesse koondunud õied on viietised ja sügomorfsed (kahehuulelised)**. Viljaks on rohkete seemnetega kupar. Osal soomukalistel on lehed redutseerunud soomusteks.

Maailmas on u 2000 liiki soomukalisi, Eestis on 25 liiki. Näited: harilik silmarohi (*Euphrasia officinalis*), praeguste teadmiste põhjal ei saa öelda, millal on *Euphrasia* perekonna sees tegu alamliikidega, millal liikidega; harilik härghein (*Melampyrum nemorosum*) – Eestis on üldse 5 härgheina liiki. Suur soomukas (*Orobanche elatior*), soomukad on täisparasiidid. Robirohtusid esineb Eestis 3 liiki, saaremaa robirohi (*Rhinanthus osiliensis*) on endeem. Soo-kuuskjalg (*Pedicularis palustris*) on samuti poolparasiit. Harilik kamaras

(*Odontites verna*).

Huulõielised *Lamiaceae*

Huulõielised on ülemaailmse levikuga suur sugukond, kuhu kuulub nii **rohtkui ka puittaimi**. Perekondade arv on suurim Vahemeremaades. Huulõielistel esinevad **näärmekarvad, mis sisaldavad eeterlikke õlisid** ja seetõttu on need taimed sageli hea lõhnaga, aromaatsed. Paljudele neist on iseloomulik **kandilise ristlõikega vars. Lehed on vastakud ja hambulise servaga**.

Kahehuulelised (sügomorfsed) õied on ebasarikates, emaka moodustavad **kaks viljalehte** ja küpsemise käigus areneb emakas neljapetaliseks. Tolmukaid on **2-4, enamasti 4**, neist kaks pikemat ja kaks lühemat, mõnikord on üks paar taandarenenud. Sageli paiknevad tolmukad krooni ülemise huule kumeruse all, vabastades õietolmu alumisel huulel maanduvate tolmeldajate seljale. Esineb ka keerukamaid tolmeldamiskohastumusi. Viljaks on laguvili.

Maailmas on 250 perekonda u 7000 liiki. Eestis on 46 liiki. Nt münt (*Mentha*) - 4; iminõges (*Lamium*); kõrvik (*Galeopsis*) - 5 ja *Stachys* – 4. Salvei (*Salvia*) perekonnas on maailmas u 900 liiki.

Näited: nõmm-liivatee (*Thymus serpyllum*), vesimünt (*Mentha aquatica*), harilik maajalg ehk kassiratas (*Glechoma hederacea*), valge iminõges (*Lamium album*).

Vesihernelised *Lentibulariaceae*

Kosmopoliitsed lihatoidulised taimed, mis on niiskuslembesed või päris veetaimed (magevees). **Sügomorfsete õitega**, mis vesihernelistel võivad olla nii putuktolmeldatavad kui ka kleistogaamsed. Vesihernelistel, mis on veetaimed, on saakloomade püüdmiseks lehtede küljes erilised põiekesed, kus „vinnastatuna“ on alarõhk ja vastu põiekest puutunud pisiorganism imetakse sinna sisse. Saakloomadeks võivad olla nt vesikirbud, sääsevastsed ja teised väikesed veeorganismid. Võipätakad (niiskete kasvukohtade taimed mõned ka epifüüdid) kasutavad putukate püüdmiseks kleepuvaid kokkurulluvaid lehti. Näited: harilik võipätakas (*Pinguicula vulgaris*), vesihernes (*Utricularia major*).

Pärisasteriidide II rühm ehk “kampanuliidid”

Pärisasteriidide II rühma kuulub neli seltsi : astelpõõsalaadsed (*Aquifoliales*), sellerilaadsed (*Apiales*), astrilaadsed (*Asterales*) ja uniohakalaadsed (*Dipsacales*). Tüüpiliselt on tegu **vahelduvate lehtedega rohttaimedega**. Rühma eristamisel on olulised on õie ontogeneesi tunnused: tavaliselt on kampanuliididel **epigüünne õis** (sigimik on alumine), aga astelpõõsalaadsetel on hüpogüünne. Sarnaselt maavitsalaadsetega puuduvad ka selles rühmas iridoiidid, nende asemel on **polüatsetüülid ja seskviterpeenid**.

Molekulaarsed tunnused on samuti erinevad võrreldes teiste taimerühmadega.

Astelpõõsalaadsed *Aquifoliales*

Aquifoliaceae

Astelpöösalaadsete selts on vaid ühe – astelpöösaliste – sugukonnaga, kuhu kuuluvad **igihaljad vahelduvate lehtedega pöösad** (450 liiki). **Õied on ühesugulised, ülemise sigimikuga. Taimed kahekojalised** – isas- ja emasõied asuvad erinevatel taimedel. Areaal on troopikas ja lähistroopikas. Nt iileks (*Ilex aquifolium*) ehk teravalehine astelpöösas (levila piires sageli jõulukaunistusena kasutatav taim).

Sellerilaadsed Apiales

Sellerilaadsete seltsi kuulub kaks suuremat sugukonda, sarikalised ja araarialised ning mõned väiksemad. Esindatud on **nii puit- kui ka rohttaimed**, levinud on nad nii troopikas kui ka parasvöötmes. Seltsi kuuluvates rühmades on iseloomulikud **liit- või lõhestunud lehed, erituskanalid** (vaigukäigud), kus asuvad mitmesugused sekundaarse ainevahetuse produktid. **Lahklehise krooniga aktinomorfseid õied** on koondunud sarikõisikutesse. Esineb **stülopood** - laienenud emakakaela ja suudme osa, mis on kokku kasvanud tolmukaniitidega.

Araarialised Araliaceae

Araarialised on rohkem troopikas ja vähem parasvöötmes levinud puittaimed – puud, pöösad, liaanid, harva püsikud. Tegu üsna ürgse rühmaga - fossiilseid jäänuseid leitud juba Alam-Kriidist. Neil on liitlehed, õied on koondunud lihtsarikatesse ja viljad on tüüpiliselt lihakad. Näited: loim-vesipaunikas *Hydrocotyle vulgaris* (esineb ka Eestis, kuid väga haruldane), luuderohi (*Hedera helix*), žen-žen (*Panax ginseng*, ravimtaim, energiajookide komponent).

Sarikalised Apiaceae

Sarikalised on **põhjapoolkera parasvöötme liigid**. Nad on **vaigukäikudega (erituskanalitega) rohttaimed**, mis **sisaldavad eeterlikke õlised**, olles seetõttu aromaatsed ja/või mürgised. Lehtedeks on **vahelduvad liitlehed**. **Õis viietine, aktinomorfne**, õiekate koosneb lühikestest või taandarenenud tupplehtedest ja vabadest kroonlehtedest. **Tolmukaid 5, viljalehti 2 sigimik on alumine** (epigüünsed õied). Õisik on tavaliselt **liitsarikas**. Esineb kuiv jaguvili - **kaksikseemnis**. Maailmas on 300-400 perekonda, liike 3000-4000. Eestis on 43 liiki, mis kuuluvad kahte alamsugukonda - metsputkelised (*Saniculoideae*) ja sellerilised (*Apioideae*).

Näited: *Saniculoideae* – rand-ogaputk (*Eryngium maritimum*), euroopa metsputk (*Sanicula europaea*);

Apioideae: petersell (*Petroselinum crispum*), köömen (*Carum carvi*), kaks viimast on aromaatsed maitsetaimed. Mürgiste/ohtlike liikide näideteks samas alamsugukonnast täpiline surmaputk (*Conium maculatum*), mürkputk (*Cicuta virosa*) ja sosnovski karuputk (*Heracleum sosnowskyi*).

Astrilaadsed Asterales

Astrilaadsed on **rohttaimed**, mis on levinud üle kogu maailma. Seltsi kuulub kaks suurt sugukonda: kellukalised ja korvõielised, ning hulk väiksemaid.

Ühiseks tunnuseks on inuliin (oligosahhariid) varuainena. Teine ühine tunnus on (kellukaliste ja korvõieliste sugukondades peamiselt) **sekundaarne õietolmu eksponeerimine tolmeldajatele**. Tolmukapead moodustavad toru, mille sisse variseb õietolm. Õietolm tõugatakse või harjatakse torust kasvava emakakaela poolt välja ja jääb toru servadele või emakakaela harudele. Emakasuudme vastuvõttev (retseptoorne) pind paikneb suudmeharude siseküljel ja õietolmu vastuvõtt saab võimalikuks alles siis, kui suudmeharud pärast tolmuakatetoru läbimist lahknevad. Paljude korvõieliste puhul keerduvad suudmeharud nii, et nende tippude sisekülg puudutab lõpuks tolmuteri emakakaela välisküljel, soodustades nii õitsemise lõppfaasis isetolmlemist juhuks, kui risttolmlemine ei ole aset leidnud. **Kellukalistel ja korvõielistel puuduvad asteriididele iseloomulikud iridoiidid.**

Kellukalised *Campanulaceae*

Kosmopoliitsed **rohttaimed**, millel lehed on pehmed ning paiknevad spiraalselt. Esineb **piimmahl**, õie osad on suurel määral kokku kasvanud, **sigimik on alumine**.

Õie ehituse alusel eristatakse kaks alamsugukonda.

1. *Campanuloideae*, kus aktinomorfseid kellukja kujuga viietised õied; näited: suureõieline kellukas (*Campanula persicifolia*), tähk-rapuntsel (*Phyteuma spicatum*).
2. *Lobelioideae*, kus on sügomorfseid õied; näited vesilobeelia (*Lobelia dortmanna*), sinilobeelia (*Lobelia erinus*).

Korvõielised *Asteraceae*

Korvõieliste sugukond on maailmas suurim taimesugukond: 1/10 õistaimedest, 23 600 liiki. Sellesse sugukonda kuuluvad valdavalt **piimmahlaga rohttaimed** (on ka puittaimi) millel on iseloomulikud korvõisikud. **Korvõisik** on esmapilgul sarnane üksikõiele ja talitleb nagu üksikõis. Korvõisik võib koosneda kahte tüüpi õitest: sügomorfsetest keelõitest õisiku servas ja aktinomorfsetest putkõitest õisiku keskel. Mõlemal õietüübil on viietine õiekate, tupplehed redutseerunud ja kroonlehed kokku kasvanud. Tolmukapead moodustavad toru, toimub sekundaarne õietolmu eksponeerimine. Vili pappusega seemnis pappus („lennuaparaat“) tekib redutseerunud tupplehtedest. Korvõisik võib koosneda ka ainult ühte tüüpi õitest – nt. võililledel on ainult keelõied, ristirohtudel vaid putkõied. Osa õisi võivad korvõisikus ka steriilsed olla. Korvõielistel on **keerukas sekundaarne ainevahetus**, saadused säilitatakse piimasoonetes või vaigukäikudes. **Monoterpeenid**, üks sekundaarse ainevahetuse saaduste rühm, võivad anda taimale aroomi (teekummel) aga võivad taime ka mürgiseks muuta (soolikarohi), samuti esineb korvõielistel mürgiseid **alkaloide** (ristirohi).

Eestis üle 130 liigi + mikroliigid (*Hieracium*, *Pilosella*, *Taraxacum*).

Alamsugukonnad, näited:

Carduoideae: rukkilill (*Centaurea cyanus*), tuliohakas (*Cirsium vulgare*);

Cichorioideae: võilill (*Taraxacum*), karutubakas (*Pilosella*), sigur (*Cichorium*);

Asterioideae: voolme-ristirohi (*Senecio jacobaea*), valge karikakar (*Anthemis arvensis*), harilik puju (*Artemisia vulgaris*), harilik kassikäpp (*Antennaria*

dioica).

Uniohakalaadsed *Dipsacales*

Uniohakalaadsete selts on levinud üle kogu maailma. Sinna kuulub nii **rohtkui puittaimi**, neil on **vastakud lehed ja keerukad õisikud** (ebasarikad või pead) **Õied on aktinomorfseid kuni sügomorfseid**, enamasti kokkukasvanud krooniga. Seltsisisene süstemaatika vajab veel korrastamist.

Sugukonnad, näited:

Kuslapuulised (*Caprifoliaceae*). Põõsad ja ronitaimed, nii igihaljad kui heitlehised. Kosmopoliitne. Harilik kuslapuu (*Lonicera xylosteum*).

Harakkuljuselised (*Linnaeaceae*) - harakkuljus (*Linnaea borealis*). Tsirkumpolaarse levikuga, subarktilisest kuni parasvöötmeni metsades kasvav väike puittaim. Lehed ümarad või ovaalsed, igihaljad, kellukjad õied paarikaupa.

Palderjanilised (*Valerianaceae*), tugeva lõhnaga rohttaimed. Palderjan (*Valeriana officinalis*).

Uniohakalised (*Dipsacaceae*), rohttaimed ja põõsad, enamasti parasvöötmes. Harilik äiatar (*Knautia arvensis*).

Muskulillelised (*Adoxaceae*), pemiselt põõsad, aga ka rohttaimed, mõnede tunnuste poolest sarnased hoopis konpuuliste. Harilik muskulill (*Adoxa moschatellina*), leeder (*Sambucus*), lodjapuu (*Viburnum*)

12. Taimede varieeruvus

Varieeruvus, variantide paljusus avaldub taimedel nii genotüübis kui ka fenotüübis: esineb geneetiline varieeruvus ja fenotüübiline varieeruvus. Varieeruvust vaadeldakse üldjuhul populatsioonide sees ja vahel, loomulikult on võimalik varieeruvust vaadelda ka teistel tasemetel (nt. liik või sugukond).

Geneetilise varieeruvuse allikad-mutatsioonid.

Mutatsioonid on muutused DNA-s. Neid toimub pidevalt spontaanselt, aga neid võivad põhjustada ka keskkonnategurid. **Spontaansete mutatsioonide** tekkekiirus võib mõnel juhul olla ajas konstantne, sellel asjaolul põhineb molekulaarse kella hüpotees. Siiski on uuringud näidanud, et mutatsioonikiirus varieerub, ta erineb DNA erinevates osades isendi (populatsiooni) piires, erineb liikide vahel ja erineb ka erinevates ajavahemikes. Teatavate lähendusetega on molekulaarse kella hüpotees siiski ka tänapäeval paikapidav.

Mutatsioone põhjustavaid tegureid nimetatakse mutageenideks, neist tingitud mutatsioone indutseeritud mutatsioonideks. **Tavalisemad mutageenid on uv- ja radioaktiivne kiirgus, ekstreemsed temperatuurid, kemikaalid,**

vanadus, see loetelu pole lõplik. Taimedel esineb mutatsioone ja polüploidisust enam suurematel kõrgustel, suurtel laiuskraadidel (pooluste lähedal), erilise aluspõhja või mullaga piirkondades.

Mutatsioonide sagedus: mutatsioonid on haruldased gameedi või indiviidi kohta, aga üle populatsiooni või liigi mitme põlvkonna vältel muutub nende osakaal oluliseks. Mutatsioone on palju erinevaid, ning neid saab liigitada mitmel alusel. Üks võimalus mutatsioone kirjeldada ja liigitada on nende avaldumine fenotüübis: mutatsioon võib avalduda või mitte, ta võib olla letaalne, omada mingit mõju isendi morfoloogiale, füsioloogiale jm.

Mutatsioonide suund ja mõju. “Tagasimutatsioonid”, kus liigiomases DNA-s tekkinud muutus „läheb sama teed tagasi“ esineb erakordselt harva. Mitteletaalsed mutatsioonid põhjustavad väikesi muutusi, nt: albiinoõied, karvutus. Väikeste muutuste akumulatsioon võib viia suurte muutusteni, uute sündroomideni (sündroom – tunnuste kompleks).

Mutatsioonide mõju oleneb mitmest tegurist. Kui mutatsioon toimub kodeerivas DNA-s siis on võimalik, et ta avaldub, mittekodeerivas DNA-s toimunud mutatsioonid ei avaldu, seega ei allu nad nt valikule ega oma mõju organismi fenotüübile. Seega mittekodeeriv DNA on varieeruvam kui kodeeriv, mutatsioonid säilivad seal. Kodeerivas DNA-s tekkinud mutatsioonid võivad olla sünonüümsed ja mittesünonüümsed; sünonüümsed mutatsioonid, mille tagajärjel vastavas valgumolekulis vastav aminohape jääb samaks, üldjuhul ei avaldu. Viimased uurimused on aga näidanud et koodonikasutus on kallutatud ja ka sünonüümsetel mutatsioonidel võib seega olla mingi mõju organismi fenotüübile ja seeläbi kohasusele. Mittesünonüümsete mutatsioonide puhul asendub valgumolekulis aminohape, selline muutus võib omada organismile mõju aga ka mitte, kui aminohappe asendus ei muuda valgu omadusi. Huvitav nähtus on kuumad punktid DNA-s, need on kohad, kus toimub mutatsioone normaalsest sagedusest palju sagedamini.

