DiZbi.HAZU | Digitalna zbirka i katalog Hrvatske akademije znanosti i umjetnosti

Preuzimanjem digitalne kopije pristali ste na uvjete korištenja
https://dizbi.hazu.hr/a/?terms

Zapis je preuzet s web adrese
https://dizbi.hazu.hr/a/?pr=i&id=171288

Knj. 3(1950)=knj. 280 [2.] / urednik Vale Vouk

Suradnici	Vouk, Vale
Impresum	Zagreb : JAZU, 1950.
Materijalni opis	216 str. : ilustr.
Nakladnička cjelina	Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti ; knj. 280 [2.]
Dodatni naslov koji daje katalogizator	Rad 280 [2.]
Jezik teksta	hrv – hrvatski • srp – srpski
Vrsta građe	svezak časopisa
Virtualna zbirka	RAD
Baza	Središnja knjižnica HAZU
Nakladnička cjelina	Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti (1948-1991)

©DiZbi.HAZU

RAD JUGOSLAVENSKE AKADEMIJE ZNANOSTI I UMJETNOSTI

KNJIGA 280

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

ODJEL ZA PRIRODNE I MEDICINSKE NAUKE

KNJIGA III.

Urednik:

AKADEMIK VALE VOUK

JUGOSLAVENSKA AKADEMIJA ZNANOSTI I UMJETNOSTI

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

RAD

JUGOSLAVENSKE AKADEMIJE

ZNANOSTI I UMJETNOSTI



ZAGREB

1950

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

ŠTAMPARSKI ZAVOD »OGNJEN PRICA«, ZAGREB

©DiZbi.HAZU

ZORA KLAS

THIOPHYSA GIGANTEA, NOVA TIOBAKTERIJA SA JADRANSKE OBALE

Sa dvije table i četiri slike u tekstu

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke od 26. I. 1949.)

U nastavku istraživanja tiotermalne vegetacije u Splitu (Klas 1938.) poduzela sam istraživanja vegetacije sumpornih vrela u Mokošici kod Dubrovnika.[1] Proučavajući ovu tiotermalnu vegetaciju konstatirala sam među ostalim tiobakterijama, pretežno vrstama rodova *Beggiatoa* i *Thiothrix*, oblik, koji po svojim karakteristikama nesumnjivo pripada rodu *Thiophysa*.

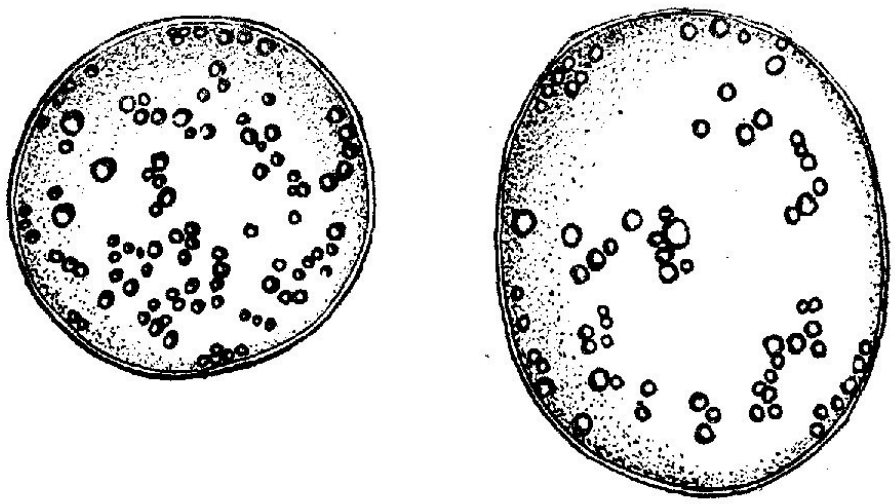
Rod *Thiophysa* postavio je g. 1903. Hinze. Desetak godina Hinzeova se vrsta *Thiophysa volutans* smatrala za jedinog pretstavnika ovog roda. Hinze ju je otkrio na plitkom, pjeskovitom i

[1] Ovo je istraživanje provedeno još za moga boravka u Splitu god. 1948. u Botaničkom kabinetu Više pedagoške škole. Prvi materijal u svrhu orijentacije primila sam od g. dra. Čanadžije, upravnika Ribarstvene stanice u Dubrovniku, u januaru god. 1948. posredstvom g. akademika prof. Vouka, koji me je još god. 1947. zadužio za ova istraživanja. Pregledavši taj materijal konstatovala sam na prvi mah izvjestan paralelizam oblika u Mokošici s onim u Splitu. Ta je konstatacija dala povoda, da sam već u veljači iste godine zajedno s akademikom Voukom posjetila Mokošicu i sabrala obilniji materijal. Drugi puta boravila sam u Mokošici u svibnju iste godine zajedno sa g. Zvonimirom Devidéom, asistentom Botaničkog zavoda, kojemu je povjeren zadatak proučavanja citologije leukotio-bakterija u vezi s općim problemom skupine akariontskih organizama (Ljetopis Jugosl. akad. 1948.). Istraživanja cjelokupne tiotermalne vegetacije Mokošice nalaze se u završnom stadiju, te će o tim istraživanjima biti saopćeno u posebnoj raspravi.

Uzimljem prigodu, te na ovom mjestu zahvaljujem Jugoslavenskoj akademiji znanosti i umjetnosti na materijalnoj pomoći, kojom mi je omogućeno, da provedem ta istraživanja. Tajniku Odjela za prirodne i medicinske nauke Jugoslavenske akademije g. prof. Vouku zahvaljujem među ostalim na dostavljanju potrebne literature. G. dru. Stj. Čanadžiji zahvaljujem na češćem dostavljanju i sabiranju materijala u Mokošici i na susretljivoj pomoći pri terenskom radu. Isto tako zahvaljujem i g. Zvonimiru Devidéu na ustupanju svojih mjerenja dimenzija tiofize, koja su mi zbog dopune mojim mjerenjima bila potrebna, kao i na pripravnosti, s kojom je izveo mikrofotografske snimke.

©DiZbi.HAZU

vapnenastom tlu u napuljskom zaljevu u blizini Castellamare, na terenu, gdje izbijaju podmorska sumporna vrela. Godine 1914. Nadson je konstatira u Estoniji, u gornjem muljevitom sloju hapsalačkog morskog zaljeva, te pronalazi ujedno na istom staništu i drugu, veću vrstu roda *Thiophysa: Thiophysa macrophysa.* Godine 1915. i 1917. ustanovljuje Kolkwitz da se Hinzeova vrsta nalazi u »Solgraben von Artern«. U našim krajevima nije se rod *Thiophysa*, koji je, sudeći po dosadašnjim nalazištima, vezan za sumporovitu, a ujedno i slanu, odnosno bočatnu vodu, dosada nigdje pronašao. Da li se radi o nekom, za razliku od rodova *Beggiatoa* ili *Thiothrix*, doista rijetkom rodu sumpornih bakterija, teško je zasada reći. Smatram, da nije isključeno, da je rod *Thiophysa* i više rasprostranjen, nego što se to na osnovu dosadašnjih podataka čini, ali vjerojatno zbog toga, što ne stvara kolonije i ne pojavljuje se masovno, nisu ga istraživači zapazili.



Sl. 1. Thiophysa gigantea, tipski oblici. Pov. cca. 700×

Nalazište u Mokošici podudara se s Nadsonovim, a još bolje s Hinzeovim nalazištem. I ovdje se radi o razmjerno plitkom, pjeskovito-muljevitom i vapnenastom bazenu iznad slanog sumporovitog hipotermalnog izvora, gdje organizam dolazi u pojedinačnim primjercima, ne stvarajući nikakve homogene formacije. Čini se čak, da je mokošički oblik brojčano još slabije zastupan, nego li je to bio napuljski. Jer dok Hinze govori o bijeloj prevlaci, koja se nakon prenošenja pjeskovitog supstrata dna u plitke posude, iza određenog vremena na njegovoj površini ukazuje, to ja, primjenjujući tu metodu, nisam nikada mogla takve makroskopske prevlake uočiti, nego sam tek pipetirajući površinu nailazila na pojedine primjerke organizma. Napominjem, da sam ispitujući vegetaciju odvira ove terme

©DiZbi.HAZU

u more, u jednoj probi među ostalim organizmima našla i tiofizu. Kako je druge probe nisu sadržavale, smatram, da je taj jedan primjerak bio doplavljen iz termalnog bazena.

Kao i Hinzeova i Nadsonova vrsta ukazuje se i mokošička *Thiophysa* bilo u obliku pravilne kugle, bilo, češće, u obliku elipsoida (sl. 1.) ili s manjim ili većim središnjim utegnućem ili bez njega. Hinze smatra, da je tipičan oblik za tiofizu kugla, dok osta i oblici nastaju tek pri procesu staničnog dijeljenja. Imajući priliku da prati i proučava proces dijeljenja, opisuje ga ovako:

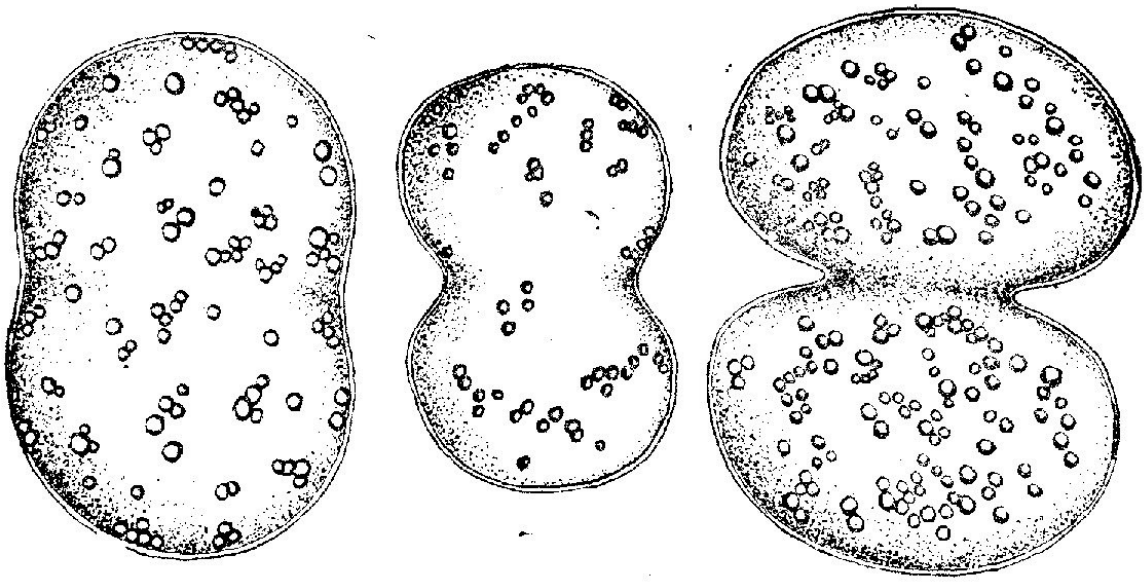
»Die Regel ist, dass eine Kugel sich vor Beginn der Teilung in die Länge streckt (Fig. 8) und dass dann eine ringförmige Einschnürung, senkrecht zu der so gebildeten Längsachse, auftritt (Fig. 19—23). In diesem Stadium verweilt eine Zelle mehrere Stunden lang, währenddessen zieht sich die junge Membran durch die Zelle hindurch. Dann bemerkt man, dass die beiden neugebildeten Zellen, welche sich bisher in einer breiten Fläche berührten, sich gegeneinander längs dieser Fläche verschieben und sich unter rüttelden Bewegungen voneinander loszutrennen suchen, bis dies schliesslich erreicht ist. Dabei haben sie sich merklich abgeflacht: so zeigt Fig. 23 eine Zelle während der Teilung, und in Fig. 24 sind die beiden aus ihr hervorgegangene Zellen bei derselben Vergrösserung wiedergegeben. Die Tochterzellen runden sich dann allmählich ab (Fig. 4) strecken sich und teilen sich von neuem. Die Teilung ist mithin nicht ein langsames Durchschnüren derart, dass zuletzt nur noch eine schmale Verbindungsbrücke vorhanden ist, sondern sie besteht in einer Einschnürung, Ausbildung der Membran und Trennung der Tochterzellen.

Neben diesen regelmässigen Teilungsvorgängen treten nun Abweichungen hervor, die indess darum nicht sehr zu verwundern sind, weil *Thiophysa* keinen polaren Bau besitzt. Zuweilen teilt sich nämlich eine Zelle schon vor ihrer Abrundung zur Kugel, also im Stadium der Kalottenform. Dann streckt sie sich nicht in der Richtung des kleineren, sondern in der des grösseren Durchmessers, und nun schreitet die Einschnürung auf der einen Seite weiter fort als auf der anderen (Fig. 25), ja es tritt auch wohl nur eine einseitige Einschnürung auf (Fig. 26)« (Hinze, pag. 314.).

Moja opažanja odnose se samo na oblike, koji su u probama konstatirani, a nisam mogla sam proces dijeljenja pratiti u svim njegovim fazama. Po tim opažanjima mogao bi se proces dijeljenja mokošičkog organizma uglavnom podudarati s Hinzeovim opisom. Jer doista, iako sam mogla često ustanoviti, da približno, ali ne uvijek posve točno, središnje utezanje stanica s periferije zadire dosta duboko prema centru, ipak ni u jednom slučaju nisam mogla ustanoviti, da bi ono doista doprlo do samog centra. Dijametar neutegnutog centralnog dijela u krajnjim je slučajevima još uvijek iznosio otprilike 1/3 dužinskog dijametra stanica. (sl. 2.)

