

Tartu Ülikool  
Loodus- ja täppisteaduste valdkond  
Ökoloogia ja maateaduste instituut  
Botaanika osakond

Daria Panasiuk  
**Siluri-vanuselised vetikafossiilid Kalana *Lagerstätte*'s (Silur, Aeroni)**

Magistritöö (30 EAP)  
Bioloogia ja ökoinnovatsioon

Juhendaja: Oive Tinn (Ph.D.)  
Kersti Püssa (Ph.D.)

Tartu 2024

## Infoleht

Kalana *Lagerstätte* (Aeroni, Silur) Kesk-Eestis on päevavalgele toonud rikkaliku ja mitmekesise lubistumata vetikafloora. Varem on sealt kirjeldatud kaks uut vetikaliiki: *Kalania pusilla* (Tinn, Mastik, Ainsaar et Meidla, 2015) ja *Palaeocymopolia silurica* (Mastik & Tinn, 2015). Lisaks on Eestis kinnitust leidnud *Leveilleites hartnageli* leidumine (Foerste, 1923), mis oli algselt dokumenteeritud vaid Laurentia Hilis-Ordoviitsiumist. Selles uuringus kirjeldati veel 2 lubistumata vetikate morfotüüpi. Morfotüüp A määrati seltsi Bryopsidales Schaffner, 1922 ja morfotüüp B seltsi Dasycladales Pascher, 1931. Nende morfogrupp vastab Ordoviitsiumi floorale.

Märksõnad: Kalana, *lagerstätte*, paleoalgologia, Silur

CERCS: P450- stratigraafia

The Kalana *Lagerstätte* (Aeronian, Silurian) in Central Estonia has revealed a rich and diverse flora of non-calcified algae. Previously has been described two new algal species: *Kalania pusilla* (Tinn, Mastik, Ainsaar et Meidla, 2015) and *Palaeocymopolia silurica* (Mastik & Tinn, 2015). Furthermore, the presence of *Leveilleites hartnageli* (Foerste, 1923), which was originally documented from the Late Ordovician of Laurentia, has been confirmed in Estonia. This study has erected 2 more non-calcified algae morphotypes. Morphotype A was assigned to Order Bryopsidales Schaffner, 1922 and morphotype B to Order Dasycladales Pascher, 1931. Their morphogroup is relevant to Ordovician flora.

Key words: Kalana, *lagerstätte*, paleoalgology

CERCS: P450- stratigraphy

## Sisukord

1. Sissejuhatus.....	4
2. Teoreetiline taust.....	4
2.1 Lagerstätte.....	4
2.2 Vetikate definitsioon ja tähtsus.....	5
2.3 Vetikad geoloogilises ajaloos .....	7
2.4 Geoloogiline taust.....	8
3. Andmed ja meetodid.....	12
4. Tulemused.....	12
4.1 Morfotüüp A .....	15
4.1 Morfotüüp B.....	19
5. Arutelu .....	22
5.1 Morfotüüp A bioloogiline affiinsus .....	22
5.2 Morfotüüp B bioloogiline affiinsus .....	25
Kokkuvõte.....	29
Summary .....	30
Tänuavaldused .....	31
Kasutatud kirjandus .....	32

## 1. Sissejuhatus

Paleosoikumi lubistumata vetikafossiilide leiud on haruldased. Balti Paleobasseinis teatud perioodil valitsenud erilised tingimused võimaldasid ainulaadsete Kalana *Lagerstätte* koosluste säilimist, tehes sellest leiukohast ühe rikkalikuma kogu maailmas. Varasemalt on sealt uute liikidena kirjeldatud *Kalania pusilla* (Tinn, Mastik, Ainsaar et Meidla, 2015) ja *Palaeocymopolia silurica* (Mastik & Tinn, 2015) ja laiendatud teadmisi *Leveilleites hartnageli* (Foerste, 1923) stratigraafilise leviku kohta. Käesoleva töö eesmärk on anda ülevaade vetikataksoneidest Kalana *Lagerstätte*'s, hinnata Kalana taksonite suhteid tänapäevaste sugulastega, laiendada teadmisi Vara-Paleosoikumi vetikafloorast ning mõista Kalana *Lagerstätte* paleoökoloogiat. Käesoleva uuringu tulemused täiendavad paleoalgoloogilisi teadmisi vetikate evolutsioonist maailmas.

## 2. Teoreetiline taust

### 2.1 Lagerstätte

*Panta rhei* - kõik on muutlik, aeg ei säästa kedagi. Paleontoloogid veenduvad selles oma praktikas ja hindavad kõrgelt erilise säilivusega leidusid. 1970. aastal määratles Seilacher *Lagerstätte* mõistet - neid leiukohti iseloomustab kivististe erakordselt hea säilivus (*Konservat-Lagerstätten*) või/ja fossiilide suur arv (*Konzentrat-Lagerstätten*)(Seilacher, 1970). (Muscente et al., 2017)) arvestasid, et selleks ajaks oli maailmas kirjeldatud umbes 700 säilivus-*Lagerstätten*. Kimmig & Schiffbauer (2024) määratlesid säilivus-*Lagerstätte* kriteeriumid. Taimede puhul on need: “1) ühendatud varred, oksad, lehed, õied (kui on asjakohased), viljad ja seemned ja/või õietolm; 2) kudedes säilinud mikrostruktuurid (mm-skaalas), näiteks sooned lehtedes ja/või sigimisstruktuurid õites.” Need võivad olla kohaldatavad ka makrovetikatele. *Lagerstätte*'ks kvalifitseerumiseks peaks 5% fossiilidest kihis vastama vähemalt ühele ülaltoodud kriteeriumidest. Kimmigi ja Schiffbaueri (2024) klassifikatsiooni järgi on vetika-*Lagerstätte*'s domineerivaks säilimisviisiks kerogeniseerumine ja püriidistumine. Kalana *Lagerstätte*'t iseloomustab söestunult säilinud tallofüütsete vetikafossiilide suur hulk (Tinn et al., 2009). See liigitab Kalana *Lagerstätte* haruldaste vetika-*Lagerstätte*'de hulka, millest Kambriumi-vanuselisi on teada 1, Ordoviitsiumi-vanuselisi 5 ja Siluri-vanuselisi 16 (LoDuca et al., 2017). Allison & Briggs (1993) arvutasid fauna näitel Kambriumist Kainosoikumini tõenäosust juhuslikult leida erilise säilivusega fossiile: Siluri ladestus – 28,1%, Kambriumis – 0,3%, Juuras – 0,4%, kuigi kahe viimase puhul on tegelikud leiud

suuremad kui arvutuslik tõenäosus. Vetikate säilimise tõenäosust vähendab võimalus saada toiduks herbivooridele või laguneda mikroorganismide abil kiiresti pärast surma (Tinn et al., 2020). Tinn et al. (2009) arvab, et lubistumata vetikate tõenäosus kivististena säilida on väga väike, olgugi et Paleosoikumi meredes olid need laialt levinud.

## 2.2 Vetikate definitsioon ja tähtsus

Organismide peamiseks energiaallikaks planeedil Maa on päikeseenergia. Fotoautotroofid kasutavad päikeseenergiat orgaanika produktsiooniks fotosünteesi teel. Algselt tekkis fotosüntees endosümbioosi teel sinivetikatel ja levis üle kogu eukarüootide fülogeneesipuu (v.a Opisthokonta). Selliseid fotosünteesivõimelisi hapnikku produtseerivaid eukarüootseid organisme nimetatakse vetikateks. Brodie & Lewis (2007) tegid selle kohta põhjaliku ülevaate. Embrüofüüdid ehk taimed pärinevad rohevetikate kladist Streptohyta (Delwiche & Cooper, 2015). Kuigi sinivetikad on prokarüoodid, paigutavad mõned teadlased nad vetikate hulka (Boudouresque et al., 2015). Seega on vetikad polüfüleetiline rühm, mida ühendavad sarnased füsioloogilised omadused. Vetikate hulka loetakse sinivetikad (domeen Bacteria), liitvetikad (Glaucophyta), punavetikad (Rhodophyta), rohevetikad (Chlorophyta), mändvetikad (Charophyta, Archaeplastida), erandina *Paulinella chromatophora* ja Chlorarachniobionta (Rhizaria), vaguviburvetikad (Dinophyta, Alveolata), Ochrophyta sh pruunvetikad (Phaeophyceae), koldvetikad (Chrysophyta) ja ränivetikad (Bacillariophyceae, Stramenopila), Haptophyta (Haptista), Cryptophyta (Cryptista), Euglenoidea (Discicristata) (Boudouresque et al., 2015; Oborník, 2019). Hetkel sisaldab vetikate andmebaas AlgaeBase infot 175 326 taksoni kohta (Guiry & Guiry, 2024). Arvatakse, et tegelik vetikaliikide arv võib ulatuda 10 miljonini (Norton et al., 1996).

Vetikad mängivad tähtsat rolli hapniku tootmises (kuni 50%) ja on ookeanides ühed olulisemad primaarprodutsendid. Kuigi makrovetikate levik on piiratud suhteliselt kitsa rannikuribaga, ulatub nende hapnikutoodang Amasoonase metsade tasemeni. Duarte et al. (2022) arvutasid, et makrovetikate primaarne produktsioon moodustab 3% globaalsest hapnikutoodangust. Pruunvetikametsade primaarne netoproduktsioon on 1.32 Pg C aastas (Duarte et al., 2022), fütoplanktonil 47 Pg C aastas (Dunne et al., 2007; Field et al., 1998). Bar-On & Milo (2019) hindasid vetikate globaalset biomassi ja leidsid, et sinivetikad moodustavad  $\approx 0.2$  Gt C ( $\sim 3\%$  globaalsest biomassist), mikroskoopilised rohevetikad  $\approx 0.1$  Gt C ( $\sim 1,5\%$ ), makrovetikad

(rühmade Chlorophyta, Rhodophyta, Phaeophytes hulkraksed esindajad)  $\approx 0.4$  Gt C (~6 %). Makrovetikad moodustavad uusi nišše ja nende talluste vahel võivad varjupaika leida paljud organismid (Christie et al., 2009). Erilist huvi pakub vetikate sümbioos teiste organismidega: näiteks elavad zooksanthellid sümbioosis korallidega ja paljud liigid seltsist Trebouxiales võivad elada samblike fotobiontidena (Lee, 2008).

Vetikad elavad erineva soolsusega (kuni 80 ppt soolsusega) veekogudes, erinevate organismide peal ja sees, mullas, liustikel (Žárský et al., 2022), pinnases (Sahoo & Seckbach, 2015) ja õhus (aerofüütse) (Rindi et al., 2009). Prokarüooidid taluvad temperatuuri kuni 73°C, eukarüooidid kuni 57°C. Vetikate eluviis võib olla väga mitmekesine, näiteks võivad nad olla ka mikstroofse või heterotroofse toitumisega (Oborník, 2019). Nad võivad eluviise vahetada ja elada isegi parasiidina (Brooks, 2004).

Sinivetikad esinevad tihti pioneerliigina, hoiavad niiskustaset, seovad pinnaseosakesi ja rikastavad mulda lämmastikuga (Lee, 2008). Mullavetikate primaarne netoproduktioon on keskmiselt 30 g C/m<sup>2</sup> aastas, ehk keskmiselt 10,3% (0,3–80%) pinnaseproduktioonist (Jassey et al., 2022).

Üheks vetikate võimsamaks mõjuteguriks ökosüsteemidele on „õitsemine“ ja tugevate toksiinide eraldamine, seda on seostatud ligikaudu 300 vetikaliigiga (Hallegraeff et al., 2004). Vetikate mõju on raske üle hinnata. Üks tähtsamatest perioodidest Maa geoloogilises ajaloos oli Suur Hapnikusündmus Paleoproterosoikumis, mil sinivetikad muutsid hapniku tootes Maa atmosfääri koostist ja selle tulemusena muutusid keskkonnatingimused elustikule soodsamaks. Lisaks kaasnesid vetikate mitmekesisistumisega keskkonnamuutused ja ka vastupidi, nt Kambriumi plahvatuse ajal ilmus selts Dasycladales (Yang et al., 2023), domineerisid sinivetikad ja Suure Ordoviitsiumi Biodiversifikatsiooni Sündmuse ajal mitmekesisistusid ning hakkasid domineerima lubistunud tallofüüdid – selts Dasycladales, sugukonnad Codiaceae ja Solenoporaceae (Webby, 2004).

