Evolucija flore i paleoflore na području Europe

Mehmedović, Azra

Undergraduate thesis / Završni rad

2016

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:661188

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-25**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

Prirodoslovno-matematički fakultet
Rooseveltov trg 6,10000 Zagreb, Hrvatska

Evolucija flore i paleoflore na području Europe
Evolution of flora and paleoflora in Europe

Azra Mehmedović
Mentor: Mirjana Kalafatić

Zagreb, 2016.

Sadržaj

1.Uvod....3

2.Rasprava....4

2.1Prekambrij....4

2.2.Paleozoik....4

2.3.Mezozoik....8

2.4.Kenozoik....14

2.5.Kvartar....25

3.Zaključak....27

4.Literatura....28

5.Sažetak....30

6.Summary....30

1.Uvod

Radi temeljitog shvaćanja biljne prošlosti Europe, potrebno je sagledati povijesni razvoj biljaka i europskog kontinenta. Biokemijske analize i biometrijske konstrukcije filogenetskih stabala doprinose dubljem uvidu u srodstvene odnose porodica. Međutim, brojni su redovi ostali taksonomski nesvrstani još od najranijih fosilnih pronalazaka i klasifikacija početkom 19. stoljeća. Razlike u imenovanju, očuvanosti fosila i metodama koje su razni znanstvenici primjenjivali dodatno otežava shvaćanje razvitka flore na većoj skali.Florna prošlost Europe počinje samim nastankom biljaka. Formiranje kontinenta diktira rasprostranjenje i raznolikost paleoflore, mijenjajući reljefni raspored, klimu, vlažnost i temperaturu. S druge strane, razvitak i evolucija biljaka oblikuje kopnenu površinu oko njih.

2.Rasprava

2.1.Prekambrij

Sve taksonomske kategorije biljaka evoluirale su iz fotosintetskih zelenih algi koje su mogućnost fotosinteze razvile prije 3 milijarde godina. Ovakvi organizmi razvili su se u vodenim sredinama, ali na temelju pojačane istrošenosti litosfere pretpostavlja se da su kolonizirale kopno gdje su virusi, bakterije i arheje imale ulogu preživača, parazita i saprofita. Sastav tla mijenja se ulaganjem organskih tvari nastalih kao produkti metabolizama sudionika ovog hrandibenog lanca, te iz mrtvih organizama. Ispiranje stijenja povećava topljivost biljnih nutrijenata iz tla poput kalcija i magnezija, a djelovanje mikroorganizama pospješuje cirkulaciju ostalih imobiliziranih elemenata poput željeza i fosfora. Na ovaj način površina kopna dobiva predispozicije za razvoj biljaka (Raven 2000). Iako su prekrivali veliku površinu, pretci biljaka nisu fotosintezu vršili u dovoljnoj mjeri da bi imala utjecaja na atmosferski sastav. Stoga se čvrstim dokazom za postojanje prvih pravih biljaka smatra promjena u količini atmosferskog kisika. Iako postoje praznine u evolucijskoj povezanosti prelaska iz biljnih predaka u prve prave biljke, npr. razlike u životnom ciklusu i strukturama, smatra se da su iz zelenih algi razvile Bryophyta.

2.2.Paleozoik

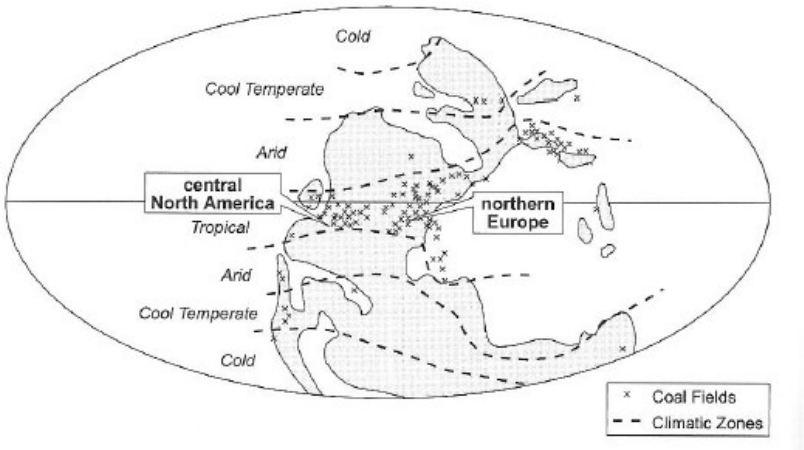
Prve prave biljke, u obliku pripadnika Bryophyta, evoluirale su u krajem proterozoika dakle prije 815 do 568 milijuna godina i to tako da su prvo divergirale jetrenjarke, zatim mahovine, te u kambriju parožine (Clarke 2011). Ovakva flora je uniformno prisutna uz obalna kopna jer je životni ciklus tih biljaka nerazdvojno povezan s vodenom sredinom. Biljke prekrivaju one dijelove kopna gdje je prethodno ispiranje stijena i djelovanje mikroorganizama ostavilo dovoljno plodnog tla nad tvrdim stijenama. U ovo vrijeme kontinentalna površina od koje će nastati Europa povezana je u veliku masu s ostalim kontinentima čineći Pannotiu, a zatim superkontinent Gondwanu. Sofisticiranije, prve vaskularne biljke Lycopodiophyta iliti crvotočine, pojavljuju se na prelasku iz ordovicija u silur prije 440 milijuna godina. Daljnji razvoj sporofita i nezavisnosti istog od gametofita, heterosporije i raznih molekularnih mehanizama prilikom ranog razvitka doprijenosi daljem prodoru biljaka u kontinentalna područja (Bennici 2008). U siluru se pojavljuju prve prave vaskularne biljke – psilofiti. Karakteristične su rodovi *Yarravia* i *Zosterophyllum*.

Kako kroz silur i rani devon biljke rastu i razvijaju se na kopnu tako djelovanjem svojeg metabolizma proširuju količinu dostupnog plodnog tla nad kamenitim slojem što omogućuje daljnji rast korijenskog i provodnog sustava – rast u širinu i duljinu tj. nastanak prvih šuma. Prelazak u devon označuje kraj dosadašnjeg arheofitika, koji je

trajao od postanka fotosinteze, te početak razdoblja paleofitika. Iz istog, vjerojatno psilofitnog, pretka kao Lycopodiophyta evoluiraju i prve lisnate biljke Euphyllophyta, a u kasnom devonu prije 380 milijuna godina divergiraju u Monilophyta i Spermatophyta. Najstarijim pretkom Monilophyta tj. paprati zasada se smatra rod Ibyka, a najstarijim pretkom Spermatophyta tj. sjemenjača smatra se rod *Crossia* (Pryer 2004). Pojavljuju se preslice, te se njihovim najstarijim fosilom smatra vrsta *Pseudobornia ursina*. Također se pojavljuje rod crvotočina *Sphenophyllum* koji je na balkanskom području pronađen na granici Bugarske i Srbije u naslagama iz razdoblja perma, te u Hrvatskoj u naslagama iz razdoblja karbona (Herak 1963).

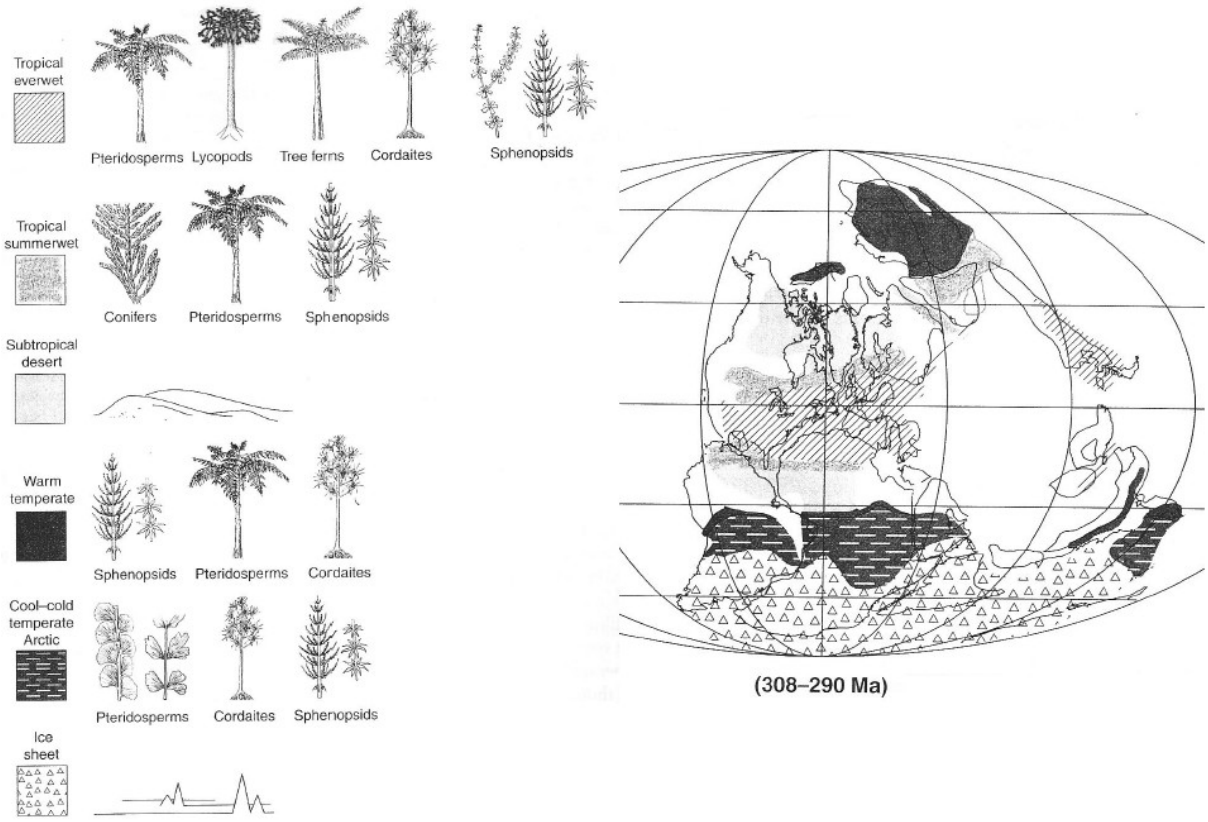
Dok je do sada prisutna debljina plodnog tla bila dvadesetak centimetara, u kasnom devonu se zbog proporcionalnog odnosa razvitka korijenskih sustava i nastanka plodnog tla ta debljina naglo povećava na više od jednog metra. Takve drastične promjene omogućene su razvojem velikih vrsta vaskularnih biljaka poput paprati *Rhacophyton*, a poglavito pripadnika Pragymnospermatophyta poput roda *Archaopteris*. Ovakav razvoj flore na globalnoj skali povećava primarnu produkciju što pogoduje razvitku kopnene faune, a također zbog razvoja korijenja i općenito veće biljne površine dolazi do ujednačavanja utjecaja padalina npr. ustaljuju se tokovi kopnenih voda (Algeo 2000). Neki znanstvenici smatraju da je širenje paleflore uzrokovalo izumiranje morske faune. Kao što je već spomenuto, povećava se količina primarne produkcije tj. količina organskog ugljika u ekosustavu. Uz to veća količina dostupnog plodnog tla sa organskim ostatcima čini više karbonata dostupnim za ispiranje u mora. Ove dvije posljedice širenja kopnene paleoflore stvaraju priljev organskog ugljika i anorganskih karbonata u obalne vode što uzrokuje eutrofikaciju. Promjena ciklusa kruženja ugljika tj. njegova povećana fiksacija uzrokuje smanjenje atmosferskog ugljikovog dioksida što je moglo dovesti do globalnog zahlađenja. Niže temperature, smanjenje razine mora i stvaranje glacijala dovode do masovnog izumiranja morske faune (Algeo 1995). U svakom slučaju, bile ove teorije valjane ili ne, kao dodatni dokaz postojanja šuma i njihovog utjecaja smatra se smanjenje atmosferskog ugljikovog dioksida čija se razina od kraja silura do kraja devona snižava čak petnaest puta. Iako Europa kao kontinent još nije formirana valja spomenuti da se paleoflora u devonu sastoji od prethodno navedenih vodeno-zavisnih vrsta koje su popunjavale prostore oko mora, ušća, riječnih obala i između bliskih vodenih površina, dok su također uz vodu, no malo udaljenije obitavale velike vaskularne biljke. Njihovi fosili danas su vidljivi u Estoniji, Latviji, te Engleskoj gdje se čak pronalaze fosili mikorize. U Škotskoj se nalazi bogato nalazište flore devona u sedimentu roznaca gdje prevladavaju psilofiti poput rodova *Rhynia, Hornea, Cooksonia, Psilophyton, Asteroxylon* uz alge i gljive. U Njemačkoj su pronađeni fosili vrste *Hyenia elegans* i *Calamophyton primaevum*, preslice više od pola metra. Crvotočine su zastupljene rodom *Leclerqia* koji je pronađen u Belgiji, te rodom *Barrandeina* pronađenom u Češkoj.