©DiZbi.HAZU

Dok Hinze ističe »kalottenförmige durch Teilung entstandene Zellen«, ja sam takve oblike, kako ih Hinze prikazuje i u crtežima (fig. 5 i 24 na tabli XV.), a koje bi možda bilo ispravnije nazvati bubrežastim, a ne kaloti sličnima, mogla zapaziti samo kod organizama s dimenzijama ispod 50 μ. Hinze govori o utezanju, spljoštavanju i o naknadnom zaobljavanju diobom nastalih stanica. Po mojim opažanjima mokošičkih individua organizma do zaobljivanja stanica — diobenih produkata — dolazi kod svih organizama iznad 50 μ već pri samom diobenom utezanju. Sudeći po crtežima, čini se, da sličnih odnosa ima i kod Nadsonova organizma (Bavendamm,



Sl. 2. Thiophysa gigantea, u dijeljenju, cca. 700×

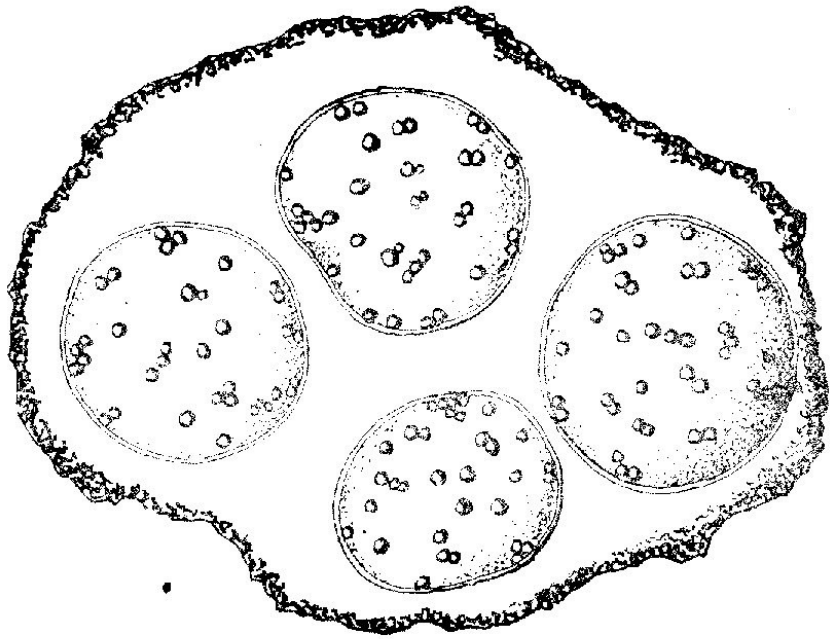
tabla I., fig. 10 b). Zbog zaobljivanja pri diobenom utezanju produkti stanične diobe dobivaju najčešće oblik elipsoida, a katkad i oblike, koji se već veoma približuju obliku kugle. Što se tiče samog oblika kugle, to se mokošički organizam, a vjerojatno ima sličnih odnosa i kod ostalih tiofiza, ukazuje u tom obliku zapravo samo u ograničenom i određenom vremenu razvoja, t. j. u intervalu između dvije diobe. Koliko vremena taj interval kod mokošičkih organizama traje, i da li u tom intervalu dolazi i do rastenja, mogla bi riješiti samo istraživanja na bazi uzgoja i kultura tiofiza. Samo primjenom te metode moglo bi se riješiti pitanje, da li je zapaženo produljivanje oblika prije diobe, kao i njegovo zaobljivanje pri diobi vezano uz procese rastenja, t. j. faktičnog povećanja mase tijela, ili je možda samo uvjet promjena odnosa dužinske i širinske osi (na pr. skraćenje širinske, a povećanje dužinske osi). Stvarno su u materijalu, koji sam istraživala, oblici pravilne kugle bili razmjerno rijetki (oko 15%).

Mokošički oblik ima kao i Hinzeova *Thiophysa volutans* jasno dvostruko konturiranu oko 1 μ debelu membranu. Iako se čini, da je protoplazma ograničena na tanki sloj uz membranu, dok ostalo

©DiZbi.HAZU

tijelo ispunja velika središnja vakuola, pokušaji plazmoliziranja s uobičajenim plazmoliticima nisu uspjeli, te se kraj sve pažnje pri tim pokušajima naglo smrežura čitav oblik, a na to se već i Hinze tužio. Feulgenova nukleoreakcija, koju je proveo Zvonko Devidé, asistent Botaničkog zavoda Matematičko-prirodoslovnog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, prema usmenom saopćenju nije dala pozitivan rezultat.

U normalnom stanju mokošička tiofiza ima veći ili manji broj nepravilno raspoređenih sumpornih kapljica. Gdjekada se nalaze samo pojedinačne kapljice razne veličine, gdjekad može se zapaziti na okupu i oveća nakupina. Nadson je kod svojih tiofiza ustanovio, da one uz sumporne kapljice imaju i naročita tjelešca, kao i



Sl. 3. Tiofize u galerti, cca. 400×

rod *Achromatium*. Ta tjelešca, koja on naziva oksalitima, a kasnije »globules calciferes« nastajala bi uz privođenje kisika, a iščezavala pri njegovu nestajanju. Hinze u opisu svoje vrste *(Th. volutans)* ne spominje slične uklopine, a ni ja ih kod mokošičkih oblika nisam mogla zapaziti.

Gibanje mokošičkih oblika potpuno odgovara Hinzeovu opisu za vrstu *Thiophysa volutans*. Kako nisu uočljive, a ni bojadisanjem se nisu mogle dokazati nikakve cilije, mehanika je tog gibanja, koje nalikuje na iznenadno u prekidima izvođeno zaokretanje, koturanje i valjanje organizma, prilično nejasna, jer nema jasnih indicija za znatnije izlučivanje sluzi.

Kao što je već spomenuto, mokošički organizam, analogno kao i *Thiophysa volutans*, ne stvara kolonije ni masovne nakupine, nego dolazi skoro uvijek pojedinačno. U jednom jedinom sam slučaju na

©DiZbi.HAZU

kožici kompaktnog detritusa mogla ustanoviti »ležište« četiriju omanjih tiofiza, (sl. 3.) a par puta po dva do tri individuuma u galerti.

Dok je dakle u jednu ruku kod mokošičkog oblika roda *Thiophysa* veliko podudaranje kako s Heinzeovom *Thiophysa volutans,* tako i s Nadsonovom *Th. macrophysa,* to u drugu ruku, s obzirom na dimenzije, ima velikih razlika. Mjere, kojima su autori determinirali ove vrste, iznose za *Th. volutans* (promjer kugle) 7—18 μ (maksimum duljina 28,9 μ, širina 17,9 μ), a za *Th. macrophysa* 21—40 μ. Dimenzije mokošičkih oblika su mnogo veće, te dosežu kod pravilnih kuglastih oblika 87,5 μ, a kod elipsoidnih 178,5 μ u širinu i 192,5 μ u duljinu, pa na taj način predočuju doista gigante među tiobakterijama.

Varijabilnost dimenzija mokošičkih oblika tiofize vrlo je velika, pa se u prvi mah čini, da je to i jedina konstatacija, koju bismo na osnovu izvršenih mjerenja mogli postaviti. Iako je nesumnjivo, da je ukupan broj trudom ispipetiranih i izmjerenih primjeraka — 145 — i suviše malen, da bi dopuštao kritičnu varijaciono-statističku obradu, ipak, s obzirom na dimenzije širina i duljina, možemo uočiti neku grupaciju naših organizama.

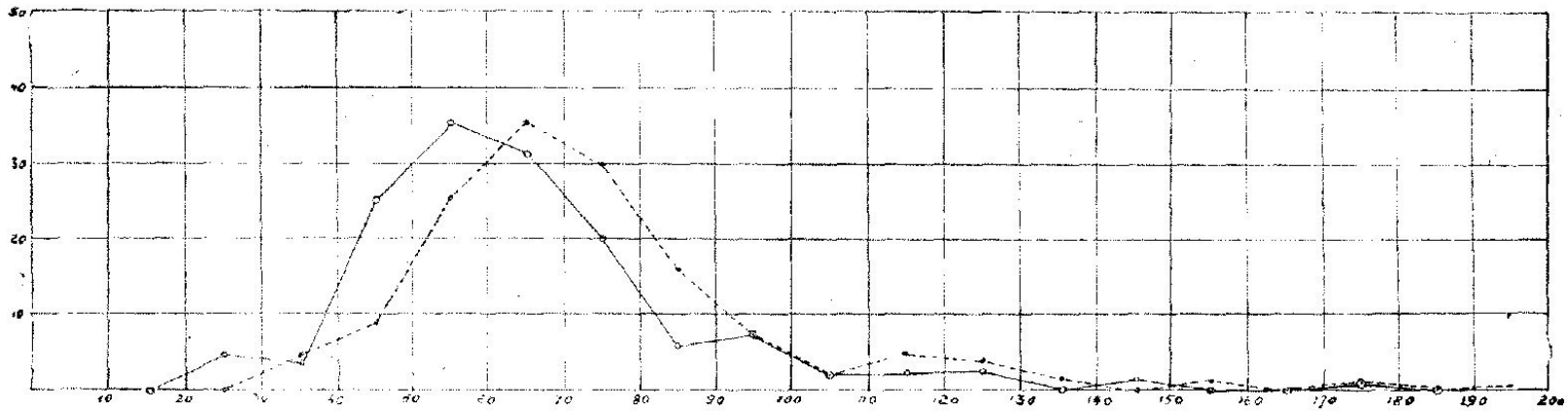
S obzirom na širinu ustanovljena su u dimenzijama do 30 μ četiri primjerka, a u dimenzijama 30—40 μ tri primjerka, dok su s obzirom na duljinu u dimenzijama do 40 μ nađena samo četiri primjerka. Nasuprot tome, dalje su dimenzije i širina i duljina mnogo brojnije zastupane, dok iznad 100 μ, kako se to vidi iz grafikona, opet pada čestoća.

Velika većina mokošičkih organizama ima dakle dimenzije 40—80 μ za širinu, a 50—90 μ za duljinu, a to su dimenzije, koje premašuju ne samo dimenzije Hinzeove vrste *Thiophysa volutans,* nego i maksimalne dimenzije, koje je Nadson dao za vrstu *Thiophysa macrophysa.* Ističem uzato, da je dijametar pravilno kuglastih oblika kod svega tri organizma bio ispod 50 μ (22.5, 25, 30 μ), kod jednog 49 μ, a kod ostalih od 52,5 do 87,5 μ (devet s dijametrom 52.5 do 67, 5 μ, dvanaest s dijametrom 72,5—87,5 μ). Ne obazremo li se zasada na elipsoidne i veće oblike, kao i one okrugle ispod 50 μ, a prihvaćajući Hinzeovu misao o kugli kao tipičnom obliku roda *Thiophysa,* dobivamo jasne grupacije:

Thiophysa volutans	7—18 μ
Thiophysa macrophysa	21—40 μ
Thiophysa, oblik iz Mokošice . .	50—87,5 μ

Ima više autora, koji su u raznim prilikama zabilježili gigantske oblike tioorganizama predstavnika porodica *Achromatiaceae* (Warming, West i Griffiths, Virieux, Bersa, Nadson, Bavendamm, p. 110). Ali ovi zabilježeni i prema Bavendammu zapravo samo kao kuriozitet priopćeni oblici odnose se na rod *Achromatium.* Rod *Achromatium* ne razlikuje se od roda *Thio-*

dizbi.hazu.hr



Sl. 4. Grafikon dimenzija mokošičke tiofize

——— = širine, - - - - = duljine, apsc. dužine u mikronima, ord. broj individua

©DiZbi.HAZU

©DiZbi.HAZU

physa samo morfološki, svojim cilindričnim oblikom, nego naročito, što mu je unutrašnjost stanica uz sumporne kapljice ispunjena većim ili manjim brojem ponajviše velikih vapnenastih tjelešaca. Kako se ta tjelešca lako mogu uočiti i kemijskim reakcijama dokazati, a kod mokošičkih organizama nisu ni u jednom slučaju pronađena, pretpostavka, da bi se eventualno moglo raditi o rodu *Achromatium*, potpuno otpada. Tome pridolazi i to, što kod tih gigantskih oblika, koji uostalom samo u jednom priopćenom slučaju (N a d s o n) dosežu 102 μ duljine, maksimalna širina čak i kod 100 μ duljine ne prelazi 36 μ.

Ako je dakle van sumnje, da se u našem slučaju radi o pripadnicima roda *Thiophysa*, ukazuju nam se pri određenju njihova sistematskog položaja dvije mogućnosti. Prva bi bila, da analogno prijedlogu N a d s o n a i W i s l o u c h a za *Achromatium* (vidi B a v e n d a m, pag. 111.) i ovdje postavimo samo jednu vrstu, koju bi s obzirom na prioritet Hinzeova otkrića trebalo nazvati *Thiophysa volutans*. Vrsta *Thiophysa volutans*, ovako postavljena, ujedinjavala bi u sebi sve pripadnike roda *Thiophysa* pod oznakom raznih forma i predočavala bi zbirnu vrstu, kakve su česte na pr. u sistematici cijanoficeja. Mogla bi se tako postaviti *forma minus*, koja bi bila karakterizirana dimenzijama Hinzeove vrste *Th. volutans*, pa *f. medium*, koja bi odgovarala Nadsonovoj vrsti *Th. macrophysa*, i konačno *f. gigas*, koju bi zastupali mokošički organizmi. Kako mi se čini, da je za takvo raščlanjivanje u literaturi već ustaljenih vrsta potreban prethodni komparativni studij, koji mi nije moguć, to radije idem drugim putem.

Kako mi nije moguće da provedem određenje sistematskog položaja mokošičkih organizama i eventualno opće razgraničenje vrsta roda *Thiophysa* na jedino savremenoj i ispravnoj osnovi, a to je na osnovi eksperimentalne morfologije i fiziologije, a znajući, da se u literaturi i praksi slijedi Bavendammov sistem sumpornih bakterija, koji se kod *Leuco-Thiobacteria* osniva zapravo i u prvom redu na odnosima veličina, postavljam za mokošičke organizme naznačenih dimenzija novu vrstu — morfološkog determinatornog, odnosno klasifikatornog digniteta, — za koju bih, analogno mojoj vrsti *Beggiatoa gigantea*, predložila naziv: *Thiophysa gigantea*.

Prije nego što dadem zaključnu dijagnozu ove vrste, upozorila bih na naročite odnose duljina i širina elipsoidnih oblika mokošičkog organizma. Ti odnosi vrlo su varijabilni, a to je i razumljivo, ako uzmemo, da je po srijedi nejednoliko rastenje u pravcu duljinske i širinske osi. Izračunavajući kvocijente širina i duljina mogla sam ustanoviti, da ni u jednom slučaju taj kvocijent nije manji od 0,60. Donosim pregled:

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

sa	kvocijentom	širina	od	0,64—0,70	bilo	je	zastupano	5	primjeraka
»	»	»	»	0,70—0,75	»	»	»	7	»
»	»	»	»	0,75—0,80	»	»	»	14	»
»	»	»	»	0,80—0,85	»	»	»	16	»
»	»	»	»	0,85—0,90	»	»	»	36	»
»	»	»	»	0,90—0,95	»	»	»	27	»
»	»	»	»	0,95—1,00	»	»	»	15	»
»	»	»	»	1,00	»	»	»	25	»

Pri tome su realne ili faktične duljine i širine organizama, čini se, prilično irelevantne, jer iste kvocijente širina i duljina nalazimo i kod organizama s faktičnom širinom na pr. 49 μ, kao i kod organizama s faktičnom širinom na pr. 105 μ.

Razmatrajući odnose realnih duljina i širina mokošičkog organizma, opažena je neka čudna pravilnost. Većina organizama bila je naime za 3,5 μ ili n$\times$3,5 μ (2$\times$3,5, 3$\times$3,5) dulja nego šira. Navodim samo jedan početni ulomak serije, koji naročito jasno pokazuje te odnose:

dulji nego širi za	1,74	μ	1 primjerak
	2,3	μ	1
	2,5	μ	2
	2,7	μ	1
	3,5	μ	17
	5,0	μ	6
	5,2	μ	1
	5,3	μ	3
	5,5	μ	1
	7,00	μ (2$\times$3,5 . .	23
	7,5	μ	2
	7,8	μ	1
	8,7	μ	1
	9,3	μ	1
	9,63	μ	1
	10,0	μ	5
	10,5	μ (3$\times$3,5 . .	15

Da li se tu radi samo o nekoj slučajnosti, ili je možda po srijedi neka konstanta odnosa intenziteta rasta u duljinu prema rastu u širinu, ne mogu zasada — na osnovu podataka, kojima raspolažem — odlučiti, no smatram ipak za potrebno da skrenem pažnju na to opažanje. I u tom slučaju, i u drugim pitanjima, kao na pr. u pitanju mehanike gibanja, zatim u pitanju odnosa ovih organizama prema kisiku i t. d., bila bi poželjna i potrebna istraživanja na osnovi kultura organizma.