Mutatsioone võib liigitada ka nende ulatuse järgi. Punktmutatsioonid on nukleotiidide asendused DNA ahelas: transitsioonid (puriin asendub teise puriiniga või pürimidiin teise pürimidiiniga) ja transversioonid (puriin asendub pürimidiiniga või vastupidi, esinevad harvemini võrreldes eelmistega). Veidi suurema ulatusega on insertioonid ja deletsioonid: insertiooni puhul lisandub DNA ahelasse üks või mitunukleotiidi või terve DNA fragment. Deletsiooni puhul toimub nukleotiidi(de) või fragmendi kadumine. Mõlemaga kaasneb tavaliselt raaminihe ja olulised muutused antud DNA lookuse funktsioonis (kui oli tegu kodeeriva osaga).

Kokkuvõttes: mutatsioonidel, mis on leidnud aset mittekodeerivas DNA-s või mis on sünonüümsed, mõju puudub või on nõrk, need mutatsioonid võivad akumul eeruda.

Kui mutatsiooni tagajärjel valkude struktuur muutub, on mõju suur, tavaliselt sellised mutatsioonid elimineeritakse kiirelt. Kui muutus ei tekita stoppkoodonit, võib mõju olla tugev või nõrk. Stoppkoodoni mõju on alati tugev (valku ei sünteesita).

Suuremad ümberkorraldused DNA-s.

Genoomisiseste ümberkorraldustena võib nimetada järgmisi geenikonversioon, krossingover, meioosis toimuv rekombinatsioon. Nende tulemusen on potentsiaalselt tõenäolised tohutu hulk rekombinantseid genotüüpe + võimalikud vead!

Transposoonid. Väikesed DNA fragmendid juhuslikult genoomis, mis on võimelised “vahele pressima” igale poole kas siis täielikult või mittetäielikult; transposoon on võimeline ka igal ajal duplitseeruma. Tulemuseks on geenide inaktiveerimine, kromosoomide katkemine, genoomi ümberkorraldused, deletsioonide hulk suureneb transposooni ümbruses. Transposoonide põhjustatud mutatsioonide sagedus taimedel pole selge, ilmselt esineb neid rohkem kui seni arvatud.

Kromosoommutatsioonid – DNA suuremate fragmentide ümberkorraldused. **Kui DNA fragment lihtsalt kaob, on tegu deletsiooniga.** Kui deletsioon on suur, siis tema mõju on sageli letaalne. Deletsioonid võivad anda retsessiivsele alleelile “pseudodominantsuse”, retsessiivne alleel saab väljenduda. **Duplikatsioonid on DNA fragmendi mitmekordistumised.** Need pole tavaliselt letaalsed, omavad tähtsust evolutsiooni seisukohalt, võimaldades divergentsi. Duplikatsioonide väljendumises esinevad doosiefektid.

Deletsioonid ja duplikatsioonid on meioosis nähtavad kui lingud.

Nähtust, kus DNA järjestus on ümber pöördunud, nimetatakse inversiooniks. Inversioone liigitatakse nende esinemispiirkonna järgi kromosoomis paratsentrilisteks ja peritsentrilisteks. Paratsentrilised ei hõlma tsentromeeri. Heterosügooti krossingover annab 2 homoloogi, mis on ühendatud ditsentrilise sillaga, laguneb kaheks deletsiooniga ja kaheks normaalseks kromosoomiks, lisaks atsentriline fragment, mis hiljem kaob. Peritsentrilised inversioonid hõlmavad tsentromeeri. Tulemuseks 4 normaalse suurusega kromosoomi – 1 normaalne, 1 inversiooniga, 2 duplikatsiooni/deletsiooniga. Inversiooniga rekombinatsioon vähendab heterosügootsust ja teeb seda kahel viisil: esiteks takistab krossingoverit inversiooni piirkonnas ja teiseks elimineerib krossingoveri tulemuse inversioonilingus (toimub deletsioon).

Nähtust, kus DNA fragment on muutnud genoomis oma kohta, deleteerunud ühest kohast ja inserteerunud teise kohta nimetatakse translokatsiooniks. Kromosoomide vastastikune translokatsioon on tavaline, kus tükid vahetuvad kahe kromosoomi vahel. Translokatsioon võib oluliselt muuta kromosoomide suurust ja ta on nähtav ristikujulise kromosoomide paarina. Kui normaalne kromosoom paardub translokeeritud kromosoomiga, on tulemuseks kõlbmatud meioosiproduktid. Võib toimuda sorteerumine, translokeeritud paaris, normaalsed paaris, sellisel juhul kulgeb meioos normaalselt. Suuremaid muutusi kromosoomides võivad kaasa tuua ka **ebavõrdne krossingover ja asümmeetriline paardumine**, mõlemate tulemuseks on duplikatsioonid ja deletsioonid.

Kromosoomiarvu muutused. Polüploidus

Erinevalt teistest elusorganismidest on polüploidus, kromosoomiarvu suurenemine (vähenemine) taimeriigis tavaline, nii õistaimedel kui ka teistel.

Vastavalt polüploidisuse ulatusele liigitatakse polüploide euploidideks ja aneuploidideks; euploidid omakorda jagunevad auto- ja allopolüploidideks. Genoom võib kordistuda mitmeid kordi – taimerigis on olemas triploide ($3n$, steriilsed, mõnede kultuurtaimede seemneteta sordid näiteks), tetraploide ($4n$), heksaploide ($6n$), oktoploide ($8n$) jne.

Euploidid - kogu genoom on kordistunud, iga kromosoomi on rohkem kui 2.

Euploididel võib olla kaks päritolu: 1) tetraploidsed õied toodavad diploidseid gameete või 2) diploidsed õied toodavad redutseerumata diploidseid gameete.

Autopolüploidid (AAAA) on tekkinud ühe liigi genoomi kordistumisel, neid esineb suhteliselt harva. Autopolüploidne organism võib olla homosügootne ehk tõeline (autogaamia teel tekkinud) või heterosügootne (allogaamia teel tekkinud, võimalik ka eri rasside vahel). nt. *Dactylis glomerata* ($2n=14$ ja 28). Ühe taksoni see saab mõnikord eristada autopolüploidseid seeriaid, nt. *Solanum tuberosum* rühm. Autopolüploidid on tavaliselt tuntud kromosomaalsete rasside, või kui suurem morfoloogiline erinevus, alamliikidena.

Autopolüploididele on iseloomulik meiosis multivalentide moodustumine: genoomid ei käitu iseseisvalt, vaid seotult; toimub konjugatsioon, esineb alleelsete geenide multisoomne lahknevus. Tetraploidil nt. 3 varianti heterosügooti, erinev alleelidoos – arusaadav, et sellistest geneetilistest iseärasustest tulenevad fenotüübilised kõrvalekalded, nt. embrüo arengu häired. Tavaline on ka vähene fertiilsus meiosis ebaregulaarsuse tõttu ning isendite aeglustunud areng. Juveniilne faas kestab autopolüploididel kauem võrreldes diploididega, fertiilne faas saabub hiljem. On täheldatud morfoloogiliste parameetrite suurenemist.

Allopolüploidid ehk amfiploidid (AABB) on tekkinud hübriidse genoomi duplitseerumisel, tavaliselt on tegu F1 hübriidide järglastega (F2).

Allopolüploide esineb hoopis sagedamini kui autopolüploide.

Paljudel taimerühmadel kromosoomide baasarvud kõrged, viitavad vanadele polüploididele. Väikese kromosoomiarvuga esindajad on välja surnud. Diploidiseerumine - genoomi homogeniseerumine, “käitumine” kui diploidid vanadel polüploididel. Geenide “vaigistamine” polüploididel.

Aneuploidid – üksikuid kromosoomide on lisandunud/kadunud. Ebavõrdse lahkumise tulemus: kui üks kromosoomipaar meiosis ei lahkne, siis esimesel jagunemisel tekivad $2n+1$ ja $2n-1$ gameetid; teisel jagunemisel $1n+1$, $1n-1$, normaalsed gameetid. Peale viljastumist võivad sügoodis siis esineda monosoomid ($2n-1$), nullisoomid ($2n-2$) või trisoomid ($2n+1$). Aneuploidid on üldjuhul elujõulised, mõnikord on nad ka fertiilsed.

Polüploidisuse teket soodustavad tegurid:

- pikk eluiga ja fakultatiivne vegetatiivne paljunemine või autogaamia

- kalduvus kromosomaalsetele mutatsioonidele
- sage liikidevaheline hübriidisatsioon
- äärmuslikud elutingimused, stress

Polüploidide evolutsioonilised omadused. Kuna neil on geneetiliselt materjali rohkemates kordustes, siis on neil suurem mutatsioonide taluvus, seega ka mutatsioonide akumuliseerumise tendents – hoolimata mutatsioonidest jääb ikka järele mõni normaalne geen, mis tagab häireteta elutegevuse. Kuna aga mutatsioonid on varieeruvuse aluseks ja materjaliks adaptatsioonide tekkeks, siis on **polüploididel vaieldamatult suurem evolutsiooniline potentsiaal võrreldes diploididega**. Samuti täheldatakse polüploididel adaptiivsete ja heteroossete genotüüpide fikseerumist sagedamini. Polüploidisusega kaasneb kohastumisvõime laienemine, despetsialiseerumine – polüploidid on seega vastupidavamad muutlikes ja äärmuslikes tingimustes ning enam võimelised hõivama uusi elupaiku. Iseloomulik on ka steriilsusbarjäärade nõrgenemine ning polüploidide omavaheline hübriidiseerumine ja paljunemisviisi muutus autogaamiast allogaamiale või agamospermiale.

Polüploidiseerumine on üks tee hüppeliseks liigitekkeks.

Sugurakkude ja somaatilised mutatsioonid

Geneetilise mosaiiksuse hüpotees (Whitham & Slobodchikoff 1981; Gill 1986), väidab, et pikaealised taimed (puud) omavad mitut somaatilist genotüüpi, vältides niimoodi herbivoorsete putukate edukat kohastumist oma toidutaime ühe kindla genotüübiga. Rakud akumuliseerivad mutatsioone sõltumatult ja nii saabki tekkida somaatiline mosaiiksus – erinevate genotüüpidega somaatilised rakud. Vastasel juhul herbivoorsed putukad, kelle põlvkonnapiikkus on palju väiksem kui toidutaimel ja kes seetõttu evolutsioneeruvad kiiremini, muutuvad toidutaimele väga ohtlikuks. Niisiis: isendisisene geneetiline varieeruvus võib olla adaptiivne, nt kasulik kaitses kahjurite ja herbivooride eest.

Arusaadavalt ei ole somaatilised mutatsioonid, seega ka somaatiline mosaiiksus sugulisel teel päritav. Kui aga mutatsioonid tekivad gameete produtseerivas koes, on nad päritavad, eriti pikaealistes ja kloonalistes taimedes. Empiirilist geneetilist tõendusmaterjali on selle kohta väga vähe, aga palju morfoloogilist materjali.

Kas see nähtus võiks olla samuti polüploidisuse allikas? Somaatiline duplitseerumine viljuvates harudes võib tekitada diploidseid gameete.

Meetodid taimede molekulaarse varieeruvuse ja fülogeneesi uurimisel

Taimede molekulaarset varieeruvust uuritakse peaaesjalikult DNA põhjal, aga ka valgupõhine (allosüümide) meetodika pole oma tähtsust kaotanud.

Allosüümide meetodika põhineb ensüümvalkude erinevate vormide tuvastamisel ning populatsioonide geneetika kirjeldamisel nende erinevate

valguvormide abil. Nimelt esinevad paljud ensüümvalgud eri vormidena, mida kodeerivad sama geeni erinevad alleelid. Selle järgi, millised ja mitu ensüümvalgu vormi isendis õnnestub tuvastada, saab otsustada, kas on tegu homo- või heterosügootiga, ühe või teise alleeli kandjaga. Esindusliku isendite/geenide valimi kirjeldamisel saab teha järeldusi terve populatsiooni kohta. Ühelt poolt võib pidada selle meetodika nõrkuseks, et „vaikivad“ alleelid, mida ei transkribeerita, jäävad tuvastamata, aga see ei pruugi tingimata olla viga, kuna valkude abil kaudselt kirjeldatud alleelid on täie kindlusega funktsioneerivad ja omavad evolutsiooniprotsessides tähtsust.

Taimede DNA. Taimed on selle poolest huvitavad, et nende rakkudes on kolme liiki DNA – tuuma, mitokondri ja kloroplasti DNA. **Taimede rakutuuma DNA** koosneb suuremas osas mittekodeerivatest kordusjärjestustest, mille vahel saarekestena asub mõnituhat funktsionaalset geeni. **Mitokondriaalne DNA** (kuni 490 kb) on ka sarnane prokarüootse DNA-ga kuid sisaldab rohkem introneid, vaid 10% temast on kodeeriv, kuni 26% koosneb kordusjärjestustest, ülejäänud osa funktsioon pole teada.

Kloroplasti DNA (135-160 kb) geenid on silmapaistvalt sarnased tsüanobakterite geenidega. Kloroplasti geenid kodeerivad fotosünteesi elektrontransportahela valke.

Need kolm suhteliselt sõltumatut genoomi vahetavad omavahel DNA-d, näiteks need tsüanobakteri geenid, mida kloroplastis enam pole, sisalduvad hoopis taimeraku tuumas.

Üldjoontes võib öelda, et mitokondri DNA on konservatiivne, evolutsioneerub aeglaselt, kloroplasti ja tuuma DNA on vähem konservatiivne.

DNA-põhised meetodikad.

DNA järjestused. Taimede molekulaarse varieeruvuse ja fülogeneesi uurimiseks kasutatakse nii geenijärjestusi kui ka mittekodeeriva DNA (intronid, intrageensed speisserid) järjestusi. Geenijärjestused sobivad suuremate rühmade ja ajas kaugete evolutsiooniliste sündmuste uurimiseks kuivõrd nad on konservatiivsed ja tavaliselt ka valiku surve all. Näited: Mittekodeeriva DNA järjestused sobivad väiksemate rühmade ja hiljutiste evolutsioonisündmuste uurimiseks. Näited: plastiidsed trnH-psbA, trnL-trnF speisserid, tuuma ITS-järjestus.

Kuna **korduv-DNA**-d on eukarüootsetes rakkudes väga palju, sestap on ka sellel põhinevaid DNA-profileerimise tehnikaid hulgaliselt välja töötatud. Korduv-DNA kujutab endast DNA piirkondi, kus lühikesed nukleotiidijärjestused korduvad mõnikümmend kuni mõnisada korda. Vastavalt korduvate motiivide pikkusele eristatakse **minisatelliite** (motiivi pikkus 10-60 bp) ja **mikrosatelliite** (motiivi pikkus 1-6 bp). Mini- ja mikrosatelliitide meetodikas on luubi alla võetud korduvjärjestuste pikkuse variatsioon (see sõltub sellest, mitu motiivi kordub kindlas lookuses, erineva pikkusega kordusjärjestused loetakse eri alleelideks ja saabki määrata nt homo- ja heterosügootsust jne) ja variatsiooni alusel kirjeldatakse populatsioonide geneetilist mitmekesisust.

Fragmentanalüüs või DNA “sõrmejäljed. Sisuliselt tähendab iga fragmentanalüüs seda, et DNA lõigatakse mingi kindla meetodika alusel fragmentideks, fragmendid eraldatakse elektroforeesi abil, saadud pilt

visualiseeritakse ja siis võrreldakse tekkinud fragmentide mustrit. Need meetodid on üldjuhul odavamad ja väiksema töömahuga, võrreldes eelnevatega, kuid väikenegi muutus meetodikas tekitab mittevõrreldavad tulemused.

RFLP (restriction fragment length polymorphism) – DNA lõigatakse restriktasiga fragmentideks, need eraldatakse geelil ja saadud muster ongi geneetilise variatsiooni kirjeldus.

Hübridiseerimine, (Southern blot, lookusespetsiifiline ja multi-lookuseline) – restriktasiga lõigatud DNA fragmendid eraldatakse geelil, siis hübridiseeritakse märgistatud, teadaoleva järjestusega fragmentidega. Saab teha järeldusi DNA järjestuse kohta.

PCR-il baseeruvad fragmentanalüüsi meetodid

PCR-RFLP ehk CAPS (cleaved amplified polymorphic sequences) – PCR viiakse läbi nii, et saadud fragmendid sisaldaks restriksioonisaite, siis lõigatakse restriktasiga, saadused eraldatakse elektroforeesil, saadud pilt on analüüsi aluseks.