U karbonu dolazi do daljnjeg razvitka, te pripadnici svih porodica rastu u visinu i širinu zbog iznimno povoljnih uvjeta u vidu tople i vlažne klime. Red Lepidodendrales sa rodovima *Lepidodendron* i *Sigillaria* doseže za crvotočine gigantske veličine – promjere veće od jednog metra i visinu višu od trideset metara. Štoviše, ovo je period Zemljine povijesti u kojem je postignuta najveća pokrivenost šumama. U ovo vrijeme od golosjemenjača divergiraju četinjače Coniferophyta poput roda *Walchia* (Pryer 2004). Prevladavaju golosjemenjače i njihovi srodnici *Cordaites, paprati Medullosa, Neuropteris, Asterotheca* i *Psaronius* visine do deset metara, preslice *Calamites* i *Equisetites* visine od pet do petnaest metara s promjerom od jednog metra, crvotočine *Paralycopodites* i *Lepidophlois*, te slične vrste gigantskih veličina za njihove današnje srodnike npr. vrste roda *Lepidophlois* rastu do visine od četrdeset metara, dok su današnje crvotočine najviše visoke par centimetara. Ugljen ovih vrsta i danas se vadi u Engleskoj, Njemačkoj, Belgiji i Norveškoj (Sl. 2.), a u Glasgowu je moguće vidjeti jedanaest očuvanih trupaca roda *Lepidodendron*, međutim još se nemože govoriti o europskoj distribuciji zbog brojnih fluktuacija u kontinentalnim dijelovima koji će tek uslijediti.



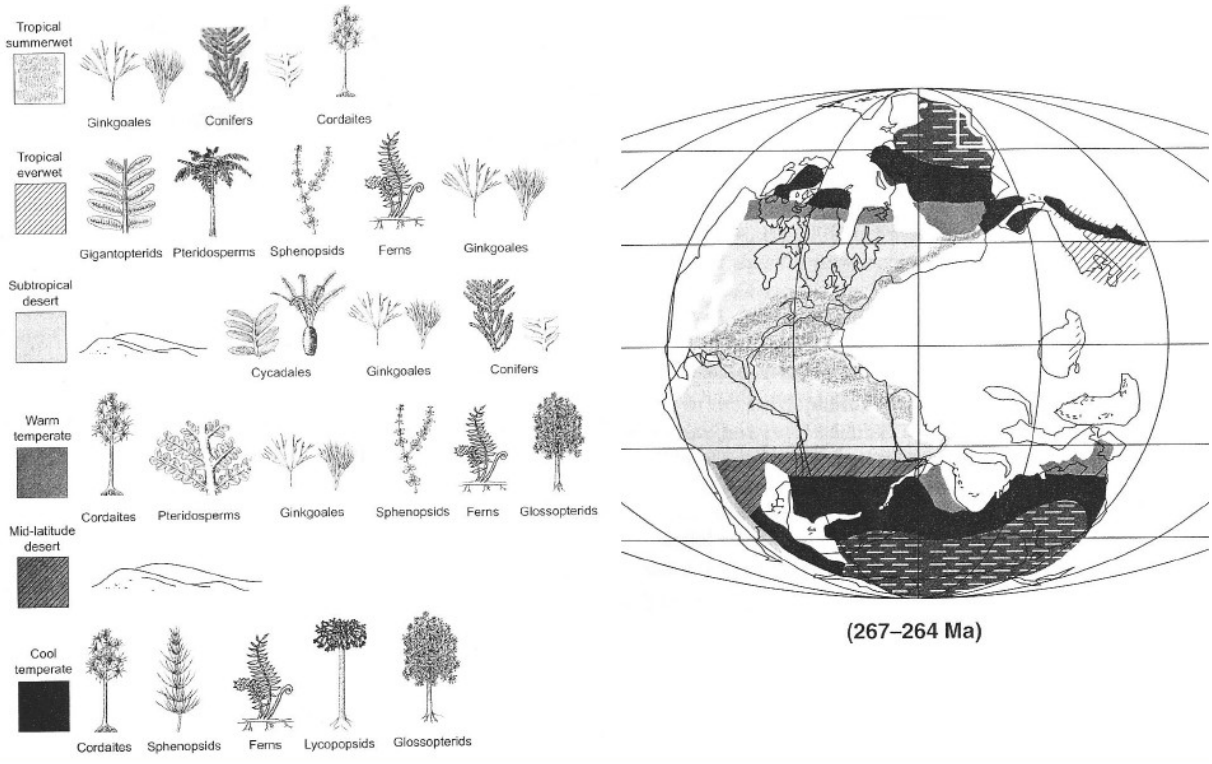
Slika 2. Tijekom karbona kontinentalne ploče formiraju Pangeu. Najveća koncentracija ugljena formira se u tropskom pojasu.

Krajem karbona, prije 305 milijuna godina dolazi do izumiranja brojnih biljnih i životinjskih vrsta vjerojatno kao posljedica glacijacije južnog dijela Gondwane. Klima budućeg euroazijskog područja postaje hladnija i suša što ne pogoduje daljnjem rastu dotadašnjih šuma Lycopodiophyta, te ih zamjenjuje manje raznolika flora ranih golosjemenjača i paprati stablašica (Sl. 3.). Ovakva flora znatniji rast doživjet će kroz daljnje povećanje aridnosti klime koje će uslijediti u permu. Šumska područja smanjena su na izolirane otoke okružene povremeno suhim staništima. U potkrepu ovoj činjenici idu sve manji pronalasci nakupljenih trupaca npr. brana koje bi se inače redovno stvarale u riječnim tokovima, te mijenjale smjer istih (Gibling 2012). Naravno, aridnija klima utjecala je i na simbiotski odnos kopnenih voda i biljaka prisutan tokom cjelokupne florne evolucije. Manjak i mijenjanje tokova nadzemnih voda prisiljava adaptaciju biljaka prema izmjeni generacija nezavisnoj o vodi.



Slika 3. Opći prikaz rasprostranjenosti paleoflore kasnog karbona – prije 308 do 209 milijuna godina.

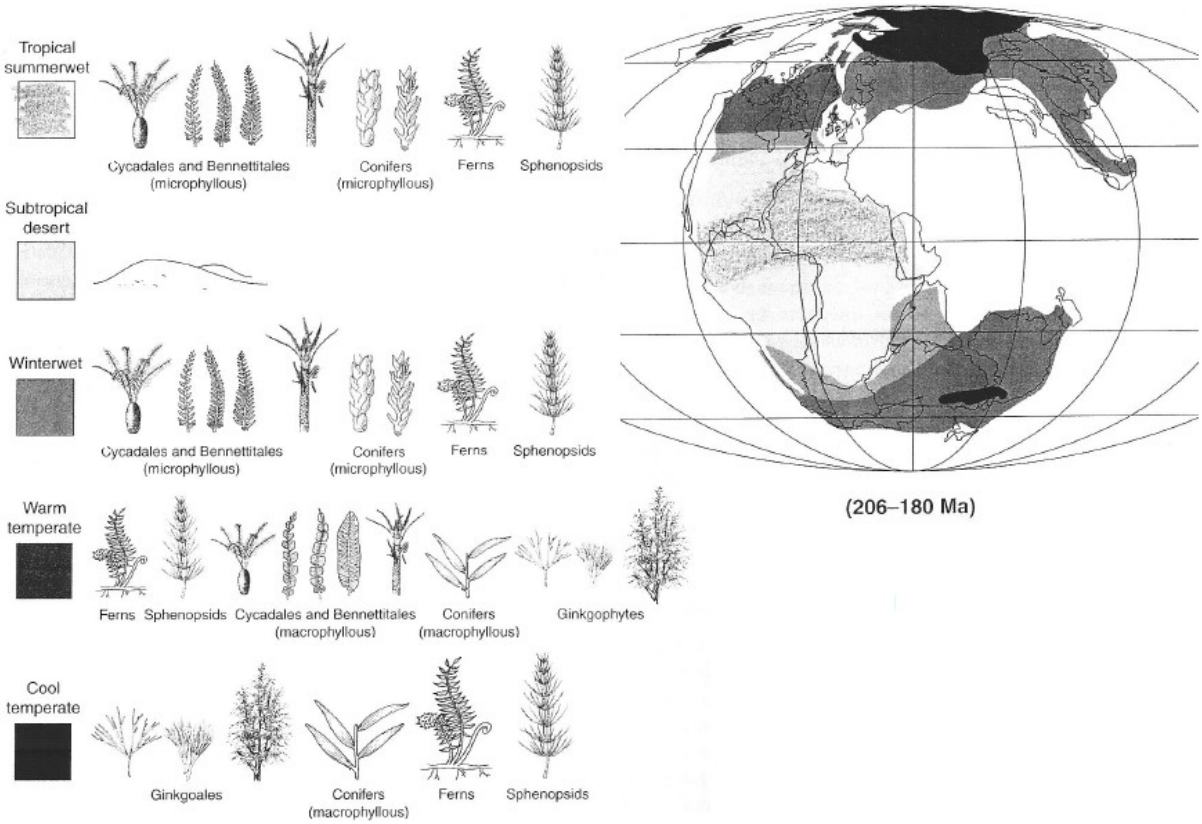
Početkom perma kontinentalne ploče se polako primiču i čine superkontinent Pangeu. Kao posljedica klima postaje suša i vruća što dovodi do toga da kontinentalne šume prelaze u pustinjska područja (Sl. 4.). Također, razvoj kopnene faune omogućen florom dovodi životinje do točke gdje njihova prehrana tj. predacija postaje problem daljnjem razvitku biljaka, te se moraju razviti obrambeni mehanizmi poput trnja i otrova. Brojne vrste ne odolijevaju ovoj kombinaciji promjena uvjeta, pa postupno izumiru crvotočine i preslice stablašice te daju mjesta većoj raznolikosti i razvitku golosjemenjača, te njihovoj postupnoj dominaciji. Raširene su šume roda *Glossopteris*, u čijem niskom sloju prevladavaju preslice roda *Phylloteca*. Fosili ove flore danas su vidljivi u Njemačkoj i Francuskoj.