Uzevši u račun sve konstatacije, dijagnoza nove vrste glasila bi:

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

THIOPHYSA GIGANTEA Klas, species nova.

Jednostanična, s jasno dvostruko konturiranom membranom. Stanice oblika kugle ili elipsoida. Dimenzije kuglastih oblika 50—80 μ (maksimum 87,5 μ). Veličine elipsoidnih oblika varijabilne, većinom 40—90 μ (maksimum duljina 192,5 μ, širina 178,5 μ), no kvocijent širina : duljina nikada ispod 0,60 μ, a vrlo često 0,85—0,95 μ. U živom stanju s raznoliko raspoređenim sumpornim kapljicama razne veličine u stanicama. Gibanje rijetko zamjetljivo, u obliku iznenadnog i u prekidima izvedenog koturanja. Umnožavanje diobom, od periferije k centru upravljenim, ali utezanjem, koje do njega ne dopire. Prije diobe promjena oblika iz kuglastog u elipsoidni vjerojatno zavisi od uvjeta nejednolikog rastenja. Dolazi pojedinačno ne stvarajući kolonije ni masovne, makroskopski vidljive nakupine.

1. nalazište: Na pjeskovitom muljevitom dnu prirodnog bazena slane sumporite hipoterme Mokošice kod Dubrovnika.

DODATAK

U aprilu 1950., dok je radnja bila predana za štampu, omogućen mi je uvid u VI. izdanje B e r g e y-ovog »Manual of Determinativ Bacteriology (1948)«. U opaski uz ključ reda *Chlamydobacteriales* upozoruje se, da je u apendiksu amo priključena porodica *Achromatiaceae*, čiji su pravi srodstveni odnosi još nejasni, a dodaje se amo u glavnom zbog sličnosti njihovog metabolizma i metabolizma begijatoaceja (p. 981). U samom apendiksu v a n N i e l, razrađujući porodicu ahromacijaceja ističe, da je razgraničenje rodova *Achromatium*, *Thiophysa* i *Thiosphaerella* za sada gotovo nemoguće, te ih zbog toga okuplja u jedan rod: *Achromatium* (p. 997—998). Kako v a n N i e l smatra u jednu ruku deponiranje kalcijevog karbonata ovisnim o sastavu ambijenta, i dosljedno tome, razlikovanje vrsta obzirom na prisutnost ili pomanjkanje glabula kalcijevog karbonata u stanici proizvoljnim, a u drugu ruku i razlučivanje vrsta na osnovi veličina nedovoljno opravdanim, jer da postoje serije intermedijalnih forma, to on postavlja dvije vrste: *Achromatium oxaliferum* i *Achromatium volutans*. Prijašnje vrste: *Achromatium oxaliferum*, *A. gigas*, *Hillhousia mirabilis* i *H. palustris* v a n N i e l provizorno obrađuje (»provisionally treated« p. 998) kao jednu vrstu: *Achromatium oxaliferum* Schewiakoff, a dosadašnje vrste: *Thiophysa volutans*, *Th. macrophysa* i *Thiosphaerella amylifera* kao *Achromatium volutans* (Hinze) comb. nov.

Suglasujem se potpuno s van Nielom u mišljenju, da je definitivno razgraničenje vrsta, a dodala bih i rodova, ove nejasne porodice ahromacijaceja moguće samo na bazi čistih kultura, t. j. uzgoja, no smatram, da bi se taj postulat trebao postaviti ne samo s obzirom na veličine organizama, nego isto tako i s obzirom na fiziološke osebine, među ostalim i s obzirom na deponiranje kalcijevog karbonata.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Van Nielova misao, da je to deponiranje ovisno samo o sastavu ambijenta, a da nije karakteristika vrste, može biti vjerojatna, pa i ispravna, no ona još nije, koliko mi je poznato, eksperimentalno utvrđena. Zbog toga, a i zbog činjenice, da se kod istraživanih mokošičkih organizama odnos dužinske i širinske osi nikako ne podudara s odnosima, koje van Niel navodi za gigantske oblike, koje uvršćuje u vrstu *Achromatium oxaliferum*, ostajem i nadalje kod postavljanja vrste *Thiophysa gigantea* kao vrste dijagnostičkideterminativnog digniteta.

Napominjem, da je nedavno J. Feldmann postavio vrstu *Thiophysa minor* sa dimenzijama 3—7 μ (Bull. de la Soc. d'Hist. Nat. de l'Afrique du Nord, 1946, p. 29—34). Ako bi ovu vrstu te mokošički organizam uključili u vrstu *Achromatium volutans*, to bi ta kombinirana vrsta dosegla raspon od 3 do 87,5 μ odnosno od 3—192,5 μ. Smatram da vrste tako širokog raspona veličinā ne pogoduju ekološki usmjerenim istraživanjima.

LITERATURA

Bavendamm, W.: Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süss- und Salzwassers. — Pflanzenforschung, Hft. 2. Jena 1924.

Hinze, G.: Thiophysa volutans, ein neues Schwefelbakterium. — Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1903, Bd. 21., p. 309—316, Taf. XV.

Klas, Z.: Über den Formenkreis von Beggiatoa mirabilis. — Arch. f. Mikrobiologie, Bd. 8, Hft. 3., p. 312—320, Berlin 1937.

Klas, Z.: Die thiotermale Vegetation im Hafen von Split. — Acta Adriatica, vol. II., No. 2., Split 1938.

TUMAČ TABLAMA

Thiophysa gigantea, spec. nov., mikrofotografije živih organizama (Foto Z. Devidé)

Tabla I.

1. U optičkom presjeku. Na fotografiji se vide u vidnom polju razne bakterije (spirili i koki), što ističe gigantsku veličinu tiofize. Pov. 450×.

2. Odozgor. Na gornjem dijelu površine jasno se vide sumporne kapljice u stanici, dok ovalni obris organizma nije oštar. Pov. 450×.

Tabla II.

3. Optički presjek. Stanica u početnom stadiju dijeljenja.

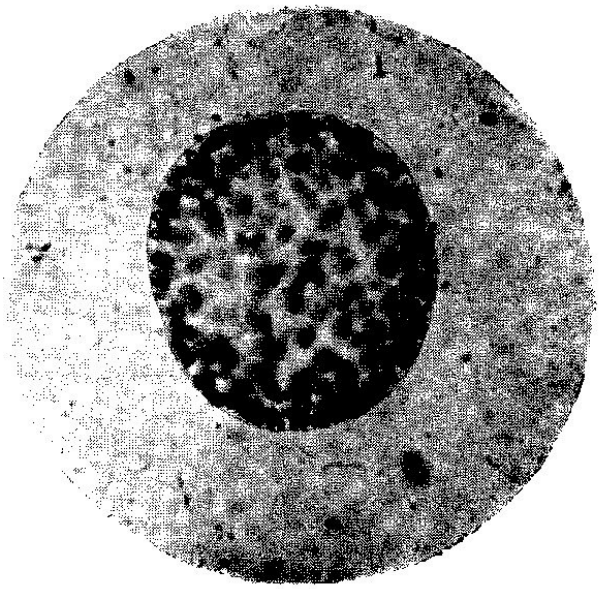
4. Dva individuuma u galerti.

©DiZbi.HAZU

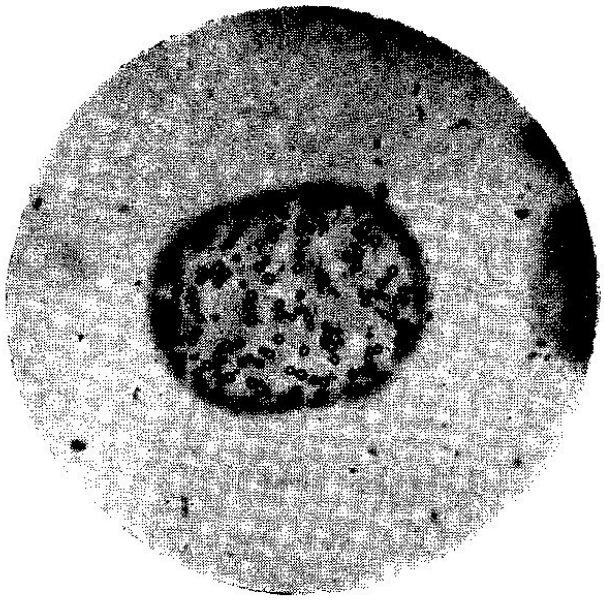
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Klas: Thiophysa gigantea *Tab. I.*



1



2

cca 500×

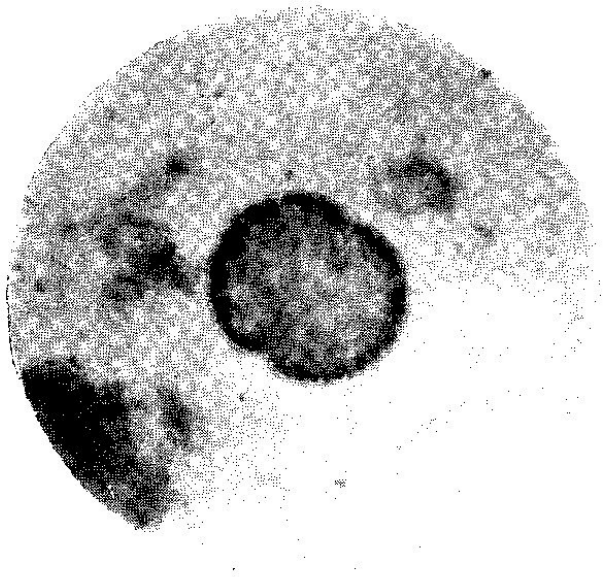
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

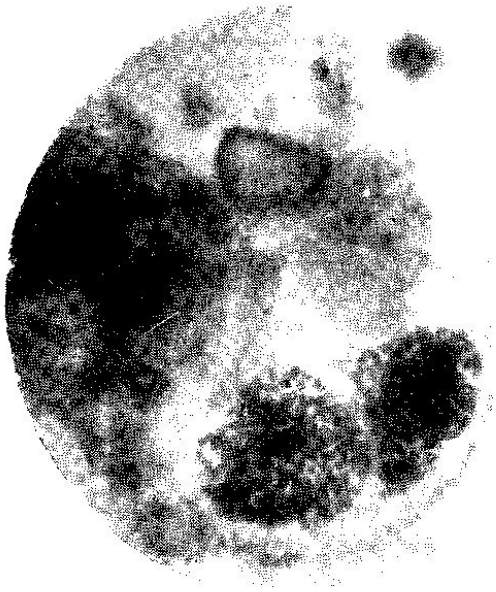
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Klas: Thiophysa gigantea *Tab. II.*



3



4

cca 500×

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr



©DiZbi.HAZU

Akademik ALOIS TAVČAR

DOMINANTNA STERILNOST POLENA KOD KUKURUZA

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke 7. IV. 1948.)

UVOD

Kukuruz (*Zea Mays* L.) je diklinska biljka, kod koje se prašnični cvjetovi razvijaju na vrhu biljke, t. j. na metlici, a tučkovi cvjetovi na klipu, koji se nalazi obično u pazušcu srednjeg lista. Kod biljaka sa dva i više klipova najprije izraste i spolno sazrijeva najgornji klip, a onda postepeno drugi i eventualno dalji klipovi.

Metlica cvate na taj način, da se pojave polenice, koje na vršku sa strane raspucaju i iz njih ispada polen. To se dešava obično nekoliko dana ranije, nego što se na klipu pojave žigovi. Kukuruz je u pravilu alogamna, ali fakultativno i autogamna biljka, t. j. i kopulacijom polenove jezgre i jajne stanice jedne te iste biljke nastaje normalna oplodnja.

Ima primjera, ali dakako vrlo rijetkih, kad je na nekoj biljci polen posve sterilan, dok su tučkovi cvjetovi na klipu iste biljke normalno razvijeni i sposobni za oplodnju.

Poznati su i primjeri genetski različitih biljaka s abnormalnim tučkovim cvjetovima. Iz niže navedenih literaturnih podataka vidjet će se, da se dosada istraživana razna sterilnost polena kod križanja nasljeđuje recesivno, odnosno citoplazmatski. Međutim sam u jednoj našoj sorti kukuruza pronašao sterilnost polena, koja kod križanaca sa drugim sortama dominira. Ako bi se ovo svojstvo razvilo u većoj mjeri, imalo bi za posljedicu velike gubitke u prirodu zrna.

LITERATURNI PODACI

Do danas se u genetičkoj literaturi spominje dvadeset različitih recesivnih gradacija »muške«, t. j. polenove sterilnosti. Ove se sterilnosti označuju sa ms1 do ms20.

Svojstvo ms1 istražili su Eyster (1921.), Singleton i Jones (1930.). Na biljkama se antere pojave kasnije izvan košuljice (palaea inferior) i obuvenac (palaea superior) negoli u normalnih

©DiZbi.HAZU

genotipova. One su smežurane i ne pucaju. Tučkovi cvjetovi su normalno razvijeni. Ovo je svojstvo korelativno vezano sa VI. skupinom svojstava

Svojstvo ms$_2$ (Eyster, 1931., 1934.) ne razlikuje se mnogo od svojstva ms$_1$, ali pripada u IX. skupinu korelativno vezanih svojstava. Za svojstvo ms$_3$ ustanovio je Eyster (1931., 1934.), da se po fenotipu ne razlikuje od biljaka sa svojstvom ms$_1$, ali se ono korelativno pojavljuje sa III. skupinom svojstava.

Beadle (1932.) je proučio trinaest daljih genetski različitih svojstava polenove sterilnosti.

Za svojstvo ms$_{17}$ ustanovio je Emerson (1932.), da je u korelaciji sa I. skupinom vezanih svojstava, a Eyster (1933., 1934.) je našao još tri dalja tipa sterilnosti polena. Od toga su ms$_{18}$ u V. skupini, a ms$_{19}$ i ms$_{20}$ u IX. skupini vezanih svojstava.

Pomenuti autori dakle smatraju, da su materijalne osnove za razvoj sterilnosti polena u karioplazmi.

Rhodes (1933.) je opisao primjer sterilnosti polena, koja se nasljeđuje maternalno, t. j. citoplazmom. Citološkim je istraživanjima Rhodes ustanovio, da se deformirane mikrospore ne razlikuju od normalnih samo oblikom i veličinom, nego i manjim brojem citoplazmatskih elemenata.