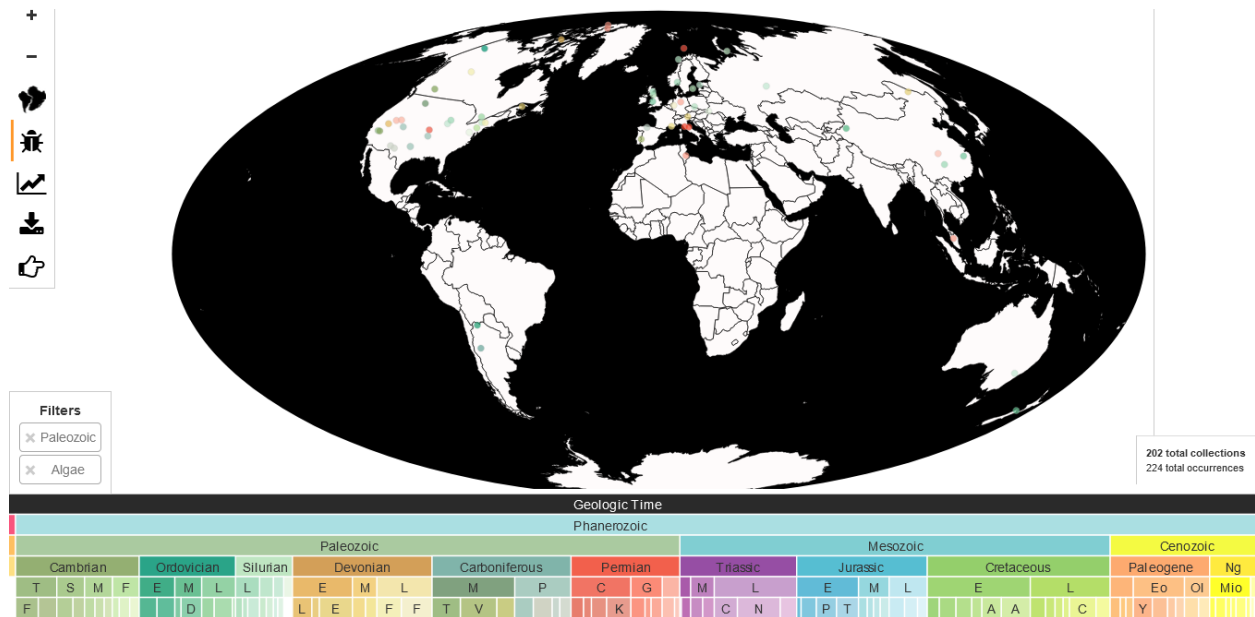
Paleontoloogilistes uuringutes kasutatakse suurema säilivuspotentsiaaliga lubivetikaid biostratigraafias ja paleokeskkonna tõlgendamises (Kirkland & Chapman, 1990; Kundal, 2010). Lubivetikad on olnud olulised setete kujunemisel – näiteks lubistunud rohevetikad lubisetete moodustumisel (Granier, 2012) ja diatomeed ning kokoliidid ränirikastes setendites.

### 2.3 Vetikad geoloogilises ajaloos

Vetikad on ürgne organismirühm. Vanimad sinivetikate fossiilid on määratud umbes 2,15 Ga vanuseks (Hofmann, 1976). Eelkambriumi periood on äärmiselt vaene fossiilide poolest. Evolutsiooni uurimisel kasutatakse paleontoloogilisi, sedimentoloogilisi, molekulaarseid ja muid meetodeid (Taylor et al., 2009). Molekularse kella meetodi põhjal on hinnatud, et elu ilmus Hadaikumis 4,1-4,5 Ga tagasi, anoksügeenne fotosüntees – 3,2 Ga, oksügeenne fotosüntees – 2,3 Ga, hõimkond Cyanobacteria – 2,56 Ga (Battistuzzi et al., 2004) ja esimesed eukarüootsed vetikad ilmusid 1,5 Ga Vara-Mesoproterosoikumis (Yoon et al., 2004). Moczyłowska et al. (2011) pakkusid mikrofossiilide põhjal minimaalseks hõimkonna Chlorophyta ilmumisajaks 1,8 Ga, klassi Prasinophyceae ilmumisajaks 1,65 Ga ja klassi Chlorophyceae ilmumisajaks 1,45 Ga. Butterfield (2000) kirjeldas 1,2-Ga vanuse *Bangiomorpha pubescens*'i ja paigutas selle punavetikate hulka.

Retsentsete vetikate süstemaatiline paigutamine on keeruline ja tugineb keemilisele koostisele, pigmentatsioonile, paljunemisstruktuuridele, viburitele, rakulisusele ja mitmetele teistele molekulaarsetele, biokeemilistele ja ultrastruktuuritunnustele (Brodie & Lewis, 2007). Sellised tunnused säilivad kivististes halvasti, mistõttu on vetikate süstemaatikas peamiseks kättesaadavaks meetodiks morfoloogiline uurimine. Probleem seisneb veel selles, et tihti on esindatud vähe tunnuseid. Sellised põhjused seavad tõsiseid piiranguid täpseks määramiseks (Taylor et al., 2009). Paleoalgoloogias on teada vebaõnnestunud määranguid, näiteks loetakse varem *Fucoides*'ena kirjeldatud fossiili nüüd ihnofossiilide ehk elutegevuse jälgede hulka (Jensen & Bergström, 1995), mitmed algselt vetikatena kirjeldatud fossiilid on hiljem määratud graptoliitideks (Bulman, 1963), või settestruktuurideks.

*Paleobiology Database* näitab “*Paleozoic*” ja “*Algae*” päringuga 202 kollektsiooni, 224 esinemist. Neist Siluri-vanuselisi esinemisi märgiti andmebaasis 34, viimaste hulgas omakorda Llandovery's 7 ning Aeronis 1 esinemine (joonis 1, Czaplewski, 2024). LoDuca et al. (2017) tegi ülevaate Vara-Paleosoikumi lubistumata tallofüütsetest vetikatest ja leidis, et Kambriumi ladestust on teada 85 liigi esinemist, nendest on kirjeldatud 49 liiki 38 perekonnast, Ordoviitsiumi-vanuselist – 38, 28, 17 ja Siluri-vanuselist – 72, 49, 29 vastavalt (Bykova et al., 2020; LoDuca et al., 2017).



Joonis 1. Paleosoikumi vetikate esinemine kaasaegsetes geograafilistes tingimustes. Fossiilide vanus vastab punkti värvile geoloogilisel skaalal (Czaplewski, 2024).

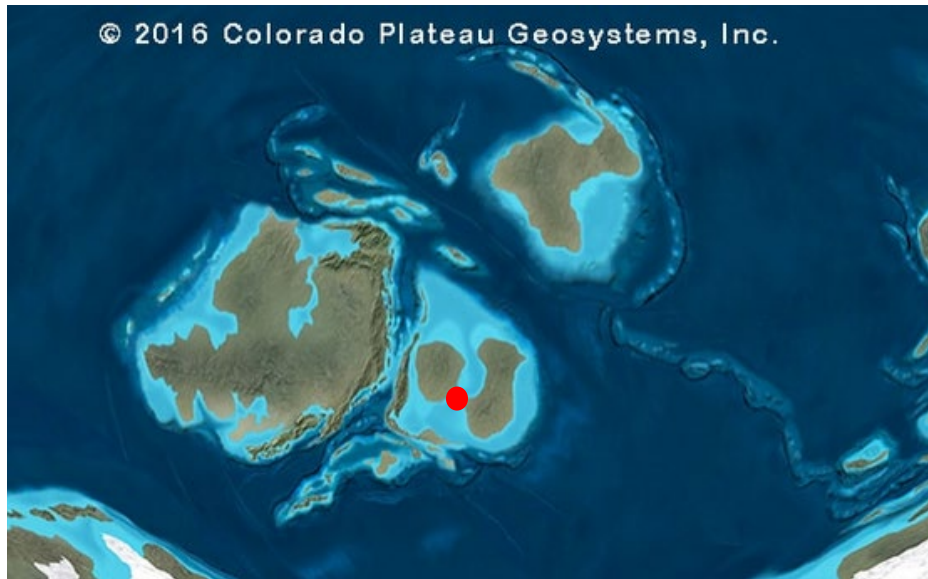
Fossiilsete vetikate uurimise raskus tuleneb nende tafonoomiast. Kaltsiumkarbonaadist väliskihiga lubivetikad on sagedased settemoodustajad, nagu oli eelmises alampeatükis mainitud, ja on fossiilidena sagedased (Berger & Kaefer, 1992; Vachard, 2021). Tänapäevastest vetikatest ei näita lubistumise märke 2033 taksonit ja vaid 284 on mingil määral lubistunud (Algae Traits Eds., 2024). Erinevalt paljudest mikrovetikate ja kaltsiumi akumulatsioonivahelsetest makrovetikate rühmadest on lubistumata tallofüütsed vetikad üliharuldased. Vetikate evolutsiooni ei saa põhjalikult mõista ilma lubistumata vetikad arvesse võtmata.

## 2.4 Geoloogiline taust

Kalana vanus on 440 miljonit aastat, ehk stratigraafiline asend on Siluri ajastu, Llandoverly ajastik, Aeroni lade. Kalana esindab Baltika kontinendi kirdeosas paiknenud madalmerelist epikontinentalset basseini, mis asus ekvaatorist lõuna pool, ligikaudu 10-20° laiuskraadil. Kliima oli soe ja stabiilne, troopiline või subtroopiline (joonis 2) (Cocks & Torsvik, 2005). Kalana settekihid korreleeruvad *Pranognathus tenuis*'i konodontitsooni ja *Pribylograptus leptotheca*



graptoliiditsooniga (Männik et al., 2016). Kalana läbilõige on karbonaatne (joonis 2),

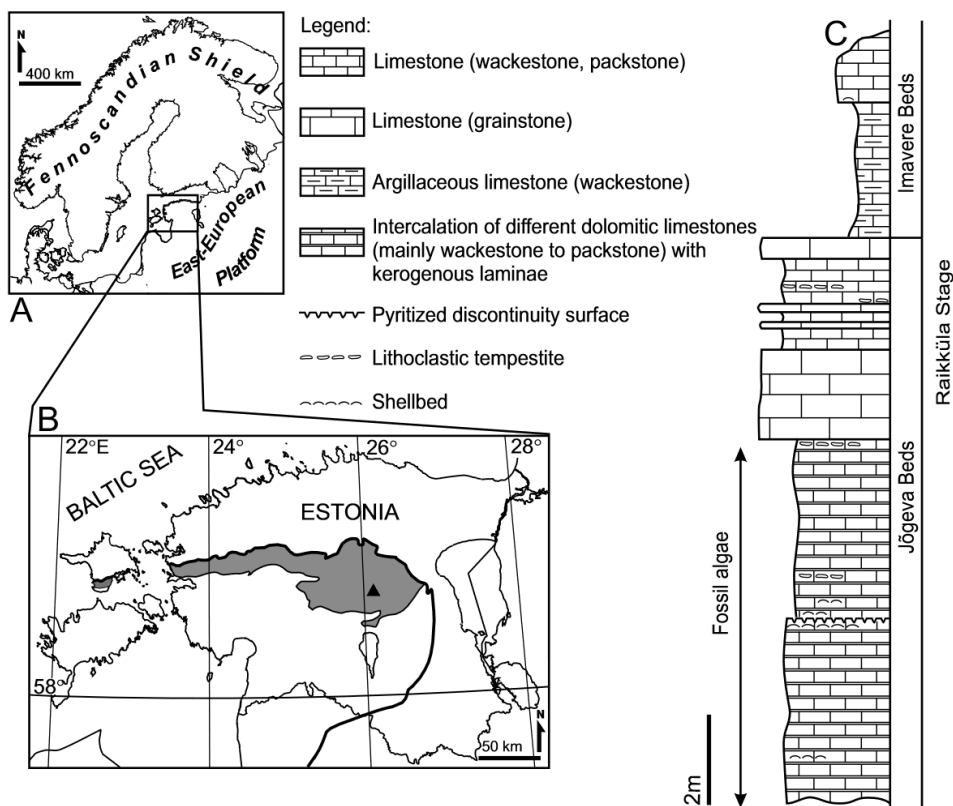


Joonis 2. Kalana vetikate paleogeograafiline asend (*Global Paleogeography and Tectonics in Deep Time - Deep Time Maps<sup>TM</sup>*, 2018).

valdab peeneteraline ja peitkristalne lubjakivi, mis kaugemates faatsiestes vaheldab mergli ja aleuroliit-savikivimiga, rannikulähedases vööndis valdavad keskmise- ja jämeteralised kivimid (Männik et al., 2016; Nestor, 1997). Paljandi kõrgus võib ulatuda 20 kuni 75 m (joonis 3) ja puursüdamike andmed viitavad, et Eesti loodeosas (Murika puursüdamik) küündib lademe paksus 16,3 m ja edelas (Ikla puursüdamik) 176,3 meetrini (Nestor, 1997). Kalana karjääris avanev Raikküla lade koosneb Jõgeva kihtide ülaosast ja Imavere kihtide alumisest osast, mis omakorda kuuluvad Nurmekunna kihistusse (Ainsaar et al., 2014). Jõgeva kihtide alumine osa sisaldab heledat kuni tumepruuni orgaanikarikast dolomiidistunud lubjakivi, Jõgeva kihtide ülemise osa moodustavad lainjaskihilised või muguljad hallid lubjakivid ja sekundaarne dolomiit, mis vaheldub dolomiidistunud mergli kihtidega. Imavere kihid koosnevad dolomiidistunud rohehallikast savisest mikriidist (Ainsaar et al., 2014; Tinn et al., 2009). Läbilõike iseloom viitab šelfi ja madalmerelisele keskkonnale.