RAPD (random amplified polymorphic DNA) – viiakse läbi PCR komplekti juhuslike praimeritega, mis seonduvad või ei seonu antud DNA-ga ning saadused (DNA fragmendid) eraldatakse geelil. Kirjeldamise aluseks on fragmentide muster geelil.

ISSR (inter-simple sequence repeat) – Viiakse läbi PCR, kus praimeriks on mikrosatelliidi järjestus vähestes kordustes, saadud produkt (fragmentide segu) elektroforeesitakse ja näha olev muster on kirjeldamise aluseks.

AFLP (amplified fragment length polymorphism) – DNA lõigatakse kahe erineva restriktasiga, nii et saadakse teravad otsad, kuhu ligeeritakse teadaoleva järjestusega adapter. Seejärel, kasutades adapteri-spetsiifilist praimerit, viiakse läbi PCR. Saadud muster on võrdluse aluseks.

SNP, üksiku nukleotiidi polümorfismi meetod, (siinkohal pole enam tegu fragmentanalüüsiga), seisneb selles, et isendeid ja rühmi võrreldakse nende genoomis sisalduvate transitsioonide, transversioonide, ühenukleotiidiliste deletsioonide ja insertatsioonide põhjal. Taimede puhul pole seda meetodit veel kuigi palju kasutatud, kuid inimesegeneetikas on ta andnud märkimisväärsed tulemusi. Taimses DNA-s on SNP-de sagedus suhteliselt kõrge, üks SNP tuleb 200-500 bp kohta, samas võib see näitaja suurtes piirides varieeruda.

Kõigil ülaltoodud meetodikatel on mitmeid variante ja üldkokkuvõttes võimaldavad nad leida vastuseid kõige erinevamatele küsimustele taimede (populatsiooni)bioloogia, fülogeneesi ja süstemaatika kohta. See, millist meetodikat kasutada, sõltub püstitatud probleemist, kasutada oleva DNA kvaliteedist, aga loomulikult ka uurija kogemustest ja rahakotist.

Fenotüübiline varieeruvus

Fenotüüp on organismi tunnuste kogum (morfoloogilised,

füsioloogilised, biokeemilised, käitumuslikud jms tunnused).

Fenotüübiline varieeruvus baseerub geneetilisel ja arengulisel varieeruvusel ning lisaks mõjutab fenotüübilist varieeruvust veel keskkond. Fenotüübilise varieeruvuse roll evolutsioonis on seni olnud pigem alahinnatud.

Fenotüübi geneetiline baas

Fenotüüp baseerub osaliselt genotüübil, aga **üksühest vastavust fenotüüpide ja genotüüpide vahel ei ole, sest esiteks on**

paljud fenotüübilised tunnused kvantitatiivsed ja polügeensed, teiseks võib üks (pleiotroopne) geen mõjutada mitut fenotüübilist tunnust.

Osa tunnuste konkreetne väärtus ja seisund sõltuvad keskkonnast,

geneetiliselt on määratud üksnes reaktsiooninorm. Tunnuse reaktsiooninorm on fenotüübiliste (kesk)väärtuste kogum, mida antud genotüüp ekspresseerib antud keskkonnatingimustes. Geenid ei määra mitte fenotüüpse tunnuse konkreetset väärtust, vaid väärtuste vahemiku. Sellel asjaolul põhineb elusorganismide fenotüüpne plastilisus. **Plastilisus on organismi geneetiliselt määratud keskkonnaga kohanemise võime.** On olemas vastavad geenid, mis määravad, kui palju organism võib keskkonnatingimuste muutudes ise muutuda ja kuidas – „plastilisusgeenid”.

Näide: vastuseks varjule suurendavad taimed fotosünteesiva pinna osakaalu (suurema pindalaga õhemad lehed), paigutavad lehed võras kõrgemale (pikemad varred, rootsud, lehed), muudavad lehenurka. Harunemine ning sellest tingituna ka lehtede arv väheneb.

Fenotüübiline plastilisus - genotüübi võime modifitseerida morfoloogiat ja füsioloogiat vastusena varieeruvatele biootilistele ja abiootilistele keskkonnatingimustele, mille tulemus on valik erinevaid fenotüüpe.

Fenotüübilised tunnused on erineva plastilisusega. Erinevate taimeorganite plastilisus on samuti erinev: vegetatiivsetel organitel suur, generatiivsetel väike. Plastilisus varieerub liigiti ja populatsiooniti. Teatud fenotüübid on teatud tingimustes edukamad, seega on plastilisus evolutsiooniliselt oluline - mõjutab organismide konkurentsivõimelisust. Valik toimib populatsioonis fenotüüpidele - diferentseeritud geeniekspressiooni kaudu, plastilisus aga puhverdab populatsiooni valiku surve vastu.

Näide: heterofüllia särjesilmadel (*Ranunculus*).

Fenotüübi arenguline baas

Arenguprotsessid ja neid koordineerivad geenid on üldjuhul konservatiivsed. Ka väikesed mutatsioonid arengut determineerivates geenides võivad põhjustada suuri muutusi arengu kulgemises ja kujunevas fenotüübis. Morfoloogiliste muutuste, erinevuste allikaks on sageli lihtsad modifikatsioonid arengu algstaadiumites. . Näiteks lehe kuju muutused tulenevad rakkude jagunemise erinevustest embrüoonsete lehtede servades. Kroonlehtede kuju muutused tulenevad sarnaselt rakkude jagunemise erinevustest õiepunga krooni algetes.

Evo-devo ehk evolutsiooniline arengubioloogia (või arengu evolutsioon) – teadusharu, kus uuritakse ja võrreldakse organismide arenguprotsesse, selgitamaks organismide (rühmade) sugulust või siis

arenguprotsesside evolutsiooni, samuti uuritakse evolutsiooniprotsesside ja keskkonna vahelisi mõjusid.

Küsimuste ringi, millega evo-devo tegeleb, võib laias laastus jagada kolmeks. Esiteks – evo-devo. Kuidas arenguprotsessid on tekkinud, evolutsioneerunud ja evolutsiooni käigus muutunud? Milline on homoplaasia ja homoloogia arenguline taust?

Teiseks devo-evo. Kuidas areng mõjutab fenotüüpi ja selle variatsiooni, uute tunnuste teket? Kolmandaks eco-evo-devo. Milline on arenguprotsesside ja keskkonna koosmõju, kuidas keskkonnamuutused mõjutavad fenotüübi arengut, kuidas arenguprotsesside evolutsioon mõjutab keskkonda?

Evo-devo on kasulik fenotüüpilise plastilisuse vaatlemiseks laiemalt

Ernst Haeckel (1834-1919): biogeneetiline reegel: ontogenees kordab lühidalt fülogeneesi. Enamik uurijaid enam seda seaduspära ei tunnista, aga on kindlalt teada, et areng mõjutab evolutsiooni ja vastupidi.

Walter Garstang (1922) ontogenees loob fülogeneesi.

Richard Goldschmidt: Väikeste mutatsioonide kogunemine ei tekita makroevolutsiooni, kuid on piisav mikroevolutsiooniks.

Kaks mehhanismi, kuidas mutatsioonid mõjutavad fenotüüpi: süsteemsed mutatsioonid ja arengulised makromutatsioonid. Mutatsioonid tähtsates arenguga seotud geenides võivad viia väga suurte fenotüübi muutusteni ühe põlvkonna jooksul.

Homöotilised mutatsioonid, need on mutatsioonid arenguliselt kriitilistes geenides, näiteks MADS-box geenid taimedel. Need geenid määravad, millest, kuidas ja millal arenevad organismi kehaosad, mutatsioon sellises geenis võib tingida organi kasvamise valesse kohta või siis organi liiga varase või hilise kasvamise.

Heterokroonia – arenguprotsesside ajalised muutused, mis lõppkokkuvõttes võivad muuta organismi kuju ja suurust. Heterokroonia võib põhjustada fenotüübilist plastilisust, olenevalt tema aluseks olevast konkreetsest mutatsioonist võib lõplik muutus olla tervet organismi hõlmav või piirduda mõne organiga.

- Kui areng on mingil moel aeglustunud või pärsitud, nimetatakse nähtust **pedomorfoosiks**, selle hulka kuuluvad **neoteenia** (järglase aeglasem areng), **progenees** (mingi arenguetapp on liiga lühike) ja **arenguetapi hilinemine**.
- Kui areng on kiirenenud või aktiveeritud, nimetatakse nähtust peramorfoosiks, mille erinevad vormid on **aktseleratsioon** (kiire areng), **hüpermorfoos** (mingi arenguetapp liiga pikk) ja **arenguetapi varanemine**.

Fenotüübi ökoloogiline baas ehk keskkonnast tulenev varieeruvus.

Keskkond loomulikult mõjutab kõiki plastilisi tunnuseid, seega kogu fenotüüpi. Kuid keskkonna mõju saab olla ka "kavalam": samade alleelide ekspressioon

võib erinevates keskkonnatingimustes avaldada erinevat mõju fenotüübile $\Rightarrow$ fenotüüpne modulatsioon ehk “pidev” plastilisus. Nt lehtede kuju puhul. Teine “kaval” võimalus on see, et regulaatorgeenid põhjustavad teiste geenide “sisse- ja väljalülitamist” sõltuvalt keskkonnatingimustest $\Rightarrow$ arengukonversioon ehk “diskreetne” plastilisus. Nt õite värvus.

Evolutsioon toimub populatsioonides

Populatsioon koosneb hulgast indiviididest, igaühel oma genotüüp. Kõigi genotüüpide hulk moodustab populatsiooni geenifondi (või geenitiigi). Populatsiooni geenifondi (-tiiki) saab kirjeldada alleelisageduste abil.

Alleelisagedused saab arvutada, teades populatsiooni isendite üldarvu ja kolme erineva genotüübiga isendite arvu.

Populatsioonis, kus N diploidset isendit, on dialleelse geeni suhtes esindatud kolm genotüüpi (Mendeli järgi):

N_{11} = genotüüp A_1A_1 (homosügootid)

$2N_{12}$ = genotüüp A_1A_2 (heterosügootid)

N_{22} = genotüüp A_2A_2 (homosügootid)

$$N_{11} + 2N_{12} + N_{22} = N$$

Genotüüpide sagedused:

$$A_1A_1: P_{11} = N_{11}/N$$

$$A_1A_2: P_{12} = N_{12}/N$$

$$A_2A_2: P_{22} = N_{22}/N$$

Alleelisagedused:

$$p = (N_{11} + N_{12})/N = P_{11} + P_{12}$$

$$q = (N_{22} + N_{12})/N = P_{22} + P_{12}$$

Genotüübi- ja alleelisagedusi tähistatakse ka teistmoodi:

N – isendite koguarv populatsioonis, n – kindla genotüübiga isendite arv populatsioonis

Genotüübisagedused:

- $P = n(AA)/N$ – dominantsete homosügootide sagedus;
- $Q = n(Aa)/N$ – heterosügootide sagedus;
- $R = n(aa)/N$ – retsessiivsete homosügootide sagedus;

Alleelisagedused.

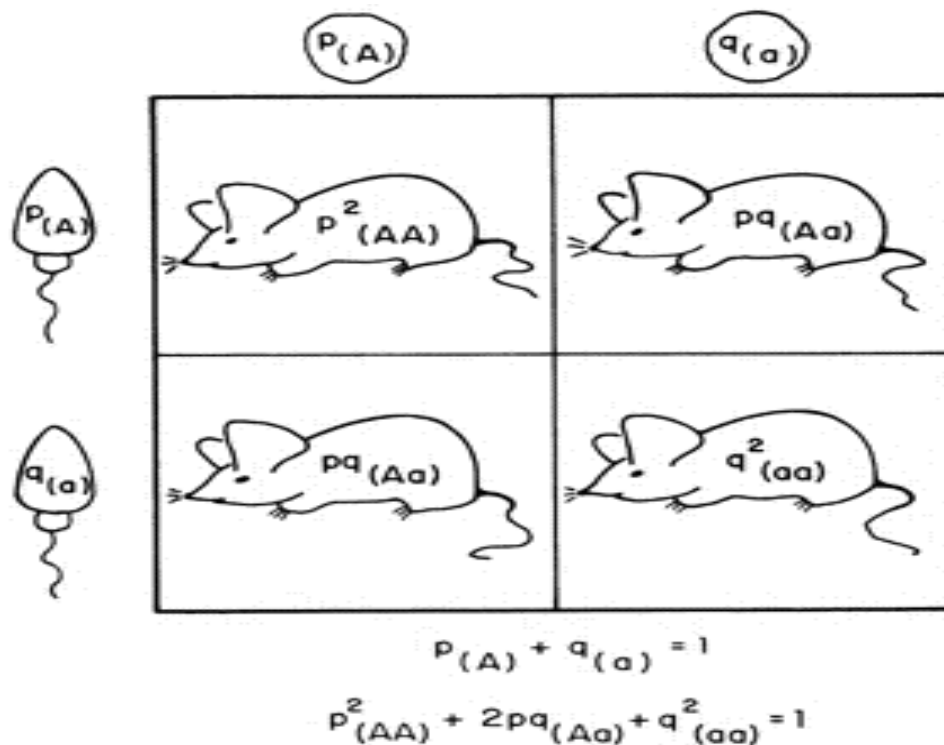
- $p = P + 1/2Q$ – dominantse alleeli sagedus

- $q = R + 1/2Q$ – retsessiivse alleeli sagedus

Hardy-Weinbergi (HW) võrrand

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

määrab alleelisageduste proportsioonid. Neid proportsioone nimetatakse ka HW tasakaaluks.



HW eeldused: on tarvis, et populatsioon oleks ideaalne, „lõplik” populatsioon.

HW võrrandil on hulk eeldusi:

- diploidsed organismid
- suguline paljunemine
- kattumatud põlvkonnad
- dialleelsed geenid
- alleelisagedused on isastel ja emastel ühesugused
- populatsioon on lõpmatult suur
- migratsioon (geenisiire, -vool) on ebaoluline
- mutatsioone võib ignoreerida

- vaadeldavad alleelid pole valiku all.

Viimased kolm eeldust nõuavad, et oleks täiesti evolutsioonivaba populatsioon. Sellist muidugi looduses pole (ka lõpmatult suurt populatsiooni mitte), ka teistest eeldustest esineb märkimisväärsed kõrvalekaldeid, sestap taimedel (ja ka muudel organismidel) Hardy-Weinbergi tasakaal alati reaalselt ei kehti. Samas on HW võrrand heaks mudeliks enamiku geenide puhul ristviljastuvatel liikidel ja vastavalt sellele, mis osas vaadeldav populatsioon erineb ideaalsest populatsioonist, saab sisse viia parandusi.

Valiku vm tegurite puhul alleelisagedus muutub

$$\Delta p = spq^2 / (1 - sq^2)$$

Samuti kallutab alleelisageduse HW tasakaalust kõrvale mittejuhuslik paaritumine, kui toimivad mingid eelistused fenotüübi järgi, näiteks mesilased eelistavad teatud värvi õisi (*Phlox glaberrima*).

Sugulusristumine on taimedel rohkem levinud kui mittesugulusristumine, sest sageli kasvavad järglased emataime ümber. Sugulusristumine realiseerub kui iseviljastumine sama õie piires või sama isendi eri õite vahel; võib olla juhuslik, fakultatiivne või põhiline paljunemisviis. Kõige selle tagajärjel homosügootsus suureneb (heterosügootsus väheneb) $f_t = 1/2N + (1 - 1/2N)f_{t-1}$

Samuti esineb taimepopulatsioonides geenitriiv s.o. juhuslikud muutused alleelisagedustes. Alleelid fikseeruvad või kaovad juhuslikult, seega ka alleelide sagedused muutuvad lõplikus populatsioonis juhuslikult. Väga väike isendite arv võimendab juhuslikke protsesse veelgi, kui suures populatsioonis paljudel alleelidel sagedus lihtsalt veidi kõigub põlvkondade vältel, siis väikeses populatsioonis toimub suhteliselt kiiresti alleeli fikseerumine või kaotsimine. Seega väike populatsioon kujuneb kiiresti teistest erinevaks või siis sureb välja. Nähtust, kus populatsiooni arvukus on lühikese aja jooksul tugevalt vähenenud, nimetatakse pudelikaelaks (bottleneck). Pudelikael võimendab juhuslikke muutusi alleelisagedustes.

Migratsioon on enamasti täheldatav looduslike populatsioonide vahel (taimedel siis leviste, õietolmu, taimefragmentide kandumine teistesse populatsioonidesse), v.a. tugevalt isoleeritud populatsioonid. See häirib samuti HW tasakaalu. Paljud taimeliigid ei rahulda ka diploidsuse eeldust – on polüploidsed.

Taimepopulatsioonid looduses. Geenisiire (geenivool).