Slika 4. Opći prikaz rasprostranjenosti paleoflore srednjeg perma – prije 267 do 264 milijuna godina.

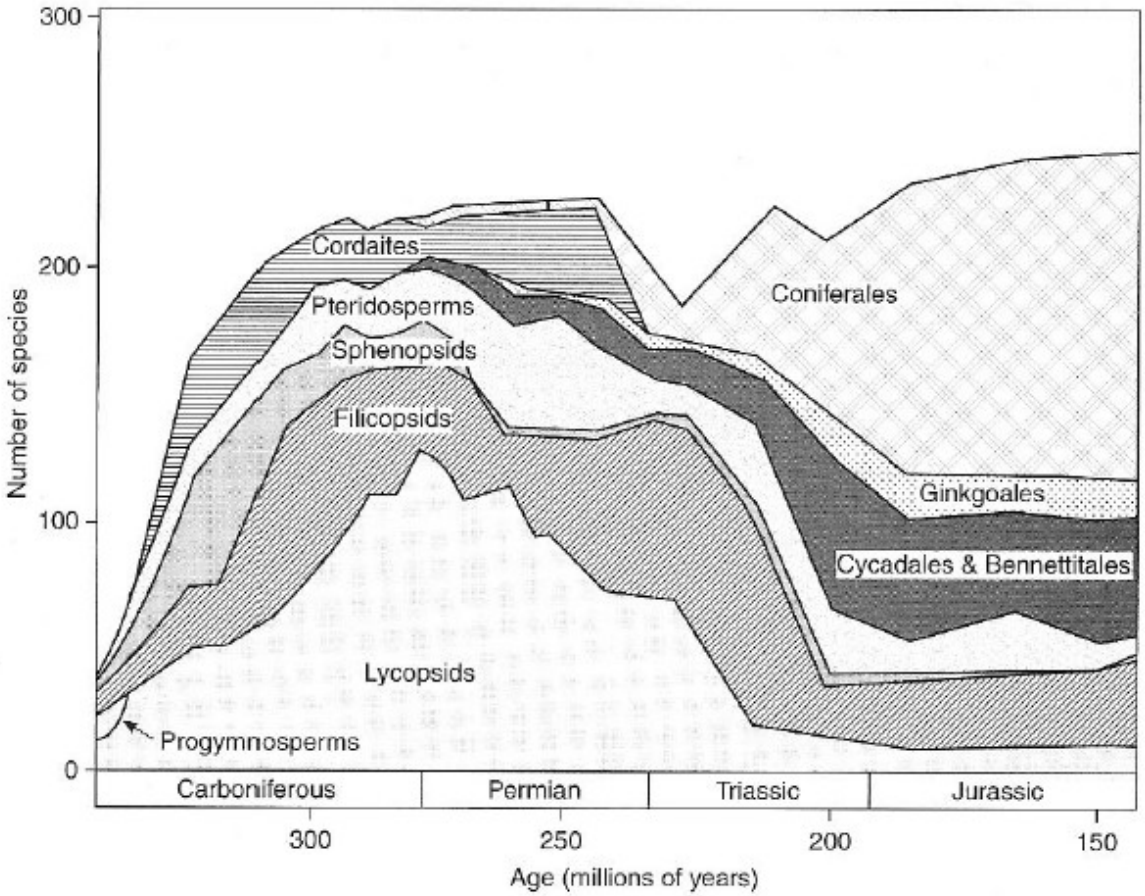
2.3.Mezozoik

Na prelasku u trijas zbog vjerojatnog udara meteorita dolazi do masovnog izumiranja faune, dok raznolikost flore nije toliko zahvaćena, već samo njezin prostorni raspored. Također, paleofitik završava, a počinje razdoblje mezofitika. Vrste su većinom očuvane, no izumiru široko rasprostranjene šume roda *Glossopteris* i sličnih gorostasnih paprati poput Gigantopteridales. Također, izumire zadnji srodnik reda Lepidodendrales – niska crvotočina *Isoetes beestonii*. Izmjenjuju se periodi rasta šuma paprati i golosjemenjača, njihovo umiranje, zamjenjivanje crvotočinama poput roda *Pleuromeia* kao rekolonizatorima, te postupna ponovna dominacija golosjemenjača. Ovakvi ciklusi višestruko se ponavljaju tijekom graničnog masovnog izumiranja na prelasku u trijas, a šume paprati i golosjemenjača oporavljaju se nakon 4 do 5 milijuna godina. Spor oporavak uzrokovan je nepovoljnim uvjetima nakon izumiranja, poput vulkanskog pepela u atmosferi. Pojavljuju se paprati roda *Osmunda* čiji su pripadnici ostali nepromjenjeni do danas. Postoje i oblici slični današnjem ginkgu koji se svrstavaju u rod *Ginkgoites*. Četinjače koje prevladavaju u euroazijskom području krajem trijasa šire se na južnije krajeve (Sl. 6.). Fosili paleoflore trijasa pronađeni su na granici Italije i Švicarske, te u Engleskoj i Francuskoj. U Njemačkoj i Brazilu pronađeni su fosili roda *Neocalamites*, preslica visokih do dva metra.



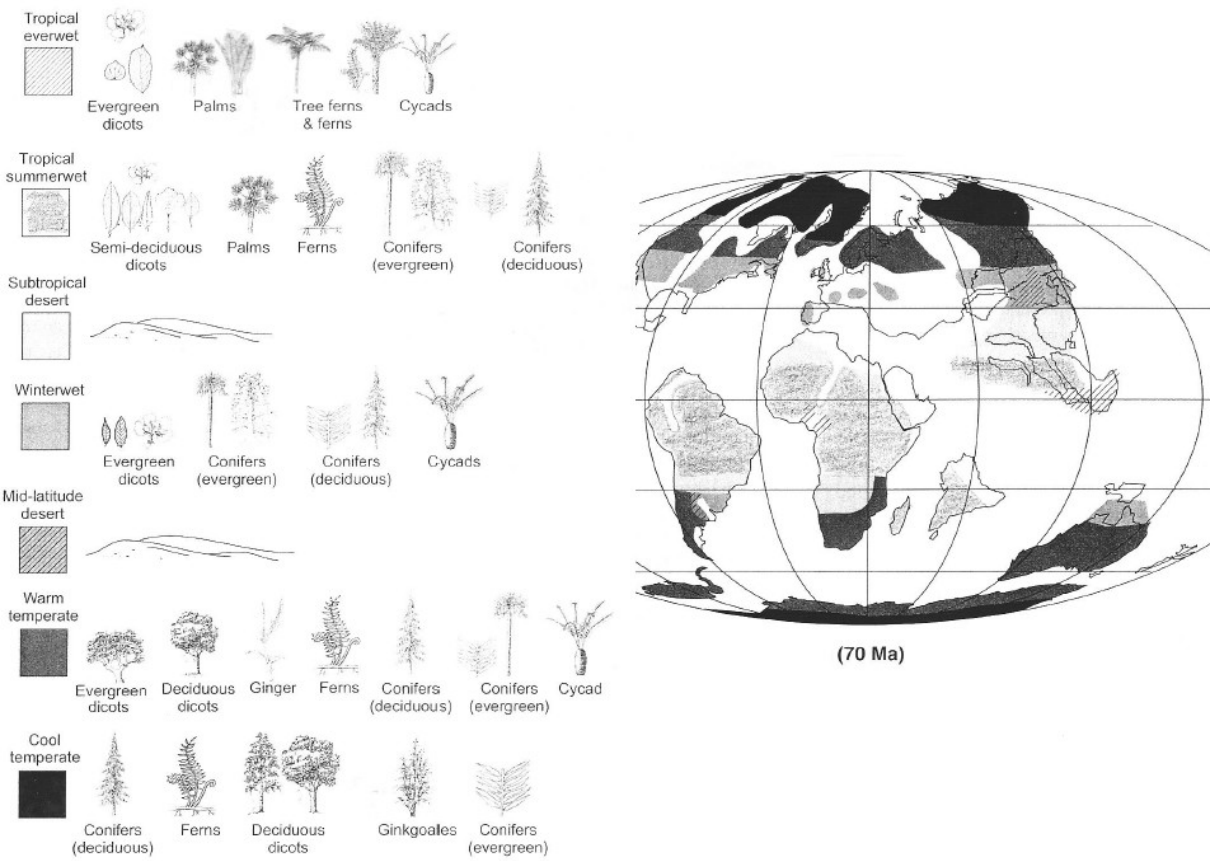
Slika 5. Opći prikaz rasprostranjenosti paleoflore rane jure – prije 206 do 180 milijuna godina.