Josephson i Jenkins (1948.) navode primjer sterilnosti polena, koja je primijećena god. 1945. i posljednjih godina na seljačkim poljima, zasijanim nekim hibridnim kukuruzom u područjima Kentucky, Tennenslee i Indiani u Sjedinjenim Američkim Državama. Na više polja u blizini Hendersona, u državi Kentucky samo oko 20% do 85% kukuruza bilo je oplođeno. Ovaj sterilitet izazvao je u tom kraju veliku zabrinutost. Pomenuti hibridni kukuruz nazvan je kukuruz s malobrojnim zrnom (»scattergrain hybrids«). Takva sterilnost zapažena je na kukuruzu bijelog zrna i kod nekih komercijalnih hibridnih sorata porijeklom od križanaca sa br. 33—16, uzgojenom incestom u državi Indiana s linijom Ky 27, uzgojenom u državi Kentucky. Ovo se svojstvo navodno nasljeđuje preko citoplazme.

PROBLEM

Kod mojih sam istraživanja dosada ustanovio, kako kod kukuruza bijelog zrna, tako i kod onog žutog zrna osam različitih genetski uvjetovanih gradacija između potpune muške sterilnosti i potpune fertilnosti. Genetski sam proučio onu sterilnost polena, koja se kod križanja s normalnim biljkama žutog zrna nasljeđuje kao dominantno svojstvo. Ovo je dosada jedini primjer sterilnosti polena s dominantnim nasljeđivanjem.

Budući da dominantno nasljeđivanje sterilnosti polena može da izazove i velike štete u prirodu zrna, nastojao sam, da genetski

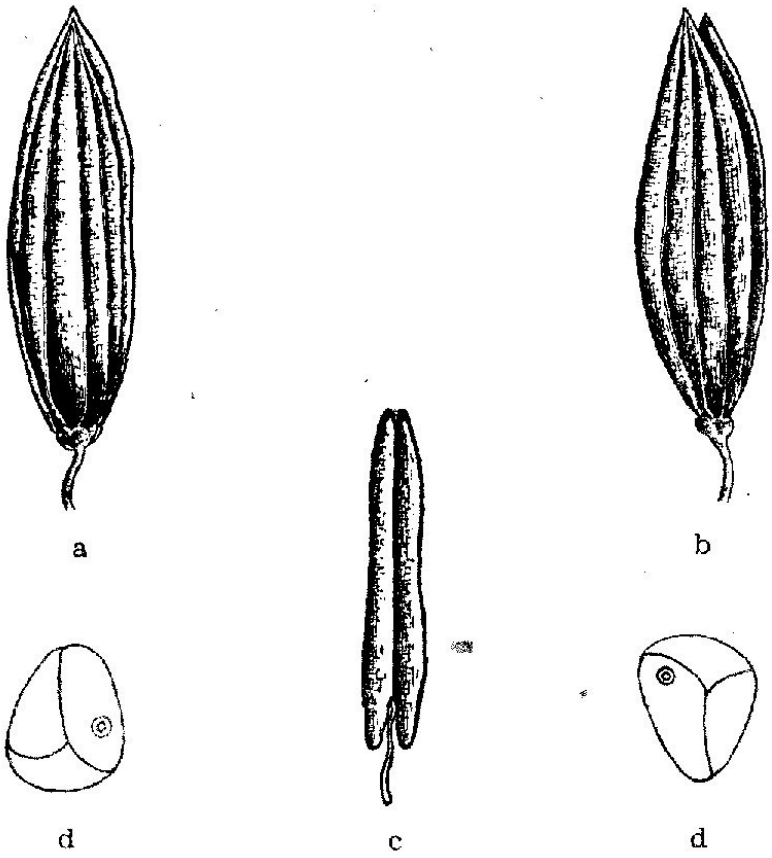
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

proučim odnos ovog svojstva prema deset raznih skupina vezanih svojstava, dosada proučenih kod kukuruza.

VLASTITA ISTRAŽIVANJA

God. 1934. su na pokušalištu Zavoda za oplemenjivanje bilja i genetiku Poljoprivrednog fakulteta sveučilišta u Zagrebu iz jednog klipa kukuruza domaćeg zubana (*Zea Mays indentata*) normalnog zrna sa pustare Orlovnjak kod Osijeka izrasle biljke, i to ukupno 124 normalnog rasta i normalno razvijenih klipova, ali im metlice nisu cvale, t. j. nisu se pojavile antere. Proučavane su metlice tih biljaka i uspoređivane s normalnim metlicama onih biljaka, koje su bile porijeklom od zrna jedne biljke iste sorte kukuruza.



Klasići, polenice i polen biljaka sterilnih prašnika: a) klasić — sa strane, b) klasić — ventralna strana, c) prašnice (polenice) i d) polen.
Spikelets, anther and polen of the plants with the dominant male sterility: a) spikelet — side view, b) spikelet — ventral side, c) anther and d) polen.

Tim je istraživanjima ustanovljeno, da se normalne, t. j. »fertilne« metlice ne razlikuju od pomenutih »sterilnih« metlica što se tiče ovih svojstava: duljine metlice, broja klasića i rasporeda klasića. Isto je tako duljina klasića jednih i drugih metlica posve jednaka.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Po vanjskom izgledu se klasići »fertilnih« metlica razlikuju od klasića sterilnih metlica samo po tome, što se oni kod posljednjih za cvatnje ne otvaraju (sl. 1. a i b).

Isto tako je posve jednaka i građa klasića jednih i drugih metlica.

Razlika između jednih i drugih metlica vidljiva je samo u anterama i u polenu. Kod »fertilnih« i kod »sterilnih« metlica su doduše polenice jednako dugačke, ali su kod posljednjih za trećinu tanje i smežurane (c). Kod »sterilnih« metlica polenice se za cvatnje metlice ne pojavljuju izvan pljevica i ne pucaju. Ako presiječemo polenicu, nailazimo na polen, koji je za trećinu manji od normalnog, smežuran je i neklijav (d). Držak je za tri četvrtine kraći i za oko polovinu tanji od drška normalnih prašnika (c).

Sve biljke, izrasle iz zrna jednog klipa, imale su »sterilne« metlice, premda su žigovi ovog klipa god. 1933. bili slobodno oprašeni, t. j. oprašeni polenom normalnih biljaka.

Sve 124 biljke »sterilnih« metlica oprašene su god. 1934. raznim genotipovima normalnih metlica.

Za očeve uzeto je deset različitih genotipova — testera, od kojih je svaki imao po jedno svojstvo, za koje je poznato, u koju skupinu korelativnih svojstava pripada.

Ova su križanja vršena, da se utvrdi, kojim je svojstvom vezana ova sterilnost prašnika, metlica, odnosno polena.

Muško-sterilne biljke iz god. 1934. oprašene su iste godine polenom od testera iz svih deset vezanih svojstava. Za oca su uzete biljke ovih recesivnih svojstava:

I.	skupina:	br	(brachytic), brahitičan rast biljke;
II.	»	: lg1	(liguleless), listovi bez ligule;
III.	»	: cr1	(crinkly leaf), listovi su široki a na bazi naborani, biljke su nešto niže negoli normalne;
IV.	»	: la	(lazy), horizontalan rast stabljike i listova;
V.	»	: oy	(oil yellow), uljanožuta boja mladih biljaka;
VI.	»	: sm	(salmon silk), žigovi poput boje lososa;
VII.	»	: ra1	(ramosa), ramosa metlica;
VIII.	»	: j1	(japonica), japanska panaširanost lišća;
IX.	»	: g_4	(golden), svijetložuta (zlatna) boja stabljike u toku čitave vegetacije;
X.	»	: li	(lineate), po duljini starijih listova su uz zelene još i tanke bijele pruge.

Polenom svakog testera oprašeno je 8 do 10 biljaka sterilnog polena, koje su imale najbolje razvijene klipove. Od svakoga takvog klipa, odnosno biljke, posijano je god. 1935. zrno na posebnu parcelicu. Na svakoj je takvoj parcelici izraslo oko polovine biljaka s normalnim, t. j. fertilnim polenom, a ostalo sa sterilnim polenom.

©DiZbi.HAZU

U tab. I. sakupljeni su eksperimentalni podaci (e) o broju varijanata od pojedinih fenotipova, koji su se iscijepali u potomstvu od križanja biljaka sterilnog polena s biljkama prije spomenutih testera. Za komparaciju prikazani su i teoretski podaci *t*, izračunati na temelju pretpostavke, da se ovo svojstvo nasljeđuje monohibridno.

Brojčani podaci obrađeni su biometrički. Pomoću X^2 metode izračunata je vjerojatnost *P* po formuli $\Sigma \frac{(e-t)^2}{t}$, da bi se ustanovilo koliko se eksperimentalni podaci *e* poklapaju s teoretskim *t*, Vjerojatnost *P* ocjenjuje se od 0 do 1. Kad vrijednost *P* nije manja od 0,05, onda se smatra, da se eksperimentom dobiveni podaci još slažu s teoretskima i da su na temelju toga izvedeni zaključci biometrički opravdani.

Od pomenutih križanja izrasla su potomstva, u kojima ima biljaka sa sterilnim i biljaka sa fertilnim polenom. Njihov omjer odgovara teoretskim očekivanom omjeru 1 : 1.

Iz toga izlazi, da su one 124 biljke, koje su izrasle iz onog jednog klipa kukuruza zubana, bile heterozigotne za fertilnost odnosno sterilnost polena i da je ova sterilnost dominantno svojstvo, koje ćemo označiti sa Ms_{21} za razliku od drugih dosada genetski istraženih recesivnih svojstava, koja su označena sa ms_1 do ms_{20}. Prema tome su naše biljke sterilnog polena genetske konstitucije Ms_{21} ms_{21}.

Biljke sterilnog polena, koje su izrasle kao prva generacija od prvobitno dobivenih sterilnih biljaka i bile križane s pojedinim naprijed pomenutim testerima, povratno su križana s odgovarajućim testerom.

U tab. II. do XI. sakupljeni su eksperimentalni podaci o broju varijanata svakog pojedinog fenotipa, koji se iscijepao u potomstvu od posljednjeg križanja. Brojčani podaci sređeni su s obzirom na deset skupina korelativnih svojstava, ustanovljenih za kukuruz. U svakoj od tih skupina izvršena su četiri križanja s jednim istim testerom. Eksperimentalni podaci *e* obrađeni su biometrički i uspoređivani s teoretskim podacima *t*.

Od križanja s testerom skupine svojstava I., III. do X. izrasle su u potomstvu po četiri različite skupine fenotipa u skoro podjednakom omjeru, t. j. od svake po 25%, kako se vidi iz tab. II. i IV. do XI.

Da se i ovdje eksperimentalni podaci *e* podudaraju s teoretskim *t* izlazi iz pojedinih vrijednosti za vjerojatnost *P*, koje su veće od *0,05*.

Prema tome se pomenuta sterilnost polena nasljeđuje nezavisno:

a) od svojstava *br* za brahitičan rast biljke iz I. skupine korelativnih svojstava

b) od svojstava cr_1 za razvoj širokih na bazi naboranih listova iz III. skupine korelativnih svojstava,

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

c) od svojstva *la* za horizontalan rast stabljike i listova iz IV. skupine,

d) od svojstva *oy* za uljanožuto boju mladih biljaka iz V. skupine,

e) od svojstva *sm* za boju žigova poput lososa iz VI. skupine,

f) od svojstva ra_1 za jako razgranjenu (ramosa) metlicu iz VII. skupine,

g) od svojstva j_1 za t. zv. japansku panaširanost listova iz VIII. skupine,

h) od svojstva g_4 za svijetložutu, t. zv. zlatnu boju stabljike iz IX. skupine i

i) od svojstva *li* za tanku bijelu i zelenu uzdužnu prugavost listova iz X. skupine vezanih svojstava.

Križanci sterilnog polena, označeni u tab. I. u skupini II., povratno su križane testerom za listove bez ligule lg_1. Iz tog križanja razvila su se u potomstvu (tab. III.) četiri fenotipa, i to biljke:

a) sterilnog polena i s listovima s ligulom,

b) fertilnog polena i s listovima bez ligule,

c) sterilnog polena i s listovima bez ligule i

d) fertilnog polena i s listovima s ligulom.

Brojčani omjer varijanata ovih fenotipova međutim nije jednak nego naprotiv, najviše je biljaka fenotipa a) i b), a mnogo manje onih fenotipa c) i d). Iz toga izlazi, da je pomenuta sterilnost Ms_{21} korelativno vezana sa svojstvom »listovi s ligulom« Lg_1, a fertilnost ms_{21} vezana sa svojstvom »listovi bez ligule« lg_1.

Prema tome je pomenuta sterilnost polena Ms_{21}, odnosno fertilnost ms_{21} korelativno vezana sa svojstvom listovi bez ligule — lg_1, odnosno listovi s ligulom.

Iz brojčanih podataka u tab. III. izračunat je postotak svih varijanata rekombinacija, koje su se iscijepale u pomenutom potomstvu, dakle biljaka sterilnog polena i s listovima bez ligule, zatim biljaka fertilnog polena i s listovima s ligulom, a tih je ukupno u potomstvima pojedinih križanja samo 16,79% do 19,68% ili u prosjeku 18,29%.

Iz svega ovog izlazi, da je pomenuta sterilnost polena dominantno svojstvo, koje se ne nasljeđuje samo preko citoplazme.

Budući da u sorti, iz koje je porijeklom bio klip sa zrnom za sterilnost polena, nije za tri godine istraživanja pronađena na površini od po dva hektara ni jedna biljka sa sterilnim polenom, to je nasljedna promjena nastala na samom klipu.

Ovdje opisana sterilnost polena, koja se nasljeđuje kao dominantno svojstvo, mogla bi izazvati velike gubitke u prirodu zrna, ako bi takve nasljedne promjene nastale u većem opsegu.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

ZAKLJUČAK

Opisana je i genetski proučena potpuna sterilnost polena, koja se nasljeđuje dominantno za razliku od dosada u literaturi opisanih dvadeset različitih sterilnosti polena (ms_1 do ms_{20}), koje se nasljeđuju recesivno. Za to dominantno svojstvo predlaže se oznaka Ms_{21}. Prema tome su biljke sterilnog polena, izrasle iz zrna od jednog klipa, bili genetski određene, kao Ms_{21} ms_{21}. Križanjem ovih heterozigotnih biljaka s obzirom na sterilnost polena sa testerima iz svih deset skupina korelativnih svojstava, ustanovljeno je, da pomenuta sterilnost pripada II. skupini korelativnih svojstava, jer se iz križanja biljaka heterozigotnih s obzirom na sterilnost polena i razvoj ligule na listovima s biljkama homozigotnih s obzirom na normalan polen i bez ligule razvije u potomstvu u prosjeku 18,29% rekombinacija.

Ova se sterilnost ne nasljeđuje samo citoplazmom, nego pri tom sudjeluje i karioplazma.

Pomenuta nasljedna sterilnost polena nastala je u samome klipu, a iz njegova su se zrna razvile biljke sa sterilnim polenom.

Ako bi se u jednoj sorti pojavile navedene nasljedne promjene u većem opsegu, znatno bi smanjile prirod zrna. To bi se moglo dogoditi naročito tada, kada su hibridne kukuruzne biljke proizvedene od incestnih linija.