Taimeriigis on iseloomulik, et **paljud liigid esinevad valdavalt väikeste populatsioonidena, mis on fragmenteeritud ja isoleeritud**. Kuna taimedel (üldjuhul) puudub aktiivne liikumisvõime, on ka nende levimise võimalused piiratud. **Sugulusristumine ja inbriiding on taimeriigis tavalised.**

Siiski toimib ka taimepopulatsioonide vahel geenisiire (geenivool), mille kaudu saavad populatsioonid omavahel geneetiliselt "suhelda". Tuultolmlejade (ka vesitolmlejade) õietolm (seega ka nende geenid) võib levida suurte vahemaade taha, loomtolmlejade tolmu levikuraadius on väiksem, kuid mitte sugugi olematu. Levised, mis levivad tuule, vee või loomade abil võivad ka

jõuda ühest populatsioonist teise. Kui taimeliik kasutab segastrateegiat, näiteks nii vegetatiivset ja kui ka sugulist paljunemist, siis on võimalik vegetatiivsete organite või nende fragmentide levik (nt üleujutuste ajal) ja hiljem siis sugulise paljunemise kaudu ühe populatsiooni geenide saabumine teise populatsiooni geenifondi.

Geenisiiret taimedel mõjutab hulk tegureid. Paljunemistüüp (suguline panmiksist kuni agamospermiani, vegetatiivne, segastrategia) ja tolmeldamisviis (ise- või risttolmlemine) on kõige lihtsamad näited selles asjas. 100% isetolmlemise korral ei toimu ka mingit geenivoolu populatsioonide vahel, samas kui risttolmlemine, eriti ksenogaamia seda võimaldab. Geitonogaamia korral, kus õietolm ei pärine emakaga samast õiest, kuid pärineb geneetiliselt sarnaselt taimelt (kas lähinaabrilt või siis sama taime teisest õiest) tegelikult ka geenisiiret ei toimu, kuigi on tegu risttolmlemisega. Klonaalsetel taimedel on samuti geenisiire ebatõenäoline ja erinevad kloonid on üksteisest geneetiliselt isoleeritud. Viljade ja seemnete (leviste) leviku mehhanismid, nt seemnete leviku tüübid on olulised geenivoolu mõjutajad – kui on võimalik edukas kauglevi (tuule, vee, loomade abil), siis on ka geenisiire hulga tõenäolisem kui gravitatsioonilise seemnelevi korral, kus seemned lihtsalt pudenevad emataimelt maha ja jäävad samasse kohta. Seemnete iselevi (paiskviljade abil) tagab laiema leviku kui gravitatsiooniline levi, kuid kaugleviks sobiv moodus see pole. Liigi geograafiline levik saab geenivoolu mõjutada näiteks nii, et kui areaal on pidev, on geenivool soodustatud, katkendliku areaali puhul on vastupidi. Isendite asetus ruumis ja kasvukohatingimused võivad samuti geenivoolu mõjutada, samuti liigisisene ja liikidevaheline konkurents.

Geenisiirde mudelid.

Mudelit, mis kirjeldab geenisiiret naaberpopulatsioonide vahel, nimetatakse **kivilt kivile (stepping stone)** mudeliks. **Saarte mudel** on sellega sarnane, kuna aga saared on üksteisest eraldatud vaadeldava liigi eluks sobimatute aladega, siis on ka geenisiire selle olukorra puhul vähene. **Kontinendi-saare** mudeliga kirjeldatakse olukorda, kus vaadeldava liigi isendid moodustavad ühe suure ja hulga väikeseid populatsioone, ning toimub ühesuunaline geenisiire suurest populatsioonist väiksematesse. **Kauguse mudel** näitab, et geenisiire sõltub lineaarselt populatsioonidevahelisest kaugusest – mida suurem vahemaa, seda väiksem geenisiire.

Populatsioonidevaheline geneetiline erinevus (Soltis & Soltis 1989)

Populatsioonidevahelist geneetilist erinevust on võimalik tuvastada, uurides DNA-d ühel või teisel meetodil või siis viies läbi isoensüümanalüüse, aga taimeliigi elukäigutunnuste põhjal on seda võimalik ka prognoosida.

Kõrge populatsioonidevaheline geneetiline erinevus on tõenäoline, kui vaadeldaval liigil esinevad järgmised elukäigutunnused: üheaastasus, monokarpsus ja varane esinemine suktsessioonis, isetolmlemine, hermafrodiitsus ja gravitatsiooniline seemnelevi.

Madal populatsioonidevaheline geneetiline erinevus on tõenäoline, kui vaadeldav liik on mitmeaastane, polükarpne, suktsessioonis hiline, risttolmleja, ühe- või kahekojaline (seega siis ühesuguliste õitega), tema

levised levivad tuule või loomade abil.

Elukäigutunnuseid analüüsid on näha, et kõrget populatsioonidevahelist erinevust soodustavad need tunnused, mis takistavad geenivoolu, tagavad sugulise sigimise ja seemnelevi ainult populatsiooni piires ning on aluseks kiirele evolutsioneerumisele – lühidalt, kui populatsioonid on üksteisest geneetiliselt enam-vähem isoleeritud ja toimub kiire evolutsioon, siis on populatsioonide geneetiline erinevus suur. Populatsioonidevaheline geneetiline erinevus kujuneb aga väikeseks, kui geenivoolul pole takistusi, taimede põlvkonnapiikkus on suur (evolutsioon seega aeglasem), risttolmlemine on soodustatud ja isetolmlemine on takistatud ning levised võivad kaugele levida. See on ka loogiine – kui toimib geenivool ja ulatuslik erinevate genotüüpide rekombineerumine sugulisel sigimisel, siis ei saa populatsioonid kujuneda geneetiliselt erinevaks – erinevused levivad ka teistesse populatsioonidesse. Mutatsioonid, mis väikestes isoleeritud populatsioonides kiiresti fikseeruksid või kaoksid, jäävad suurema tõenäosusega triivima ning levivad kõigisse populatsioonidesse.

13. Looduslik valik ja adaptatsioonid

“Selection is the statistically consistent differential survival and/or reproduction of two or more classes of entities.” (Futuyama 1979)

Valik

Pärilik replikatsiooni kiiruse variatsioon põhjustab evolutsiooni valiku kaudu. Replikatsiooni kiiruse valik on otsene, fenotüübi kaudu. Tunnused, mis mõjutavad kiirust, on kaudse valiku all.

Evolutsioon toimub vähemsobivate variantide järjestikulise asendumise teel sobivamatega. Uus tunnus areneb vaid siis, kui ta on individile kasulik. Valik parandab toimetulekut konkreetsetes tingimustes.

Adaptatsioon ühtedes tingimustes võib olla kahjulik teistes tingimustes.

Selektsiooni põhjustab individide replikatsioonikiiruse erinevus, tulemust mõjutab konkurents, võistleja olemasolu mõjutab evolutsiooni rohkem kui kasvutingimused.

Valiku liigid:

- **Stabiliseeriv** - äärmuste elimineerimine, fenotüüpsete tunnuste keskmiste väärtuste kandjad annavad suhteliselt rohkem järglasi, nad on eelistatud.. Selline valiku liik esineb stabiilses keskkonnas.
- **Suunav** - ühesuunaline nihe tunnuse keskväärtuses. Eelistatud on fenotüüpsete tunnuste keskmisest erinevaid väärtusi kandvad individid. Kuna nihe on ühesuunaline, on eelistatud seisundis kas

tunnuse keskväärtusest suurema või väiksema tunnuse väärtuse kandjad, aga mitte mõlemad korraga. Selline valiku liik esineb muutavas või muutunud keskkonnas.

- **Divergeeriv** – valik toimib mitme erineva fenotüübi suunas – eelistatud võivad olla nii tunnuse keskväärtusest suurema kui ka väiksema tunnuse väärtusega isendid. Esineb keskkonnas, kus on tekkinud mitmeid sobivaid, varasemast erinevaid ökoloogilisi nišše.

Valik toimib fenotüübile sensu lato. Valiku toimet saab hinnata kohasusega – järglaste arvu muutusega põlvkondade jooksul. Kui järglaste arv on väiksem, kui eelnevas põlvkonnas, siis on kohasus vähenenud.

Näited:

Euroopa ristikute *Trifolium* varieteetid.

Varieteetide esinemist saab jälgida järgmisel geograafilisel joonel: tavaline varieteet Kirde-Euroopas [Briggs & Walters 1997, p. 232], tsüanogeenne varieteet Edela-Euroopas (mürgine kariloomadele), vahepealsed keskel.

Tsüanogeenne varieteet on tavalisem Alpides madalal [Briggs & Walters 1997, p. 228]. Esineb korrelatsioon jaanuari keskmise temperatuuri ja tsüanogeensuse vahel (mida soojem, seda tsüanogeensem). Kui on soojem, siis toimub intensiivsem karjatamine, seetõttu rohhtaimed kaitsevad end herbivooride vastu intensiivsemalt. Seega on Euroopa soojemas osas selline varieteet rohkem levinud. Tunnusel on lihtne pärandumine.

Vasetaluvus valgel kasteheinal *Agrostis capillaris*.

Uuriti taimi, mis olid kogutud transsektidelt vasekaevanduste lähedal. Tõusmed, mis kasvasid saastatud mullal, elasid suurema tõenäosusega täiskasvanuks, järelkult toimis valik vasetaluvuse alusel. Saastatud mullal kasvanud taimedel oli kujunenud suurem vasetaluvus. Mittesaastatud mullal kasvanud tõusmed pidasid paremini vastu karjatamisele. Tõestati, et vasetaluvust soodustvad alleelid liiguvad geenivooluuga saastatud kohtadest mittesaastatud kohtadesse.

Odra (*Barley*) geograafilised variandid.

Katsed USAs, 11 odra varieteedi seemneid segati võrdsetes osades ja külvati 10 erinevas kohas USA-s. Saadud saak külvati jällegi maha, niimoodi mõne aasta jooksul. Lõpuks külvati kogu saak 10 erinevast kohas samadesse tingimustesse katsepõldudele. Mõõdeti varieteetide proportsioonid üleskasvanud taimede hulgas. Selgus, et varieteete ei esinenud enam proportsionaalselt, olenevalt looduslikest tingimustest, oli üks või teine varieteet teisi välja tõrjunud mõne aasta jooksul.

Külvi-nälgheina *Spergula arvensis* adaptiivsed ja mitteadaptiivsed tunnused.

Seemnekesta tüübid varieeruvad geograafiliselt ja kliiniliselt, kusjuures baseeruvad ühel alleelil. Külvikatsed näitasid, et sile vorm oli vähem vastupidav kõrgele temperatuurile ja vähesele niiskusele võrreldes näsalise

seemnekestaga. Seemnekesta erinevused korreleerusid genotüübi erinevustega...

Näsalise kestaga seemned idanesid paremini kui oli kuiv – mitteadaptiivne tunnus oli kuidagi seotud teiste tunnustega, millel oli otsene adaptiivne tähtsus.

Valiku tasemed.

Valik toimib ainult fenotüübile – ainult fenotüüpsed, avaldunud tunnused on valikule “kättesaadavad”. Samas aga fenotüübile toimiv valik mõjutab elusloodust kõigil tema organiseerituse tasemetel: geenide, genotüüpide, kloonide, populatsioonide ja liikide tasemel.

Valiku eriliigid

- **Rühmavalik** - tunnused või käitumisjooned, mis soodustavad rühma ellujäämist, kasulikud rühmale (nt hoiatushääletsused lindudel jms). Indiviidile võivad olla kahjulikud. Taimede puhul pole täheldatud. Esineb ka arvamusi, et sellised nähtused ei kuulugi kohastumuste hulka, vaid on juhuslikud.
- **Perekondlik valik** – seotud alleeli säilimisega, seda aga järglaskonna ellujäämuse kaudu (nt lõimetishoole). Taimedel pole seda uuritud, kuigi ta võiks esineda: seemnekestade või endospermi tasemel näiteks.
- **Sagedusest sõltuv valik** – harvaesinevad genotüübid on eelistatud. Selline valiku vorm säilitab heterosügootsust ja polümorfismi. Kui genotüüp on harvaesinevana edukam (tema kohasus on suurem, kui teda on vähe) siis säilibki ta madala arvukusega. Näiteks isesobimatus taimedel.
- **Suguline valik** – Toimub gameetide konkurents. See valiku eriliik võib mõningatel juhtudel loodusliku valikuga vastuolus olla. Taimedel saab eristada vegetatiivset (kasvuga ja arenguga seotud) ja generatiivset (sugulise paljunemisega seotud) edu. Elutsükel on nende abil tasakaalus. Näiteks ressursside jaotamine vegetatiivsete ja generatiivsete organite vahel klonaalsetel organismidel.

Organismid on selektsioonilised “mosaiigid”

Erinevad fenotüübilised tunnused on erineva valiku all või pole üldse valiku all ja annavad erinevaid “vastuseid”. Kõik tunnused ei ole võimelised muutuma tingimuste muutudes – nende adapteerumine pole seega võimalik. Valik ei optimeeri ega kujunda “täiuslikku organismi”.

Kõige kohasemad on genotüübid, mille fenotüüp tuleb keskmiselt kõige paremini toime oma eluea jooksul muutuv keskkonnas ja suudab anda kõige rohkem järglasi

Oluline oleks fitness'i puhul arvestada kumulatiivset reproduktiivset edukust (siiani pole tehtud!)

"Doing the best with what you've got"

Adaptiivne “kohasuse maastik”

Esimesena esitas selle idee Wright (1932), Niklas

Adaptiivne kohasuse maastik on fenotüüpide ja kohasuse graafiline kujutamine ebatasase maastikuna; mida kõrgemal vaadeldav rühm sellel maastikul paikneb, seda suurem on tema kohasus. Maastik on adaptiivsete tippudega – kõige kohasemate genotüüpide/fenotüüpidega ja adaptiivsete orgudega, mis on vähem kohased. Valik elimineerib orus olevad isendid.

Maastik koosneb kõikidest fenotüüpidest. Adaptiivne jalutuskäik on populatsiooni liikumine adaptiivsel maastikul ajas. Populatsiooni mõjutavad juhuslikud protsessid, triiv ja valik, populatsiooni geneetiline/fenotüüpiline koosseis suundub tipu poole – ehk muutub siis järjest kohasemaks.

Osad tipud on kohati või ajati adaptiivsed, kuid madalamad kui teised, universaalsemad. Kas populatsioon saab liikuda läbi oru parema tipu poole? Ehk siis, kas kohasus saab ajutiselt väheneda, selleks et edaspidi kasvada algväärtusest suuremaks?

Põhimõisted adapteerumise käsitlemisel

Homöostaas – populatsiooni geneetilise koosseisu tasakaal, resistentsus äkilistele muutustele. Näiteks arenguline homöostaas; sümmeetria, või siis sõnajalgade fenotüübiline ühetaolisus 30-100 Ma jooksul.

Geneetiline assimileerimine – nähtus, kus tunnus, mis algselt on keskkonnatingimustest tingitud, fikseerub geneetiliselt. Clausen et al. transplantatsiooni eksperimendid Potentilla ja Achillea. Vähe uuritud, tähtsus ja levik pole teada.

Kanaliseerumine - laia fenotüübilise kohasuse kanaliseerimine kitsasse geneetilis-arengulisse tunnusesse. Ühesõnaga, on hulk sama kohasusega variante, aga realiseerub vaid väike oas neist. See on hea arengulise tasakaalu saavutamiseks. Nt kroonlehtede arv paljudes rühmades sama.

Adaptatsioon. Sõnaga adaptatsioon tähistatakse nii kohasust tõstvat tunnust või struktuuri kui ka selle tunnuse/struktuuri tekkeprotsessi. Niisiis on adaptatsioon nii protsess kui ka pärilik tunnus/tunnuste kompleks, mis võimaldab organismil ellu jääda ja/või muudab ta edukamaks (kohasemaks) antud keskkonnatingimustes. Seda viimast ütleb silmas pidades – adaptatsioon on suhteline, ta tõstab kohasust vaid nendes keskkonnatingimustes, milles ta välja kujunes.

Adaptatsioon s.s. - adaptatsioon, mis on kujunenud loodusliku valiku toimel praeguseks otstarbeks.

Eksaptatsioon - tunnus, mis on hiljem hakanud täitma lisaks algsele teist funktsiooni.

Preadaptatsioon - struktuurid või funktsioonid, mis arenesid ühes kontekstis, hiljem hakkasid täitma (ainult) teist funktsiooni ja muutusid loodusliku valiku toimel.

Näiteks tuultolmlemise evolutsioon (pikad taimed → vähem õieosi →

redutseerunud õieosad → rippuvad õied → väljaulatuvad rippuvad tolmukad → rohkem õietolmu). **Adaptiivne sündroom** - üksiktunnused ja tunnuste seotud kompleksid. Nende aluseks on muutused mitmes geenilookuses või homöotilised geenid. Sama tunnus või tunnuste kompleks võib tekkida korduvalt.