Floru rane jure obilježava bujanje vrsta trijasa – paprati, golosjemenjače i pracikasi Bennettitales prisutne su na svim područjima, a u euroazijskim kontinentalnim dijelovima dobro su zastupljene preslice, četinjače Podozamites i paprati *Clathropteris* (Sl. 5.). Viši sloj šume čine četinjače, ginkgo i cikas, te gorostasne paprati reda Cyatheales poput živog fosila *Dicksonia*. Niži slojevi većinski su sačinjeni od grmolikih četinjača Cheirolepidiaceae, zatim Bennettitales, te niže paprati poput roda *Caytonia* i vrste *Vitreisporites pallidus*. Fosili ovih i drugih vrsta pronađeni su na području Irske, Engleske, Njemačke, Italije, Nizozemske, Francuske, te Srbije i Crne Gore. Pangea se početkom jure počinje razdvajati na Lauraziju i Gondwanu. Molekularne analize polena smještaju divergenciju kritosjemenjača najkasnije u juru, prije 170 milijuna godina, iako su pronađeni ostatci polena koji nalikuju onome kritosjemenjača sa granice perma i trijasa (Clarke 2011). Međutim, nema značajnih tkivnih fosila, pa se smatra da se kritosjemenjače detaljnije razvijaju u kredi. Ovakav skroviti život kritosjemenjača sliči načinu života prvih sisavaca u doba dinosaura.



Slika 6. Raznolikost vaskularnih kopnenih biljaka tijekom mezozoika (preuzeto i prilagođeno iz: Niklas 1985).

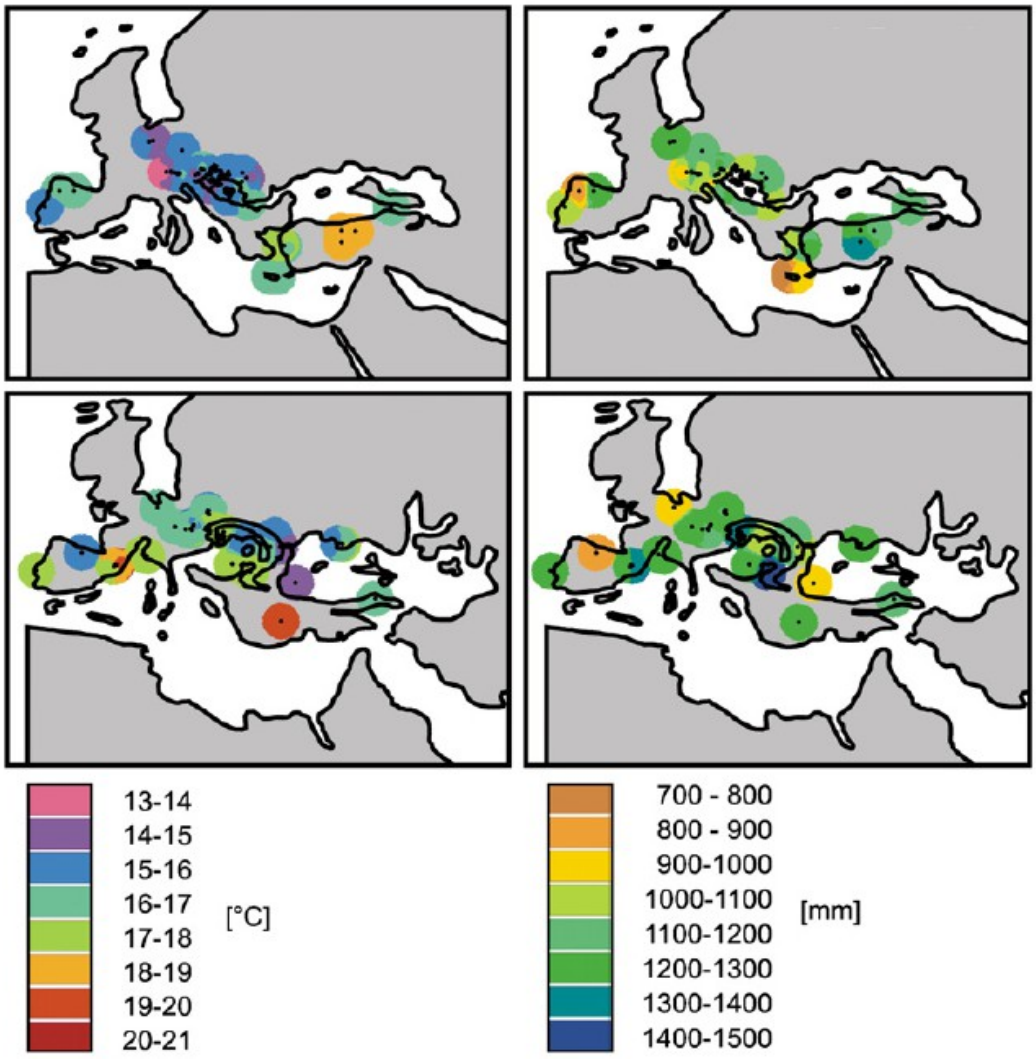
U kredi dolazi do važne promjene flore - kritosjemenjače se šire tokom krede, postižući dominaciju pri kraju razdoblja. Iako šume golosjemenjača i paprati još uvijek dominiraju, kritosjemenjače ih postupno istiskuju, te neki redovi poput Benettitales izumiru. Fosili golosjemenjača krede pronađeni su u Portugalu npr. četinjača *Sphenolepis sternbergiana*. Za ovaj period je također karakterističan rod *Sphenobaiera*. Kritosjemenjače su bile puno uspješnije od golosjemenjača zbog bolje ustrojenosti, drugačije strukture tkiva, a najvažnije učinkovitijeg načina razmnožavanja i rasporostranjivanja. Dolazi do koevolucije kopnenih insekata i biljaka. Insekti rasprostranjuju polen, a biljke im nude izvor nutrijenata. Osim rasprostranjivanja i dominacije, posljedica ove druge važne koevolucije biljaka jest pojava cvjetova raznih boja i oblika što šumama karbona daje drugačiji izgled od dotadašnjih pretežno monotonih obojenja. Fosili kritosjemenjača krede pronađeni su u Njemačkoj npr. vrsta *Platanus zenkeri*. Uz spomenute platane, rane kritosjemenjače uključuju biljke iz porodica magnolija, fikusa, oraha, lovora i lopoča (Sl. 7.). Na kraju krede ponovno dolazi do masovnog izumiranja zbog upitnih razloga, najvjerovatnije udara meteora. Dok se atmosfera rasčišćavala u novonastalom obilju organske tvari kratkotrajno prevladavaju saprofitske gljive, koje zatim zamjenjuje period dominacije paprati, no kroz jednu do dvije stotina tisuća godina kritosjemenjače ponovno uspostavljaju potpunu rasprostranjenost. Kroz taj promjenjivi period prevlasti kritosjemenjačama pomaže njima svojstvena poliploidija koja im omogućuje bolju prilagodljivost. Ipak, ovaj događaj poremetio je dugo razvijane specijalizirane odnose biljaka i kukaca koji u novoj preraspodjeli dominantnih porodica kritosjemenjača nisu zaživjeli. Moguće je da su se neki manje specijalizirani odnosi, poput onih koji zavise o sekundarnim metabolitima mogli očuvati preko pronalaženja biljaka sa sličnom fitokemijom, no nedostatak primjeraka s oštećenjima na biljnom tkivu kojeg bi inače uzrokovali herbivorni insekti upućuje na drastičan prekid simbioze i predacije. Ovakav nagli i dugotrajan prekid uzajamnosti biljaka i kukaca ukazuje na brzo i katastrofalno propadanje kopnenih ekosistema što ide u podršku udaru meteorita kao uzroku izumiranja (Labandiera 2001).



Slika 7. Opći prikaz rasprostranjenosti paleoflore kasne krede – prije 70 milijuna godina.

2.4.Kenozoik

U paleogenu počinje razdoblje kenofitika, a razdvajanje Laurazije i Gondwane na današnje kontinente gotovo je završeno. Fosili flore ranog i srednjeg paleogena pronađeni su u Francuskoj, Njemačkoj, Danskoj, te Engleskoj gdje pronađene sjemenke upućuju na postojanje šume mangrova što upućuje na topliju klimu od današnje. Više slojeve sačinjavaju četinjače, te biljke iz porodica palmi, breza, oraha, magnolija, lovora, lopoča, dudova, platane, te drugih porodica karakterističnih za tropske krajeve poput Olacaceae. Pronađeni su i ostatci Podocarpaceae, porodice danas karakteristične za južnu hemisferu, te vodeni rodovi *Potamogeton* i *Stratioites*. Niže slojeve čine paprati poput rodova *Acrostichum* i *Azolla*, koprive, a divergiraju i trave Poaceae koje počinju prekrivati značajnije površine jer su otpornije na ispašu herbivora. Otvoreni prostori livada privlače šumsku faunu, te dolazi do koevolucije pasućih životinja i trava. Paleogen je promjenjivo razdoblje – izmjene glacijala i inerglacijalnih perioda preko klimatskih i reljefnih promjena znatno utječu na raznolikost i rasprostranjenost flore i faune. Pomicanjem tektonskih ploča Afrike i Euroazije, te raznih mikroploča između njih dolazi do brojnih reljefnih promjena. Izdižu se Alpe, Dinaridi, Apenini, Karpati, te Atlas, Kavkaz i Himalaja. Nestaje more Tetis, koje je u raznim omeđenjima postojalo 500 milijuna godina. U Euroaziji ostaje odvojen dio Tetisa zvan Panonsko more, Tihi ocean nastaje na istoku, te se počinje stvarati Sredozemno more. Na početku razdoblja klima je topla kao u kredi, međutim zbog glacijacije i širenja leda na polovima dolazi do zahlađenja. Snižavanja temperature ne pogoduju zimzelenim biljkama, te se počinju širiti listopadne šume.



Slika 8. Klima Europe za vrijeme miocena. U lijevom stupcu naznačene su prosječne godišnje temperature, a u desnom prosječna godišnja precipitacija prije 11.6 milijuna godina (gore) i 16 milijuna godina (dolje) (preuzeto i prilagođeno iz: Bruch 2007).

Neogen je podjeljen na miocen i pilocen, i to tako da: početak miocena obuhvaća period prije 23 do 11.6 milijuna godina, sredina miocena obuhvaća period od 11.6. do 5.3 milijuna godina, a pliocen period od 5.3. do 2.6 milijuna godina. Europa današnjeg oblika formirana je u neogenu, pa se tek u ovom geološkom razdoblju detaljno može govoriti o distribuciji europske flore. Ovo razdoblje odlikuje sudar afričke i euroazijske tektonske ploče koje bitno utječe na reljef preko izdizanja planina, te nastanka i nestanka morskih koridora i vodenih površina. Novonastale visinske razlike tvore reljefne barijere i mijenjaju raspored flore, pa se vrste moraju prilagoditi promjeni uvjeta. Osim izmijenjenog reljefa, sudar utječe na globalnu klimu, razinu mora, razdoblja, raspored i količinu padalina, te konačno temperturu (Sl. 8.) Nakon sredine miocena dolazi do povećanja aridnosti i postupnog zahlađenja zbog stvaranja leda na polovima, kojem dodatno pogoduje pomicanje euroazijske ploče prema sjeveru.