Osa läbilõikest on õhukesekihiline, kohati on kihipinnad kaetud kuivalõhede ning leperditiidide ja eurüpteriidide jäänustega, mis viitab lühiajalisele madalale laguunikeskkonnale. Vetikafossiile leidub peamiselt karjääri idaosas Jõgeva kihtide alumises osas (Mastik, 2019). Enamik Kalana fossiile on kaltsiitsed või osaliselt dolomiidistunud, harvem ränistunud või püriidistunud. Seni on

registreeritud fauna hulgas järgmiste bentiliste, nektiliste ja planktiliste taksonite esindajad: käsijalgsed alamhõimkondadest Rhynchonelliformea ja Linguliformea, teod (kl. Gastropoda), sarvkorallid (alamkl. Rugosa), kärngkorallid (alamkl. Tabulata), käsnad (hk. Porifera), peajalgsed (alamkl. Nautiloidea), meriliiliad (kl. Crinoidea), sammalloomad (hk. Bryozoa), trilobiidid (alamhk. Trilobita), luukilbised (alamkl. Osteostraci, hk. Vertebrata), graptoliidid (alamkl. Graptolithina, hk. Hemichordata). Mikrofossiilide hulgas on nimekirja täiendanud konodondid (klass Conodontata, hk. Vertebrata), skolekodondid (kl. Polychaeta) ja karpvähid (selts Ostracoda) ([Männik et al., 2016](#); [Tinn et al., 2009](#); [Tinn & Märss, 2018](#)).



Joonis 3. Kalana karjääri geograafiline asend (A, B, must kolmnurk) ja karjääri idaosas koostatud stratigraafiline läbilõige (C). geoloogiline läbilõige on tehtud karjääri idapoolses osas, mis praeguseks ajaks on sõelmetega taastäidetud ning ei ole enam kättesaadav. Raikküla lademe leviku piir (joonisel B) on tähistatud tugeva joonega ja avamus on värvitud halliks ([Tinn et al., 2015 järgi](#))



Joonis 4. (A) Kalana karjääri põhjapoolne äär, 05.07.2022 (Autor Oive Tinn), pildistamise koht on märgitud punase kolmnurgaga; (B) Kalana karjääri ala (*X-GIS 2.0 [maainfo]*, 2024).

### 3. Andmed ja meetodid

Uuritud kivimpalad koguti Kalana karjäärast aastatel 2006 kuni 2018 ja hoiti Tartu Ülikooli geoloogia osakonnas. Varem uurimata 210 kivipala pildistati Canon EOS 450D ja Canon EOS 1100D kaameraga. Mikroskopeerimine viidi läbi Leica M205A mikroskoobi Leica DFC495 kaameraga ja vetikafossiilid mõõdeti Leica Application Suite v4.13 tarkvara abil.

SEM-analüüs tehti Zeiss EVO MA15 skaneeriva elektronmikroskoobi abil Tartu Ülikooli geoloogia osakonnas. Keemiliste elementide sisalduse määramiseks rakendati tagasipeegeldunud elektronide režiimi Oxford X-MAX 80 energiat hajutava detektorsüsteemi abil Aztec Energy tarkvaras.

### 4. Tulemused

Vaadati üle 210 kivimpala, nende hulgas ilmnisid 140 kivimpalal 274 morfortüübi A hilise kasvufaasi eksemplari ja neljal kivimpalal varase kasvufaasi eksemplari, 17 kivimpalal 34 morfortüübi B eksemplari. Varem kirjeldatud liigi *Kalania pusilla* eksemplare leidis uuritud kivimpaladest 18-l, *Palaeocymopolia silurica* eksemplare 12-l ja *Leveilleites hartnageli* eksemplare 9-l palal. Eksemplaride arvu viimastel puhkudel ei loetud. Käesolevas töös käsitlemata vetikamorfortüüpe leidis 57 kivimpalal. 35 kivimpala olid esindatud kahepoolsetena, s.t oli olemas nii põhipala (ingl. k. *part*) ja vastaspool (ingl. k. *counterpart*). Lisaks leidis kivimpaladel meriliiliate, skolekodontide, karpide ja karpvähiliste fossiile, samuti jäljefossiile ning määramatuid vetikafragmente.

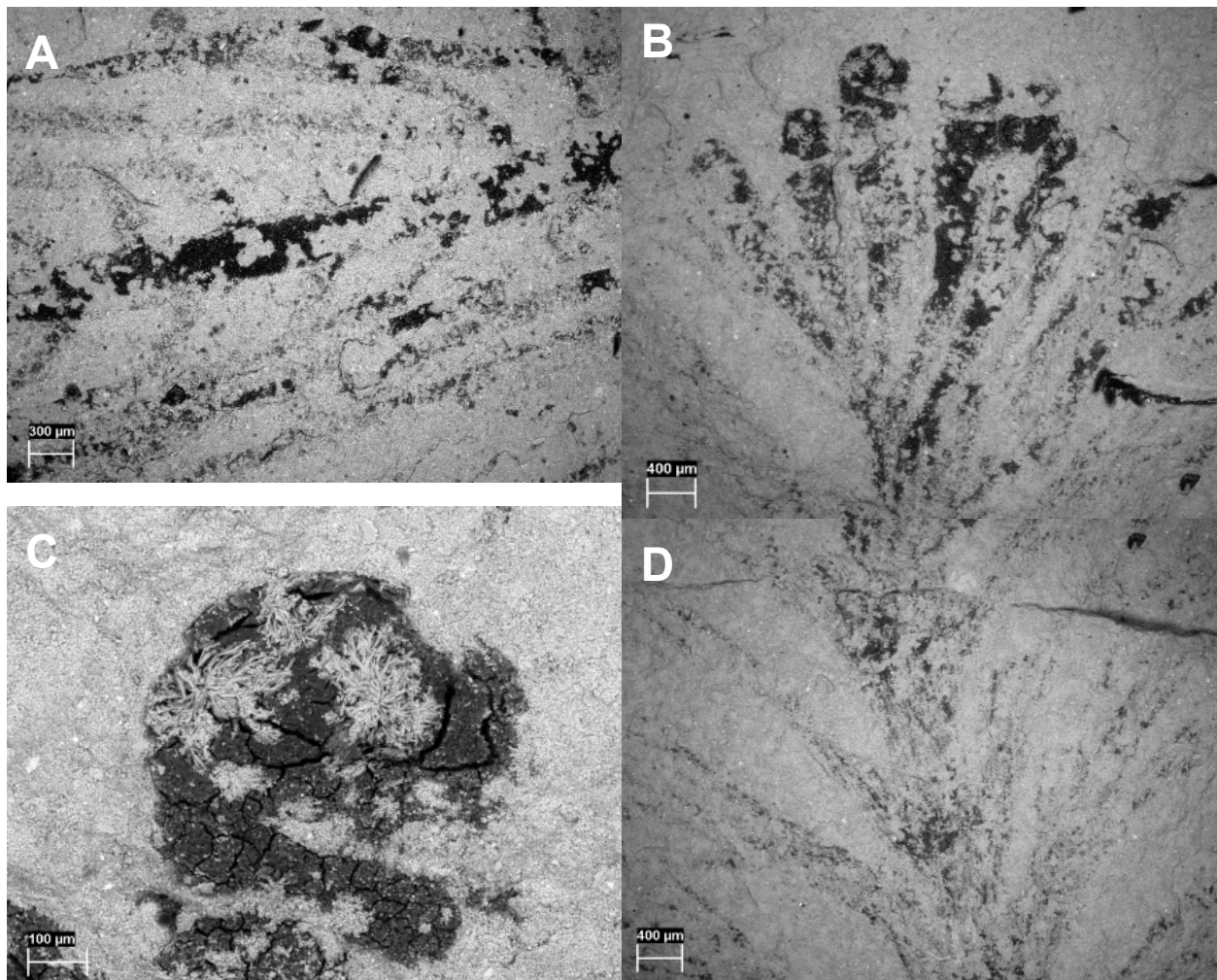
Morfortüüpide morfoloogia vastab nn Ordoviitsiumi floorale, mis oli iseloomulik nii Ordoviitsiumile, kui samuti Silurile, ja kus domineerisid monopodiaalse harunemisega liigid, mis asendasid varem levinud suhteliselt lihtsa ehitusega Kambriumi floora (LoDuca et al., 2017).

SEM-uuring tagasipeegeldunud elektronide režiimis ei paljastanud graptoliitide kasvukihtide (*fusellae*) (joonis 5) ega mändvetikate gürogoniitide olemasolu, kuid kinnitas süsiniku sisaldust fossiilide pinna koostises (joonis 6). Seda meetodit kasutatakse eristamiseks dasüklaade graptoliitidest (joonis 7) (LoDuca, 2019B; LoDuca et al., 2015, 2017; Skompski et al., 2023; Whitfield & Hall, 1894).

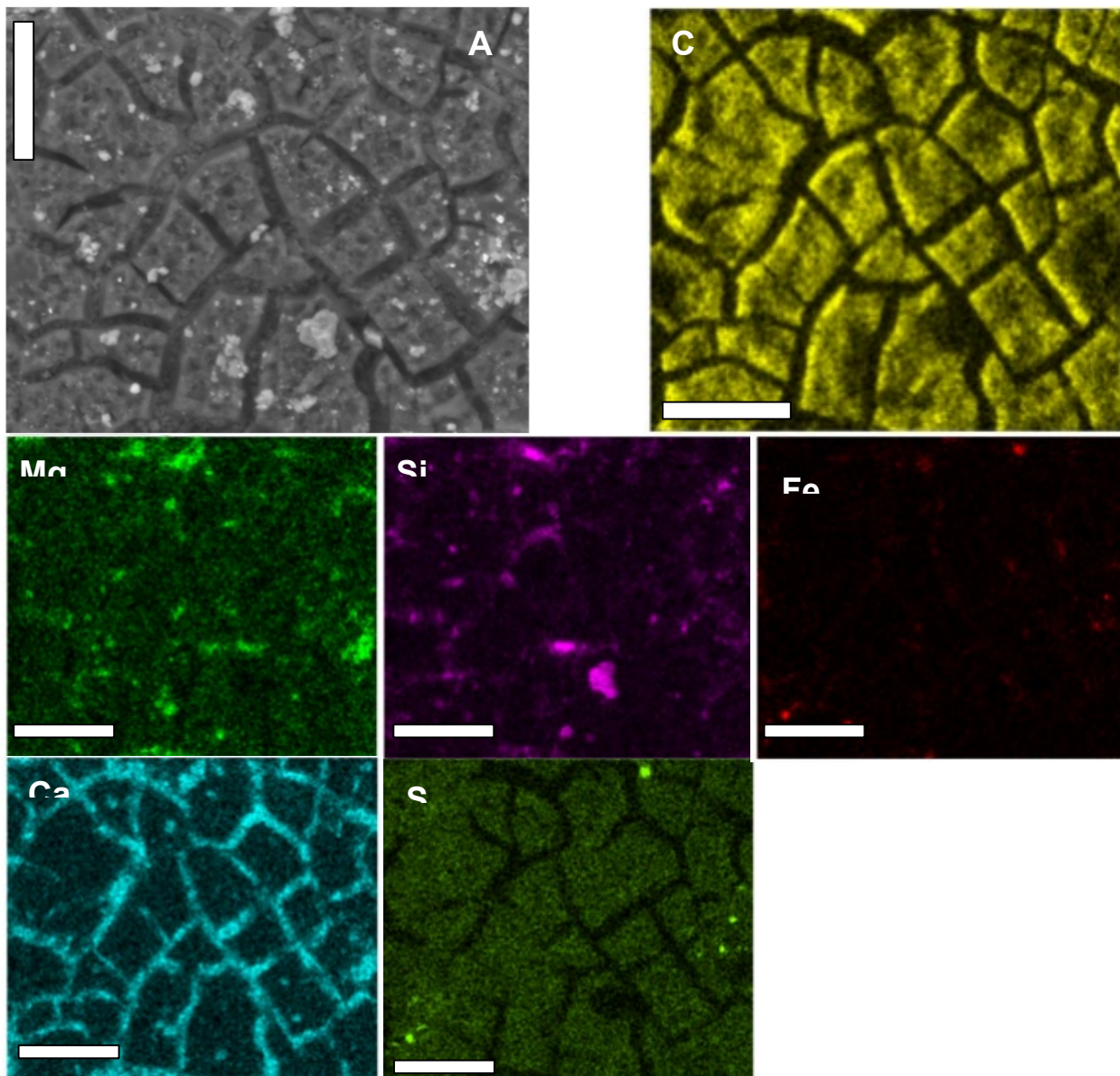


Gametofooride uurimine oli raskendatud fossiilide pinda kohati katvate kipsikristallide tõttu (joonis 5. C). Mõõtmiseks valiti parimatest kivististest 18 morfotüübi A eksemplari, nendest on kolm varases kasvufaasis, ja 13 morfotüübi B isendit. Mõõtmisi ei tehtud isendi puuduvate või ebaselgete tunnuste korral.