Analoogia - struktuur, organ või tunnus erinevatel taksonitel sarnase välimusega ja ühes funktsioonis, aga erineva päritoluga. Näiteks ogad, astlad võivad tekkida lehtedest, abilehtedest, harudest. Madarate (*Galium*) lehemännas on tegelikult vastakud lehed ja abilehed.

Homoloogia - struktuur, organ või tunnus erinevatel taksonitel, mis võib olla sarnane või erinev väljanägemiselt ja funktsioonilt, kuid on sama päritoluga. Näiteks "king" kuldkingal (*Cypripedium*), kõrreliste (*Poaceae*) sõkal ja päevalille (*Helianthus*) keelõis on kõik õiekattest tekkinud. Kapsa (*Brassica*) erinevad vormid on samuti homoloogsed.

Konvergens - sarnaste adaptiivsete struktuuride evolutsioon erineva geneetilise programmi alusel mittesugulas-liikidel. Näiteks eluvorm (puud, sukulendid).

Parallelism - sõltumatult samade või sarnaste evolutsiooniliste muutuste teke sugulasliikidel sama "arenguprogrammi" alusel. Need kaks viimast mõistet kirjeldavad sarnaseid nähtusi, terav piir puudub.

Homoplaasia - kladistika termin, hõlmab nii konvergenti kui ka parallelismi.

Vastuolud adaptatsiooni teoreetilisel käsitlemisel

Adaptatsioonistid: kõik tunnused on valiku tulemus. Tegelikult seda ei toeta, on palju tunnuseid, mis pole (hetkel) adaptiivsed.

Neutraalse evolutsiooni teooria: fenotüübilised muutused toimuvad ainult mutatsioonide ja triivi tulemusena.

Kompromiss on nn sünteetiline evolutsiooniteooria

Enamikul juhtudest toimivad mõlemad protsessid, lisaks mõjuvad välisjõud nagu kliimamuutused jm. Tänapäeval on see vaidlus lõppenud.

Evolutsioon – kuidas ikkagi?

Evolutsiooni kiiruse kohta on mitmeid teoreetilisi lähenemisi. Üks neist on **füleetiline gradualism, muutuste aeglase kogunemise teooria**. Teine aga katkestatud tasakaalu, "plahvatuste" teooria.

Evolutsiooniliste muutuste toimumise kiirus ei ole alati ühtlane. **Katkestatud tasakaalu** (punctuated equilibrium) mudel viitab sellele, et evolutsiooniliste muutuste toimumise kiirus on ebaühtlane. Hüppelised muutused, mis viivad uute liikide tekkele, toimuvad väga lühikese aja vältel, seejärel võivad liigid pika aja vältel suhteliselt muutumatutena püsida. Kuna erinevate liikide eellaste otsimisel on osade liikide puhul leitud fossiile, mis kinnitavad evolutsiooniliste muutuste toimumist ühtlase kiirusega (gradual change), teiste puhul pole aga vahepealseid lülisid leitud, võiksid nii katkestatud tasakaalu mudeli alusel kui ka pidevalt toimuvate muutuste teel toimunud uute liikide

tekkimine olla eluslooduse evolutsiooni seisukohalt võrdse tähtsusega

Evolutsiooni-liigitekke mudelid:

Jagunemine: eellasrühm jaguneb 2+ populatsiooniks, uued populatsioonid muunduvad geneetiliselt ja tekib reproduktiivne isolatsioon.

Füleetiline- organism teiseneb aja jooksul, on tuvastatavad üleminekuvormid.

Kvantliigiteke - äkiline eellasrühma jagunemine ja kiire muundumine, uued adaptiivsed tipud.

Uudsused - vanade tunnuste modifikatsioonid. Juhuslikult tekkinud uudsus võib esile kutsuda diversifikatsiooni, sellele võib (või siis mitte) järgneda geneetiline assimileerimine ja tunnus muutub pärilikuks. Tunnus on algul vaid keskkonnast sõltuv, hiljem fikseerub geneetiliselt. Suur roll ka mutatsioonide juhuslikul tekkel ja fikseerumisel – see on sisuliselt vastupidine protsess – enne kujuneb geneetiline baas, siis (võibolla) muutub fenotüüp. Seoses uudsuste tekkega saab toimuda rühmade spetsialiseerumine erinevatele tingimustele.

Makromutatsioonid toimuvad siis kui paljusid protsesse mõjutavas geenis toimub mingi muutus.

Makroevolutsioon

Makroevolutsioon on liigist kõrgemate taksonite teke ja evolutsioon (selts, perekond jne.). Makroevolutsiooni nagu mikroevolutsioonigi põhjustavad olemusvõitlus, LV, kohastumine; aluseks on muutused pärilikus infos, toimub mitmekesisustumine.

Selles protsessis võib eristada mitmeid alamprotsesse.

- Evolutsiooniline “radiatsioon” ehk diversifikatsioon -- ekstensiivne, kiire divergeerumine ja liigiteke, mis viib terve uue liikide grupi tekkele, selle juures on oluline adaptatiivsete uudsuste teke. Siin saab eristada kahte nähtuste gruppi:

Adaptiivne radiatsioon – see on rühmasisene ökoloogiline divergeerumine, adaptatsioonide teke. Nähtust on uuritud ookeanisaartel (nt Galapagose saartel), aga ka kasvukoha piires (nt kahustumine erinevatele tolmeldajatele) või erinevatele (mikro)kasvukohtadele.

Mitteadaptiivne radiatsioon - difuusne evolutsioon. Sisuliselt on see liigiteke ilma ökoloogilise divergeerumise ja adaptatsioonide tekketa, organismid evolutsioneeruvad juhuslikult ja hõlvavad kõik sobivad fenotüübid. Näiteks geograafiline liigiteke.

Seletab paremini mõningaid divergeerumise käigus tekkinud tunnuseid, nt puud ookeanisaartel.

Lisaks toimivad makroevolutsioonis veel

- Eri nišside hõlvamine, uus areaal
- Liikide vastastikune mõju

- Parallelismid, koevolutsioon, arengukonversioonid, suguline valik
- Arenguline radiatsioon
- Konvergentse tõestuseks

Evolution abhors a vacuum—whenever possible, organisms will evolve by chance into and come to occupy all regions in the domain of theoretically possible phenotypes that permit survival and reproductive success" (Niklaus)

Difuusse evolutsiooni uurimine.

Vähe korralikult uuritud rühmi (pisut enam saartel). Molekulaarsüsteematika töid saab paremini kasutada difuusse evolutsiooni uurimiseks, sest fenotüüpsete tunnuste kasutamine fülogeneesi koostamiseks viib tsüklilisele põhjendamisele. Niisiis saab difuusse evolutsiooni aluseks võtta vaid molekulaarse fülogeneesi. Selle baasil saab uurida morfoloogiat, ökoloogiat jm.

Arenguline radiatsioon – see on adaptiivse radiatsiooni osa. Kuna areng on suhteliselt konservatiivne nähtus, siis on radiatsiooni aluseks siin suured ümberkujundused, homöotilised geenid jms.

Seksuaalne radiatsioon - suguline valik, reproduktiivne isolatsioon. Nt *Drosophila*.

Koevolutsiooniline radiatsioon

Näited diversifikatsioonist taimedel

Hawaii *Viola*

Tegu siis kellukese perekonnaga, kuhu kuulub 9 taksonit. Nad kasvavad erinevates kasvukohtades eri saartel Hawaii saarestikus. Geeniuuringud on näidanud, et fenotüübiliselt lähedased taksonid, mis kasvavad samades kasvukohtades eri saartel, on fülogeneetiliselt kaugel; Sõsartaksonid (evolutsioonipuul lähestikku paiknevad aga on fenotüübiliselt ja ökoloogiliselt erinevad. Seletus järgmine: Algne radiatsioon eri kasvukohtadesse toimus vanimal saarel (Kauai), hiljem levisid taimed teistele saartele, kus jällegi järgnes liigiteke.

***Brocchinia* Venetsueelas**

Brocchinia on Venetsueelas esindatud ca 20 liigiga kõrgetel, toitainevaese pinnasega, sageli soistel lameda tipuga mägedel (tepui ehk mesa) Guiana mägismaal. Esinevad erinevad kasvuvormid ja toitumisstrateegiad: "paaktaimed", mille leherosett on kujunenud vee säilitamiseks, karnivoorid, epifüüdid, puud ja sipelgatega kooselus olevad taimed – suur mitmekesisus, nagu näha. Morfoloogilised ja anatoomilised tunnused on seotud kasvuvormi ja toitumisviisiga. cDNA fülogeneesi alusel esinevad kaks sõsarliini mägedel eri geograafilistes piirkondades. Tõestati, et karnivooride kujunemisel on

valdav olnud parallelism, karnivooride astmeline areng.

Paljunemisviisid ja nende osa taimede evolutsioonis

Bell (1982) "Sex is the queen of problems in evolutionary biology. Perhaps no other natural phenomenon has aroused so much interest; certainly none has sowed as much confusion."

Millest koosneb seks?

- rekombinatsioon
- segregatsioon
- süngaamia
- uute genotüüpide teke

Seksi hind ehk miks mitte seksida.

- Rekombinatsioon lõhub hästi adapteerunud, edukad geenikombinatsioonid (partenogenees säilitab need) - evolutsioon aeglustub.
- Suur osa järglasi on madala kohasusega
- Meioos ja süngaamia on aeganõudvamad kui mitoos, aeglustades paljunemist ja seega aeglustades populatsiooni kasvu
- Kõrgematel organismidel võib seks olla seotud riskiga, ka toimub enamasti gameetide "raiskamine" ja seksuaalne dimorfism "maksab", hermafrodiitidel maksab erinevate gameetide tootmine
- Madala asustustiheduse korral on paaritumine raskendatud (partenogenees on võimalik igal ajal ja igal pool)

Olulisim: sugulised emased kannatavad "genoomi lahjenemise" tõttu 50% võrra

Kui suguliselt paljunev ja partenogeneetiline emane toodavad järglasi sama kiirusega, siis esimene saab edasi anda vaid poole oma genotüübist, kulutades sama palju "materjali".

Arvesse võttes kõike eelpoolöeldut sugulise paljunemise kohta, siis kui kõik muu oleks võrdne, peaks partenogenees välja tõrjuma sugulise paljunemise.

Aga tegelikult on suguline paljunemine siiski stabiilsetes keskkondades enamlevinud. Partenogenees on sagedasem varastes suktessioonistaadiumites ja ekstreemsetes tingimustes.

Kaks võimalikku seletust, mik suguline paljunemine on levinum kui mittesuguline:

- seks ongi edukas vaid stabiilsetes tingimustes

- seks on üldiselt levinum ja edukam, partenogenees valdab ekstreemsetes tingimustes väikese asustustiheduse tõttu

Seksi kasu ehk miks siiski seksida.

- Loob varieeruvust, samas ka ühtlustab.
- DNA parandamise hüpotees: crossingover loob võimaluse DNA "parandamiseks" (siiski, mõnedel juhtudel see puudub ning see peaks olema aktiivsem just ekstreemsetes, mutageensetes tingimustes, kus levinud partenogenees).
- Mulleri hammasratas - Muller's ratchet - aseksuaalsetes kloonides kuhjuvad kahjulikud või isegi letaalsed mutatsioonid, rekombinatsioon võimaldab need elimineerida.
- Fisher-Mulleri hüpotees - suguline paljunemine, rekombinatsioon loob uusi alleelikombinatsioone, võimaldab kasulikult mutatsioonil avalduda (A1A1&A1A2 &A2A2).
- seks loob evolutsiooni "materjali" kiiresti muutavas keskkonnas.

Kuid ekstreemsetes ja fluktureerivates tingimustes suguline paljunemine vähemlevinud - vastavalt eelnevatele hüpoteesidele peaks olema vastupidi. Seda asjaolu on püütud seletada mitut moodi:

Tangled Bank – segiaetud panga hüpotees (Bell 1982, Felsenstein 1988)

Peab arvestama, et keskkond on keeruka struktuuriga, esineb suur ruumiline heterogeensus ning kõik genotüübid edukad ühtedes tingimustes, samas ebaedukad teistes. Seega järglaste geneetiline heterogeensus on kasulik. Tänu sellele suudavad suguliselt paljunevad rühmad hõlmata rohkem nišše kui piiratud arv partenogeneetilisi kloone. Erinevate nišside hõlvamise tõttu on ka konkurents järglaste hulgas väiksem – eluruumi ja muid ressursse on ju isendi kohta rohkem.

Red Queen - punase emanda hüpotees

Eelmisega sarnane, rõhutab keskkonna heterogeensust ja muutlikkust. Näiteks peremehe-parasiidi suhtes: parasiit kohastub, peremees peab vabanema -varieeruva genotüübiga järglaste hulgas võib olla resistentseid. Burdon ja Marshall (1981) leidsid, et umbrohtude biotörje edukam partenogeneetiliselt paljunevate puhul – need on ju geneetiliselt sarnased.

Nii Tangled Bank kui ka Red Queen hüpoteesid on kooskõlas sellega, et stabiilsetes tingimustes, kus on suur nii liigisisene kui liikidevaheline konkurents, on seksuaalne paljunemine levinum

Burt ja Bell (1987) tõestasid, et nt imetajatel asi siiski nii lihtne pole: järglaskonkurentsi vastu rekombinatsioon ei aidanud, küll aga parasiitide vastu.

Taimede kõrvalekalded panmiksist

Panmiks on nähtus, kus kõik populatsiooni liikmed on omavahel võimalikud sigimispartnerid, kõik ristumised on võrdse tõenäosusega. Looduses takistavad panmiksist aga organismide territoriaalsus või sessiilsus, suguline valik jm. Taimede kõrvalekalded panmiksist on järgmised:

- risttolmlemine naabertaimede vahel (vitsinism). Kuigi teoreetiliselt võib õietolm levida oma tekkekohast üsna kaugele, viljastub enamik isenditest ikkagi naaberisenditelt pärineva tolmuaga.
- isetolmlemine (autogaamia). Paljud taimeliigid on küll täiesti isesobimatud, aga on neid, mis kasutavad isetolmlemist "viimase võimalusena", siis kui risttolmlemine pole aset leidnud ning on ka obligaatseid isetolmlejaid.
- vegetatiivne paljunemine – taimedel laialt levinud ja mitmekesine paljunemisviis
- agamospermia – "hoitakse kokku" isassugurakkude tekke pealt, munaraku viljastab sünergiid vm.

Üldistatult võib öelda, et taimeriigis esineb kolm äärmuslikku strateegiat: panmiks, autogaamia ning asekuaalsus. Reaalselt kasutab pea iga taimeliik mingit segastrateegiat, mitut paljunemisviisi, millest üks võib siis olla eelistatud.

Inbriiding

Kitsamas mõttes on inbriiding sugulusristamine, geneetiliselt lähedaste sugulasorganismide omavaheline suguline paljunemine, laiemas mõttes aga igasuguse mittejuhusliku paljunemise tagajärg.

Inbriidingu ulatust kirjeldatakse inbriidingukoefitsendiga F , mille sisuks on tõenäosus, et eri vanematelt saadud lookuse kaks alleeli on identsed. Kirjeldamisel kasutatakse mõisteid **autosügootne —isend kahe päritolult identse alleeliga** ja **allosügootne - isend kahe päritolult erineva alleeliga**.

Inbriiding muudab genotüüpide (AA, Aa, aa) aga mitte alleelide (A, a) sagedusi. Inbriidingu koefitsenti F arvutatakse võrreldes Hardy-Weinberg'i tasakaalu alusel arvutatud heterosügootide osakaalu vaadeldud heterosügootide osakaalu: $F \rightarrow 0$ panmiktiline; $F \rightarrow 1$ inbriiding.

Inbriidingu tagajärjel on populatsioonis rohkem homosügootide ja vähem heterosügootide kui HW tasakaalu järgi eeldada võiks. Niisiis, **inbriiding suurendab homosügootsust** organismirühmas, kus ta esineb, samas jätab ta alleelisagedused muutmata. Lihtsalt "tõstab" sarnased allelid kokku. Geneetiline varieeruvus ei kao, vaid korraldub ümber

[Soltis & Soltis 1989, p. 130].

Inbriidingu korral on iseloomulik veel see, et **genotüüpne ja fenotüüpne eristumine väheneb alampopulatsioonide sees, aga suureneb nende vahel**.