Područje sjevernog Mediterana obuhvaća dijelove gdje je u paleogenu bilo središnje i istočno Panonsko more. Omeđuju ga Karpati i Dinaridi, te obuhvaća Bugarsku, Rumunjsku, Srbiju i Crnu Goru,Makedoniju, Albaniju, Grčku i Tursku. Tijekom neogena Paratetis se postupno isušuje, a prije 12 milijuna godina gubi svaku vezu sa Sredozemnim morem i reducira se na bočato jezero – Panonsko more. Njegovim daljnjim isušivanjem nastaju Crno more, Kaspijsko jezero, Aralsko jezero, Urmija i drugi ostatci. Nakon ustaljenja vodenih tokova najvažniji faktor koji je utjecao na florni raspored postaje visinska razlika. Uz obale je prisutna osiromašena šuma mangrova u kojoj prevladava rod *Avicennia* popraćen halofitima porodica Chenopodiaceae i Plumbaginaceae. Na nadmorskim visinama do 700 metara karakteristične su širokolisne zimzelene šume rodova *Taxodium* ili *Glyptostrobus*[1], *Myrica, Rhus, Distylium, Castanopsis, Mussaenda, Ilex, Hedera, Ligustrum, Jasminum, Engelhardia, Rhoipotelea* te porodica Euphorbiaceae, Sapotaceae, Clethraceae, Rutaceae, Hamamelidaceae i druge. Mnogi od ovih rodova danas su očuvani na području Afrike (npr. *Avicennia*) i Azije (npr. *Glyptostrobus* i *Cathaya*) dok u Europi više nisu zastupljene niti jednom vrstom. Između 700 i 1000 metara nadmorske visine prevladavale su miješane zimzelne i listopadne šume rodova *Quercus, Engelhardia, Platycarya, Carya, Pterocarya, Fagus, Liquidambar, Parrotia, Carpinus, Celtis, Acer* i druge, dok niže slojeve šume sačinjavaju Caprifoliaceae, Ericaceae i Aquifoliaceae. Na ovim visinama prisutan je drugačiji vegetacijski sastav na riječnim obalama, gdje prevladavaju rodovi *Salix, Alnus, Carya, Carpinus, Zelkova, Liquidambar i Ulnus*. Iznad 1000 metara prisutne su miješane listopadne šume gdje prevladavaju rodovi

1 fosilni nalazi pripadaju porodici Cupressaceae, međutim nije sigurno radi li se o rodu *Taxodium*, rodu *Glyptostrobus* ili izumrloj vrsti *Glyptostrobus europaeus*

Betula i *Fagus*, te šume četinjača gdje prevladavaju *Cathaya, Cedrus* i *Tsuga*. Na nadmorskim visinama od 1800 metara postojane su četinjače poput rodova *Abies* i *Picea* (Jimenez-Moreno 2007). Od početka do sredine miocena vegetacija na višim nadmorskim visinama je rijetka, dok bujaju priobalne šume mangrova. Dalje od priobalja razvijaju se širokolisne zimzelene šume sa utjecajem primorske vegetacije. U njima prevladavaju rodovi *Alchornea, Pandanus, Rhus, Bombax, Reevesia, Distylium, Castanopsis, Mussaenda, Hedera, Ilex, Itea, Alangium, Ligustrum, Jasminum, Engelhardia* i *Rhoiptelea*, te porodice Theaceae, Clethraceae, Rubiaceae, Chloranthaceae, Euphorbiaceae, Sapothaceae, Rutaceae, Hamamelidaceae, Schizaceaceae, Gleicheniaceae i druge. Također, u ovom periodu se razvija močvarna vegetacija sastavljena od rodova *Taxodium* ili *Glyptostrobus, Nyssa, Myrica* i *Planera*. Mala nadmorska visina i velika vlaga pogoduju širenju rodova inače vezanih uz riječne tokove – *Platanus, Liquidambar, Zelkova, Carya, Pterocarya* i *Salix*. Od sredine do kraja miocena postupno nestaju šume mangrova. Brojne termofilne elemente širokolisnih zimzelenih šuma zamjenjuju listopadne vrste, pa dolazi do veće zastupljenosti rodova *Quercus, Fagus, Alnus, Eucommia, Betula, Alnus, Carpinus, Ulmus, Zelkova, Tilia* i dr., te se takve šume šire na veće nadmorske visine. Usprkos smanjivanju broja vrsta koje ne odolijevaju nižim temperaturama, močvarna područja nastavljaju uspijevati. Istovremeno, popunjavaju se šume četinjača na nadmorskim visinama iznad 1000 metara. Uz sniženje temperature, povećanje aridnosti omogućuje širenje trava i budućeg livadnog bilja poput porodica Lamiaceae, Asteraceae i Polygalaceae. U pliocenu se nastavlja izumiranje termofilnih vrsta, širenje listopadnih vrsta na nižim, te četinjača na višim nadmorskim visinama.

Na području Panonske nizine koje obuhvaća Slovačku, Češku, Mađarsku, te kontinentalne dijelove Hrvatske, Slovenije, Srbije, Bosne i Hercegovine početkom miocena ostatci Panonskog mora povezani su sa Sredozemnim morem. Prije 18 milijuna godina ta se veza gubi i dolazi do znatnog pada razine mora. U toploj klimi do sredine miocena prevladavaju lovorolisne šume bogate zimzelenim vrstama i termofili poput porodice Araceaceae. Najzastupljenija je izumrla vrsta *Tetraclinis salicorniodes* uz rod *Pinus* i porodicu Lauraceae, te rodovi *Calamus* i *Cyclocarya* uz vrste *Engelhardia orsbergensis* i *Platanus neptuni*. Manje zastupljeni, ali ipak prisutni su porodica Leguminosae, rod *Smilax* i vrsta *Acer tricuspidatum*. Pretpostavlja se da su ove vrste tvorile obalne lovorolisne šume koje su ovisno o prostornom rasporedu bile dominirane rodom *Pinus* ili vrstama *T. salicorniodes / E. orsbergensis / P. neptuni*. U periodu prije 16 milijuna, nad termofilima počinju prevladavati vrste prilagođenije zahlađenju tj. umjerenoj klimi u nastanju, te se od ove točke njihov udio znatno smanjuje. Povećava se udio rodova *Ulmus, Zelkova, Acer, Salix* i *Rosa*. Ipak, porodica Lauraceae sa rodovima *Daphnogene* i *Laurophyllum* još uvijek je snažno zastupljena, te sa Juglandaceae i Ulmaceae tvore većinski dio flore. Porodice Leguminosae i Celastraceae uz rodove *Zizyphus* i *Ailanthus* tvore rijetku šumsku vegetaciju, pretpostavlja se u vidu šuma otvorenog tipa. Pojavljuje se vrsta *Glyptostrobus europaeus*, koja će se kasnije više

rasprostraniti i sačinjavati značajan udio u sastavu močvarne flore koja je dosada u glavnini zastupljena rodovima *Nyssa* i *Myrica*. Flora uz riječne tokove sastoji se od rodova *Salix, Populus, Acer* i *Ulmus*. Prije 12 milijuna godina, na prelasku u drugu polovicu miocena, dolazi do znatne zastupljenosti flore umjerene klime. Dominiraju rodovi *Ulmus, Populus, Acer* i *Parrotia* uz rodove *Quercus, Pistacia, Alnus* i *Salix*, te porodicu Cornaceae. Širi se vrsta *Zelkova zelkovifolia*, a pojavljuje se i rod *Vitis*. Prije dominantne termofilne porodice lovorolisnih šuma sada prelaze u rjeđe elemente – Lauraceae su zastupljene, međutim Platanaceae, Araceaceae i Juglandaceae znatno gube na brojnosti. Početkom druge polovice miocena gube se i zadnji ostatci „egzotične" flore čije vrste više nisu mogle odolijevati progresivnom zahlađenju i isušivanju npr. porodica Araceaceae i neke vrste drugih termofilnih porodica koje bivaju zamjenjene vrstama prilagođenijim umjerenoj klimi npr. *Platanus leucophylla* zamjenjuje *P. neptuni*. Neki rodovi pojavljuju se zadnji put (*Cedrelospermum, Zizyphus, Saportaspermum*) ili zadnji put u velikom broju (*Ailanthus, Engelhardia*), a prvi puta se pojavljuju rodovi dominantni u mlađoj flori (*Zelkova, Quercus*) (Erdei 2007). Zbog isušivanja Panonskog jezera, ostaju brojne močvare i riječni tokovi. Stoga, prevladavaju vrste poput *Glyptostrobus europaeus, Alnus cecropiifolia, A. ducalis, Cercidiphyllum crenatum* i prethodnici porodice Malvaceae, te rodovi riječnih tokova *Salix, Populus, Liquidambar* i vrste *Smilax weberi, Juglans acuminata i Platanus leucophylla*. U pliocenu se ustaljenjem vodenih površina ustaljuje i flora, pa sastavom više liči na vegetaciju srednjeg miocena. Vrste koje prevladavaju su *Quercus kubinyii, Q. psudorobur, Zelkova zelkovifolia, Ulmus braunii, Populus populina, Celtis trachytica, Carya serrifolia, Pterocarya paradisiaca, Buxus pliocenica* te rodovi *Carpnus, Acer, Sassafras* i *Engelhardia* (Erdei 2007). Nastavlja se zamjenjivanje termofilnih vrsta umjerenim, te se smanjuje raznolikost flore.