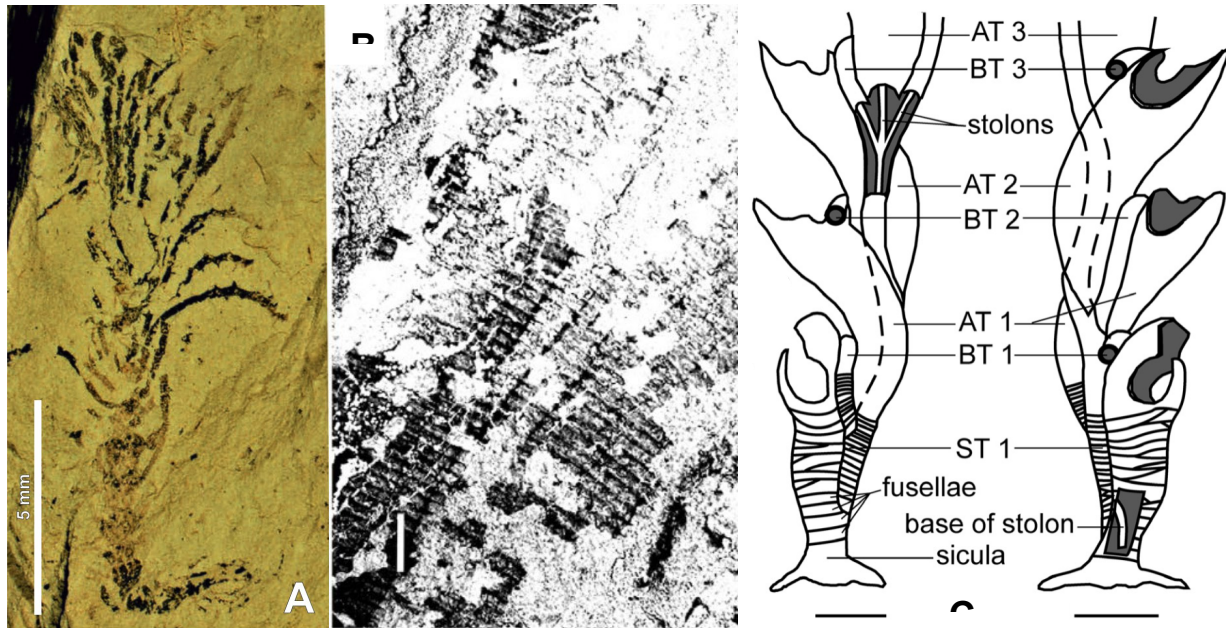
Terminoloogia morfotüübi A kirjeldamiseks on tõlgitud ja kohandatud Taylor et al. (2009) järgi ja morfotüübi B jaoks Berger & Kaefer (1992) järgi.



Joonis 5. SEM mikroskopeerimine tagasipeegeldunud elektronide režiimis: A. morfotüüp A peatelg, B. morfotüüp B gametofoor, C. kipsikristallid morfotüübi A gametofoori peal, D. morfotüüp B peatelg.



Joonis 6. SEM pildid keemiliste elementide kaartidega, vastavalt süsiniku (C), magneesiumi (Mg), räni (Si), raua (Fe), kaltsiumi (Ca), väävli (S) jaoks. Skaala 50  $\mu\text{m}$ .



Joonis 7. Graptoliidi-vetika tuvastamise keerukus: (A) Graptoliit *Podoliagraptus algaeoides* vetika *Voronocladus dryganti* peal (Skompski et al., 2023), (B) graptoliidi kasvukihid SEM-i tagasipeegeldunud režiimis (LoDuca et al., 2015), (C) *Dendrograptus communis* skemaatiline joonis (Muscente et al., 2016). Skaala: (A) 5 mm, (B) 0,2 mm, (C) 10 mm.

#### 4.1 Morfotüüp A

Division Chlorophyta Reichenbach, 1828

Klass Ulvophyceae Mattox & Stewart, 1984

Selts Bryopsidales Schaffner, 1922

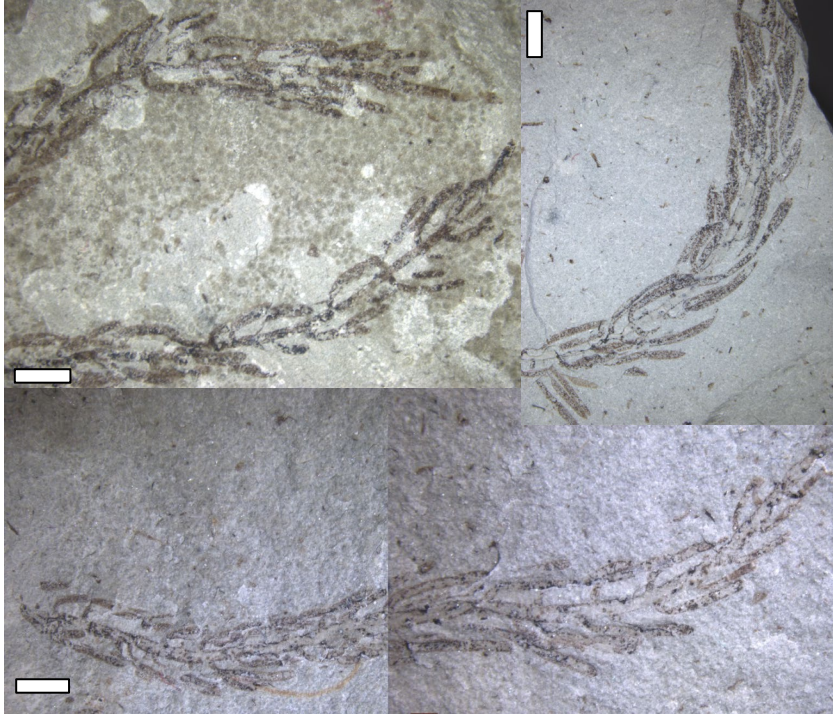
Esineb kohevsulgas (*plumose*), püstine lame tallus. Morfogrupp on kergelt monopodiaalne (LoDuca et al., 2017). Küpse talluse maksimaalne laius on keskmiselt 6,5 mm, kõrgus – 4,5 cm. Peatelg on paindlik silindriline 0,48 mm laiusega, üksikjuhtudel jaguneb kaheks, millest kulgevad vastak- või pehme nihkega peened harud (tabel 1). Mikroskopeerimisel tuvastati erinevad kasvufaasid (tabel 1, joonis 8), need erinevad peamiselt telje ja harude mõõtude ning harude kuju poolest. Kasvu käigus muutus lühike ümar või (harvem) süstjas tipp pikaks peeneks haruks lineaarse otsaga (joonis 8, B). Kohati on harusid palju ning need kattuvad üksteisega, mõnikord ei ole teljel harude kinnitumiskohti näha. Sageli on telg harudest osaliselt või täielikult paljas (joonis 8) ning seetõttu on raske määrata külgmiste harude arvu ja harunemise struktuuri. Selgemalt täheldatavat hargnemist ei ole avastatud. Harud ulatuvad enamasti 3,2 mm teljest täisnurga all ja 0,3 mm kaugusel peateljest pöörduvad olenevalt mattumisasendist 15-30° või 50-140° nurga all.

Varases kasvufaasis paiknevad harud teljega paralleelselt. Harude vahe peateljel on 0,72 mm. Pind on tasane, kuigi on katkestatud kuivamisel tekkinud lõhedega. Spetsiifilisi topoloogilisi eluaegseid tunnuseid, nt poore, ei ole näha. Elektronmikroskoopilised fotod näitavad vetikate terviklike elementide katkestusi teljel või harudel, mis toimus ilmselt pärast mattumist või isegi pärast fossiliseerumist. Paljunemis- või kinnitusstruktuure, nt risoidid või spoorid, ei ole avastatud.

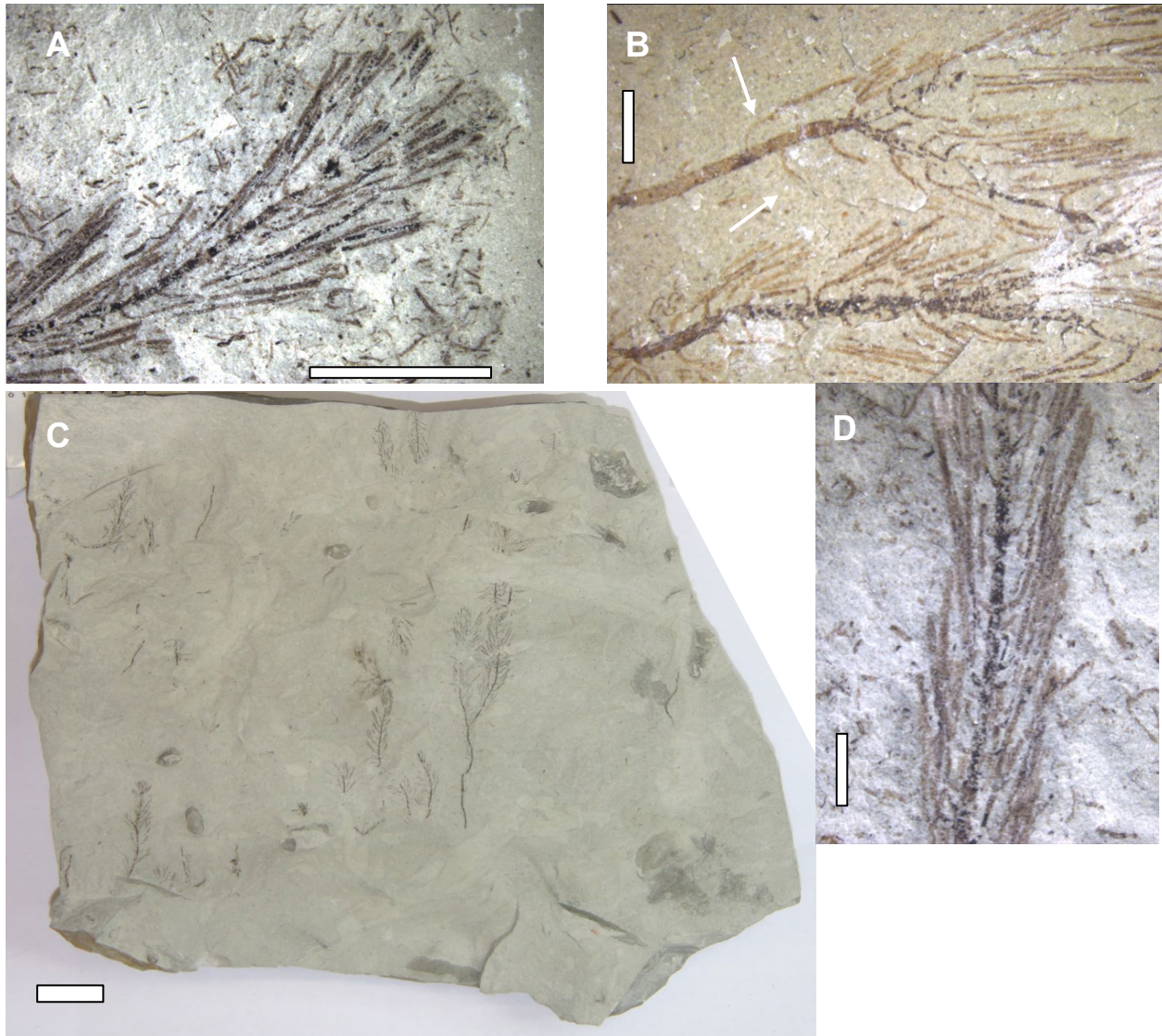
**Tabel 1.** Morfotüübi A kasvufaaside mõõdud: W - talluse laius kõige laiemas kohas, mm; H - talluse kõrgus, cm; D - peatelje laius, mm; d - külgharu laius, mm; l - külgharu pikkus, mm, S, - keskmine harudevaheline vahemaa, mm. VK 1 – eksemplari 1 varane kasvufaas, VK 2 – eksemplari 2 varane kasvufaas, VK 3 – eksemplari 3 varane kasvufaas, KK – küps kasvufaas.