Inbreedingudepressioon ilmneb suurema inbriidingu korral. Selle tagajärjeks

on järglaskonna (ja seega populatsiooni) elujõu ja viljakuse vähenemine [Soltis & Soltis 1989, p. 214], samuti suremuse, albinismi ja teiste ebanormaalsete seisundite sageduse suurenemine. Ühesõnaga, kahjulikel retsessiivsete alleelidel on suurem tõenäosus esineda ühes genotüübis koos ning avalduda. Ristviljastumine tasakaalustab neid protsesse (Soltis & Soltis 1989, p. 89).

Tolmlemine ja viljastumine

Risttolmlemine ehk allogaamia – õietolm (seemnerakud) ja munarakk pärinevad erinevatelt taimedelt. Kitsas mõistes ristviljastumine on **ksenogaamia** – taimed, millelt munarakk ja seemnerakk pärinevad, on geneetiliselt erinevad. Ristviljastumiseks loetakse ka **geitonogaamiat**, kus õietolm pärineb sama taime teistest õitest või siis sama kloonitaimedelt – vanemtaimed on geneetiliselt sarnased või identsed, aga iseviljastumiseks seda nähtust ka lugeda ei saa.

Risttolmlemisel on tarvis, et õietolm jõuaks emakasuudmele ja kui ta pärineb teiselt taimelt, siis on vajalik mingi vahemaa läbimine.

Selleks on mitmeid võimalusi:

- anemofiilia – õietolm levib tuule abil
- hüdrofiilia - õietolm levib vee abil
- zoofiilia – õietolm levib loomade abil (entomofiilia, ornitofiilia jm)

Loomulikult on õietolm ka vastavalt kohastunud – tuulega levivad tolmuterad on väikesed ja kerged, loomadega levivad tolmuterad on haakuvad või kleepuvad, vee abil levivad tolmuterad on veekindla kestaga ja sanuti kerged.

Isetolmlemine ehk autogaamia – munarakk ja seemnerakud pärinevad sama taime samast õiest ja on geneetiliselt identsed. On taimi, millel esineb isetolmlemine lisavõimalusena järglaste saamiseks kui risttolmlemine ei õnnestu (nt *Asteraceae*) ja on taimi, mis on obligaatset isetolmlejad (nt *Pisum*). Isetolmlemise äärmuslikuks variandiks on kleistogaamsed õied – need ei avanegi, vaid viljastumine toimub suletud õies (nt *Viola*, millel siiski pole isetolmlemine ainuke paljunemisviis).

Risttolmlemise tagamise mehhanismid

Erinevalt teistest sugulistest organismidest on taimede paljunemissüsteemil iseärasus: **97% taimi on hermafrodiitsed (isas- ja emasorganid samas õies) või monoötsilised** (ühekojalised, samal isendil nii isas- kui ka emasõied). Kuidas siiski tagada risttolmlemine?

Lahksugulisus ja diöötsia. Lahksugulisus, kus tolmu- ja emakad asuvad erinevates õites, tõstab risttolmlemise tõenäosust tublisti, kuid monoötsia ei taga ksenogaamiat, õietolm pärineb suure tõenäosusega ikkagi samalt taimelt. Rohkem tõenäoliseks muutub risttolmlemine siis kui taim on kahekojaline ehk diöötsiline (isas- ja emasõied asuvad erinevatel taimedel). Diöötsia ehk kahekojalisus võib avalduda mitmel erineval moel. Kui esinevad ainult isas- ja emasõied ning need asuvad alati erinevatel taimedel, siis on

taim eudiöotsiline, viljastumine on alati ksenogaamne. On ka võimalik, et esineb nii kahe- kui ühesugulisi õisi ja kahte moodi taimi, vastavalt hermafrodiitseid ja emasõitega – günodiöotsia. Kui esineb nii hermafrodiitseid kui ka isastaimi – androdiöotsia. Polüdiöotsiaga on tegemist siis, kui ühe liigi piires leidub taimi nii hermafrodiitsete ja/või isas- ja/või emasõitega.

Risttolmlemise tõenäosust suurendavaid kohastumusi on ka õite ehituses ja arengus. **Nähtust, kus tolmuks ja emakad samasõies küpsevad erineval ajal, nimetatakse dihhogaamiaks.** Sellel on kaks vormi – kui tolmuks valmivad enne, on tegu proterandriaga, kui emakad, siis proterogüüniaga. Üldine varieeruvus tolmuks ja emakate valmimise ajal terves populatsioonis tagab siis, et tolmlemine ja viljastamine ikka aset leiaks. Risttolmlemist soodustavad jooneks õie ehituses võib olla **herkogaamia ehk heterostüülia – nähtus, kus tolmuks ja emakad on erinevates õites erineva pikkusega.** Sel juhul täheldatakse samal taimeliigi õite erinevaid vorme, tavaliselt on ühe vormi tolmuks sama kõrgel kui teise vormi emakad ja vastupidi. See tunnus soodustab risttolmlemist putuktolmlevatel taimedel.

Väga tõhus iseviljastumist välistav ja risttolmlemist soodustav nähtus füsioloogilisel tasemel on **isesobimatus – geneetiliselt sarnasel sugurakul blokeeritakse viljastamine.** Isesobimatus võib olla gametofüütne – kui isassugurakul on sama alleel mis emakal, siis tolmutoru areng peatatakse. Isesobimatus võib olla ka sporofüütne – sellisel juhul petub tolmutoru areng, kui tolmutera eksiin (sporofüüdi kude) on sama alleeliga kui emakas. Niisiis, erinevus isesobimatuse kahe liigi vahel tuleneb sellest, milliseid tolmutera alleele "võrreldakse" emaka omadega – kas gametofüüdi või siis sporofüüdi alleele. Mõlemad isesobimatuse tüüpe iseloomustab hulk stigma ja õietolmu iseärasusi, mis soodustavad alleelide "võrdlemist".

Apomiksis

Apomiksis laias mõistes on igasugune mittesuguline paljunemine taimedel, hõlmates nii vegetatiivset paljunemist kui ka agamospermiat (viljastumine ilma isassugurakkudeta).

Vegetatiivne paljunemine on taimedel küllaltki levinud. See võib toimuda taime "tavaliste" vegetatiivsete osade abil (leidub palju liike, mis on võimalised paljunema juurte, varte või lehtede abil), aga ka spetsiaalsete vegetatiivsete struktuuride abil. Omapärane nähtus taimede paljunemises on vivipaaria.

Tõeline vivipaaria tähendab, et seemned idanevad vilja sees ning viljast väljuvad juba idandid; **pseudovivipaaria** korral paljuneb taim analoogiliselt mõne muu struktuuri abil, näiteks laukudel (*Allium*) esinevad õites vegetatiivsed sibulakesed.

Kitsas mõistes on apomiksis fertiilsete seemnete aseksuaalne, viljastumiseta moodustumine.

Apomiksise (kitsas mõistes) puhul puudub osa etappe lootekoti arengus.

Emasgameetide areng ja viljastamine toimub õistaimedel tavaliselt järgmise skeemi alusel:

1. arhesporogenees: sporofüüdi seemnealgme nutselli rakud → arhespooori rakk
2. sporogenees: arhespooor → meioos → 4 makrospoori → ühest megagametofüüdi emarakk
3. megagametogenees: emarakk → 3 mitoosi → 8-tuumaline lootekott (emasgametofüüt)
4. gametogenees: lootekoti diferentseerumine 7 rakuks: munarakk, 2 sünergiidi, 3 antipoodi ja 2 polaartuuma ühinemisel moodustunud teistuum
5. sügotogenees: kaheliviljastamine ja sügoodi areng

Apomiksisel on mitmeid eri vorme, olenevalt sellest, kuidas protsess toimub raku tasandil. Lihtsustatud jaotus (nt. Koltunow 1993):

Sporofüütne agamospermia ehk adventiivne embrüoonia. Embrüo tekib nutselli somaatilistest rakkudest (sporofüütsed!), lootekoti staadium puudub. See nähtus esineb koos normaalse sugulise sigimisega (alati fakultatiivne), küpses seemnes võib olla üks seksuaalne ja üks kuni mitu adventiivset embrüot. Mis tingib sellise arengutee, pole täpselt teada, vb. on tegu ühe konkreetse mutatsiooniga.

Gametofüütne agamospermia ehk partenogenees kitsas mõistes, või siis autonoomne embrüoonia – embrüo kujuneb viljastamata munarakust või jagunemata lootekotist. Protsess võib kulgeda väikeste erinevustega, sestap eristatakse järgmisi variante:

- **Diplospooria** - lootekott kujuneb megaspoori emarakust ($2n$), meioos puudub või toimub vaid osaliselt. Sealhulgas on täheldatavad: meiotiline diplospooria, kus megaspoori emarakk jõuab meioosi profaasi, kuid kromosoomid ei paardu normaalselt ja ei lahkne, tulemuseks redutseerumata kromosoomiarv (*Taraxacum*-tüüp); mitootiline diplospooria: megaspoori emaraku areng mitoosidega, järgneb kohe rakukestade teke (*Antennaria*-tüüp); või siis peale mitoosi moodustub 8-tuumne lootekott (*Ixeris*-tüüp). Gametofüütne apomiksis on enamasti obligaatne.
- **Apospooria** - lootekoti mitootiline teke nutselli rakkudest ($2n$). See võib ka esineda kahes erinevas vormis: esiteks *Hieracium*-tüüp, bipolaarne, algrakk jaguneb korduvalt mitootiliselt, andes tüüpilise *Polygonum*-tüüpi lootekoti; teiseks *Panicum*-tüüp, monopolaarne, lootekott 4-tuumaline. Apospooria on enamasti fakultatiivne.

Nii diplo- kui ka apospooria korral tavaline, et lootekott hakkab arenema enne õie avanemist ⇒ viljastamine võimatu.

- **Apogaamia** - lootekott tekib gametofüüdi rakkudest (n) süngaamia teel.

Siiani kirjeldatud protsessid on seotud embrüo arenguga. Aga täisväärtuslikus seemnes on ka endosperm, mis tekib samuti kaheliviljastumisel: tolmutera sisaldab teatavasti 2 seemnerakku, millest üks viljastab munaraku, pannes

aluse embrüole, teine aga ühineb lootekoti teistuumaga (keskrakuga), pannes aluse endospermile. Olenevalt sellest, kas täisväärtusliku seemne arenguks on tolmeldamine vajalik või mitte, eristatakse veel kaht varianti apomiksis:

Autonoomne apomiksis - seemned arenevad sõltumata tolmeldamisest, lootekoti teistuum muutub partenogeneetiliselt endospermiks. Selline nähtus esineb

peamiselt korvõielistel ja kahekojalistel taimedel, seotud valdavalt diplospooriaga, nt. *Antennaria alpina*.

Pseudogaamia - embrüo hakkab arenema enne tolmeldamist, kuid endospermi moodustumiseks on vajalik teistuum viljastamine. Sellisel juhul avaldub isastaim mõju endospermi kaudu – pseudogaamne heteroos.

Adventiivse embrüooniaga ja apospooriaga taimed on sageli pseudogaamid.

Apomiksisise levik õistaimedel

Apomiksisist esineb teadaolevalt 96 sugukonnas - 15% sugukondadest; >370 perekonnas. 75% apomiktidest kuulub 3 sugukonda: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*.

S.t. apomiksis levinud ebaühtlaselt. **Evolutsiooni seisukohalt on apomiksis progressiivne fenomen, gametofüüdi staadiumi redutseerumise lõppfaas.**

Tõenäoliselt on apomiksis tekkinud polüfüleetiliselt, ta on seotud ploidsuse tõusu ja hübriidiseerumisega.. Apomiksisise eelsoodumus on embrüote võime partenogeneetiliselt arenguks.

Parasvöötme rohtsetel polüploidsetel korvõielistel, kõrrelistel, ja roosõielistel esineb apo- või diplospooria, troopilistel diploidsetel puudel adventiivne embrüoonia. Adventiivset embrüooniat kontrollitakse taime tasandil hormonaalselt, see on labiilne keskkonnast sõltuv süsteem.

Apomiktid enam levinud ekstreemsetes tingimustes, nad on edukamad uutes elupaikades (loogiline: ei vaja tolmeldamist, üks seeme saab panna aluse uuele populatsioonile), nt. *Taraxacum*.

Apomiksisise geneetika ja regulatsioon

Apomiktide esivanemad on seksuaalsed, risttolmlejad, vegetatiivselt hästi paljunevad püsikud, millest valdav enamus on allopolüploidid. **Sageli on täheldatud, et agaamse kompleksi madalama ploidsusastmega liigid seksuaalsed, kõrgema astmega liigid aga apomiktilised.** Samas hübriidiseerumine ja ploidsuse kasv võib muuta apomiktilise paljunemise taas suguliseks (nt. *Potentilla argentea*).

Diploid-tetraploid-dihaploid tsükkel. Huvitav nähtus, kus populatsioonis esinevad tetraploidsed fakultatiivsed apomiktid>>seksuaalsed diploidid. Redutseerumata gameetide liitumisel diploidid $\Rightarrow$ seksuaalsed autotetraploidid. Seksuaalsed x apomiktilised tetraploidid = apomiktilised tetraploidid $\Rightarrow$ haploidne partenogenees $\Rightarrow$ seksuaalsed dihaploidid.

Geneetiline kontroll

Apospooia, adventiivne embrüoonia – neid põhjustab 1 mutatsioon, kuid avaldumist kontrollib 2 (mitteaheldunud) lookust. Diplospooia, obligaatne apomiksis – tõenäoliselt kontrollib neid nähtusi rohkem geene, eraldi geneetiline kontroll on nii partenogeneesis, meioosi puudumisel kui ka endospermi moodustumisel.

Apomiksise põhjuseks on peetud ka lihtsalt hübriidsust; hübriidiseerumine ise võib olla mutageenne faktor. Geeniregulatsiooni osas võiks kõne alla tulla veel alleelsete geenide doosiefekt, kumulatiivsus.

Apomiksis ja seksuaalsus pole alternatiivsed, vaid sõltumatud.

Fakultatiivsetel apomiktidel tasakaal. Paljunemisviisi mõjutab keskkond: aastaaeg, temperatuur, valgus, toitainetega varustatus, keemilised ained, konkurents; aga ka taime vanus. Olulisimaks teguriks on tolmeldamine. Fakultatiivset apomiksist indutseerib võõra taksoni õietolm. Sageli apomiksise kaasnemiseks on isassteriilsus, samas mõnikord areneb mingi kogus fertiilset õietolmu.

Ka näiliselt obligaatsetel apomiktidel võib harva esineda munaraku viljastamist. **100% apomiksis vaieldav**, väidetavalt esineb seda perek. *Taraxacum*, *Hieracium*, *Antennaria*, *Alchemilla* mõnedel liikidel.

Obligaatsel apomiktil peavad esinema järgmised tunnused:

- diplospooia
- isassteriilsus või lähedaste seksuaalsete liikide puudumine
- tolmeldatud ja tolmeldamata õie järeltulijad ühesugused
- meioos osaliselt või täiesti kadunud
- puuduvad seksuaalsed mutandid
- järeltulijad on ema kromosoomiarvu ja genotüübiga

Apomiksise toime, evolutsiooniline potentsiaal ja taksonoomia

Toime. Apomiksise positiivseks toimeks võib lugeda heteroosi (I põlvkonna hübriidide suurenenud elujõu) fikseerumist, heteroosi ei "lahjendata" sugulise paljunemisega järgmistes põlvkondades. Hübriidid, paljunedes apomiktiliselt, et ole enam steriilsed. Apomiktide paljunemine ei sõltu tolmeldamisest, seega ei sõltu see ilmast ega tolmeldajaliikide olemasolust keskkonnas. Diaspooide kauglevi on edukas – iga diaspoor, kui ta vähegi sobivatesse tingimustesse satub, võib panna aluse uuele populatsioonile. Ja milline kokkuhoid seksi hinnalt – pole tarvis välja arendada keerulist "reklaamiosakonda" tolmeldajate meelitamiseks, pole vaja kasvatada tolmukaid, mõnel juhul ka mitte keerukat emakkonda, (sugu)rakke ei raisata. Säilib kogu heterosügootsus, mis taimel olemas on ja mis muidu võiks iseviljastumise või getonogaamia käigus väheneda.

Pole head ilma halvata: apomiksise puhul puudub kasulike mutatsioonide rekombinatsioon, järelikult väheneb varieeruvus. Kui populatsioon koosneb ühe isendi järeltulijatest, on kõigil populatsiooni liikmetel üks genotüüp ning

selline populatsioon on ebaedukas muutuv keskkonnas (pole erinevaid genotüüpe, mis annaks adaptatsioonide tekkeks "materjali"). Ohtlik nähtus on ka kasutute (mitte letaalsete) mutatsioonide kuhjumine, mis sugulise paljunemise korral kiiresti "ära lahjendatakse".