Da bi se spriječili gubici u prirodu zrna, izazvani sterilnošću polena, kojoj se dosada nije obraćala posebna pažnja, i ako to nije rijetka pojava, treba naročito da oplemenjivači kukuruza iz svojih uzgoja u pravo doba odstrane sve biljke s pomenutim defektom. Ove biljke poznaju se po tome, što im prašnici obično ne vire iz cvjetova.

LITERATURA

Anderson, E. G.: The inheritance of salmon silk color in maize. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir. 48, 1921.

Beadle, G. W.: Genes in maize for pollen sterility. Genetics, 17, New-York, 1932.

Emerson, R. A.: The inheritance of certain forms of chlorophyl reduction in corn leaves. Nebraska Agr. Exp. Sta. Ann. rept. 25, 1912.

Emerson, R. A.: The inheritance of certain »abnormalities« in maize. Amer. Breeders Assoc. Ann. rept. 8, 1912.

Emerson, R. A.: A recessive zygotic letal resulting in 2 : 1 ratios for normal vs. male sterile and colored vs. colorless pericarp in F_2 of certain maize hybrids. Science 75, New York, 1925.

Eyster, W. H.: Heritable characters of maize. Male sterile 2. Journal of Heredity Vol. 22. Washington, 1931.

Eyster, W. H.: Heritable characters of maize. Journal of Heredity 22, Washington, 1931.

Eyster, W. H.: The genetics of Zea Mays. Bibliographia genetica 11, 1934.

Eyster, W. H.: Linkage studies of maize. Amer. naturalist. 67, 1933.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Gernert, W. B.: A new subspecies of Zea Mays L. American Naturalist 46, 1912.

Jenkings, M. T. and Gerhardt, F.: A gene influencing the composition of the culm in maize. Iowa Agr. Exp. Sta. Research Bul. 138, 1931.

Josephson, L. M. and Jenkins, M. T.: Male sterility in corn hybrids. Journal of Americ. Society of Agronomy. Vol. 40. Geneva, N. Y. 1948.

Kempton, J. H.: Heritable characters of maize. Brachytic culm. Journ. of Heredity. Vol. 11. Washington, 1920.

Singleton, W. R. and Jones, D. F.: Heritable characters of maize. Male sterile. Journal of Heredity. Vol. 21. Washington, 1930.

(Iz Zavoda za genetiku i oplemenjivanje bilja Poljoprivredno-šumarskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.)

TUMAČ TABELA — EXPLANATION TO TABLES:

e ... eksperimentalno — experimental,
t ... teoretski — theoretical,
n ... ukupno varijanata — total number of variants,
P ... vjerojatnost — Probability.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Tab. I.

Roditelji Parents	Potomstvo — offspring broj biljaka — number of plants				n	$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
I. $Ms_{21}\ ms_{21}$ Br Br × $ms_{21}\ ms_{21}$ br br	$Ms_{21}\ ms_{21}$ Br br		$ms_{21}\ ms_{21}$ Br br		215	0,563	0,465
	e 102	t 107,5	e 113	t 84			
II. $Ms_{21}\ ms_{21}$ Lg_1 Lg_1 × $ms_{21}\ ms_{21}$ lg_1 lg_1	$Ms_{21}\ ms_{21}$ Lg_1 lg_1		$ms_{21}\ ms_{21}$ Lg_1 lg_1		189	0,428	0,502
	e 99	t 94,5	e 90	t 94,5			
III. $Ms_{21}\ ms_{21}$ Cr_1 Cr_1 × $ms_{21}\ ms_{21}$ cr_1 cr_1	$Ms_{21}\ ms_{21}$ Cr cr		$ms_{21}\ ms_{21}$ Cr_1 cr_1		176	0,818	0,386
	e 82	t 88	e 94	t 88			
IV. $Ms_{21}\ ms_{21}$ La La × $ms_{21}\ ms_{21}$ la la	$Ms_{21}\ ms_{21}$ La la		$ms_{21}\ ms_{21}$ La la		150	0,427	0,502
	e 79	t 75	e 71	t 75			
V. $Ms_{21}\ ms_{21}$ Oy Oy × $ms_{21}\ ms_{21}$ oy oy	$Ms_{21}\ ms_{21}$ Oy oy		$ms_{21}\ ms_{21}$ Oy oy		173	0,283	0,511
	e 83	t 86,5	e 90	t 86,5			
VI. $Ms_{21}\ ms_{21}$ Sm Sm × $ms_{21}\ ms_{21}$ sm sm	$Ms_{21}\ ms_{21}$ Sm sm		$ms_{21}\ ms_{21}$ Sm sm		168	0,595	0,455
	e 89	t 84	e 79	t 84			
VII. $Ms_{21}\ ms_{21}$ Ra_1 Ra_1 × $ms_{21}\ ms_{21}$ ra_1 ra_1	$Ms_{21}\ ms_{21}$ Ra_1 ra_1		$ms_{21}\ ms_{21}$ Ra_1 ra_1		201	0,841	0,375
	e 107	t 100,5	e 94	t 100,5			
VIII. $Ms_{21}\ ms_{21}$ J_1 J_1 × $ms_{21}\ ms_{21}$ j_1 j_1	$Ms_{21}\ ms_{21}$ J_1 j_1		$ms_{21}\ ms_{21}$ J_1 j_1		204	0,590	0,456
	e 107	t 102	e 97	t 102			
IX. $Ms_{21}\ ms_{21}$ G_4 G_4 × $ms_{21}\ ms_{21}$ g_4 g_4	$Ms_{21}\ ms_{21}$ G_4 g_4		$ms_{21}\ ms_{21}$ G_4 g_4		153	0,791	0,392
	e 71	t 76,5	e 82	t 76,5			
X. $Ms_{21}\ ms_{21}$ Li Li × $ms_{21}\ ms_{21}$ li li	$Ms_{21}\ ms_{21}$ Li li		$ms_{21}\ ms_{21}$ Li li		161	0,304	0,509
	e 84	t 80,5	e 77	t 80,5			

dizbi.hazu.hr

Tab. II.

Potomstvo od:
Offspring of:

(Ms_{21} ms_{21} Br br × ms_{21} ms_{21} br br)

	Ms_{21} Br	Ms_{21} br	ms_{21} Br	ms_{21} br	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	76	65	73	68	282	5,5	—5,5	2,5	—2,5	1,035	0,793
t	70,5	70,5	70,5	70,5	282						
e	85	74	76	88	323	4,25	—6,75	—4,75	7,25	1,718	0,637
t	80,75	80,75	80,75	80,75	323						
e	52	61	55	67	235	—6,75	2,25	—3,75	8,25	2,259	0,523
t	58,75	58,75	58,75	58,75	235						
e	46	38	42	35	161	5,75	—2,25	1,75	—5,25	1,582	0,666
t	40,25	40,25	40,25	40,25	161						

Tab. III.

Potomstvo od:
Offspring of:

(Ms_{21} Lg_1 ms_{21} lg_1 × ms_{21} lg_1 ms_{21} lg_1)

	Ms_{21} Lg_1	ms_{21} lg_1	Ms_{21} lg_1	ms_{21} Lg_1	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	% crossing over	P
e	120	133	29	33	315	—6,5	6,5	—2	2	0,926	19,682	0,819
t	126,5	126,5	31	31	315							
e	106	117	20	25	268	—5,5	5,5	—2,5	2,5	1,098	16,791	0,778
t	111,5	111,5	22,5	22,5	268							
e	138	121	32	25	316	7,5	—7,5	3,5	—3,5	1,728	18,047	0,514
t	129,5	129,5	28,5	28,5	316							
e	111	121	30	23	284	—4,5	4,5	3,5	—3,5	1,275	18,661	0,736
t	115,5	115,5	26,5	26,5	284							

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tab. IV.

Potomstvo od:
Offspring of:

(Ms_{21} ms_{21} Cr_1 cr_1 × ms_{21} ms_{21} cr_1 cr_1)

	Ms_{21} Cr_1	Ms_{21} cr_1	ms_{21} Cr_1	ms_{21} cr_1	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	44	37	40	49	170	1,5	—5,5	—2,5	6,5	1,906	0,598
t	42,5	42,5	42,5	42,5	170						
e	25	29	33	21	108	—2	2	6	—6	2,963	0,408
t	27	27	27	27	108						
e	41	30	32	40	143	5,25	—5,75	—3,75	4,25	2,594	0,465
t	35,75	35,75	35,75	35,75	143						
e	26	39	36	23	124	—5	8	5	—8	5,742	0,132
t	31	31	31	31	124						

Tab. V.

Potomstvo od:
Offspring of:

(Ms_{21} ms_{21} La la × ms_{21} ms_{21} la la)

	Ms_{21} La	ms_{21} la	ms_{21} La	Ms_{21} la	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	38	46	41	35	160	—2	6	1	—5	1,650	0,652
t	40	40	40	40	160						
e	53	60	58	55	226	—3,5	3,5	1,5	—1,5	0,513	0,915
t	56,5	56,5	56,5	56,5	226						
e	62	54	56	60	232	4	—4	—2	2	0,689	0,875
t	58	58	58	58	232						
e	74	81	86	78	319	—5,75	1,25	6,25	—1,75	1,308	0,727
t	79,75	79,75	79,75	79,75	319						

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tab. VI.

Potomstvo od:
Offspring of: **(Ms_{21} ms_{21} Oy oy × ms_{21} ms_{21} oy oy)**

	Ms_{21} Oy	Ms_{21} oy	ms_{21} Oy	ms_{21} oy	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	79	88	83	75	325	—2,25	6,75	1,75	—6,25	1,151	0,765
t	81,25	81,25	81,25	81,25	325						
e	57	49	52	59	217	2,75	—5,25	—2,25	4,75	1,157	0,764
t	54,25	54,25	54,25	54.25	217						
e	66	57	61	53	237	6,75	—2,25	1,75	—6,25	1,565	0,670
t	59,25	59,25	59,25	59,25	237						
e	35	42	38	33	148	—2,0	5,0	1,0	—4,0	1,243	0,743
t	37	37	37	37	2,25						

Tab. VII.

Potomstvo od:
Offspring of: **(Ms_{21} ms_{21} Sm sm × ms_{21} ms_{21} sm sm)**

	Ms_{21} Sm	Ms_{21} sm	ms_{21} Sm	ms_{21} sm	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	61	72	66	69	268	—6,0	5,0	—1,0	2,0	0,985	0,805
t	67	67	67	67	268						
e	43	48	51	40	182	—2,5	2,5	5,5	—5,5	1,604	0,661
t	45,5	45,5	45,5	45,5	182						
e	30	37	44	32	143	—5,75	1,25	8,25	—3,75	3,266	0,362
t	35,75	35,75	35,75	35,75	143						
e	77	64	73	65	279	7,25	—5,75	3,25	—4,75	1,702	0,641
t	69,75	69,75	69,75	69,75	279						

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tab. VIII.

Potomstvo od:
Offspring of: **(Ms_{21} ms_{21} Ra_1 ra_1 × ms_{21} ms_{21} ra_1 ra_1)**

	Ms_{21} Ra_1	Ms_{21} ra_1	ms_{21} Ra_1	ms_{21} ra_1	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	51	60	55	64	230	—6,5	2,5	—2,5	6,5	1,683	0,645
t	57,5	57,5	57,5	57,5	230						
e	42	48	50	43	183	—3,75	2,25	4,25	—2,75	0,978	0,806
t	45,75	45,75	45,75	45,75	183						
e	31	36	28	35	130	—1,5	3,5	—4,5	2,5	1,262	0,739
t	32,5	32,5	32,5	32,5	130						
e	46	40	38	43	167	4,25	—1,75	—3,75	1,25	0,880	0,829
t	41,75	41,75	41,75	41,75	167						

Tab. IX.

Potomstvo od:
Offspring of: **(Ms_{21} ms_{21} J_1 j_1 × ms_{21} ms_{21} j_1 j_1)**

	Ms_{21} J_1	Ms_{21} j_1	ms_{21} J_1	ms_{21} j_1	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	31	38	23	33	125	—0,25	6,75	—8,25	1,75	3,736	0,293
t	31,25	31,25	31,25	31,25	125						
e	43	35	40	31	149	5,75	—2,25	2,75	—6,25	2,275	0,519
t	37,25	37,25	27.25	37,25	149						
e	52	43	56	49	200	2,0	—7,0	6,0	—1,0	1,800	0,620
t	50	50	50	50	200						
e	27	36	31	24	118	—2,5	6,5	1,5	—5,5	2,746	0,441
t	29,5	29,5	29,5	29,5	118						

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tab. X.

Potomstvo od:
Offspring of:

(Ms_{21} ms_{21} G_4 g_4 × ms_{21} ms_{21} g_4 g_4)

	Ms_{21} G_4	Ms_{21} g_4	ms_{21} G_4	ms_{21} g_4	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	32	21	35	26	114	3,5	—7,5	6,5	—2,5	4,105	0,255
t	28,5	28,5	28,5	28,5	114						
e	21	36	27	32	116	—8	7	—2	3	4,345	0,230
t	29	29	29	29	116						
e	42	33	39	35	149	4,75	—4,25	1,75	—2,25	1,309	0,727
t	37,25	37,25	37,25	37,25	149						
e	24	34	30	25	113	—4,25	5,75	1,75	—3,25	2,292	0,508
t	28,25	28,25	28,25	28,25	113						

Tab. XI.

Potomstvo od:
Offspring of:

(Ms_{21} ms_{21} Li li × ms_{21} ms_{21} li li)

	Ms_{21} Li	Ms_{21} li	ms_{21} Li	ms_{21} li	n	e—t				$\sum \frac{(e-t)^2}{t}$	P
e	43	32	35	40	150	5,5	—5,5	—2,5	2,5	1,947	0,589
t	37,5	37,5	37,5	37,5	150						
e	20	34	24	31	109	—7,25	6,75	—3,25	3,75	4,505	0,214
t	27,25	27,25	37,5	27,25	109						
e	36	39	35	24	134	2,5	5,5	1,5	—9,5	3,851	0,281
t	33,5	33,5	33,5	33,5	134						
e	40	48	45	35	168	—2	6	3	—7	2,333	0,507
t	42	42	42	42	168						

©DiZbi.HAZU

©DiZbi.HAZU

Akademik JOVAN HADŽI

UPOREĐIVANJE SPOLNE FAZE INFUZORIJA SA SPOLNIM PLOĐENJEM KOD TURBELARIJA

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke od 19. IV. 1949.)

Vrlo važna posljedica moje turbelarijske teorije knidarija, t. j. filogenetskoga izvođenja knidarija iz turbelarija, jest uklanjanje knidarija s korijena genealoškog stabla pravih mnogostaničara — eumetazoa. To uklanjanje zahtijeva pak reviziju izvođenja eumetazoa iz protozoa.

Po današnjem naziranju, koje potječe od H a e c k e l a, razvili su se svi mnogostaničari iz planktonskih »kolonija« (korma) jednostavnih flagelata. Hipotetski prototip mnogostaničara H a e c k e l je nazvao blastea, a to bi imala biti šuplja kugla s jednim slojem bičastih stanica na njenoj površini nalik na današnju zelenu algu volvoks. Općenito se i danas još navodi volvoks kao najprimjerniji uzorak prelaznog oblika među jednostaničarima i mnogostaničarima. U stvari je volvoks vrlo specijalizirana biljka, zelena alga, nimalo srodna metazoama.