Kasvufaas	W, mm	H, cm	D, mm	d, mm	l, mm	S, mm
VK 1	3,5	3,5	0,4	0,28	1,9	0,6
VK 2	3,6	2,8	0,48	0,3	2,7	0,48
VK 3	3,6	3	0,46	0,23	1,7	0,58
KK	6,5	4,5	0,48	0,24	3,2	0,72





Joonis 8. Morfotüüp A: (A) VK 1, (B) VK 2, (C) VK 3.



Joonis 8. Morfotüüp A küps kasvufaas: mikroskopeeritud ülemine ots (A), peatelje harunemine (B), üldvaade (C), tüüpiline talluse keskosa (D). Skaala: (A) 6 mm, (B) 2 cm, (B, D) 1 mm.

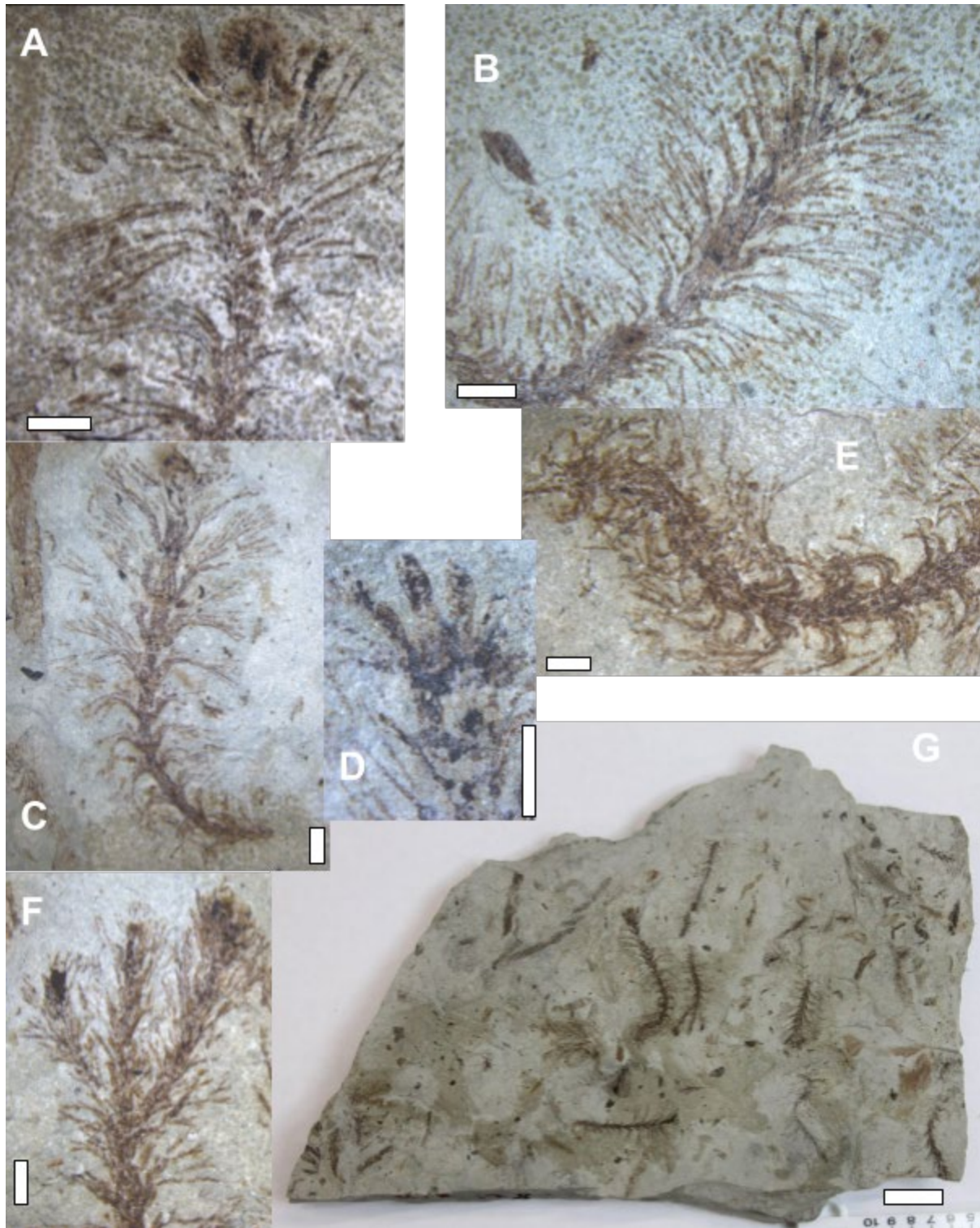
## 4.1 Morfotüüp B

Klass Ulvophyceae Mattox & Stewart, 1984

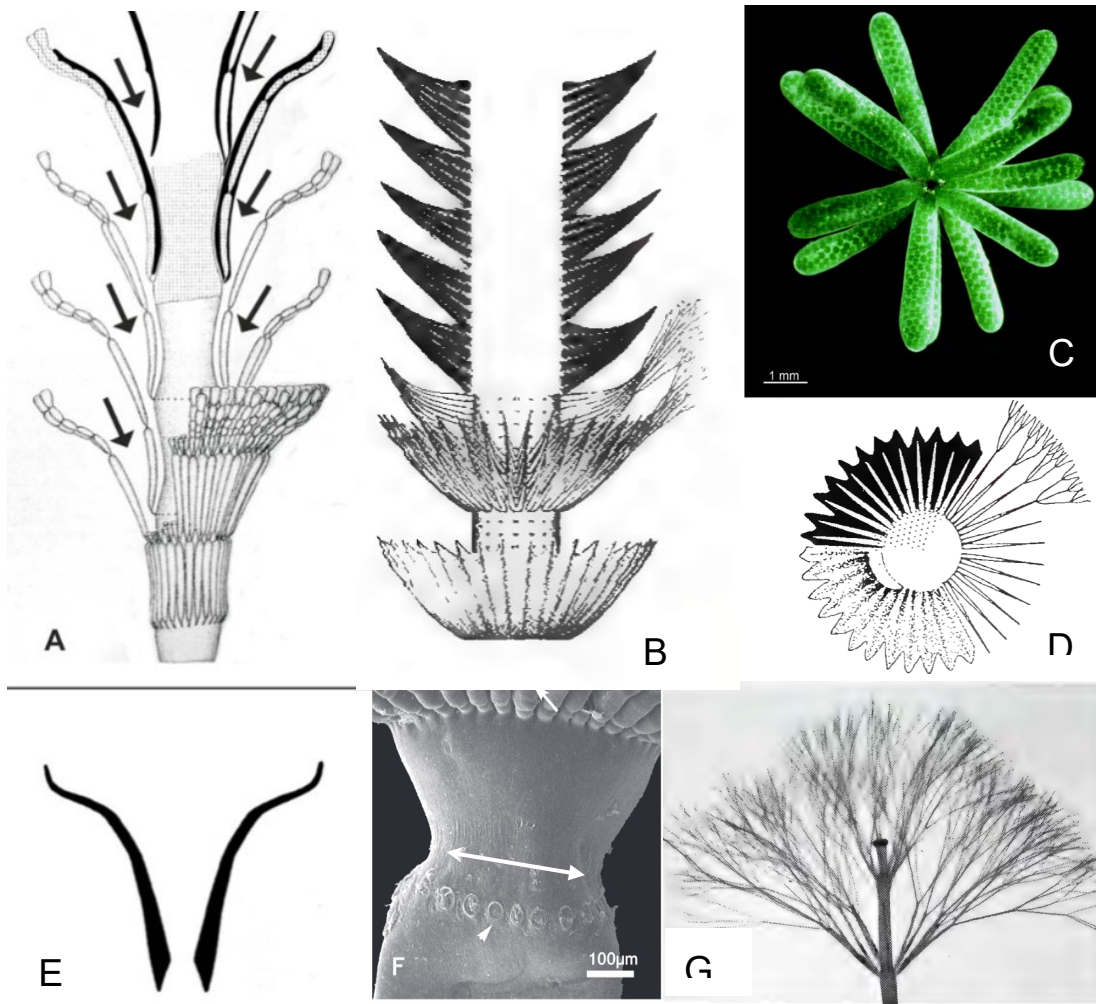
Selts Dasycladales Pascher, 1931

Tallus on säilinud iseloomustab kolmemõõtmelisena, seda iseloomustavad peateljel männastena (*euspondyl*) asetsevad umbes 8 lateraalset haru (joonis 10, joonis 11. D). Need hargnevad vähemalt 2 korda (joonis 11. D) ja kuhjuvad õrnalt (see võib osutada *post mortem* protsessidele) peatelje juures teisese haru ilmumiseni (joonis 10. B), kus nad eemalduvad 15-140° nurga all peateljest. Selle tunnuse põhjal võib ettevaatlikult kirjeldada männast metaspondüülina (Bassoullet et al., 1977; Berger & Kaefer, 1992). Peatelg võib männaste vahel kitseneda (joonis 11, F). Talluse liigenduse tüüp on monovertikaalne (*monovertikal*, joonis 11. A, E), harud kahanevad peateljest tipuni (joonis 11. D, G), steriilsed harud on peened, pikad ja harunevad. Keskmise talluse laius on 7,3 mm kõige laiemas kohas, kõrgus 3,2 mm, peatelje laius 0,67 mm. Harude pikkus on 3,7 mm. Enamasti paikneb talluse tipus 5-7 püstist gametangiumit, välja arvatud kolmeks nuiakujuliseks haruks jagunevatel üksikutel eksemplaridel. Gametangiumid paiknevad eraldi, nende pikkus on 2,7 mm, laius 0,34 mm ja arv ulatub maksimaalselt seitsmeni (joonis 10. B). Talluse morfoloogiat võib seostada kompleksse monopodiaalse morfogrupiga (LoDuca et al., 2017).





Joonis 10. Morfotüübi B pildid. (A) isend umbrellospooriga, (B) kolmeharuline tallus . Skaala: A, B, C, D, E, F - 0,5 mm, G - 2 cm.



Joonis 11. Morfotüüpi B tunnused: (A, E) monopodiaalse talluse liigenduse tüüp, (B) lateraalsete kasvude kuhjatis (De Castro, 1993), (C) *Acetabularia peniculus* gametofoor vabalt asuvad kiirtega (Berger, 2006), (D) haru paigutus ja harunemine (Berger & Kaefer, 1992), (F) peatelje kitsendamine harudevahelises vahemikus (Berger et al., 2003), (G) tänapäevase *Acetabularia acetabulum*'i harunemine (Berger & Kaefer, 1992).

## 5. Arutelu

Morfoloogilised uuringud on paleoalgoloogilise süstemaatika põhiliseks meetodiks (Taylor et al., 2009), ning see eristub retsensete rühmade süstemaatikast molekulaarsete, biokeemiliste ja rakubioloogilistest lähenemise tõttu (Brodie & Lewis, 2007). Meie teadmisi väljasurnud taksonite kohta piiravad fossiliseerumiseks sobivate keskkonnatingimuste nappus ning vetikate väike säilivuspotsiaal.

Siluri ladestus domineerivad vetikate seas monopodiaalsed morfogrupid (60 %) (LoDuca et al., 2017). Lihtsama ehitusega Kambriumi floora (milles domineerisid liigid, mis olid dihhotoomselt harunenud - 60%) asendus nn Ordoviitsiumi flooraga. LoDuca et al. (2017) väitel jätkus selline dünaamika ka Siluris. Kalana vetikad (*Kalania* sp., *Leveilleites* sp., *Palaeocymopolia* sp.) kuuluvad monopodiaalsesse morfogrussi. Nende hulka paigutuvad ka käesolevas töös käsitletud morfotüübid.