Zbog svojeg geografskog položaja, područje Pirinejskog poluotoka tj. Španjolske i Portugala postalo je utočište za termofilne vrste istisnute iz ostatka Europe. Na obalama su bile prisutne šume mangrova koje sačinjava rod *Avicennia* uz halofite poput porodice Chenopodiaceae, te rodova *Armeria* i *Tamarix*. Na nižim nadmorskim visinama prisutne su polupustinje gdje su zastupljeni rodovi *Nitraria, Neurada, Ephedra, Convolvulus, Lygeum, Proscopis* i *Acacia*. Vegetacija sličnog ustrojstva danas postoji na obalama Crvenog mora i Arapskog poluotoka, te u sjevernoj Africi. Od obalnih ravnica do visine od 700 metara, prevladavaju širokolisne zimzelene šume sačinje od rodova *Taxodium* ili *Glyptostrobus, Myrica, Rhus, Distylium, Castanopsis, Mussaenda, Ilex, Hedera, Ligustrum, Jasminum, Englehardia, Rhoiptelea*, te porodice Theaceae, Clethraceae, Euphorbiaceae, Sapotaceae, Rutaceae, Rubiaceae i Hamamelidaceae. Iznad 700 metara javljaju se listopadne šume roda *Quercus, Englehardia, Platycarya, Carya, Pterocarya, Fagus, Liquidambar, Parrotia, Carpinus, Celtis* i *Acer.* Na ovoj visini također je zastupljena zasebna vegetacija riječnih tokova koja uključuje rodove *Salix, Alnus, Carya, Zelkova, Ulmus, Liquidambar* i druge. Niži sloj šuma sačinjavaju porodice Ericaceae, Caprifoliaceae i Aquifoliaceae. Iznad 1000 metara dolaze miješane

listopadne šume s četinjačama sastavljene od rodova *Betula, Fagus. Cathaya, Cedrus* i *Tsuga*, dok iznad 1800 metara prevladavaju četinjače rodova *Abies* i *Picea* (Suc 2010). Od početka do sredine miocena prevladavaju širokolisne zimzelene šume dok je vegetacija na višim nadmorskim visinama rijetka. Sjeverni dio poluotoka sačinjavaju travnate livade sa porodicama Poaceae i Asteraceae, te Chenopoiaceae i Plumbaginaceae. Obalnu vegetaciju čine šume mangrova – *Avicennia* s porodicama Chenopodiaceae, Plumbaginaceae, Caryophyllaceae uz rodove *Plantago, Tamarix* i *Ephedra*. Šume ovakvog sastava danas zauzimaju mala obalna područja uz Crveno more i Perzijski zaljev, čineći tako najsjevernija staništa mangrova u svijetu. Također, ovaj sastav karakterističan je za južnu obalu poluotoka, dok su na sjevernoj manje zastupljeni rod *Acacia* i porodica Caesalpiniaceae. Polupustinjska staništa pokazatelj su veoma suhe i tople klime kakvu danas nalazimo u sjevernoj Africi. Dosta su zastupljeni termofili, pa se uz navedeni sastav listopadnih šuma javljaju rodovi *Taxodium, Alchorneum* i *Mussaenda*. Polenske analize upućuju na prevladavanje otvorenih staništa niskog raslinja, dok je drveće zadržano na većim visinama. Takvo drveće čine spomenute širokolisne zimzelene šume uz manji udio listopadnih vrsta koje se na sjeveru poluotoka skupljaju oko vlažnijih staništa poput riječih tokova. Udio rodova koji preferiraju srednje i visoke visine poput *Cedrus, Tsuga, Abies* i *Picea* veoma je nizak. Postoje i močvarne šume rodova *Taxodium* ili *Glyptostrobus, Nyssa* i *Myrica*, koje se održavaju kroz miocen. Istovremeno postojanje polupustinjskih rodova koji zahtijevaju duži period suše za pokretanje mehanizama rasta (*Nitraria, Lygeum, Prosopis, Neurada, Calligonium*) i rodova koji konstantno zahtijevaju vodu (*Engelhardia, Platycarya, Taxodium, Nyssa, Myrica*) ima dva objašnjenja. Moguće je da se humidni rodovi opstaju na visini od 400 metara, gdje se mase oblaka zadržavaju uz planine ili je bilo više rijeka nego što se dosad pretpostavljalo. Sredinom mezozoika počinju se gubiti termofilni elementi, te iz sastava širokolisnih zimzelenih šuma nestaju rodovi *Buxus, Bombax, Dodonaea, Croton* i porodica *Meliaceae*. Povećava se udio listopadnih elemenata koji su se dosad zadržavali na većim nadmorskim visinama poput *Quercus, Fagus, Carpinus, Ulmus, Zelkova, Tilia* i sl. Jug Pirinejskog poluotoka više karakteriziraju polupustinjske biljke, dok se na sjeveru nalazi više vrsta roda *Pinus, Cathaya* i *Tsuga* što upućuje na blizinu planinskih lanaca. Nestaje termofilni rod *Avicennia*, a četinjače jačaju. Na južnom dijelu poluotoka prevladava otvorena vegetacija sa travama, kserofitima i halofitima, poput onih navedenih u sastavu polupustinja, okružene šumama na susjednim uzvisinama. Postoje miješane listopadne šume i močvare, te prve naznake visinskog raslinja poput roda Abies. Ipak, opstajanje rodova poput *Cassia, Mahonia, Banksia* i *Plantago* upućuje na klimu topliju od današnje. Krajem miocena, povećava se brojnost rodova *Pinus* i *Quercus*, a smanjuju polupustinjski elementi poput rodova *Lygeum* i *Neurada*. Na području Katalonije dominiraju trave i kserofiti, a u zaobalju se nalaze šume uz riječne tokove. U pliocenu se područje današnjeg Portugala sastavom flore razlikuje od ostatka poluotoka, te sadrži rodove *Cathaya, Engelhardia, Sequoia, Myrica* i *Taxodium* uz mediteranske kserofite *Olea, Phillyrea, Cistus* i *Quercus ilex* (Suc 2010). Pokazuje se trend smanjivanja arborealnih vrsta u zamjenu za travnate

kao posljedica glacijacije. U toj travnatoj vegetaciji još uvijek su zastupljeni polupustinjski elementi poput rodova *Lygeum, Nitraria* i *Calligonium* koji upućuju na nastavak tople i suhe klime. Na sjevernom dijelu vegetacija sastavom sliči današnjem Mediteranu. Na cjelokupnom području dolazi do povećanja brojnosti listopadnih šuma i šuma četinjača tj. raslinja na višim nadmorskim visinama, te se razvijaju stepe roda *Artemisia* za koje neki znanstvenici smatraju da se šire iz Turske (Erdel 2007).

Na području Austrije, Švicarske i juga Francuske od početka do sredine miocena nalazi se vegetacija različitog sastava. Uz obale Panonskog mora nalaze se šume mangrova roda *Avicennia* uz halofite. U zaobalju se nalaze širokolisne zimzelene šume sastavljene od rodova *Alchornea, Rhus, Distylium, Castanopsis, Mussaenda, Ilex, Hedera, Engelhardia* i *Rhoiptelea*, te porodice Theaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Rutaceae, Sapotaceae i Chloranthaceae. U istom pojasu nalaze se i močvarne šume rodova *Taxodium* ili *Glyptostrobus, Nyssa* i *Myrica* i riječne šume rodova *Platanus, Liquidambar, Zelkova, Carya, Pterocarya* i *Salix* kojima pogoduje vlažna i topla klima. Miješane listopadne i zimzelene šume sastava *Quercus, Carya, Pterocarya, Fagus, Ilex, Liquidambar, Parrotia, Carpinus, Celtis* i *Acer* karakteristične su za veće nadmorske visine. Uz navedene rodove, dosta su zastupljeni rodovi *Engelhardia* i *Platycarya* koji su više termofilni. Od sredine miocena do danas, kao i u ostatku Europe, dolazi do sniženja temperature i nestanka termofilnih elemenata poput rodova *Avicennia, Buxus* i *Alchornea*, te porodice Melastomataceae (Faquette 2008). U miješanim listopadnim i zimzelenim šumama dolazi do nadvladavanja listopadnih elementa uz očuvanje močvarne vegetacije, te znatno povećava brojnost i rasprostranjenje šuma četinjača na većim nadmorskim visinama.

U miocenu se na zaobalnom području Hrvatske, te Bosne i Hercegovine nalaze pretežito močvarne i riječne šume sastava *Salix, Alnus, Carya, Carpinus, Zelkova, Ulmus* i *Liquidambar*. Širokolisne zimzelene šume dolaze do visine od 700 metara, te u njima prevladavaju porodice Arecaceae, Sapotaceae, Rutaceae, Clethraceae, Hamamelidaceae, te rodovi *Myrica, Distylium, Castanopsis, Mussaenda, Ilex, Hedera* i *Engelhardia*. Do 1000 metara nadmorske visine dolaze miješane listopadne i zimzelene šume čiji viši sloj pretežito čine *Quercus, Engelhardia, Platycarya, Carya, Pterocarya, Fagus, Liquidambar, Carpinus, Celtis* i *Acer*, dok u nižem sloju prevladava rod *Ilex* i porodica Ericaceae. Na većim nadmorskim visinama nalaze se miješane listopadne šume s četinjačama sačinjene od rodova *Betula, Fagus, Pinus, Cathaya* i *Cedrus*. Razlika flore ovog zaobalnog područja i ostatka središnje i zapadne Europe je niska zastupljenost rodova *Taxodium* i *Quercus* koje zamjenjuje rod *Engelhardia* što upućuje na topliju klimu pošto je rod *Engelhardia* subtropski termofil (Faquette 2008).

Na području europske ploče danas se nalaze Poljska, Njemačka, Nizozemska, Belgija, zapad Ukrajine i istok Francuske. Od početka do sredine raširene su širokolisne zimzelene šume porodica Lauraceae, Fagaceae, Araliaceae, Mastixiacaceae, Symplocaceae, Rutaceae i Thenaceae miješane s listopadnim termofilima porodica

Aceraceae, Hamamelidaceae, Juglandaceae, Tiliaceae. Među stablima ovakvih šuma tipične su lijane porodica Actinidaceae, Menispermaceae, Smilacaceae i Vitaceae, dok su paprati rijetke zbog nedostatka svjetla (Kovar-Eder 2003). Danas takve šume uspijevaju u Kini, Tajvanu i Japanu. I na ovom području sredinom miocena počinje trend prevladavanja listopadnih vrsta nad zimzelenim. Rodovi *Acer, Betula, Carpinus, Carya, Fragus, Fraxinus, Ginkgo, Juglans, Liquidambar, Liriodendron, Quercus, Ulnus* i *Zelkova* bivaju sve zastupljeniji, a među njima dominiraju rodovi *Fagus* i *Quercus*. Zimzeleni elementi reducirani su na prizemni sloj predstavljeni rodovima *Myrica, Buxus* i *Ilex*. Prisutne su i močvarne šume sastavljene od rodova *Taxodium* ili *Gylptostrobus*, *Alnus, Myrica, Nyssa, Quercus, Salix, Acer, Cephalanthus, Fraxinus* i *Magnolia*. U njihovom nižem sloju zastupljene su vrste koje trpe duža razdoblja poplavljenosti, te pripadaju porodicama Cyperaceae, Lythraceae i Zingiberaceae. Do pliocena se gube termofilni rodovi *Taxodium, Liriodendron, Symplocos, Nyssa, Pterocarya* i *Sequoia* dok se brojnost četinjača povećava. Šume četinjača prisutne su na većim nadmorskim visinama i sastoje se od rodova *Pinus, Picea, Abies* i *Tsuga*.