Uvraćanjem (ulubljivanjem) donje polovice tanke jednoslojne epitelne stijene blasteje pod gornju polovicu nastala je po H a e c k e l u opet posve hipotetska gastrea, kao idući viši tip mnogostaničara s kožom izvana, crijevom unutra i ustima na donjem kraju. Iz prototipa gastreje imali bi se po H a e c k e l u razviti celenterati *(Diploblastica)*, u koje je računao spužve, žarnjake i rebraše, a neko vrijeme i plathelminte, jer nemaju prave ili drugotne tjelesne šupljine.

Iz dvoslojnoga celenteratskoga tipa imao bi se razviti troslojni tip *(Triploblastica* ili *Coelomata)* na taj način, da se među kožom i crijevom pojavio još i treći, srednji sloj ili mezoderm, u kome se razvija celomska kao drugotna tjelesna šupljina.

S nekim nebitnim modifikacijama H a e c k e l o v o se naziranje o filogenetskom razviću metazoa i njihovih glavnih tipova sačuvalo do danas. Modifikacije se odnose uglavnom na stadij gastreje, mjesto koga su stavili mnogi autori organizam bez šupljega crijeva i usta, dakle tip sličan p l a n u l i ili tipskoj planktonskoj ličinki knidarija.

©DiZbi.HAZU

Mečnikov je nazvao taj ishodni oblik knidarija parenhimela po tome, što ima pod kožom mjesto crijeva samo solidni fagocitarni parenhim.

Filogenetsko izvođenje metazoa iz blasteada i gastreada nailazi na nepremostive teškoće, kad treba iz osnovne skupine celenterata, iz knidarija, koji su radijarno simetrični, izvoditi najniže crve, turbelarije, koji su potpuno bilateralno simetrično građeni. Obično uzimaju kao prelazni tip rebraše, a to je posve pogrešno, jer rebraši su specijalna slijepa grana na rodoslovnom stablu životinja. Drugi su se zoolozi htjeli ukloniti teškoćama time, što su i celenterate i turbelarije kao dvije paralelne razvojne linije izvodili neposredno iz gastreada. Ali gastreada nije nikada bilo. Gastrea je pod posve pogrešno primjenjenog t. zv. Haeckelova osnovnog biološkog zakona o ontogenezi kao nešto modificiranoj rekapitulaciji filogeneze.

Pri prosuđivanju knidarija zoolozi su sasvim smetnuli s uma opće pravilo, da su metazoi primarno bilateralno simetrično građeni i to u vezi s načinom gibanja po solidnoj podlozi. Knidariji, koji bi imali biti ishodište za razviće metazoa, imaju radijarno simetrični oblik tijela, a to je u vezi sa sesilnim načinom života, jer su pričvršćeni za dno. Sesilni način života i radijarna simetrija kao posljedica toga drugotna je pojava. U toku filogenetskoga razvića životinja više puta je bilo prijelaza od slobodnog načina života s pokretanjem i bilateralnom simetrijom tijela k sesilnom načinu, a poslije njega uvijek dolazi t. zv. polipoidni oblik tijela s radijalnom simetrijom. Kad vidimo, da to vrijedi za sve skupine životinja, ima da vrijedi i za knidarije.

Ostala dva razreda, koja općenito ubrajaju među t. zv. celenterate, sistematsku skupinu, koja je neprirodna te je moramo napustiti, a to su spužve i rebraši, u stvari nemaju užih srodničkih veza s knidarijima. Za spužve je posve jasno, da su one izoliran tip, koji je vrlo vjerojatno nastao samostalno iz protozojskih korma, slično kao metafiti iz korma (cenobija) protofita. Za rebraše sam dokazao, da su najbliži po filogenetskim odnosima polikladnim turbelarijima te su se kao planktonski tip razvili iz ličinaka poliklada. Tako preostaju od »celenterata« samo knidariji.

Ako točnije razmotrimo organizaciju knidarija, opazit ćemo, da u koralja, a naročito u moruzgvi, ima posve jasnih znakova bivše bilateralno-simetrične građe. Tu su činjenicu naročito zapazili paleozoolozi, te su pomišljali, da je njihovo podrijetlo od bilateralno simetričnih, dakle slobodnih i po podlozi pokretljivih pređa. To se shvaćanje nikako nije slagalo s općenito priznatim učenjem, da su najprimitivniji knidariji hidrozoji, jer su najjednostavnije građeni, da su se od njih razvili skifozoji, a od tih, kao najkompliciranije građeni, antozoji (moruzge i koralji). Po takvom učenju radilo bi se o progresivnom razviću.

U mojoj knjizi (»Turbelarijska teorija knidariev«, Ljubljana 1944.) mnogobrojnim i držim uvjerljivim sam dokazima utvrdio, da

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

je dosadanje gledanje zoologa na razviće knidarija bilo posve pogrešno. Kao što za sve ostale životinjske tipove vrijedi pravilo, da sesilan način života vodi do redukcije u stupnju organizacije i do radijarnog simetričnog oblika tijela (polipoidni oblik), isto tako mora vrijediti to pravilo i za knidarije. Oni su primjer regresivnoga razvića, a potječu od primarno slobodnih i zato bilateralno simetričnih pređa. U samom krugu knidarija razviće stvarno nije teklo u smjeru: Hydrozoa → Scyphozoa → Anthozoa, nego upravo u obrnutom, t. j. regresivnom smjeru, dakle: Anthozoa → Scyphozoa → Hydrozoa.

Kako nema paleozooloških podataka, a ne može ih ni biti, uporedna morfologija, svakako pouzdani izvor za zaključke o filogenetskim odnosima, dovodi nas do spoznaje, da knidariji potječu od turbelarija, dakle najnižih nečlanjenih crva (Ameria). Dalje nas uči uporedna morfologija, da su se knidariji odijelili od turbelarija, kad su ovi već bili dosegli viši stupanj organizacije, koji pokazuju danas rabdocelni turbelariji.

S time je određeno mjesto knidarijima u sistemu eumetazoa, a ujedno je postalo jasno, da hidropolipi zajedno sa slatkovodnom hidrom i protohidrom ne mogu više biti modeli za prototip svih metazoa, pa prema tome ne mogu kao dosad biti ni prelazan oblik, koji vezuje uz pomoć volvoksa protozoje s metazojima.

S uklanjanjem knidarija s prvog mjesta eumetazoa javlja se opet problem porijekla turbelarija kao najnižih eumetazoa i njihova filogenetskog odnosa prema protozojima. Da riješimo pravilno taj vrlo važni problem, treba imati na umu, da među turbelarima ima vrlo primitivnih oblika u skupini acela. Kako su aceli životinje, koje slobodno žive, nema razloga uzimati, da je njihova jednostavnost građe možda posljedica regresivnoga razvića, dakle su aceli prvotno primitivni. Aceli nisu baš nimalo slični Haeckelovoj gastreji, a još manje imaju veze s blastejom. Prema tome se aceli nisu mogli razviti iz nekakvog mjehurastog korma flagelata. To nas sili, da tražimo drugojačije porijeklo eumetazoa i da na drugom mjestu sistema protozoa nađemo ishodište za razviće acelnih turbelarija.

Najznačajnija je crta u organizaciji najprimitivnijih predstavnika acela, da imaju pod trepljastom kožom solidno i malo diferencirano tkivo (parenhim) bez jasnih granica među osnovnim biološkim jedinicama (kariontima ili stanicama u najširem smislu) i da nemaju pravog crijeva sa stalnom probavnom šupljinom, nego t. zv. probavni sincitij, ali mogu već imati kožno i mišičasto ždrijelo.

Već prije su često komparativni morfolozi naglašavali, kako je velika sličnost u građi i pojedinostima između cilijata (infuzorija) i turbelarija (ispor. na pr. studiju Geleia u Zborniku Vejdovskog, 1939.). Vladala je predrasuda o filogenetskim odnosima između cilijata i turbelarija, koja nije dopuštala, da bi došlo do pravilnoga zaključka, pa su zoolozi stalno govorili o analogijama kao pravoj prirodi utvrđenih sličnosti. Ali se u stvari radi o pravim homologi-

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

jama, dakle o sličnostima, koje se osnivaju na skupnom filogenetskom porijeklu.

Pojavljivalo se doduše tu i tamo mišljenje, da se možda eumetazoji nisu razvili iz »kolonija« (korma) jednojezgarnih bičaša, nego iz viših protozoa s mnogo bičeva ili treplji i sa više jezgara, kao što su hipermastigini flagelati, a naročito cilijati (na pr. D e l a g e). Ipak su takva mišljenja, koja se u najnovije vrijeme opet pojavljuju, ostala izolirana. Polikariontski undulipodiji, prije svega cilijati, nalaze se već na prilično visini organizacije tako, da su ih već stari istraživači smatrali za »savršene životinje«, t. j. da imaju različite specijalizirane organe. U tome vide mnogi zoolozi zapreku da uzimaju cilijate kao ishodište za razviće metazoa. Oni upozoruju naročito na činjenicu, da je u najviših cilijata t. zv. jezgarni aparat uglavnom izgrađen od samo dvije jezgre, velike i male (makronukleus i mikronukleus) specijalizirane morfološki i funkcijski. Još veću smetnju čini samo cilijatima svojstvena spolna faza u razvojnom krugu, poznata pod imenom konjugacije. Tu glavnu teškoću pri pokušaju da acelne turbelarije izvodimo iz infuzorija hoćemo da uklonimo, a ostavljamo po strani potankosti s obzirom na put razvića polikariontskoga stanja iz monokariontskoga. Usput samo spominjem, da je u najnovije doba pošlo za rukom, štoviše na umjetan način, prevesti monokariontski oblik kvasovca (pjenice) u polikariontski, t. j. da se dijeli samo jezgra, a citoplazmatsko tijelo i pored rastenja da ostane cjelovito.

Točnija analiza, uspoređivanje i pravilna interpretacija spolne faze kod monokariontskih i polikariontskih protozoa s jedne, a najnižih acelnih turbelarija s druge strane pokazat će, da su razlike premostive i da nema nasavladljivih teškoća za izvođenje turbelarija iz infuzorija u spolnim fazama, kao što ih nema ni s obzirom na ostalu organizaciju.

Pogledajmo sada, kakve su prilike u spolnim fazama kod protista. Dok za metazoa znamo, da imaju svi bez izuzetka jednoličnu spolnu fazu tipa oogamija, vidimo nasuprot kod protozoa vrlo veliku i na prvi pogled nepreglednu raznoličnost. U redovima protozoa, i to u više paralelnih razvojnih linija, razvijala se spolna faza kao dio životnoga ili razvojnoga kruga na dosta različite načine, pa se konačno postigao najviši tip, koji su i metazoji naslijedili od protozoa.

Kod metazoa, s izuzetkom metagenetskih (sesilnih, heterogonijeskih i malobrojnih s poliembrionijom) nema posebne spolne generacije, nego je samo jedna generacija u individualnom ciklu, jer gametima ne možemo pripisati značaj posebne generacije. Iz nedorasle vegetativne faze prelazi individuum kao takav u svoju spolnu fazu, u kojoj izlučuje spolno skrajno diferencirane gamete. Radi li se o hermafroditizmu ili moneciji, producira isti individuum androgamete (mikrogamete ili spermije) i ginogamete (makrogamete ili jaja). Pri gonohorizmu ili dieciji individui su kao takvi spolno (sekundarno) diferencirani te kao mužjaci produciraju androgamete,

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dalje specijalizirani kariontí, neke klice, a nikako samostalni individui.

Često se navodi volvoks kao primjer najvišeg stupnja razvića spolne faze među protistima, poznatog pod imenom oogamije. Ali je pogrešno ubrajati volvoks u protiste, a još je veća pogreška ubrajati ih među protozoje. Za to ćemo radije navesti kao primjer oogamije među pravim praživotinjama sporozojsku vrstu *Eimeria schubergi,* iako ima nekih osobina svojstvenih toj skupini. Među te osobine ide postgamna redukcijska dioba, te su zbog toga sve ostale faze životnoga cikla haploidne i prolazna polikariontska stanja (somatella) i u vegetativnoj i u spolnoj fazi.

Za oogamiju je značajno, da se iz ginogamonta (oocite prvoga reda) razvija samo jedna ginogameta; rezervne supstancije se nabiraju već u ginogamontu (ženka), koji je kuglast i nepokretan, kao što je i sama ginogameta. Androgamonat (mužjak) ne sadrži zrna rezervne hrane i daje putem mnogostruke diobe jezgre veći broj (64) sitnih bičastih i zato aktivno pokretnih androgameta tipa spermija. Pri tome se ne utroši sva masa citoplazme androgamonta, nego preostaje prilično opsežan »ostatak«, koji propada (smrt some). Po izvršenoj kopulaciji, t. j. oplodnji, nastaje zigota, kojoj se jezgra dijeli (prva nespolna generacija) dva puta (stanje prolazne somatele), a na to se razdijeli i citoplazma, te tako nastaje samostalna generacija (sporoblasti), a onda daljim diobama spore sa sporozoitima.

Spolna faza metazoa, t. j. i spužava (*Parazoa*) i eumetazoa odgovara tipu oogamije. Za zoologe, koji ne prave razlike u porijeklu među spužvama i ostalim metazoima te izvode sve metazoe iz flagelatskih korma, stvar je jasna. Metazoi su od svojih protozojskih predaka direktno naslijedili spolnu fazu u obliku oogamije s time, da su praspolne stanice (gamonti, sada oogoniji i spermatogoniji) premještene u unutrašnjost tijela i čine gonadu ili »spolnu žlijezdu« (u stvari se ne radi o žlijezdi). S našeg stajališta vrijedi takvo izvođenje za spužve, a ne vrijedi za eumetazoe, koje izvodimo iz polikariontskih undulipodija, u koje ubrajamo flagelate i cilijate.

Teškoće se javljaju u tome, što viši flagelati, naročito polimastigini i hipermastigini (među njima i nešto polikariontskih), uopće nemaju spolne faze, bar dosad nije otkrivena. Vjerojatno je, da su je sekundarno izgubili u vezi s endoparasitskim načinom života. Zato se za izvođenje eumetazoa ne uzimaju u račun.

Ostaju ponajviše vrlo specijalizirani cilijati (infuzoriji), za koje je pored ostaloga značajna spolna faza, poznata pod imenom konjugacije. Konjugacija se na prvi pogled vrlo razlikuje od tipske i opće raširene ili tipske spolne faze — kopulacije. Obično stavljaju autori konjugaciju nekako nasuprot kopulaciji. Pokazat ćemo, da to nije tačno.

Stvarno danas ne poznajemo oblika, koji bi posredovali između kopulacije i konjugacije. Ima jedna manja skupina undulipodnih protozoa — to su endoparasitske opalinide — koju jedni smatraju

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

a kao ženke ginogamete. U gonadama se razvijaju iz još spolno nediferenciranih praspolnih stanica na posve određen način, nešto različit za obje vrste gameta, spolni produkti i napuštaju tijelo individua ili kao takvi (spermiji) ili, u posebnim slučajevima razvića embriona u tijelu matere, kao mladi individui (oplođena ili partenogenetska jaja).