### 5.1 Morfotüüp A süstemaatiline asend

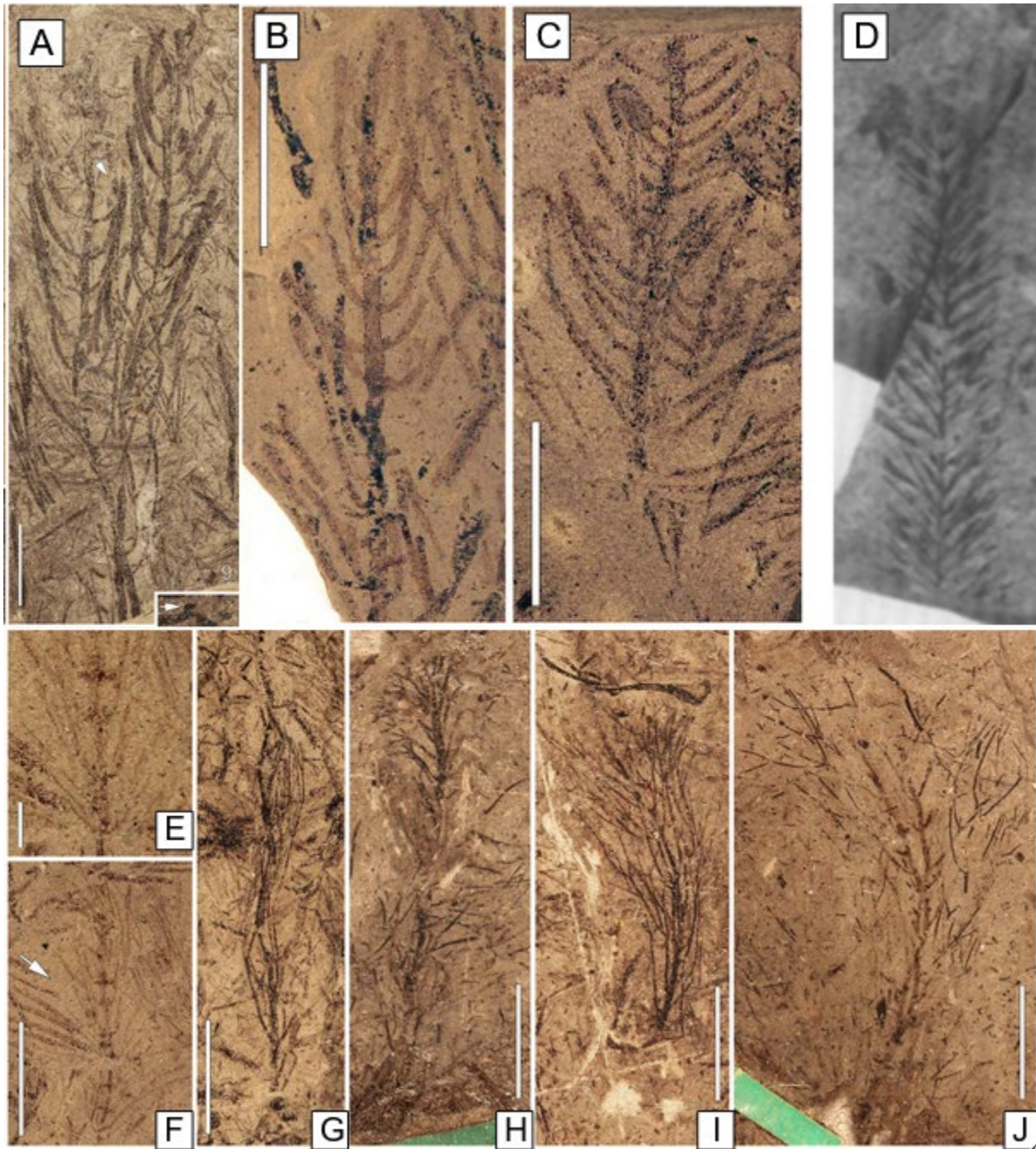
Talluse tagasihoidlikus üldstruktuuris võib morfotüüp A meenutada mitmeid organismirühmi, nt Hydrozoa (nt *Webbyites*), Graptolithina (LoDuca, 2019). Kõige rohkem leidub sarnaseid taksoneid vetikate rühmade hulgas. Peamiselt erinevad need külgharude harunemise poolest (*Derbesia* sp., *Pedobesia* sp.), harude-telje vahekorra poolest (*Menieria* sp.), peateljest harude lahkumise iseloomu poolest (*Dowlingia* sp.), harude paigutuse poolest peateljel (*Whiteavesia* sp.), harude painduvuse poolest – need on kas väga jäigad (*Callithamnopsis* sp., *Eocladus* sp.) või väga painduvad (*Chaetocladus* sp.). Arvestades perekonda *Buthograptus* kuuluvate liikide omavahelisi erinevusi ja varieeruvust (tabel 2) (LoDuca, 2019), eriti lateraalsete harude paksust ja peateljeharude vahekorda ning seltsi Bryopsidales üldisi tunnuseid, võib järeldada, et morfotüüp A on lähedases suguluses perekonnaga *Buthograptus* või kuulub selle hulka. Hall (1861) täpsustas perekonna kirjelduses, et harud võivad olla jäigad. Harude kuju ühtib ideaalselt *Buthograptus meyeri*'ga, kuid harude vahelised kaugused on erinevad. Morfotüüp sarnaneb pigem liigiga *Buthograptus laxus*, kuigi LoDuca (2019) kirjeldusest ja piltidelt on näha (joonis 11), et selle liigi harud on süstja kujuga ja seega on harude morfoloogia päris erinev.

Varasemad *Buthograptus*'e leiud pärinevad Ordoviitsiumist, ning on Sandby kuni Hili-Katy vanusega. Käesolev uuring laiendab selle stratigraafilise leviku ülemise piiri Silurisse, Aeroni eani.

Tabel 2. *Buthograptus*'e liikide ja morfortüübi A mõõtmed. W - talluse laius kõige laiemas kohas, mm; H - talluse kõrgus, cm; D - peatelje laius, mm; d - külgharu laius, mm; l - külgharu pikkus, mm, S, - keskmine harudevaheline vahemaa, mm.

Kasvufaas	W, mm	H, cm	D, mm	d, mm	l, mm	S, mm
<i>B. laxus</i>	6-10	5,5-30	0,4-0,7	0,29-0,43	5-6	0,2-0,4
<i>B. gundersoni</i>	3,6-8,3	5,5-27,1	0,66-0,82	0,5-0,7	1,7-4,5	0,11
<i>B. meyeri</i>	4,9-6,1	18,4-28,2	0,55	0,34-0,6	6-7	1,6-1,8
Morfotüüp A	6,5	4,5	0,48	0,24	3,2(2,4-4,5)	0,72





Joonis 11. (A) *Buthograptus meyeri*, (B, C) *Buthograptus laxus*, (C) *Dowlingia cupressina*, (E-G) *Callithamnopsis fruticosa*, (H-J) *Chaetocladus capitatus*. *Buthograptus*, *Callithamnopsis* ja *Chaetocladus* - LoDuca (2019), *Dowlingia cupressina* (Fry, 1983). Skaala (A-C, F-J) - 5 mm, (E) - 1 mm.

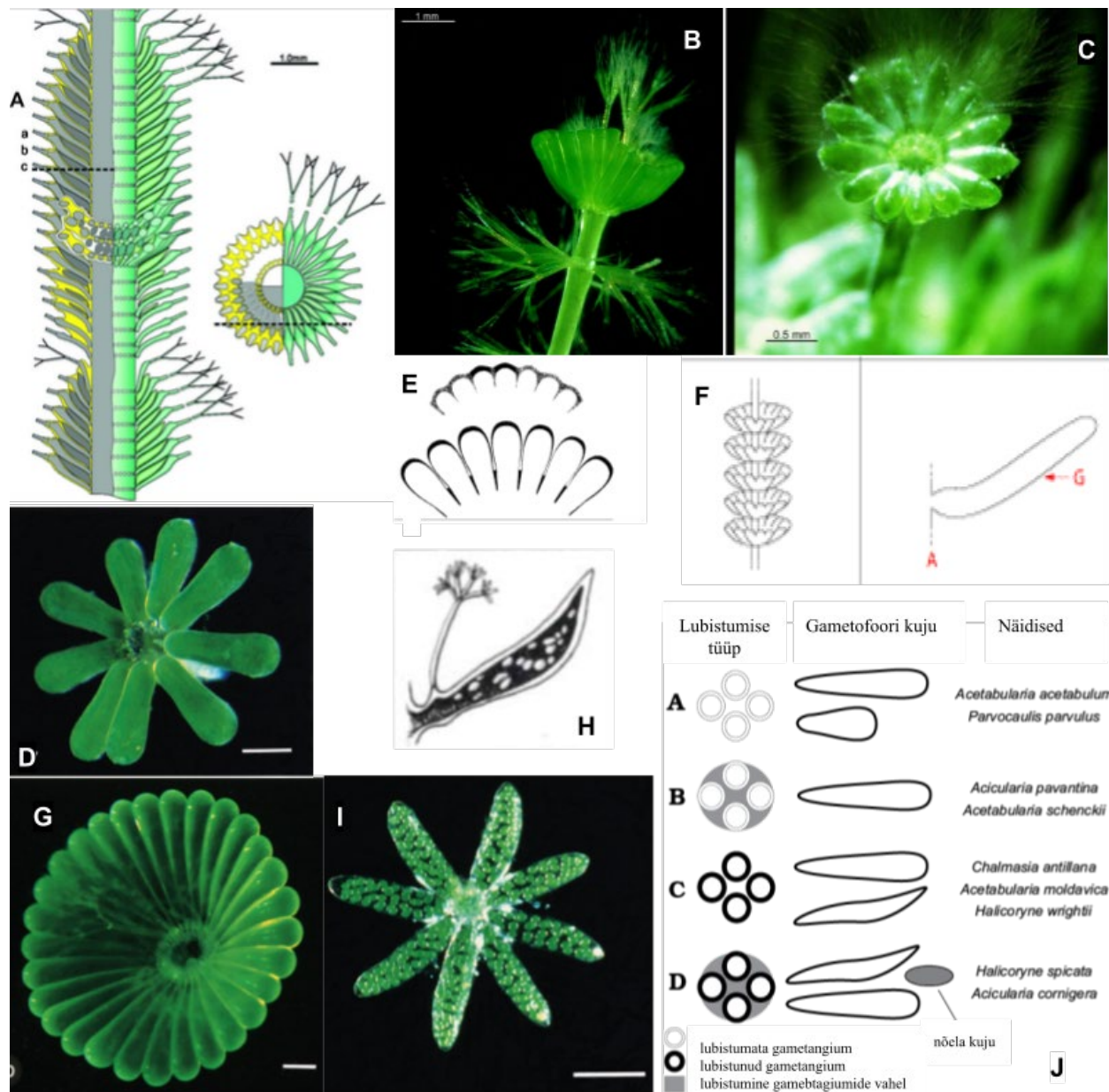


## 5.2 Morfotüüp B süstemaatiline asend

Külgharude paiknemine peateljel eri asendites või korrapärastes männastes on vetikate seas laialt levinud (nt Batrachospermaceae, *Draparnaldia*, Triploporellaceae). Selline tunnus kajastub isegi mändvetikate nimes. Käesolevas töös on mändvetikate ja A morfotüübi suguluse võimalus tagasi lükatud järgmiste tunnuste põhjal: männaste paigutuse korrapärasus ja regulaarsus, peatelje ja külgharude suurus ja kuju. Mineraliseerumise eripära ja ainulaadne gametofoor üksteise külge kinnitunud või vabalt asetsevate struktuuridena (joonis 12. B, C, D, G, I) viitavad seltsile Dasycladales, täpsemalt sugukonnale Polyphysaceae Kützing, 1843 (= Acetabulariaceae Nägeli, 1847). Sugukonnas Acetabulariaceae esineb lubistumist vähem kui sugukonnas Dasycladaceae (joonis 12. J) (Barattolo et al., 2019). Polyphysaceae mõõtmed sobivad kokku morfotüübi A mõõtudega. Sugukonnas Polyphysaceae eristatakse liike kiirekujuliste gametofooride põhjal. 19 retsense liigi seas sarnanevad morfotüübi A kiired kõige rohkem *Acetabularia farlowii* kiirtega, mis paiknevad üksteist eraldi ja on peenemad kui *Parvocaulis*'el. *A. farlowii* on samuti lubistumata ja kiiri on 20–30 (Berger et al., 2003). Morfotüübi A kiirte arvule vastavad kõige enam liigid *Polyphysa clavata* ja *Polyphysa exigua*. Sugukond Polyphysaceae fülogeneesipuu on keerukas. Varem vaadati perekonda *Polyphysa* polüfüleetilise rühmana, mis paiknes lähestikku perekonnaga *Acetabularia* ja *Parvocaulis*'ega. Tänu morfoloogiliste ja molekulaarsete meetodite ühisele kasutamisele nimetati need ümber (Berger et al., 2003). Liikide määramisel sugukonnas Polyphysaceae võetakse arvesse mitmeid teisi mikroskoopilisi morfoloogilisi tunnuseid, näiteks trihhoomide olemasolu gametofooril. Raske on tuvastada, kas A morfotüübil trihhoomid puuduvad ka tegelikult või on need kaetud külgharude ja gametofooriga. Kiired muutuvad jäigaks tänu lubistumisele. Lubistumata esindajate juhul (*P. peniculus*, *P. exigua* ja *P. clavata*) kiired ei moodusta ühtset vihmavarjukujulist struktuuri ja asetsevad ebakorrapäraselt (Berger & Kaever 1992). Ebaselge on, kas gametofoori püstine asend tuleneb organismi kunagistest eluaegsetest omadustest või keskkonnast, nt bioturbatsioonist. Samuti ei ole selge peatelje kolmikharunemine, mis ei ole dasüklaadide seas tavaline. Terminaalse otsa kuju on aga kooskõlas gametangiumi morfogeneesi kirjeldusega (Berger et al., 2003), moodustades paljunemisstaadiumisse üleminekul peatelje tipus kerakujulise struktuuri. Lubistumise võime kaotus võib tõenäolisem olla, kui ümber vahetada männaste paigutamise iseloomujooni. On võimalik, et morfotüüp kuulub mõnele teisele

väljasurnud Dasycladales rühmale, kellel selline stsenaarium teostus. Näiteks mõnede Triploporellaceae seas leidub lubistumata esindajad, aga nende morfoloogia erineb silmnähtavalt. Vaatamata morfofüübi A fülogeneetilisele asukohale Dasycladalesi sees, võib kindlalt väita, et tegemist on oluliselt vanema Dasycladalesi lubistumata esindajaga (joonis 13. A) (Berger & Kaever, 1992). See paleontoloogiline leid on kooskõlas varasemate molekulaarsete uuringute tulemustega (joonis 13. B) (Verbruggen et al., 2009). Polyphysaceae sugukond lahkneb Dasycladeceae sugukonnast kõige varem Vara-Siluris, umbes 440 mln a. tagasi ja Kalana vetikas-*Lagerstätte* langeb selle piirile.