Evolutsiooniline potentsiaal. Tegelikult on apomiktide geneetiline varieeruvus suurem kui üldiselt arvati, kuna nad on osaliselt seksuaalsed, või esineb neil ploidusega seotud paljunemisviisi tsükkel. Apomiksis võib hübriidiseerumisel tekkida ka korduvalt. Ühes kasvukohas võib kasvada palju apomiktseid liike (kloone), juhul kui esineb osaline seksuaalsus, on siis olemas kõik võimalused risttolmlemiseks. Mis peamine, isegi obligaatsetel apomiktidel ju mutatsioonid, autosegregatsioon, somaatiline krossingover, DNA amplifikatsioon või deletsioon, transposoonid jm. Seetõttu pole apomiksis evolutsiooni ummiktee, fakultatiivne apomiksis avab suuremaid evolutsioonilisi võimalusi. Mõned apomiktised rühmad püsinud väga kaua, näiteks mõned sõnajalad, *Rubus*. Mõned apomiktid on väga edukad - nt. *Taraxacum*.

Taksonoomia on väga problemaatiline. Apomiktelistes rühmades erinevate uurijate poolt eristatud liikide arv on sageli väga erinev: *Aphanes arvensis* 1, *Poa pratensis* 20,

Alchemilla 300, *Taraxacum*, *Hieracium*, *Rubus* 2000-3000 liiki.

Agaamse kompleksi liigirikkus sõltub: tugevalt tema uuritusest, kasutatavate tunnuste hulgast ja selgusest ning apomiksise tüübist ja selle mõistmisest.

Agaamsete komplekside puhul on liigikontseptsiooni suhtes 2 seisukohta:

- Ainus sobiv kategooria nende käsitlemiseks on liik, kuna madalamad kategooriad peaks omavahel ristuma. Samas liigi kategooria kasutamine eeldaks ka selgeid ja püsivaid morfoloogilisi erinevusi.
- Fakultatiivne apomiksis koos hübriidiseerumise, allopolidsuse ja hiaatuse puudumisega eeldab, et kogu agaamne kompleks üks liik, mille sees eristuvad kloonid, rühmad, vormid, rassid jm.

Agaamse kompleksi mudelrühmaks on *Antennaria*.

14. Liikide tekkimine

Liigitekke viisid

Liigitekke viise võib liigitada mitut moodi. Kui liigituse aluseks võtta liigitekke kiirus, siis on eristatavad kaks viisi – gradualistlik ja kvantliigiteke.

Gradualistliku liigitekke korral kogunevad evolutsioonilised muutused aste-astmelt, liigiteke toimub tasapisi. **Kvant-liigiteke** – kiiresti, lühikese aja jooksul tekib uus liik või liikide grupp. Muutus toimub väga järsult, seejärel uus liik vaid kohastub oma keskkonnaga. Enamasti on kvantliigitekke põhjuseks mingi mutatsioon.

Liikidevahelist ristumisbarjääri peetakse üheks liigi kriteeriumiks. Ristumisbarjäär baseerub geneetilistel erinevustel, mis ei lase uuritavatel rühmadel saada omavahel järglasi. Sellise geneetilise eristumise põhjuseks on takistatud või olematu geenisiire, tekkinud mutatsioonid jäävad ühe rühma piiresse ja kuivõrd need mutatsioonid on erinevates rühmades erinevad, kujunevadki välja geneetilised erinevused. Samuti on geenitriivi mõju väikestes rühmades suurem kui suurtes. Kui võtta liigitekki viiside eristamise aluseks populatsioonide eristumise (ristumisbarjääri) põhjused, on eristatavad allopatriline, sümpatriline ja parapatriline liigiteke. **Allopatriline (= geograafiline)** on selline liigiteke, kus liik jaguneb kaheks ja osad satuvad isolatsiooni füüsilise takistuse tõttu – vaadeldavate rühmade esindajad lihtsalt reaalselt ei kohtu (õietolm ei levi, levisid ei jõua teise populatsioonini) ega anna ka järglasi. **Sümpatrilise** liigitekke korral ei ole geograafilist eraldumist, vaid areaali piires kohastub üks osa organismidest teistsugusele ökoniššile, tekivad geneetilised erinevused ning aja jooksul tekib samuti ristumisbarjäär.

Parapatrilise liigitekke korral tekib uus liik areaali äärealal asuvast populatsioonist, mis ei ole emaliigist päris täielikult isoleeritud, lisaks toimivad veel geenitriiv ja looduslik valik, lõpuks tekib ristumisbarjäär.

Kui liigitekke viise vaadelda detailsemalt, siis saab eristada mõningaid alaliike (mudeleid).

Kui geenisiire populatsioonide vahel on takistatud geograafilise kauguse tõttu (populatsioonide vahemaa on suurem kui maksimaalne levimise vahemaa), ning kujuneb välja ristumisbarjäär, siis on toimunud **geograafiline liigiteke**. Barjäärideks, mis takistavad geenisiiret, võivad olla mäed, orud, veekogud (maismaaliikidel), maismaa (veeliikidel), liustikud, jääväljad, sood, lagedad alad, aga ka metsad jms. vaadeldavate organismide jaoks sobimatud alad. Suured maanteed, elurajoonid, tööstuspiirkonnad võivad samuti kujutada endast barjääri madala levikuvõimega liikide jaoks.

Geograafilise liigitekke mudelid.

Geograafiline liigiteke nõuab kahe populatsiooni eraldumist geograafiliselt, mis takistab ristumist (suur kaugus või füüsilised barjäärid). NB! Sõltub liigi skaalast. Seda peetakse enimlevinud liigitekke viisiks nii taimedel kui ka loomadel, selle kohta on palju tõendmaterjali. Liigiteke oleneb geneetilisest divergeerumisest kahe populatsiooni vahel. Vastavalt divergeerumise taseme tõusule saab täheldada polümorfisme-->lokaalseid rasse—geograafilisi rasse-->poolliike, alamliike-->bioloogilisi liike.

Geograafilisel liigitekkel on kolm peamist mudelit.

Klassikaline allopatriline mudel.

areaal laieneb, geograafiline barjäär jagab areaali kaheks, algab geneetiline divergeerumine, tänu geograafilisele barjäärile geenisiire väheneb või lakkab, tekib ristumisbarjäär, lõpptulemusena on olemas kaks võrdse areaaliga liiki. Liigiteke selle mudeli järgi on aeglane ning haruldane, võis olla tavalisem minevikus, kui organismide genoom oli lihtsam ning kliima ühtlasem.

Pioneeriefekti (rajajaefekti) mudel – uuele liigile paneb aluse väike eraldunud osapopulatsioon (isegi üks isend – nt kauglevi teel), sattudes

uude piirkonda, uude elupaika. Kuna geenisiire puudub ja esindatud on vaid väike osa terve liigi geenifondist, toimub geneetiline ja fenotüübiline divergeerumine ja kujuneb ristumisbarjäär. Selles protsessis on oluline, et allelisagedused rajajapopulatsioonis on erinevad terve liigi omadest – allelele on vähem ja nad on teistsuguste sagedustega. Lisaks on arvukus (mõneks ajaks) drastiliselt vähenenud ("pudelikael"), mis teeb geenitriivi mõju suuremaks. Uuel liigil on väike areaal. Palju tõestatud juhtumeid nt saartel või mäestikes, ka tänapäeval toimub selle mudeli järgi aktiivne liigiteke.

Perifeersete isolaatide mudel - parapatriline liigiteke, eelmiste mudelite vahepealne. Väikesed pool-isoleeritud areaali serva populatsioonid divergeeruvad geneetiliselt põhiareaali omadest ja on seetõttu valikule ja liigitekkeks "avatud" (kõikidest ei pruugi uusi liike tekkida).

Ökoloogiline liigiteke (sümpatriline või parapatriline) -

populatsioonid adapteeruvad järkjärgult erinevatele nišsidele. Niimoodi tekivad

sõsarliigid. Arvatavasti väga levinud, sest sageli on lähedastel liikidel eri ökonišid. Arvatavasti kaasnevad teised faktorid, mis võimaldavad või soodustavad divergeerumist ja isolatsiooni. Nt *Quercus*, *Viola*.

Aseksuaalne liigiteke – liigiteke

klonaalsetel, partenogeneetilistel organismidel. Mittesugulisel paljunemisel akumulatsioonid, ristumiste-klonaalsete perioodide vaheldumine tekitab täiendava varieeruvuse. Tekivad mikroligid, agaamsed kompleksid (hübriidsed), liikide eristamine on raske ja taksonoomia keerukas. nt *Taraxacum*, *Alchemilla*,

Rubus, sõnajalad.

Polüploidne liigiteke

Polüploidne liigiteke on nähtus, kus **uus liik võib tekkida põhimõtteliselt ühe põlvkonna jooksul** kiirelt ja spontaanselt kui isendi kromosoomistik (kahe)kordistub. Selline polüploid osutub tavaliselt diploidsest lähteliigist ristumisbarjääriga eraldatuks, sest triploidsed järglased pole enamasti viljakad (meioos häiritud). Kui aga tekkinud tetraploid juhtub endataolise partneri leidma (kasvõi oma vegetatiivse järglase), siis võib tekkida uus liik. Polüploidid on sageli steriilsed; viljakad polüploidid on tavaliselt liikidevahelised hübriidid - seda seetõttu, et kui ühe liigi kromosoomistikke mitmekordistada, siis võib meioos väga segi minna (kromosoomid hakkavad neljakaupa konjugeeruma). Polüploidset liigiteket tuntakse **peaaegu eranditult taimedel** (ja seejuures mitte vähe), polüploidsed loomad pole reeglina eluvõimelised.

Polüploid võib divergeeruda erinevate duplitseerunud lookuste „vaigistamisega”.

Polüploidne liigiteke võib kulgeda paralleelselt erinevates kasvukohtades.

Pea kõik maismaataimed iidsed polüploidid, kus toimunud geenide vaigistamine.

Olenevalt sellest, kas polüploidne kromosoomistik tekib ühe või mitme liigi kromosoomistikust, eristatakse vastavalt auto- ja ja allopolüploide ning auto- ja allopolüploidset liigiteket.

Autopolüploidne liigiteke (võib olla nii allopatriline kui ka sümpatriline) - toimub kromosoomistiku duplikatsioon. Algul on polüploid diploididega morfoloogiliselt sarnane, võivad olla füsioloogilised erinevused, hiljem toimub divergeerumine, kuna on ristumisbarjäär. Iseloomulik on duplikaatsetes lookustes allelide vaigistamine. Autopolüploidne liigiteke on harvaesinev, nt sõnajalgadel. De Vries 1905 leidis, et *Oenothera gigas* on *O. lamarckiana* tetraploid ($N=28$). Veel autopolüploide: *Adiantum pedatum*, *Epilobium augustifolium*, *Tolmeia menziesii*.

Allopolüploidne liigiteke (sümpatriline) - polüploidiseerumine toimub rasside- või liikidevahelisel hübriidil, mis muidu oleks steriilne. Kujuneb välja tetrasoomne pärilikkus, mis suurendab järeltulijate varieeruvust (nt võrrelge 2 hübriidse polüploidi $AAaaBBbbCCcc \times AAaaBBbbCCcc$, ja 2 diploidi, $AaBbCc \times AaBbCc$ gameetide variante). Mitmed tõestatud näited: *Draba*, *Polypodium*, *Tragopogon*. Allopolüploidne liigiteke on levinud nii sõnajalgadel kui ka õistaimedel, mõnikord tekivad keerukad allopolüploidised kompleksid, kus liikide eristamine raske.

Kromosomaalne liigiteke

Kromosomaalne liigiteke on sümpatriline, kiire väikestes populatsioonides toimuv liigiteke, kus

valik ja adaptatsioon ei mängi rolli. Kromosomaalse liigitekke erijuhud on homoploidne hübriidne liigiteke, kvant-liigiteke ja stasipatriline liigiteke.

Kvantliigiteke - väikeses isoleeritud (osa)populatsioonis toimuvad geneetilised muutused (kromosomaalsed mutatsioonid, alleeliasendused) väikese põlvkondade arvu jooksul. Geenitriiv võimendab neid muutusi. Nt *Clarkia*.

Stasipatriline liigiteke [Brown & Gibson 1983, p. 178] - areaali eri osades toimuvad erinevad kromosoommutatsioonid, mille tagajärjel kujunevad kromosomaalsed rassid eri piirkondades. Rassid ei ristunud, kuna ei saa moodustada elujõulisi gameete (kromosoommutatsioonid on suured mutatsioonid). Tekivad sõsarliigid. Liikide sel viisil tekkimine on tõestatud mõnedel putukaliikidel, taimedel esinemine pole teada.

Hübriidsatsioon taimerliigis, hübriidne liigiteke

Hübriidsatsioon on igasugune erinevate genotüüpide ristviljastumine, nii liigisisene kui liikidevaheline. Hübriidiseerumine on seotud teiste liigitekkeprotsessidega. Hübriidiseerumise teel tekivad geograafilised ja ökoloogilised rassid.

Hübriid – kahe erineva genotüübiga vanemorganismi järglane. Taimede hulgas on hübriidid tavalised. Hübriidi genotüüpsed ja fenotüüpsed tunnused võivad olla vanemliikide vahepealsed, aga neil võib esineda ka täiesti uusi tunnuseid, mis kummalgi vanemliigil puuduvad. Kui tekib hübriide, siis tavaliselt üldine varieeruvus suureneb. Näide Eestist: *Medicago varia*, laialt levinud taim, on sirp-lutserni (*Medicago falcata*) ja hariliku lutserni (*Medicago sativa*) hübriid. Taimeriigis on hübriidid tavalised: 47% õistaimedest ja 97% sõnajalgadest on hübriidid.

Introgressioon – hübriidi tagasiristumine vanematega, mis võib olla nii ühe- kui ka kahe-suunaline ja võib toimuda korduvalt. Järglane on tavaliselt ühe vanema sarnane, omades ka teise vanema geene ja tunnuseid. Introgressiooni on võimalik tõestada näiteks nukelaarse ja plastiidi genoomi võrdlemisel. Introgressioonil saadud järelkasvul võib olla laiem ökoloogiline amplituud võrreldes vanemliikidega, mis võib luua eeliseid konkurentsis, seega võib niimoodi ka uusi taksonid tekkida.

Homoploidne hübriidne liigiteke – uus liik tekib hübriidiseerumise tagajärjel ilma polüploidiseerumiseta, kromosoomiarv jääb samaks. Hübriidne liigiteke on võimalik siis, kui

vanemliikidel on puudulik reproduktiivne isolatsioon. Tavaliselt on tekkinud hübriid steriilne, aga järgnevates põlvkondades võib toimuda genoomi reorganiseerumine, ning seejärel võimalikuks muutunud iseviljastumine ja meiotiline rekombinatsioon loovad struktuurse homosügoodi, mis on vanemate suhtes steriilne, omasuguste suhtes fertiilne.

Tagasiristumine pole võimalik meioosi häirete tõttu. Tõestatud ca kümnel juhul, nt *Helianthus*, *Penstemon*, *Elymus*, *Nicotiana*, *Oryza* [Wolfe & Elisens 1993, AJB cover], tegelikult võib selliseid liike olla rohkem.

Teine võimalus on, et tekkinud hübriid hakkab paljunema apomiktiliselt või vegetatiivselt. Tekib süngameon -hübriidne kompleks, grupp organisme, mis on omavahel suguluses (geneetiliselt sarnased), kuid ei pruugi olla morfoloogiliselt erinevad ega kuuluda samasse perekonda. Nt *Salix* Euroopas.

Homoploidne hübriidne liigiteke võib toimuda hüppeliselt, lühikese aja jooksul.

Rekombinatsiooniline liigiteke -

ökoloogiline liigiteke algse hübriidisatsiooniga. Tavaliselt on need hübriidid isetolmlejad. Genoomi kujundab rekombinatsioon.

Looduses võib ühe liigi teket võib seletada mitu mudelit.

Liik loetakse tekkinuks, kui populatsioonid uuesti kontakteerudes enam ei ristut. Ristumist takistab ristumisbarjäär, mis realiseerub erinevate reproduktiivse

isolatsiooni mehhanismidena.

Reproduktiivse isolatsiooni mehhanismid.

Reproduktiivse isolatsiooni mehhanismid

piiravad geenisiiret divergentsete populatsioonide vahel.

Ruumiline ehk geograafiline isolatsioon on lihtne, esineb

valdavalt rassidel ja alamliikidel, mitte liikidel. Mõnel puhul võib ta olla liigitekke algus. Samuti võib selline isolatsioon olla ajutine. Ta ei ole geneetiliselt määratud, vaid on väline mehhanism.