Među protistima ima vrsta s različitim stupnjem razvića spolne faze tako, da se može iskonstruirati sam proces progresivnog razvića s prilično sigurnošću. Ovdje ćemo štednje radi posve ukratko spomenuti samo glavne stupnjeve toga razvića.

Na najnižem je stupnju razvića t. zv. hologamna izogamija, to će reći, da pored vegetativne generacije — a tih je obično više — ima i posebna spolna, koja je s vegetativnom jednako vrijedna, od nje se naoko ništa ili jedva nešto razlikuje, i važno je, da u samoj spolnoj generaciji nema vidnih, dakle morfoloških razlika između oba spola, ipak se, kad sazriju, vladaju kao gameti oba spola, t. j. ima fiziološke razlike među individuima oba spola (o gametima jedva možemo govoriti, jer su po obliku jednaki vegetativnim individuima). U razvojnom se krugu izmjenjuje poviše nespolnih ili vegetativnih generacija s jednom, samostalnom spolnom generacijom.

U drugim vrstama, koje su često vrlo srodne prvima, već se javljaju u inače samostalnoj spolnoj generaciji i manje morfološke razlike, obično po veličini, tako da možemo razlikovati makrogamete (ginogamete) i mikrogamete (androgamete). Makrogameti su tromiji, nabiraju u tijelu rezervnu hranu (žumanjak) i gube organelu za kretanje — bič. Mikrogameti postaju živahniji, vitkiji i sve više dobivaju tipski oblik spermija. Na još višem stupnju razvića može se spolna razlika prenijeti i na zadnju vegetativnu generaciju (jer ih je obično više). S time postaje jedna vegetativna generacija zapravo spolna, koja tek putem dioba daje gamete, dok ovi gube značaj posebne samostalne generacije u krugu razvića. Zadnju vegetativnu, sada spolnu generaciju, nazivamo gamontima ili gametocitama. Kao pri prvotnoj spolnoj generaciji hologamne izogamije ni među primitivnim gamontima (na pr. u gregarina) nema vidljive morfološke spolne razlike, dok fiziološke ima. Ta se razlika očituje u tome, da se po dva gamonta s krajevima tijela združe (t. zv. sizigija), dakle spoje i kao par učahure (encistiraju), da poslije toga po višestrukim diobama daju jedan od njih androgamete, drugi ginogamete, koji, još i dalje pod zaštitom ciste, kopuliraju i daju zigote. Zanimljivo je, da se pritom ne utroši sva protoplazmatska masa obaju gamonata, nego jedan dio kao ostatak preostane i pogine (smrt dijela spolnog individua). Seksualizacija može da zahvati i samu vegetativnu generaciju (t. zv. agamete), tako da je seksualizovan čitav razvojni krug (na pr. u *Cyclospora caryolytica* po Schaudinnu).

Važan je dakle momenat u razviću spolne faze seksualizacija bar jedne — posljednje — vegetativne generacije (gamontske) i gubitak samostalnosti gameta kao posebne generacije. Gameti su od sada i

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

za još flagelatsku, drugi pak za cilijatnu. Sve vrste imaju cijelu površinu tijela obraslu undulipodijima (bičevima ili trepljama), ali dok jedna vrsta ima samo po jednu jezgru (monokariontski oblik), imaju druge po nekoliko, a treće mnogo jezgara (polikariontski oblici), ali su sve jezgre jednake, t. j. barem ne možemo razlikovati neke somatske ili vegetativne i generativne ili spolne jezgre, kao što razlikujemo u tipsko dvojezgrenih pravih cilijata makronukleus i mikronukleus.

Vrlo je zanimljivo, da te opalinide imaju spolnu fazu u obliku kopulacije. Naglim diobama se tijelo razdijeli u manje individue s malenim brojem jezgara. Oligokariontski individui se encistiraju i predstavljaju gamontsku generaciju. Ciste moraju doći u novog domaćina (to je punoglavac), i tamo nastaju iz svakog gamonta diobama monokariontni gameti istoga spola, koji se po spolu razlikuju ponešto veličinom, a obrasli su trepljama kao i vegetativne generacije. Poslije izvršene kopulacije nastaje prva vegetativna generacija, koja raste uz dijeljenje jezgre.*

Još od vremena Bütschli-a (1876.), Maupasa (1889.) i R. Hertwiga (1889.) spoljna je slika procesa konjugacije i glavnih promjena na jezgrama tako dobro i općenito poznata, da ne treba ovdje ponovo opisivati samu tipsku konjugaciju. Već su prvi istraživači našli neku sličnost između konjugacije i oplodnje kod metazoa. Kao primjer sadanjeg shvaćanja konjugacije navodim definiciju po John P. Turneru (u »Protozoa in biological research« od G. N. Calkinsa i F. M. Summersa, New York, 1941) »konjugacija je povremeno spajanje dviju protozojskih stanica za izmjenu jezgrinih elemenata« (str. 617. spomenutoga djela). Takva definicija nas ne može zadovoljiti. Ona je suviše formalistička i ne ulazi u suštinu problema. Mi ćemo se ograničiti na karakterizaciju pojedinih stupnjeva samoga procesa konjugacije i na uspoređivanje i sa spolnom fazom ostalih protozoa i sa spolnim prilikama najnižih eumetazoa. Pored toga je potrebno obazreti se i na druge modifikacije konjugacijskoga procesa, a da se ne ograničimo na najbolje poznati primjer paramecija.

Za infuzorije s konjugacijom kao spolnom fazom prije svega je značajno, da u njih nema ne samo samostalne spolne generacije,

---

* G. N. Calkins i R. Bowling opisali su slučaj kopulacije pored konjugacije za vrlo specijaliziranu holotrihnu vrstu Glaucoma (Dallasia) frontata Stokes (Arch. f. Protistenkunde 66, 1929). Moglo bi se misliti, da se možda radi o nekom prijelazu između tipske kopulacije i konjugacije, no ipak se ne uzima kao prelazni slučaj. Bez obzira na to, što slučaj nije do kraja istražen, naročito smeta, što nema pouzdanih podataka o promjenama na jezgrama poslije tobožnje kopulacije gameta. Mislim, da je uopće pogrešno govoriti o kopulaciji i o gametima u tim vrstama eucilijata, jer se encistiraju po dva doduše vrlo reducirana, ali inače prava individua u normalnom bikariontskom stanju. Gameti imaju uvijek samo po jednu jezgru, bar u životinja. Zato mislim, da se može preko slučaja vrste Glaucoma (Dallasia) frontata mirno prijeći.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

nego što više, da nema ni slobodnih gameta. Što nema slobodnih gameta, to je bez sumnje drugotno stanje, koje je nastalo iz prvotnoga sa slobodnim ginogametama i androgametama. Naša je zadaća da potražimo homologon gamontima i gametama u infuzorijima s onima, koji se nalaze kod ostalih protozoa i poslije u najnižim eumetazoima. Usput spominjem, da je već B a l b i a n i (1858.) držao makronukleus za ovarij, a mikronukleus za testikul, ali to dakako nije ispravno. Druga osobitost spolne faze u infuzorija je u tome, što su u njima individui u polikariontskom odnosno bikariontskom stanju »a ta je osobitost u vezi s prvo spomenutom«. K o f o i d (»Protozoa in biological research« str. 578.) ide tako daleko, da govori o »permanent multicellular condition of two cells, derived from an undifferentiated eight-celled cleavage stage« i o »the differentiation of sex and somatic cells in the same individual«. Mislim, da je bolje govoriti o kariontima nego o stanicama.

Mi treba da pođemo još jedan korak dalje i da istaknemo, da se ne radi samo o diferencijaciji karionata u somatske i generativne (spolne), nego i o diferencijaciji generativnih karionata u ginogametske i androgametske u okviru jednog istog individua. D a k l e s u i n f u z o r i j i u s v o j o j s p o l n o j f a z i h e r m a f r o d i t s k i p o l i k a r i o n t i, a p r o l a z e u t o k u k o n j u g a c i j s k o g a p r o c e s a i k r o z m o n o k a r i o n t s k o s t a n j e, i t o u m o m e n t u i z v r š e n e o p l o d n j e. Tada odgovara jedini nukleus zigotskom kariontu odnosno oplođenom jajetu u metazoa, koje je splinuto s tijelom individua.

Infuzorije možemo dakle definirati kao hermafroditske polikariontske protozoe s diferencijacijom karionata već u vegetativnoj fazi, a bez slobodnih gameta u spolnoj fazi. Gametna generacija, svedena na minimalni i određeni broj gametnih karionata, premještena je kod njih u unutrašnjost tijela. Mikronukleus za vegetativne faze (»Nebenkern« po B ü t s c h l i - u) predstavlja homologen praspolne potencije hermafroditske ili obospolne stanice u metazoa, koji se u nizu nespolnog množenja putem dvojnih dioba jednostavno (ekvalno) dijeli, a u spolnoj fazi u određenom momentu dijeli se heterociklično ili inekvalno tako, da nastaje iz jednog gamontskog nukleusa odnosno karionta (jer nukleus bez citoplazme ne može biti) makrogametski i mikrogametski kariont ili, kako se obično naziva, stacionarna i migracijska jezgra.

Prelazeći na spoljnu sliku konjugacije vidimo, da bar po svojoj tjelesnoj (somatskoj) citoplazmi prelazi infuzorijska jedinka bez neke posebne inače uobičajene prethodne diobe neposredno iz vegetativne u spolnu fazu; i tako postaje gamont, ili bolje reći pregamont, a naknadno dolaze određene diobe mikronukleusa, sada spolnoga karionta, iz kojih istom nastaju oba gametska karionta, t. j. u minimalnom mogućem broju s obzirom na hermafroditski značaj gamonta.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Iz toga posve jasno izlazi, da prolazno spajanje po dvije jedinke infuzorijske ne znači njihovu kopulaciju nego s p a r i v a n j e spolno aktiviranih jedinki, koje se dok traje spajanje ili sparivanje među sobom (unakrst) osjemenjuju i tako oplođuju partnerov makrogametski karionť. Pritom dobiva aktivirani androgametski karionť, makar samo za vrlo kratko vrijeme, svoju samostalnost te prelazi u sukonjuganta aktivno.

Jedan je od uvjeta, da je moglo doći do razvoja konjugacije, i taj, što je, slično kao u već spomenutom primjeru gregarine, seksualizacija, koja je na višem stupnju još bolje diferencirana, zahvatila i posljednju vegetativnu, t. j. pregamontsku generaciju. Ta vrsta seksualizacije očituje se međusobnom privlačnošću jedinki pregamontske generacije, a zatim sparivanjem. Pregamontska seksualizacija je nešto različna od gametske, te se prema novijim istraživanjima protozoologa (vidi članak T. M. S o n n e b o r n a u već spomenutom djelu američkih protozoologa) čini, da tu ima više nego dva spola odnosno tipa za sparivanje (»mating types«). Pored te vrste seksualizacije nalazimo kod mnogih vrsta infuzorija na pregamontskoj generaciji i morfološko i fiziološko jasno izraženu spolnu diferenciaciju, o kojoj ćemo poslije još raspravljati.

Premještanje gametske generacije u unutrašnjost tijela ili njeno uključenje u vegetativni oblik smatram za najznačajniju crtu u organizaciji infuzorija i ujedno za važan stupanj u procesu evolucije eumetazoa, jer je to bilo zapravo nužni preduvjet za razviće ishodišta svih eumetazoa — praturbelara.

U pravilu nastaju gameti po diobi čitavog gamonta te predstavljaju neku zakržljalu, ali slobodnu generaciju. Zakržljala je s obzirom na vegetativne funkcije, a progresivno je razvijena s obzirom na propagativne funkcije. Kod infuzorija je očito došlo do toga, da se u gamontu izvršuje nepotpuna dioba, t. j. samo dioba karionta ili jezgre s nešto okolne citoplazme. Na taj se način stvorilo polikariontsko stanje uz diferentnost jezgara i uključio praspolni karionť. Ovo uključenje je naročito temeljito kod ginogametskoga karionta. Dok se androgametski ipak naknadno »izreže« iz citoplazme, dakle iz some gamonta, ostaje ginogamontski karionť stalno u tijelu vegetativnoga individua, jer nema morfološki obilježene granice između njihovih citoplazmatskih dijelova. Zato je i samo oplođivanje zajedno s osjemenjivanjem unutrašnje. Još i više od toga! I sam zigotni karionť, kao začetak nove postgamne generacije, ostaje uključen, ostaje u matičnoj citoplazmi s njom spojen u jedinku, a to je kombinacija roditelja i djeteta. Sada je razumljivo, zašto propada stari makronukleus. On postaje suvišan zbog opće reorganizacije, koja nastaje kao posljedica izvršenog oplođivanja. U tome vidimo osobinu infuzorija, koju nisu naslijedili njihovi eumetazojski potomci.

Za razliku od ginogametskog karionta nije mogao androgametski karionť biti potpuno uključen u tijelo gamonta, ali je njegova izolacija i samostalna pokretljivost postala minimalna, koliko je

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

trebala, da prijeđe iz jednog konjuganta u drugi, a da se ipak ne pojave oštre granice između njegove i matične citoplazme. Razumljivo je, da je u takvim prilikama androgamet izgubio značaj spermija, pošto je izgubio glavni svoj atribut: biču slična lokomotornu organelu. Ako sada isporedimo spolnu fazu infuzorija s fazom kod gregarina, vidimo, da sizigija odgovara prolaznom spajanju u slučaju konjugacije, ali pri sizigiji nema protoplazmatske veze između oba partnera — gamonta, koji se samo zajednički učahure, dakle izoluju od okolice i time osiguraju, da se gamete obaju spolova susretnu. I u gamontima gregarine stvara se polikariontsko stanje, ali je ono prolazna značaja. Tijela gamonta (»ostaci«) poginu, a odijeljene gamete oba spola slobodno se kreću, kako bi se izvršilo oplođivanje. Dok je u gregarina, kao parasita progamno množenje vrlo obilno, tako da plođenje znači ujedno neposredno razmnožavanje individua, u infuzorija nije tako. Progamno množenje sačuvalo se samo u tragovima. Pregametski karionat (= mikronukleus) dijeli se samo dva puta, tako da nastanu samo četiri gametska karionta. No i tako skromno množenje gameta postalo je suvišno, i tri karionta propadaju, te ostane jedan sam.