Ülaltoodud peatükis mainitud kivipalade hulka on jäänud veel käesolevas töös käsitlemata lubistumata vetikate kivistised. Ühes esimestest publikatsioonidest Kalana *Lagerstätte* kohta tehti eeldus, et vetikas-*Lagerstätte* varjab kuni uut 10 liiki (Tinn et al., 2009), millest kolm oli kirjeldatud varasemates artiklites (Mastik & Tinn, 2015, 2017; Tinn et al., 2015) ja kaks morfofüüpi käsitletud käesolevas töös, ehk 5 hüpoteetilist morfofüüpi veel jääb. Olgugi et need ei pruugi nii hästi säilinud leiud olla, valdavad need kindlat potentsiaali paleoalgoloogilise andmestiku täiendamiseks.



Joonis 12. Morfotüübi A potentsiaalne sugulus ja dasüklaadide peamised tunnused: (A) *Rostroporella* affiinsusele vastuväitena on kuhjunenud vertikaalses suunas männased (Schlagintweit et al., 2019), (B) *Parvocaulis polyphysoides*, (C) *Acetabularia acetabulum* – perekonna tüüplik, (D) *Polyphysa clavata*, (E) eraldi asetsevad kiired, (F) *Clypeina* on üks vanimatest Polyphisaceae liikidest, millel on eripärased püstised gametofoomännased: G - gametofoor, A - peatelg (Genot, s.a.), (G) *Acetabularia farlowii*, (H) trihhoom *Halicoryne wrightii* kiire alusel (Nitecki, 1971), (I) *Polyphysa exigua*, (J) – lubistumise ja gametofooride tüübid (Barattolo et al., 2019). (B, C) – Berger (2006), (E, D, G, I) – Berger et al. (2003), skaala – 0,5 mm.



Joonis 13. Polyphysaceae asend fülogeneesipuul: (A) paleontoloogiliste andmete tuginev Polyphysaceae kronogramm (Berger & Kaever, 1992) Molekulaarsetest uuringutest lähtuv seltsi Dasycladales kronogramm, punane nool juhatab sugukond Polyphysaceae lahkumise perioodile (Verbruggen et al., 2009).

## Kokkuvõte

### Siluri-vanuselised vetikafossiilid Kalana *Lagerstätte*'s (Silur, Aeroni)

Töös anti ülevaade Siluri-vanuselisest vetikafloorast, eraldati 2 uut makrovetika morfotüüpi ja pakuti neile süstemaatiline asend. Morfotüüp A esines kasvufaasidega ja paigutati oma lihtsa monopodiaalse morfoloogia ja *Buthograptusi* perekonnaga üllatava visuaalse sarnasuse pärast seltsi Bryopsidales. See laseb laiendada stratigraafilise leviku piiri Ordoviitsiumist Silurini (Llandovery, Aeroni).

Morfotüüpi B iseloomustab püstine 7-kiireline gametofoor. Selline tunnus on iseloomulik sugukonnale Polyphysaceae, seltsile Dasycladales, ning sellega selgitati selle morfotüübi süstemaatilist asendit. Vanimad Polyphysaceae esindajad oli teada Hilis-Paleosoikumist, kuid molekulaarsed kellad näitavad, et Polyphysaceae ja Dasycladaceae lahknemine võis toimuda Vara-Siluri (440 mln a tagasi) kuni Hilis-Karboni (290 mln a tagasi) jooksul. Käesolevas töös käsitletud paleontoloogiline leid vanusega 440 mln aastat kinnitab alumise piiri hinnangut ja langetab Polyphysaceae stratigraafilise piiri Vara-Silurini (Llandovery, Aeroni).

Morfotüüpide morfoloogia on tüüpiline nn. Ordoviitsiumi floorale, milles domineerisid monopodiaalse harunemisega liigid (morfotüüp A – lihtne monopodiaalsus, morfotüüp B – kompleksne monopodiaalsus).

Kalana kollektsiooni uurimine näitas, et selles leidub 278 morfotüüpi A eksemplari, 34 morfotüüpi B eksemplari. 57 kivimpala sisaldavad uurimata vetikate morfotüüpe. Kalana vetika-*Lagestätte*'s on palju potentsiaali, et panustada vetikate evolutsiooni teadmiste arengusse.

## Summary

### **Kalana Lagerstätte algal flora from the Silurian (Aeronian)**

The study provides an overview of the Silurian algal flora, identifying two new macroalgal morphotypes and proposing a systematic placement for them. Morphotype A exhibits growth phases and was placed in the order Bryopsidales due to its simple monopodial morphology and surprising visual similarity to the genus *Buthograptus*. This extends the upper stratigraphic range from the Ordovician to the Silurian (Llandovery, Aeronian).

Morphotype B is characterized by an erect seven-rayed gametophore. This feature is typical of the family Polyphysaceae within the order Dasycladales, justifying its biological affinity. The oldest representatives of Polyphysaceae were known from the Late Paleozoic, but molecular clocks suggest that the divergence between Polyphysaceae and Dasycladaceae could have occurred between the Early Silurian (440 million years ago) and the Late Carboniferous (290 million years ago). The paleontological find discussed in this study, dated to 440 million years ago, confirms this lower boundary and lowers the stratigraphic range of Polyphysaceae to the Early Silurian (Llandovery, Aeronian).

The morphology of the morphotypes is typical of the Ordovician flora, which was dominated by species with monopodial branching (morphotype A – simple monopodial, morphotype B – complex monopodial).

A close examination of the rock samples revealed that the Kalana algal-*Lagerstätte* assemblage contains 278 specimens of morphotype A, 34 specimens of morphotype B, and a small number of previously studied species (up to 18 rock samples). Fifty-seven rock samples contain unstudied algal morphotypes. The Kalana algal-*Lagerstätte* still holds significant research potential to contribute to the development of knowledge about algal evolution.

## **Tänuavaldused**

Tänan Oive Tinni, Kersti Püssa juhendamast. Olen tänulik AHHA teaduskeskusele varustumise eest, laenutamast kaamerat kivististe pildistamiseks. Tänan Marian Külaviiri abi eest SEM-uuringuga. Hindan Tartu Ülikooli mitmekülgset toetust Ukrainale.

## Kasutatud kirjandus

- Ainsaar, L., Tinn, O., Männik, P., & Meidla, T. (2014). Stop B1: Kalana quarry. H. Bauert, O. Hints, T. Meidla, & P. Männik (Toim), *4th Annual Meeting of IGCP 591. Abstracts and Field Guide* (lk 174–177). University of Tartu, Tartu.
- AlgaeTraits Eds. (2024). *AlgaeTraits: A trait database for (European) seaweeds*. [dataset].  
<https://doi.org/10.14284/574>
- Allison, P. A., & Briggs, D. E. G. (1993). Exceptional fossil record: Distribution of soft-tissue preservation through the Phanerozoic. *Geology*, *21*(6), 527. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1993\)021<0527:EFRDOS>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1993)021<0527:EFRDOS>2.3.CO;2)
- Barattolo, F., Ionesi, V., & Tibuleac, P. (2019). A new polyphysacean alga from the Miocene of Romania and its biomineralization. *Acta Palaeontologica Polonica*, *64*.  
<https://doi.org/10.4202/app.00537.2018>
- Bar-On, Y. M., & Milo, R. (2019). The Biomass Composition of the Oceans: A Blueprint of Our Blue Planet. *Cell*, *179*(7), 1451–1454. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.11.018>
- Bassoullet, J. P., Bernier, P., Deloffre, R., Genot, P., Jaffrezo, M., Poignant, A. F., & Segonzac, G. (1977). Classification Criteria of Fossil Dasycladales. E. Flügel (Toim), *Fossil Algae* (lk 154–166). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-66516-5\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-66516-5_16)
- Battistuzzi, F. U., Feijao, A., & Hedges, S. B. (2004). A genomic timescale of prokaryote evolution: Insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land. *BMC Evolutionary Biology*, *4*(1), 44. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-4-44>
- Berger, S. (2006). Photo-Atlas of living Dasycladales. *Carnets de Géologie (Notebooks on Geology)*, *Livres*. <https://doi.org/10.4267/2042/5831>
- Berger, S., Fettweiss, U., Gleissberg, S., Liddle, L. B., Richter, U., Sawitzky, H., & Zuccarello,



- G. C. (2003). 18S rDNA phylogeny and evolution of cap development in Polyphysaceae (formerly Acetabulariaceae; Dasycladales, Chlorophyta). *Phycologia*, 42(5), 506–561. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-42-5-506.1>
- Berger, S., & Kaeffer, M. J. (1992). *Dasycladales: An illustrated monograph of a 356 fascinating algal order; 23 tables*. New York: Thieme, Stuttgart.
- Boudouresque, C.-F., Caumette, P., Bertrand, J.-C., Normand, P., & Sime-Ngando, T. (2015). Systematic and Evolution of Microorganisms: General Concepts. J.-C. Bertrand, P. Caumette, P. Lebaron, R. Matheron, P. Normand, & T. Sime-Ngando (Toim), *Environmental Microbiology: Fundamentals and Applications* (1k 107–144). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-9118-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-017-9118-2_5)
- Brodie, J., & Lewis, J. (2007). *Unravelling the algae: The past, present and future of algal systematics*. CRC Press/Taylor & Francis.
- Brooks, F. E. (2004). Plant-Parasitic Algae (Chlorophyta: Trentepohliales) in American Samoa. *Pacific Science*, 58(3), 419–428. <https://doi.org/10.1353/psc.2004.0026>
- Bulman, O. M. B. (1963). The evolution and classification of the graptoloidea: President's Anniversary Address 1963. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 119(1–4), 401–418. <https://doi.org/10.1144/gsjgs.119.1.0401>
- Butterfield, N. J. (2000). *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: Implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology*, 26(3), 386–404. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2000\)026<0386:BPNGNS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2000)026<0386:BPNGNS>2.0.CO;2)
- Bykova, N., LoDuca, S. T., Ye, Q., Marusin, V., Grazhdankin, D., & Xiao, S. (2020). Seaweeds through time: Morphological and ecological analysis of Proterozoic and early Paleozoic

- benthic macroalgae. *Precambrian Research*, 350, 105875.  
<https://doi.org/10.1016/j.precamres.2020.105875>
- Christie, H., Norderhaug, K., & Fredriksen, S. (2009). Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series*, 396, 221–233. <https://doi.org/10.3354/meps08351>
- Cocks, L. R. M., & Torsvik, T. H. (2005). Baltica from the late Precambrian to mid-Palaeozoic times: The gain and loss of a terrane's identity. *Earth-Science Reviews*, 72(1–2), 39–66.  
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2005.04.001>
- Czaplewski, J. J. (2024, mai 15). *Paleobiology Database*. <https://paleobiodb.org/navigator/>
- De Castro, P. (1993). Observations on *Campbelliella Radoicici*, 1959 and *Neoteutloporella Bassoullet et al.*, 1978 (green algae, Dasycladales). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 1, 121–184.
- Delwiche, C. F., & Cooper, E. D. (2015). The Evolutionary Origin of a Terrestrial Flora. *Current Biology*, 25(19), R899–R910. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.029>
- Duarte, C. M., Gattuso, J., Hancke, K., Gundersen, H., Filbee-Dexter, K., Pedersen, M. F., Middelburg, J. J., Burrows, M. T., Krumhansl, K. A., Wernberg, T., Moore, P., Pessarrodona, A., Ørberg, S. B., Pinto, I. S., Assis, J., Queirós, A. M., Smale, D. A., Bekkby, T., Serrão, E. A., & Krause-Jensen, D. (2022). Global estimates of the extent and production of macroalgal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 31(7), 1422–1439. <https://doi.org/10.1111/geb.13515>
- Dunne, J. P., Sarmiento, J. L., & Gnanadesikan, A. (2007). A synthesis of global particle export from the surface ocean and cycling through the ocean interior and on the seafloor. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(4), 2006GB002907. <https://doi.org/10.1029/2006GB002907>
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary Production of