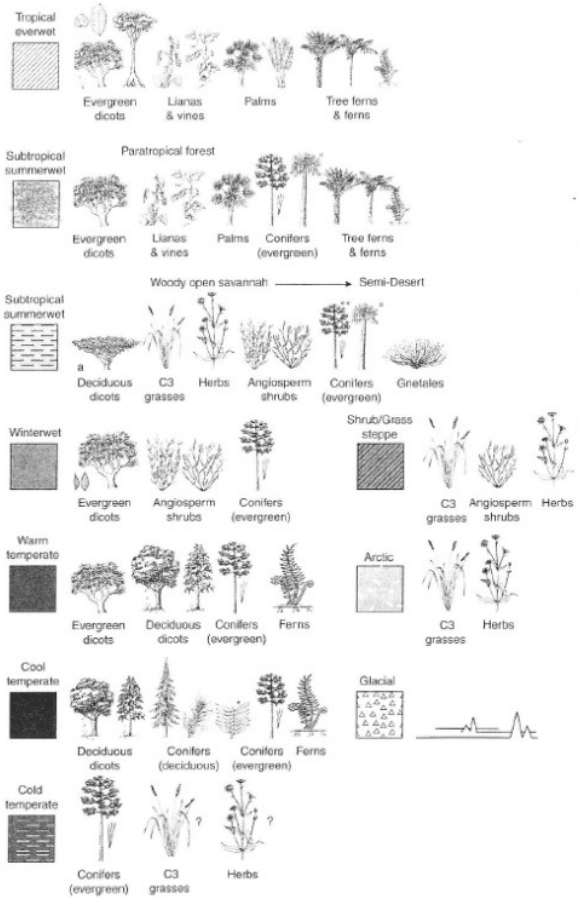
Početkom miocena područje Ukrajine prekriveno je širokolisnim zimzelenim šumama rodova *Magnolia, Engelhardia, Ilex, Aralia* i *Vitis*, te porodice Lauraceae, Symplocaceae, Staphylaceae, Rosaceae, Sapotaceae, Arecaceae, Myrtaceae, Thecaceae, Gleicheniaceae i Schizaeaceae. Šume takvog sastava miješaju se sa listopadnim mezofilima poput rodova *Juglans, Acer, Tilia* i *Quercus*. Močvarne šume zauzimaju manje površine i u njima prevladava porodica Myricaceae uz rodove *Taxodium* i *Nyssa* (Ivanov 2011). Veće nadmorske visine zauzimaju četinjače u sastavu rodova *Picea, Abies, Tsuga* i *Podocarpus*, te miješane šume porodica Juglandaceae i Fagaceae. Uz rijeke rastu širokolisne šume u kojima prevladavaju rodovi *Juglans, Pterocarya, Platycarya, Carpinus* i *Alnus*. Prisutnost roda *Engelhardia* i porodica Vitaceae, Theaceae i Myrtaceae upućuje na toplu i vlažnu klimu. Sredinom miocena dolazi do širenje halofita npr. Chenopodiaceae smanjuje područja močvarnih šuma s porodicom Taxodiaceae. Šire se miješane šume s rodovima *Juglans, Engelhardia, Tilia, Acer, Castanea, Fagus, Quercus, Platycarya, Zelkova* i *Ulmus*. Povećava se raznolikost niskog sloja raslinja koje sada sadržava rodove *Lonicera, Diervilla, Elaeagnus* i *Corylus*, te porodica Cornaceae. Obalne i riječne šume sastojale su se od rodova *Carya, Pterocarya, Liquidambar, Alangium, Myrica* i *Comptonia*. Šume četinjača se proširuju, te se sastoje od rodova *Tsuga, Cedrus, Picea, Podocarpus, Keteleeria* i porodica Cupressaceae prekrivajući znatnu površinu sjeverno od Crnog mora. U miješanim šumama još uvijek su prisutni termofili npr. rodovi *Daphnogene* i *Alangium*, te porodice Araceaceae, Sapotaceae i Myrtaceae. Krajem miocena smanjuje se udio močvarnih šuma i termofila. Naprema ostalih rodova u miješanim listopadnim šumama, dominantni rod postaje *Carya*. Šire se listopadne šume na istoku, te se pojavljuju mezofitske stepe. Stepe su početno bile travnate, a postupno postaju pošumljene rodovima poput roda *Acacia*.

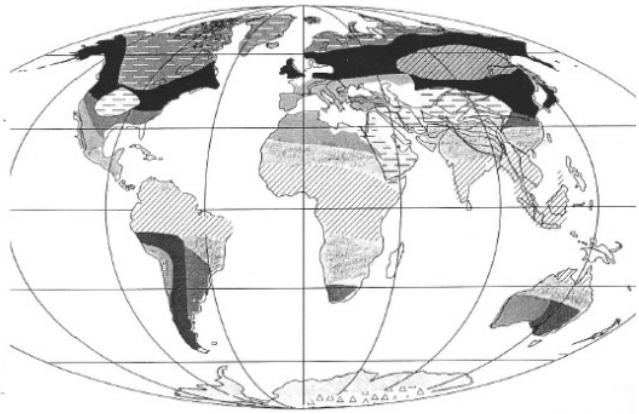
Na sjeveru Apeninskog poluotoka od početka do sredine miocena prisutne su močvarne šume koje se sastoje od rodova *Taxodium* ili *Glyptostrobus, Myrica, Engelhardia, Distylium*, te porodice Rutaceae, Rubiaceae i Sapotaceae. Od mezofilnih vrsta dominiraju rodovi *Quercus* i *Carya*, a slijede ih rodovi *Alnus, Salix, Buxus*. Četinjače su zastupljene rodovima *Cathaya*, *Abies* i *Cedrus*, dok niže slojeve većinom čini porodica Poaceae. Krajem miocena zastupljene su miješane listopadne i zimzelene šume gdje prevladavaju rodovi *Quercus* i *Fagus*, te porodica Lauraceae koja je uz to glavni čimbenik nižeg sloja vegetacije. Kasnije, tokom evaporacije Sredozemnog mora dolazi do povećanja vlage i temperature, te se u sastavu šuma pojavljuju termofilne vrste. Izmjene u dominaciji polena rodova *Taxodium* i *Pinus* upućuje na promjenjive razine mora u miocenu (Martinetto 2014). Trave su slabo zastupljene, što ukazuje na većinski šumsku vegetaciju, dakle vlažnu klimu tokom cijelog perioda mesinske krize saliniteta. U suprotnost tome, na jugu Apeninskog poluotoka kserofitske vrste su konstantno zastupljene. U centralnom dijelu poluotoka prisutne su subtropske i tvrdolisne šume, te je zastupljena vrsta *Quercus mediterranea*. Nakon krize dolazi do povećanja aridnosti što bitno utječe na floru. Dominantni rod *Fagus* postaje gotovo nezastupljen, porodica Lauraceae postaje sve rjeđe zastupljena a gube se i rodovi koji potrbuju visoku vlažnost npr. *Symplocos* i *Trigonobalanopsis*. Nisku vlažnost na sjeveru poluotoka dodatno potvrđuje prisutnost vrsta koje uspijevaju u takvim uvjetima poput rodova *Cupressus, Medicago* i *Vitex*, te širenje polupostinjskih rodova npr. *Lygeum* s juga na centralni dio poluotoka. U pliocenu se pojavljuju rodovi nezabilježeni u miocenu poput: *Aralia, Mahonia, Meliosma, Caphalotaxus, Actinidia, Hartia, Mallotus, Paulownia, Phellodendron, Rehderodendron, Sabia, Sinomenium i Tetrastigma*. Istovremena prisutnost rodova *Picea, Abies* i *Betula* ukazuje na postojanje planinskih područja. Sastav močvarnih šuma mijenja se prema rodovima *Alnus, Nyssa, Cephalantus* i *Magnolia*, te porodicama Araceae, Clethraceae i Cyrillaceae, dok u riječnim šumama prevladavaju rodovi *Salix* i *Populus*. U zaobalju prevladavaju kserofiti poput rodova *Olea* i *Phillyrea* uz rodove *Reevesia, Itea, Symplocos, Magnolia, Rhoiptera* i *Trigonobalanus*, te porodice Clethraceae, Cyrillaceae, Sapotaceae, Rutaceae, Theaceae i Moraceae. Na Siciliji je aridna klima prisutna i prije krize, pa se sastav vegetacije bitno ne mijenja. Tamo su prevladavali termofilni kserofiti poput rodova *Ceratonia, Pistacia, Lygeum, Neurada, Nitraria* i *Calligonium*, dok su arborealne vrste bile slabo zastupljene. Na samom početku pliocena na sjeveru su dominirale listopadne šume, ali se sredinom pliocena na sjeveru poluotoka, na strani prema Sredozemnom moru, ponovno pojavljuju termofilni zimzeleni elementi. Krajem pliocena dolazi do zahlađenja, te se sukladno tome povećava udio mezofila (*Cathaya, Pinus haploxylon, Cedrus, Tsuga, Picea*) i smanjuje udio močvarnih šuma roda *Taxodium* ili *Glyptostrobus*. Također, više uspijevaju otpornije vrste poput *Quercus* i *Carya* koje zamjenjuju termofile. Na sjeverozapadnom dijelu poluotoka bogato je zastupljena vrsta *Picea florschuetzii* uz rodove *Magnolia, Menispermum, Phellodendron, Symplocos* i *Vitis* koja nalikuje današnjoj flori sjevernog Japana

(Martinetto 2014). Na Siciliji su prisutne stepe, a na većim nadmorskim visinama pojavljuju se širokolisne šume sa četinjačama.

Pretpostavlja se da Ujedinjeno Kraljevstvo svoj današnji oblik zauzima krajem pliocena. Slično kao u ostatku Europe, prisutni su rodovi *Tsuga, Pinus, Taxodium, Ulmus, Carya, Myrica, Quercus, Betula, Alnus, Tilia* i pripadnici porodica Osmundaceae, Dryopteriaceae, Cupressaceae, Symplocacaeae, Ericaceae i Onagraceae. Niži sloj raslinja primarno čine porodice Poaceae i Asteraceae. Ovakav sastav flore upućuje na moguću prisutnost planinskih lanaca tj. područja većih nadmorskih visina i močvara, dok prevladavaju listopadni mezofili.