Keskkonnaline ehk ökoloogiline isolatsioon kujutab endast

kohastumist erinevatele keskkonnatingimustele. Erinevad populatsiooni osad kohastuvad erinevatele keskkonnatingimustele ja kujunevad välja geneetiliselt erinevused, seega ka ristumisbarjäär. Näited: tamm (*Quercus*), iiris (*Iris*), kannikesed (*Viola*) [Ballard 1994, p. 140]. Paljudel juhtudel esineb selline isolatsioonimehhanism koos teiste mehhanismidega. See on samuti väline, kuid geneetiliselt määratud.

Reproduktiivne isolatsioon s.s. presügootsed mehhanismid – sügooti ei lasta tekkida: v

älditakse õietolmu sattumist emakasuudmele või viljastumist.

- **Ajaline** - lähedased liigid õitsevad erineval aastaajal (*Hamamelis*, *Viola*), või siis erinevatel kellaaegadel ööpäeva lõikes (*Oenothera*)
-
- **Etoloogiline** - õiestruktuuride erinev areng, muster jms. (*Impatiens*, *Viola*) erinevad tolmeldajad (nt lähedasi liike tolmeldavad erinevad putuka- või linnuliigid)
- **Mehhaaniline** - õite erinevad struktuurid, siis võib olla isegi sama tolmeldaja. Õiestruktuurid võivad nt, õietolmud tolmeldaja kehal ruumiliselt eralda nt *Polygala*, *Viola*
- **Gameetne** - tolmutera ei idane või idanemine katkeb (isesobimatus)

Reproduktiivne isolatsioon s.s. postsügootsed mehhanismid – sügoot tekib, kuid pole elujõuline.

- **Postsügootne sobimatus** - sügoot sureb enne seemne valmimist või embrüo ei ole idanemisvõimeline
- **Hübriidide eluvõimetus** – F1 embrüo idaneb, kuid ei saa suguküpseks

- **Hübriidide alakohasus** - F2 nõrgad, haigustundlikud jms, taimedel tavaline
- **Hübriidide steriilsus** – isend saab suguküpseks, kuid suguorganid või gameetid pole funktsionaalsed. Steriilsus võib olla **geenne** - laialt levinud, põhineb kahe või enama "komplementaarse" geeni sobimatusel; **kromosomaalne** - kromosoomide struktuursed erinevused, mis ei lase meioosi (viljastumist) toimuda nt *Clarkia*; **tsütoplasmaatiline** tuuma ja organellide geenid ei sobi kokku. nt *Solanum*.

Erinevate isolatsioonimehhanismide järgnevus liigitekkel

Looduses ilmneb tekkivate liikide vahel kõige tüüpilisemalt esimesena

ruumiline isolatsioon, aga ühtlasi on see kõige nõrgem isolatsioonimehhanism. Edasises liigitekkeprotsessis järgneb ökoloogiline isolatsioon, olles natuke tugevam ning esinedes peaaegu kõikide lähedaste liikide vahel.

Presügootsed isolatsioonimehhanismid kujunevad välja siis, kui ruumiline ja ökoloogiline on olemas (siis saab kujuneda vastav geneetiline baas). Need mehhanismid on tugevaimad, ja esinevad enamikul liikidel.

Postsügootsed isolatsioonimehhanismid arenevad vaid vajadusel, nad on nõrgemad, "kallimad" (kulutatakse hulk ressursse isendile, on elujõuetu või viljatu), "back-up"ina on nad siiski laialt levinud.

Tavaliselt, kui vaadelda mingeid konkreetseid geneetiliselt lähedasi liike, on üks mehhanism domineeriv ja teised kaasnevad. Aga on ka võimalik, et üks mehhanism indutseerib teise, samuti võib üks mehhanism teise välistada.

Liigikontseptsioonid

Morfo(tüpo)loogiline ehk feneetiline ehk essentsialistlik. Ühe liigi isendid on morfoloogiliselt sarnased (*sensu lato*) ja divergeerunud (hiaatus) konstantsete tunnuste poolest. Seda kontseptsiooni kasutas juba Aristoteles, kaasaegsel kujul on seda väljendanud Sneath & Sokal (1973).

"Species are the smallest groups that are consistently and persistently distinct, and distinguishable by ordinary means." (A. Cronquist)

Morfoloogiline liigikontseptsioon on eelkõige praktiline, selle alusel defineeritud liike on võimalik üldjuhul väikese vaevaga eristada. Probleemid: fenotüüpse ja genotüüpse varieeruvuse ning reproduktiivse isolatsiooni mitteüksühene vastavus, varjatud liigid (sibling species, cryptic species). Varjatud liikide all mõistetakse morfoloogiliselt väga sarnaseid liike mille vahel siiski eksisteerib ristumisbarjäär.

Bioloogiline ehk isolatsioonistlik ehk geneetiline. Liik on populatsioonide kogum, mis tegelikult või potentsiaalselt ristuvad, ning teiste selliste kogumite suhtes toimib reproduktiivne isolatsioon; Mayr 1963, 1968, 1982.

“Species is a group of interbreeding populations which are reproductively isolated from other such groups.” (E. Mayr)

Evolutsiooni seisukohalt on selline liigikontseptsioon põhjendatud ja hea. Probleemid: tegelikku infot ristumistest-mitteristumistest on vähe, lisaks tavalistele suguliselt paljunevatele liikidele on olemas ka aseksuaalsed liigid, ökoloogilised liigid, fenotüüpsete erinevustega ristuvad liigid, tegelikkuses on geenisiire sagely piiratud (populatsioonid võiks edukalt ristuda, aga tegelikult nad seda ei tee), varjatud liigid praktilises süstemaatikas.

Fülogeneetiline. Ühe liigi moodustab monofüleeetiline isendite grupp, kõik ühe esivanema järeltulijad, kellel esinevad ühesugused sünapomorfised tunnused (Mishler & Donoghue 1982). Probleemid: evolutsioon pole alati monofüleeetiline ja parsimoonne, vaid diskreetseid tunnused, populatsiooni-liigi dünaamika on metodoloogiliselt raske.

Evolutsiooniline. Liik on populatsioonide genealoogiline jada (lineage), millel on sõltumatu evolutsioon ja ökonišš (Grant 1971)

“An evolutionary species is a lineage (an ancestral-descendent sequence of populations) evolving separately from others and with its own unitary evolutionary role and tendencies.” (G. Simpson).. Evolutsiooniline kontseptsioon võimaldab kombineerida morfoloogilise ja bioloogilise kontseptsiooni häid külgi, kuid praktikas on ta keeruline.

Ökoloogiline. Liik on kloonide või populatsioonide genealoogiline jada (lineage), millel on minimaalne spetsiifiline ökonišš (adaptiivne tsoon) (Turesson 1922, van Valen 1976, Andersson 1990).

“A species is a lineage (or a closely related set of lineages) which occupies an adaptive zone minimally different from that of any other lineage in its range and which evolves separately from all lineages outside its range.” (Van Valen)

Ökoloogiline liigikontseptsioon on evolutsioonilise laiendus, eeldab nišside uurimist. See on vähem levinud võrreldes eelnevatega. Piiravad tegurid: takistatud geenisiire, stabiliseeriv valik, ajaloolised, arengu- või ökoloogilised piirangud. (Slobodchikoff 1976, Templeton 1989).

Feneetiline. Liik on morfoloogiliselt sarnaste isendite grupp, eraldatud teistest samasugustest gruppidest morfoloogilise “kuristikuga”. Probleemid: alati pole morfoloogiline „kuristik“ tuvastatav, aga ristumisbarjäär on siiski olemas. Sobib hübriidsete apomiktiliste komplekside käsitlemiseks, nagu vaarikas (*Rubus*), viirpü (Crataegus).

Geneetiline. Liik on populatsioonide grupp, mis on omavahel geneetiliselt saranased ning teistest sellistest gruppidest geneetiliselt erinevad. Sisuliselt kordab feneetilist kontseptsiooni geneetilisel tasemel, niisiis ka probleemid analoogilised. Võimaldab eristada liike ainult geenijärjestuste alusel, kasutatakse mükoriisaseente uurimisel nt.

Paleontoloogiline. Tunnistab fossiilsest materjalist tuvastatavaid liike. On kasutatav ainult paleontoloogias.

Kolm vaatepunkti liikide kirjeldamisel, paratamatud vastuolud

Liike on vaja täpselt määratleda mitmel eesmärgil.

Taksonoomilisest (süsteematika) seisukohast on oluline mõistlik ja loogiline eluslooduse süsteem ja võimalus kiiresti tuvastada organismi liigikuuluvus. Sellest seisukohast hea süsteem on praktiline ja mugav kasutada, aga morfoloogiline kontseptsioon alahindab varieeruvust – niimoodi ei saa kõiki liike päris õigesti kirjeldada.

Evolutsiooni seisukohalt on oluline mõista evolutsiooniprotsesse, mis on põhjustanud liigi tekke ja mis seda alal hoiavad; võetakse arvesse ka geoloogilist (paleontoloogilist) konteksti. Samas on evolutsiooni käiku väga raske tuvastada - evolutsioon ei kulge sugugi alati monofüleetiliselt ja parsimoonselt. Aseksuaalsus, autogaamia, polüploidia, hübriidisatsioon jm on sageli keerukalt kombineerunud.

Kladistika seisukohalt on oluline tuvastada ja kirjeldada monofüleetilised rühmad ning võimalikult tõepärane fülogeneesipuu. Kladistilisel analüüsil saadud rühmadele on sageli raske leida „silмага nähtavaid“ ühiseid tunnuseid.

Evolutsionism, süsteematika ja kladistika on erinevate eesmärkidega, lisaks kasutavad nad ka erinevaid andmeid ja metoodikat. Sellest tulenevad vastuolud.

Taksonoomia ja evolutsiooni vastuolud. Ükski liigikontseptsioon ei saa hõlmata kogu varieeruvust (molekulaarsest kuni liini varieeruvuseni) kõigis eksisteerivates taimerühmades. Praktiline süsteem ei saa kirjeldada „silmale nähtamatut“ mitmekesisust. Paljude taimerühmade kohta on ka andmeid liiga vähe, et saaks kasutada midagi muud kui morfoloogilist kontseptsiooni.

Kladistika (fülogeneetika) ja evolutsionismi vastuolud. Monofüleetilisuse nõue ei arvesta rajajaefekti ja perifeersetes isolaatide mudeliga – niimoodi tekkinud liiki kladistika seisukohast nagu polekski olemas. Evolutsioon ei kulge alati monofüleetiliselt ja parsimoonselt, üks või mõlemad eeldused on ikka rikutud sõltuvalt algoritmist. Samuti ei sobi kladistilistesse mudelitesse aseksuaalsed, polütüüpilised ja hübriidiseerumise teel tekkinud liigid.

Kui üht ja sama taimerühma käsitleda taksonoomilisest, evolutsioonilisest ja kladistilisest vaatepunktist, on tulemused täiesti erinevad.

Evolutsionism, kladistika ja süsteematika on seega vastuolus: praktiline süsteem ei võimalda liike kirjeldada evolutsioonilisest (fülogeneetilisest) seisukohast; vastupidi jälle, kui liigid on kirjeldatud evolutsiooni ja kladistika seisukohast täpselt, ei ole neid võimalik kergesti määrata.

Miks liigid eksisteerivad?

3 võimalikku põhjust:

- liigid on stabiilsed mittepideva mateeria seisundid
- liigid on adaptatsioonid diskreetsetele ökoniššidele (adaptiivne radiatsioon)

- reproduktiivne isolatsioon tekitab hiaatusi, mistõttu taksonid evolutsioneeruvad sõltumatult.

Liigisisene varieeruvus

Taimed, mis kuuluvad ühte liiki, on omavahel sarnased, aga mitte identsed. Individuaalseid ja väiksematele gruppidele omaseid erinevusi on täheldatud iga liigi sees. Need erinevused kokku moodustavadki liigisisese varieeruvuse. Liigisisene varieeruvus võib olla pidev või diskreetne. **Pidev varieeruvus** esineb näiteks siis kui taimeliigile on iseloomulikud lineaalsed kuni lineaalsüstjad lehed, kusjuures ka kahe kuju vahepealsed variandid on olemas. **Diskreetne varieeruvus** esineb siis, kui mõnel tunnusel on liigisiselt mitu sõltumatut seisundit, näiteks esineb punane, valge ja roosa õievärv.

Liigisisene varieeruvus võib olla täheldatav nii populatsioonide sees kui ka populatsioonide vahel. Populatsioonidevahelisest geneetilisest varieeruvusest on juttu loengus nr 12.

- **Geograafiline** varieeruvus esineb populatsioonide vahel, ta võib olla klinaalne ühe või mitme tunnuse suhtes, see tähendab, et tunnus(ed) muutuvad kindlasuunaliselt vastavalt mingi keskkonnateguri muutumisele, nt mida kuivem kasvukoht, seda väiksem taim. Aga need kliinid võivad olla suunatud ka geoloogiliste või ökoloogiliste mõjurite järgi. Geograafiline varieeruvus võib olla ka mosaiikne.
- **Ökotüüpne varieeruvus** – keerukas mitmetunnuseline varieeruvus. Ökoloogiline varieeruvus võib olla seotud fenotüüpse plastilisusega, aga võib ka tähendada, et geneetiliselt määratud tunnused adapteerunud kohalikule keskkonnale ning jäävad püsima, kui erinevaid ökotüüpe kasvatatakse ühesugustes tingimustes. Olulisi uurimusi ökotüüpse varieeruvuse kohta: Turesson – hunditubakad (*Hieracium*, uuris liival, metsas ja kaljudel kasvavaid hunditubakate rasse) ja kortselehed, Clausen, Keck and Hiesey (*Potentilla glandulosa* kohastumine erinevatele kõrgustele ja mikrokliimale).
- Kui liigisiselt esineb mitu erinevat kromosoomiarvu, on tegu **kromosomaalse varieeruvusega**. Hea näide on kivi-imar (*Polypodium vulgare*): liigi sees esinevad autopolüploidid rassid, nt diploidid (2n), tetraploidid (4n), heksaploidid (6n) ja ka vahepealsed variandid; need on erineva levikuga. Morfoloogiline erinevus lehtedes on pidev. Teine näide - aneuploidid liigil *Claytonia virginica*, 2n = 14-19!
- **Molekulaarne geograafiline varieeruvus** esineb siis, kui genotüüp muutub liigisiselt vastavalt mingi geograafilise näitaja muutusele. Üldiselt on nii, et kui molekulaarne varieeruvus esineb, siis on tavaliselt täheldatav ka suur populatsioonisisene ja geograafiline varieeruvus. Tähelepanuväärne on, et molekulaarne varieeruvus ei ole enamasti kooskõlas morfoloogilise varieeruvusega. Molekulaarse variatsiooni muster vastab tavaliselt regionaalsetele geoloogilistele sündmustele.

Liigisisesed taksonoomilised ühikud

Kuna liigisisene varieeruvus on vaieldamatult olemas, on püütud seda ka süstematiseerida. Bioloogilise liigikontseptsiooni kohaselt liigisisesed üksused ristuvad omavahel. Tunnustatud üksused, mida saab liikide sees eristada, on järgmised:

- vorm - harva, esineb kultuurtaimede puhul; nt albiino;
- varieteet - nõrgalt morfoloogiliselt ja ökoloogiliselt eristunud populatsioon (või populatsioonide grupp), üleminekuline teiste populatsioonidega, geograafiliselt võib olla nõrgalt eristunud või ka mitte, pole oma areaali;
- alamliik - morfoloogiliselt ja geograafiliselt eristunud populatsioonide kogumik, kui on üleminekud, siis ainult kitsas kontaktsoonis, omab areaali.

Allikad

1. Judd & Campbell 2002, Plant Systematics - a Phylogenetic Approach.
2. Michael G. Simpson 2010. Plant Systematics.
3. Bremer, Bremer & Thulin 2003, Introduction to Phylogeny and Systematics of Flowering Plants.
4. Wilson N. Stewart, Gar W. Rothwell, 2009. Paleobotany and the evolution of plants.
5. K.J. Willis, J.C. McElwain, 2002. The evolution of plants.
6. Masing, V., 1970. Botaanika II
7. Parmasto, E., 1996. Biosüsteemata teooria ja meetodid
8. Weising, K., Nybom, H., Wolff, K., Kahl, G., 2005. DNA fingerprinting in plants
9. Angiosperm Phylogeny Website
<http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html>
10. Eestikeelsete taimenimede andmebaas <http://www.ut.ee/taimenimed/>
11. Virtual Paleobotany Lab
<http://www.ucmp.berkeley.edu/IB181/HpageIB181.html>
12. Flora Europea <http://linnaeus.nrm.se/flora/>
13. Taimenimede otsing internetis <http://tropicos.org/NameSearch.aspx>
14. Laamtektoonika õppematerjal
<http://gaia.gi.ee/teaching/laamtektoonika.swf>
15. Botaanika mõisted et.wikipedia.org/wiki/botaanika_mõisteid