- the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*, 281(5374), 237–240. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237>
- Fry, W. L. (1983). An algal flora from the upper ordovician of the Lake Winnipeg region, Manitoba, Canada. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 39(3–4), 313–341. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(83\)90018-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(83)90018-0)
- Genot, P. (s.a.). *A photo-atlas of Lutetian species from French Cenozoic basins*. Salvestatud 19. mai 2024, [http://paleopolis.rediris.es/cg/BOOKS/CG2009\\_SP01/droite.htm](http://paleopolis.rediris.es/cg/BOOKS/CG2009_SP01/droite.htm)
- Global Paleogeography and Tectonics in Deep Time—Deep Time Maps™. (2018, juuli 10). <https://deeptimemaps.com/map-lists-thumbnails/global-paleogeography-and-tectonics-in-deep-time/>
- Granier, B. (2012). The contribution of calcareous green algae to the production of limestones: A review. *Geodiversitas*, 34(1), 35–60. <https://doi.org/10.5252/g2012n1a3>
- Guiry, M. D., & Guiry, G. M. (2024, mai 16). *AlgaeBase*. World-Wide Electronic Publication, University of Galway. <https://www.algaebase.org/>
- Hall, J. (1861). *Report of the Superintendent of the Geological Survey: Exhibiting the Progress of the Work, January 1, 1861*. EA Culkins & Company, State Printers.
- Hallegraeff, G. M., Anderson, D. M., Cembella, A. D., & Enevoldsen, H. O. (2004). *Manual on harmful marine microalgae* (2nd rev. ed). UNESCO.
- Hofmann, H. J. (1976). *Precambrian Microflora, Belcher Islands, Canada: Significance and Systematics*. 1040–1073.
- Jassey, V. E. J., Walcker, R., Kardol, P., Geisen, S., Heger, T., Lamentowicz, M., Hamard, S., & Lara, E. (2022). Contribution of soil algae to the global carbon cycle. *New Phytologist*, 234(1), 64–76. <https://doi.org/10.1111/nph.17950>

- Jensen, S., & Bergström, J. (1995). The trace fossil *Fucoides circinatus* Brongniart, 1828, from its type area, Västergötland, Sweden. *GFF*, 117(4), 207–210.  
<https://doi.org/10.1080/11035899509546217>
- Kimmig, J., & Schiffbauer, J. D. (2024). A modern definition of Fossil-Lagerstätten. *Trends in Ecology & Evolution*, S0169534724000867. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.04.004>
- Kirkland, B. L., & Chapman, R. L. (1990). THE FOSSIL GREEN ALGA *MIZZIA* (DASYCLADACEAE): A TOOL FOR INTERPRETATION OF PALEOENVIRONMENT IN THE UPPER PERMIAN CAPITAN REEF COMPLEX SOUTHEASTERN NEW MEXICO <sup>1</sup>. *Journal of Phycology*, 26(3), 569–576.  
<https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1990.00569.x>
- Kundal, P. (2010). *Biostratigraphic, Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Significance of Calcareous Algae*. 25(1), 125–132.
- Kützing, F. T. (1843). *Phycologia Generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*. F.A. Brockhaus.
- Lee, R. E. (2008). *Phycology* (4. tr). Cambridge University Press.  
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511812897>
- LoDuca, S. T. (2019). New Ordovician marine macroalgae from North America, with observations on *Buthograptus*, *Callithamnopsis*, and *Chaetocladus*. *Journal of Paleontology*, 93(2), 197–214. <https://doi.org/10.1017/jpa.2018.76>
- LoDuca, S. T., Bykova, N., Wu, M., Xiao, S., & Zhao, Y. (2017). Seaweed morphology and ecology during the great animal diversification events of the early Paleozoic: A tale of two floras. *Geobiology*, 15(4), 588–616. <https://doi.org/10.1111/gbi.12244>
- LoDuca, S. T., Wu, M., Zhao, Y., Xiao, S., Schiffbauer, J. D., Caron, J.-B., & Babcock, L. E.

- (2015). Reexamination of *Yuknessia* from the Cambrian of China and first report of *Fuxianospira* from North America. *Journal of Paleontology*, 89(6), 899–911.  
<https://doi.org/10.1017/jpa.2016.3>
- Mastik, V. (2019). *Silurian noncalcified macroscopic algal fossils from the Kalana Lagerstätte, Estonia*. University Press.
- Mastik, V., & Tinn, O. (2015). New dasycladalean algal species from the Kalana Lagerstätte (Silurian, Estonia). *Journal of Paleontology*, 89(2), 262–268.  
<https://doi.org/10.1017/jpa.2014.23>
- Mastik, V., & Tinn, O. (2017). *Leveilleites hartnageli* Foerste, 1923 (Rhodophyta?) from the Ordovician of Laurentia and Silurian of Baltica: Redescription and designation of a neotype. *Palaeoworld*, 26(4), 602–611. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2017.04.002>
- Mattox, K. R., & Stewart, K. D. (1984). Classification of the green algae: A concept based on comparative cytology. *Systematics of the green algae*. Academic Press, London, 27, 29–72.
- Moczydłowska, M., Landing, E., Zang, W., & Palacios, T. (2011). Proterozoic phytoplankton and timing of Chlorophyte algae origins. *Palaeontology*, 54(4), 721–733.  
<https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01054.x>
- Muscente, A. D., Allmon, W. D., & Xiao, S. (2016). The hydroid fossil record and analytical techniques for assessing the affinities of putative hydrozoans and possible hemichordates. *Palaeontology*, 59(1), 71–87. <https://doi.org/10.1111/pala.12209>
- Muscente, A. D., Schiffbauer, J. D., Broce, J., Laflamme, M., O'Donnell, K., Boag, T. H., Meyer, M., Hawkins, A. D., Huntley, J. W., McNamara, M., MacKenzie, L. A., Stanley, G. D., Hinman, N. W., Hofmann, M. H., & Xiao, S. (2017). Exceptionally preserved

- fossil assemblages through geologic time and space. *Gondwana Research*, 48, 164–188.  
<https://doi.org/10.1016/j.gr.2017.04.020>
- Männik, P., Tinn, O., Loydell, D. K., & Ainsaar, L. (2016). Age of the Kalana *Lagerstätte*, early Silurian, Estonia. *Estonian Journal of Earth Sciences*, 65(2), 105.  
<https://doi.org/10.3176/earth.2016.10>
- Nestor, H. (1997). Geology and Mineral Resources of Estonia. A. Raukas & A. Teedumäe (Toim), *Geology and Mineral Resources of Estonia*. Estonian Academy Publishers.  
<https://geoloogia.info/geology/>
- Nitecki, H. (1971). *Lschadites abbottae*, a new North American Silurian species (*Dasyclada*Jes).
- Norton, T. A., Melkonian, M., & Andersen, R. A. (1996). Algal biodiversity. *Phycologia*, 35(4), 308–326. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-4-308.1>
- Nägeli, C. (1847). *Die neuern Algensysteme und Versuch zur Begründung eines eigenen Systems der Algen und Florideen* (Kd 9). Friedrich Schulthess.
- Oborník. (2019). Endosymbiotic Evolution of Algae, Secondary Heterotrophy and Parasitism. *Biomolecules*, 9(7), 266. <https://doi.org/10.3390/biom9070266>
- Pascher, A. (1931). *Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches*. Verlag von C. Heinrich.
- Reichenbach, H. G. L. (1828). *Conspectus regni vegetabilis per gradus naturales evoluti: Tentamen*. Leipzig, C. Cnobloch, 132 lk.
- Rindi, F., Allali, H. A., Lam, D. W., & Lopez-Bautista, J. M. (2009). Biodiversity hotspots. V. Rescigno & S. Maletta (Toim), *An overview of the biodiversity and biogeography of terrestrial green algae* (lk 125). Nova Science Publishers.

- Schaffner, J. H. (1922). The Classification of Plants. XII. *Ohio Journal of Science*, 22(5), 129–139.
- Schlagintweit, F., Rashidi, K., Yarahmadzahi, H., Habibimood, S., Amirshahkarmi, M., Ahmadi, H., & Mirjalili, M. (2019). New data on some type species of Maastrichtian—Paleocene Dasycladales (Green algae) from Iran, Part 2 Hamulusella Elliott in Deloffre and Granier 1992. *Micropaleontology*, 65(5), 407–423. <https://doi.org/10.47894/mpal.65.5.02>
- Skompski, S., Kozłowska, A., Kozłowski, W., & Łuczyński, P. (2023). Coexistence of algae and a graptolite-like problematicum: A case study from the late Silurian of Podolia (Ukraine). *Acta Geologica Polonica*, 115–133. <https://doi.org/10.24425/agp.2022.143599>
- Žárský, J., Žárský, V., Hanáček, M., & Žárský, V. (2022). Cryogenian Glacial Habitats as a Plant Terrestrialisation Cradle – The Origin of the Anydrophytes and Zygnematophyceae Split. *Frontiers in Plant Science*, 12, 735020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.735020>
- Taylor, T. N., Taylor, E. L., & Krings, M. (2009). *Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants* (2nd ed). Academic Press.
- Tinn, O., Mastik, V., Ainsaar, L., & Meidla, T. (2015). *Kalania pusilla*, an exceptionally preserved non-calcified alga from the lower Silurian (Aeronian, Llandovery) of Estonia. *Palaeoworld*, 24(1–2), 207–214. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2014.12.001>
- Tinn, O., Meidla, T., & Ainsaar, L. (2020). Diving with Trilobites: Life in the Silurian–Devonian Seas. E. Martinetto, E. Tschopp, & R. A. Gastaldo (Toim), *Nature through Time* (lk 345–366). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-35058-1\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-030-35058-1_14)
- Tinn, O., Meidla, T., Ainsaar, L., & Pani, T. (2009). Thallophtytic algal flora from a new Silurian Lagerstätte. *Estonian Journal of Earth Sciences*, 58(1), 38. <https://doi.org/10.3176/earth.2009.1.04>

- Tinn, O., & Märss, T. (2018). The earliest osteostracan *Kalanaspis delectabilis* gen. Et sp. Nov. From the mid-Aeronian (mid-Llandovery, lower Silurian) of Estonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(1), e1425212.  
<https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1425212>
- Vachard, D. (2021). Calcareous Algae (Rhodophyta and Chlorophyta). *Encyclopedia of Geology* (1k 389–406). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12407-8>
- Verbruggen, H., Ashworth, M., LoDuca, S. T., Vlaeminck, C., Cocquyt, E., Sauvage, T., Zechman, F. W., Littler, D. S., Littler, M. M., & Leliaert, F. (2009). A multi-locus time-calibrated phylogeny of the siphonous green algae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(3), 642–653. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.12.018>
- Webby, B. D. (Toim). (2004). *The great Ordovician biodiversification event*. Columbia University Press.
- Whitfield, R. P., & Hall, J. (1894). *On new forms of marine algae from the Trenton Limestone, with observations on Buthograptus laxus Hall*. 6, 351–358.
- X-GIS 2.0 [maainfo]. (2024, mai 20). <https://xgis.maaamet.ee/xgis2/page/app/maainfo>
- Yang, J., Lan, T., Zhang, X., & Smith, M. R. (2023). Protomelission is an early dasyclad alga and not a Cambrian bryozoan. *Nature*, 615(7952), 468–471.  
<https://doi.org/10.1038/s41586-023-05775-5>
- Yoon, H. S., Hackett, J. D., Ciniglia, C., Pinto, G., & Bhattacharya, D. (2004). A Molecular Timeline for the Origin of Photosynthetic Eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution*, 21(5), 809–818. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh075>



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

Mina, Daria Panasiuk

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

Siluri-vanuselised vetikafossiilid Kalana *Lagerstätte* 's (Silurian, Aeronian)

mille juhendaja on Oive Tinn ja Kersti Püssa,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

*Daria Panasiuk*

**23.05.2024**