Na početku miocena u Danskoj su zastupljeni uobičajeni termofilni rodovi poput rodova *Platycarya, Engelhardia, Ephedripites i Taxodium*. Uz rod *Taxodium* pronađeni su rodovi *Myrica, Nyssa, Betula* i *Alnus* što upućuje na pokrivenost kopna močvarnim šumama. Područja većih nadmorskih visina prekrivena su listopadnim mezofilima npr. rodovi *Fagus* i *Quercus*, te četinjačama poput rodova *Pinus, Sequoia* i *Sciadopitys*. Pribiližavanjem sredini miocena prati se trend smanjivanja udjela termofila zbog zahlađenja pa se smanjuje brojnost porodica Araceaceae i Mastixiaceae, te rodova *Ilex* i *Engelhardia*. Njihova prisutnost ukazuje na prijašnje postojanje subtropskih šuma i uvjeta pogodnih za njihov rast.





(11.2–5.3 Ma)

Slika 9. Opći prikaz rasprostranjenosti paleoflore sredine i kraja miocena – prije 11.2 do 5.3 milijuna godina.

Uz opisane posebnosti flore svakog područja, početkom miocena u Europi generalno prevladavaju širokolisne zimzelene i tvrdolisne šume (Sl. 9.). Prisutni su brojni termofilni elementi – vegetacija slična današnjoj vegetaciji sjeveroistočne Azije, posebice u obalnim područjima. Sredinom miocena usred zahlađenja, povećava se udio listopadnih šuma koje gotovo zamjenjuju dotadašnju vegetaciju, a termofilne vrste se postupno gube npr. dotad široko rasprostranjene obalne šume mangrova u potpunosti nestaju. Smanjuju se područja močvarnih šuma, a više nadmorske visine bivaju prekrivenije četinjačama. Za pliocen je karakteristična pojava otvorenih šuma, livada i stepa, dok najveći dio flore obuhvaćaju mezofilne listopadne arborealne vrste.

2.5.Kvartar

Kvartarna flora liči kontemporarnoj, pa u ovom radu nije detaljno obuhvaćena. U kvartaru dolazi do brojnih glacijacija koje bitno utječu na floru. Gotovo dvije trećine Europe prekrivene su ledom, pa termofili opstaju samo u refugijalnim područjima poput izoliranih dijelova na Pirinejskom i Apeninskog poluotoku, te Mediteranu. Područja u prošlosti prekrivena listopadnim šumama i četinjačama sada su stepe i tundre. Konačno, termofilni rodovi poput rodova *Taxodium* ili *Glyptostrobus, Taxodium, Sequoia, Liquidambar, Nyssa* i dr. potpuno se gube. Područja Ujedinjenog Kraljevstva, Skandinavije i nasuprotnih država potpuno su prekrivene ledom. Skandinavija se počela odleđivati prije 15 tisuća godina, a prije 9 tisuća godina odleđuju se dijelovi koje danas nazivamo Švedska. Na njima se tek onda počinju razvijati površine prekrivene tundrom. Na području Francuske, Nizozemske, Belgije, Njemačke, Poljske, Češke, Slovačke, Bugarske, Austrije, Švicarske, Slovenije, te dijelova Hrvatske, Bosne i Hercegovine, Srbije i Crne Gore, Bugarske i Rumunjske izuzev Mediterana sukcesijom se pojavljuju listopadne šume s četinjačama. Na području Španjolske, Portugala, Italije, te Mediterana prevladavaju listopadne i zimzelene šume roda *Quercus* uz stepe. Prije 5 tisuća godina na području Skandinavije i Islanda pojavljuju se šume breze i bora, dok se tundre zadržavaju u zaobalju Islanda i Norveške. Na jugu Švedske i Finske prevladavaju miješane listopadne šume s četinjačam a. Ujedinjeno Kraljevstvo prekriveno je mezofilnim miješanim listopadnim šumama roda *Quercus*. Područje Pirinejskog poluotoka na sjeveru je dominirano termofilnim listopadnim šumama, a na jugu mediteranskim zimzelenim šumama. Granicu prema Francuskoj prekrivaju planinske šume četinjača. Francuska je prekrivena mezofilnim listopadnim šumama na sjeveru, termofilnim listopadnim šumama u centralnom dijelu sa dominacijom rodova *Fagus* i *Abies* u središtu, dok na jugu prevladava mediteranska zimzelena šuma. Područje Belgije, Nizozemske, Danske i Poljske prekriveno je mezofilnim listopadnim šumama, kao i sjever Njemačke. Jug Njemačke prekrivaju šume rodova *Fagus* i *Abies*. Ti rodovi također prevladavaju u Švicarskoj i Austriji. Područja Češke, Slovačke i Mađarske prekrivaju termofilne listopadne šume. One također prekrivaju velik dio Ukrajine, Rumunjske i Bugarske čiji su istočni dijelovi prekriveni šumskim stepama. Područje Italije i Mediterana prekriveno je šumama roda *Fagus* i *Abies* u kontinentalnom području, te mediteranskim zimzelenim šumama na obalama. U svim su područjima na većim nadmorskim visinama prisutne planinske šume četinjača. Danas je prisutna antropogena flora. Evolucijski gledano, vegetacija bi izgledala slično prethodno navedenoj. Međutim, kroz agronomiju popraćenu deforestacijom čovjek je znatno izmijenio florni raspored. Najznačajniji primjer jest pojava travnjaka i livada na mjestima gdje bi trebale biti šume – samo je četvrtina krajolika Europe ostala prirodno oblikovana.

3.Zaključak

Od paleozoika do danas međudjelovanje nastanka reljefa i razvoja biljaka oblikuje europsku floru. Kontinent prethodno prekriven šumama čiji se sastav mijenjao kroz geološka doba, danas je antropogeno uređen, te u njemu prevladavaju obradive površine i livade sa ograničenom izvornom vegetacijom. Potpun i detaljan pregled paleoflore otežan je zbog više razloga. Brojni dijelovi Europe nisu detaljno obrađeni, te se znanstveni radovi zadržavaju oko područja s velikim brojem uzoraka npr. Panonska nizina i Turska. Znanstveni radovi koji se tiču vegetacije određene zemlje često su pisani na domaćem jeziku autora i time nedostupni široj javnosti. Osim toga, periodi glacijacije zamaskirali su ili uništili sedimente nekih dijelova. Za bolje razumijevanje paleoflore Europe potrebna su duža istraživanja na širim područjima svake države, pogotovo na sjeveroistočnim dijelovima kontinenta, da bi se utvrdili putevi rasprostranjenja i očuvanja pojedinih porodica što će omogućiti točnije mapiranje.

4.Literatura

Algeo, T.J.; Scheckler, S.E.; Maynard, J.B. (2000). „Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biota, and global climate“

Algeo, T.J.; Berner, R.A.; Maynard, J.P.; Scheckler, S.E. (1995). „Late Devonian oceanic anoxic events and biotic crises: "Rooted" in the evolution of vascular land plants?“

Bennici, A. (2008). „Origin and early evolution of land plants“. Communicative and Integrative Biology

Bruch, A.A.; Uhl, D.; Mosbrugger, V. (2007). „Miocene climate in Europe – Patterns and evolution”. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 253.

Clarke, J.T.; Warnock, R.C.M.; Donoghue, P.C.J. (2011). „Establishing a time-scale for plant evolution“ . New Phytologist

Coxon, P. (2001). „Understanding Irish landscape evolution: Pollen assemblages from neogene and pleistocene palaeosurfaces in Western Ireland”

Erdei, B.; Hably, L.; Kazmer, M.; Utescher, T.; Bruch, A.A. (2007). „Neogene flora and vegetation development of the Pannonian domain in relation to palaeoclimate and palaeogeography“

Faquette, S.; Suc, J.P.; Jimenez-Moreno, G. (2008). „Vegetation, climate and paleoaltitude reconstructions of the Eastern Alps during the Miocene based on pollen records from Austria, Central Europe“

Gibling, M.R.; Davies, N.S. (2012). „Palaeozoic landscapes shaped by plant evolution“. Nature Geoscience

Herak, M. (1963). „Paleobotanika“. Školska Knjiga, Zagreb

Ivanov, D.; Utescher, R.; Mosbrugger, V.; Syabryaj, S.; Djorjević-Milutinović, D.; Molchanoff, S. (2011). „Miocene vegetation and climate dynamics in Eastern and Central Paratethys (Southeastern Europe)”. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 304.

Jimenez-Moreno, G.; Mandic, O.; Harzhauser, M.; Pavelić, D.; Vranjković, A. (2008). „Vegetation and climate dynamics during the early Middle Miocene from Lake Sinj (Dinaride Lake System, SE Croatia)“. Review of Paleobotany and Palynology, Elsevier, Amsterdam

Jimenez-Moreno, G.; Popescu, S.M.; Ivanov, D.; Suc, J.P. (2007). „Neogene flora, vegetation and climate dynamics in southeastern Europe and the northeastern Mediterranean“

Kovar-Eder, J. (2003). „Vegetation dynamics in Europe during the Neogene“

Labandiera, C.C.; Johnson, K.R.; Wilf, P. (2001). „Impact of the terminal Cretaceous event on plant-insect associations“

Larsson, L.M.; Vajda, V.; Rasmussen, E.S. (2006). „Early Miocene pollen and spores from western Jylland, Denmark – environmental and climatic implications”. GFF 128, Stockholm.

Martinetto, E.; Bertini, A. (2014). „The Neogene flora of the Italian peninsula and Sicily”

Niklas, K.J.; Tiffney, B.H.; Knoll, A.H. (1985). „Patterns in vascular land plant diversification: An analysis at the species level”. Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Pryer, K.M.; Schuettpelz, E.; Wolf, P.G.; Schneider H.; Smith A.R.; Cranfill, R. (2004). „Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences“. American Journal of Botany

Raven, J.A.; Edwards, D. (2000). „Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance“. Journal of Experimental Botany, Oxford Journals

Suc, J.P. ; Jimenez-Moreno, G.; Faquette, S. (2010). „Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data“. Review of Paleobotany and Palynology 162, Elsevier, Amsterdam

Taylor, T.N.; Taylor, E.L.; Krings, M. (2008). „Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants“

5.Sažetak

Paleoflora Europe od paleozoika do formiranja samog kontinenta sastavom prati evolucijsku sukcesiju. Nakon ustaljenja okolišnih uvjeta, prevladavaju termofilne vrste koje se sredinom miocena zbog zahlađenja počinju zamjenjivati mezofilnim vrstama i travnjacima. U kvartaru brojne glacijacije uništavaju raznolikost flore. Nakon glacijacija počinje se formirati današnja distribucija flore čiji je izvorni oblik izmijenjen antropogenim djelovanjem.

6.Summary

Since the Paleozoic era, the constitution of European paleoflora follows succession dictated by evolution. After the stabilisation of environmental conditions, the flora is dominated by termophilous species which by the middle miocene period start to get replaced by mezophilous species and grasslands. In the Quarternary era numerous glaciations destroy the floral diversity. After the glaciations, today's floral distribution starts to form whose primal form is modified by anthropogenic influence.