U tome se ispoljava velika razlika između gonohorističke gregarine i hermafroditskog infuzorija. Po H a r t m a n n o v o j teoriji, koja je vrlo dobro fundirana, o općoj potencijalnoj biseksualnosti, ima svaki kariont u sebi mogućnost, da se u spolnoj fazi svoga cikla aktivira ili u smislu pretežno jednog ili drugog spola. Kod hermafrodita se vrši ta diferencijacija habitualno samo na gametima istoga individua uporedo, a kod gonohorista je već u praspolnoj stanici aktivan (»određen«) samo jedan spol. Gregarina je diecična ili gonohoristična, i zato pojedini gamonat producira gamete samo jednoga spola (i pored potencijalne mogućnosti za drugi spol). Infuzorij je hermafrodit, u njega dolazi u fazi, dok postoji, samo jedan mikronukleus progamne potfaze do odjeljivanja (»određivanja«) spolova. Tomu služi treća, zato heterociklična ili fiziološko (radi se o razlikama u kemizmu!) inekvalna dioba, koja daje oba »pronukleusa«, t. j. gametska karionta spolno suprotno diferencirana. Takvo stanje u razvojnom krugu je zaista neobično, možda jedinstveno. Matična jezgra (makronukleus) nalazi se u degeneraciji i raspadanju. Isto vrijedi i za abortivne ostale gametske karionte. Androgametski karionat sprema se da napusti gamonta, u kome je nastao. Preostaje samo ginogametski haploidni karionat, dakle ekvivalenat nezrelog jajeta, kao jedina jezgra, koja funkcionira u »ostarjelom« tijelu matere, koje kći preuzima.

Bila je izražena misao (J e n n i n g s, 1939.), da paramecij nije hermafroditan, što bi značilo, da oba karionta prije oplođivanja, često morfološki doista posve jednaka, nisu različitog, nego istog spola, dakle ili su ginogamete ili androgamete. U tom bi slučaju mogla konjugirati samo po dva individua, koji su kao gamonti spolno diecično diferencirani. Ako bi u stvari i bilo takvih slučaja, ipak to

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

sigurno ne vrijedi kao općenito pravilo za cilijate, a vjerojatno ni kao poseban slučaj. Nerijetki primjeri pored fiziološke i jasne morfološke diferencijacije ginogametskog i androgametskog karionta, o kojima ćemo još govoriti, zatim primjeri samooplođivanja, a i čitavo vladanje tih karionata jasno dokazuju njihovu spolnu različnost. Treba da se sjetimo i primjera pravog hermafroditizma među metazoima (na pr. velikog vrtnog puža) s jednom samo hermafroditskom gonadom, u kojoj nužno mora na određenom stupnju doći do heterociklične diobe praspolne stanice, po kojoj nastaje izlazište za tvorbu jaja i spermija.

Kao posljedica oplođivanja (kopulacija) nastaje u gregarina veliki broj zigota; iz svake zigote se razvija po jedan vegetativni individuum. Kod infuzorija, gdje su posebne prilike, vidimo drugojačiju sliku posljedice kopulacije. I ovdje imamo postgamno množenje, ali opet u vrlo ograničenom broju dioba. Tek naknadno i u određenom redu dolazi za diobama karionata paralelno diferenciranje jezgara u vegetativne makronukleuse (a to opet predpostavlja heterocikličke diobe) i propagativne mikronukleuse, ali ovi se samo jednostavno dijele za vegetativnog množenja do iduće spolne faze. Putem posve određenih postgamnih diobenih koraka ekskonjuganta nastaje određen broj posve pomlađenih individua s tipskom opremom karionata. Tek poslije toga dolazi vegetativna faza s ekvacijskim diobama i some i obaju karionata.

Bila je izrečena misao, da konjugacija ne znači plođenje (J. P. Turner u spomenutom Zborniku str. 617.) ili reprodukciju, nego samo neku reorganizaciju. To nije pravilno. I infuzorijska konjugacija je pravo plođenje, prava spolna faza, spojena čak i s množenjem, samo je to množenje vrlo ograničeno po broju potomaka i nešto maskirano po tome, što tijelo ostaje prolazno nedijeljeno, te dolazi tek naknadno do vidnog izražaja, kad se konačno i matično tijelo podijeli.

Iz svega, što je bilo naprijed rečeno, jasno izlazi pravi značaj procesa konjugacije, koji nam se prikazuje kao promijenjen proces kopulacije (singamije) vezan na prethodno i prolazno sparivanje od po dva seksualizirana hermafroditska individua sa u tijelo uključenim i na minimalni broj svedenim, t. j. jednim samim parom gameta u obliku karionata. I konjugacija je oblik reprodukcije (plođenja vezanog s množenjem). Za sparivanja se izvršuje unutrašnje medusobno oplođivanje (kopulacija ili bolje singamija gametskih karionata), i dok propada vegetativni karionat (makronukleus), ostaje oplođeni ginogametski karionat u reorganiziranom tijelu individua. Za oplođivanjem dolaze određene diobe zigote (postgamno množenje), a tek poslije ovih diobe individua u određenim koracima, tako da rezultira određeni broj pomlađenih kćerinskih individua s po dva karionta. Jedan (mikronukleus) od njih je osnova za germinativni, i to hermafroditski karionat, koji se za trajanja vegetativne faze vlada kao

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

običnu karionat te se dijeli uporedo s makrokariontom ali na nešto drukčiji način (mitotski).

S time smo dobili solidnu osnovu za uspoređivanje konjugacije sa spolnom fazom u najnižih eumetažoa. Ali prije nego što prijeđemo na to uspoređivanje, treba se ukratko osvrnuti bar na neke varijante u procesu konjugacije. Dosad smo vidjeli samo tipski i najbolje istraženi primjer paramecija. Nema sumnje, da konjugacijski oblik spolne faze infuzorija znači neku specijalizaciju u poređenju s običajnim procesom kopulacije. Pored varijacija u nekim drugim smjerovima naročita je značajna ona, do koje je dovelo razviće u vezi sa sesilnim načinom života, ali ćemo se tu ograničiti na primjer iz kruga peritrihnih eucilijata, a ostavit ćemo po strani primjere suktorijskih infuzorija.

Već među slobodno pokretljivim eucilijatima imamo primjere manje ili više jasnog spolnog dimorfizma gamontske generacije pored već prije spomenute fiziološke diferencijacije (tipovi sparivanja po američkim autorima), Već smo prije spomenuli neke vrste seksualizacije gamonata u gregarine, koja se vjerojatno temelji na drugojačijem kemizmu nego seksualizacija samih gameta. Valja imati na umu, da je gregarina gonohoristična, dok su infuzoriji u pravilu hermafroditski, i to je razlog, da protozoolozi nisu složni u shvatanju razlika, što ih pokazuju individui koji konjugiraju. U eumetazoa je pravilo, da među hermafroditskim individuima iste vrste nema somatskih razlika, a ni fizioloških, t. j. svaki se individuum sa svakim drugim može da spari (kišna glista, vrtni puž). Dimorfizam se javlja ipak u hermafrodite, ali samo onda, kad se vrsta već razvija u smjeru gonohorizma. Najljepše primjere za to pružaju nam trematodi (na pr. *Collyriclum faba).*

Kod infuzorija, koji se slobodno kreću, opisao je Dogiel (Arch. f. Prot. k. 1925.) najkarakterističniji primjer hermafroditskoga dimorfizma u vrste *Opisthotrichium janus.* Za posljednje ili prekonjugantske diobe, koja je nejednaka (inekvalna), nastaje po jedan manji i jedan veći primjerak. Čini se, da je u njih na osnovi neke razlike u kemizmu spolna privlačnost različna tako, da bar ponajviše stupa u konjugaciju po jedan veći sa po jednim manjim primjerkom. Dogiel misli, da se radi o početnom stadiju razvića gonohorizma, koji još nije zahvatio gonade nego samo somu. Može biti tako, ali ne mora, kao što nam to pokazuje primjer vorticelinida, koje su sesilne.

Sesilni način života peritrihnih infuzorija zahtijevao je neku modifikaciju tipskoga načina konjugacije, koja je moguća samo, ako se slobodno mogu kretati. Put razvića bio je već označen u dimorfizmu i različnom vladanju konjuganata slobodnih vrsta. Vrijedi ovdje spomenuti primjer vrstu *Metopus sigmoides* (po Nolanderu, 1927.), u koje doduše nema izrazite morfološke razlike među konjugantima, ali je zato velika razlika u njihovoj sudbini. Po izvršenoj konjugaciji ostaje na životu samo jedan ekskonjugant,

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

drugi pogine. Kod spomenute dimorfne vrste *Opisthotrichium janus* mogu doduše još uspješno konjugirati po dva makrokonjuganta, ali ne mogu po dva mikrokonjuganta.

Kod sesilne vorticele ostalo je sačuvano stanje hermafroditsko, ali pokretni mikrokonjugant, koji može uspješno konjugirati samo sa sesilnim makrokonjugantom, ima još samo funkciju mužjaka i pored toga što producira oba gametska karionta, dakle je u stvari hermafrodit. Njegov ginogametski kariont postao je abortivan isto tako, kao što je takav postao androgametski karionat makrokonjuganta. Osim toga gubi mali ekskonjuganat svoj individualitet na taj način, da se utopi u velikom konjugantu, koji je po stvarnom efektu sparivanja ženka, iako je pravi hermafrodit. Formiranje dimorfnih konjuganata u vorticele i srodnika spojeno je s određenim progamnim množenjem s diobama. To znači novu nižu fazu u razvojnom krugu, po kojoj tek nastaju pravi gamonti.

Ne može biti sumnje, da primjer vorticele prikazuje naročitu specijalizaciju procesa konjugacije ili sparivanja, ali ipak ne znači bitnu promjenu same spolne faze. D o g i e l misli (1. c.), da svi infuzoriji, iako to nije uvijek vidno izraženo, imaju posebnu progamnu diobu posljednje vegetativne ili, kako je D o g i e l naziva, neutralne generacije.

Specijalizaciju nalazimo još u konjugacijskom procesu infuzorija, a to nas mora zanimati u vezi s našom osnovnom tezom u tome, da se ne radi možda samo o pukoj paraleli ili analogiji, kad uspoređujemo spolnu fazu cilijata sa spolnom fazom najnižih eumetazoa.

Kod endoparasitiskih oligotrihnih cilijata razvio se u vezi sa životovanjem u probavilu sisavaca na čitavoj površini tijela tvrd i debeo oklop. Tako se nije mogla stvarati neposredna plazmatska veza između oba partnera za same konjugacije. Kao što je to najiscrpnije pokazao D o g i e l (1. c.), morali su oligotrihni ofrioskolecidi promijeniti i sam položaj tijela, tako da konjugiraju sa svojim prednjim krajevima, gdje se nalaze usta, a to je jedino meko mjesto, kroz koje bi mogao androgametski kariont napustiti vlastitog partnera i prodrijeti u drugoga. Osim toga mora androgameta proći doduše kroz malen prostor ispunjen tekućinom, koji dijeli udubinu oko usta u oba konjuganta. U vezi s time vidimo, da je androgametski karionat opet zadobio oblik i građu tipske androgamete ili spermije, dobio je pokretljivi rep i, što je glavno, zadobio je opet svoju gametsku individualnost. Jezgra s nešto svoje najbliže citoplazme, dakle kariont, odjeljuje se od opće citoplazme konjuganta i postaje opet stanica.

U suštini ne mijenja te pojave — primjer prave celularizacije — činjenica, da androgameta ovdje ipak nije posve tipska spermija, jer ima rep na svom prednjem kraju, kao što imaju flagelati svoj bič na prednjem kraju tijela. Sam D o g i e l je posve ispravno ocijenio tvorbu spermija u oligotrihnih oblika, kao sekundarnu, dok neki drugi protozoolozi radije govore, da je to zadnji trag, da su opstojale sa-

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

mostalne gamete. Usput spominjem, da sličnu pojavu nalazimo u parasitskih diciemida (»Mesozoa«), kad kod mladih ženka nastaje u velikoj osnoj stanici putem heterociklične diobe prva praspolna stanica, t. j. odijeljena jezgra sa nešto protoplazme (dakle karionat) naknadno se izreže iz okolne matične citoplazme (celularizacija) i postaje samostalna praspolna stanica.

Primjer oligotrihnih infuzorija nam dokazuje, da se pri međusobnom oplođivanju ne radi o prelaženju same jezgre (mikronukleja) iz jednog konjuganta u drugog, nego čitavog karionta, t. j. jezgre i partije citoplazme, što joj pripada, a to govori u korist teze, da nije sama jezgra nosilac nasljednih svojstava. To je naknadno sa sigurnošću utvrđeno i za vrstu *Euplotes patella*, koja pripada hipotrihnim infuzorijima (T u r n e r, 1930.). I u te je vrste pelikula postala debela, te nije moguć plazmatski most kao prolazni spoj između oba konjuganta. Androgametski karionat ovdje doduše nije dostigao organizaciju spermija, ali putuje aktivno kao neka mala ameba kroz neku cijev i usnu membranu u tijelo partnera.

Prije nego što prijeđemo na samo uspoređivanje okarakteriziranog procesa konjugacije kod eucilijata (suktorije možemo ostaviti po strani, zbog njihove još veće specijalizacije u vezi sa sedentarnim načinom života) sa spolnom fazom najnižih eumetazoa, moramo se malo zaustaviti, da se obranimo od vjerojatnog i očekivanog prigovora, koji se često čuje, kad se uspoređuju cilijati s turbelarijima, a taj je, da su prilike u cilijata tako specijalizirane, da ne može biti govora o nekim homologijama, nego samo o paralelama, o analogijama.

Bez sumnje ima već kod tipskog procesa konjugacije, a još više u atipskim primjerima mnogo crta, koje su svojstvene samo cilijatima i predstavljaju rezultat vrlo dugotrajnog filogenetskog razvoja, koji je išao divergentno od razvojne linije eumetazoa. Ako izvodimo najniže eumetazoe iz undulipodnih polikariontskih protozoa, onda i ne uzimamo za ishodište današnje eucilijate ni danas živuće turbelarije kao najniže organizovane eumetazoe (osim t. zv. mesozoa tipa diciemida, koji su parasitski tip). Začetna točka divergentnog razvića seže u vrlo davnu geološku prošlost. Otada su se samostalno razvijali i jedni i drugi i samo povoljnim uvjetima imamo zahvaliti, da su se pored naprednijih i većma specijaliziranih tipova tu i tamo sačuvali primitivniji, zaostali ili da su se usprkos općem progresivnom razviću sačuvale bar pojedine prvotne, dakle zajedničke crte organizacije.

U stara i prema tome po porijeklu zajednička svojstva i cilijata i turbelarija ubrajam pored drugih osobina ponajviše morfološko-fiziološkoga značaja, koje nas ovdje manje zanimaju: h e r m a f r o d i t i z a m, u k l j u č e n j e g a m e t s k e g e n e r a c i j e u g a m o n t s k u, s p a r i v a n j e p o d v a p r i m j e r k a s u n u t r a š n j i m o s j e m e n j i v a n j e m i o p l o đ i v a n j e m i

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

naginjanje na celularizaciju karionata zbog polikariontskoga stanja.

S obzirom na polikariontsko stanje ubrajamo u specijalne osobine samih cilijata: redukciju broja karionata na sama dva uz njihovu diferencijaciju u vegetativni i propagativni (germinalni) karionat. Da je bikariontsko stanje kao tipsko nastalo zaista tek sekundarno, vidimo po tome, što makronukleus ima često značaj kompleksne jezgre, što ih u ponekih baš primitivnih vrsta ima i više i što u postgamnoj potfazi uvijek ima više makronukleusa ili bar osnova za njih, te se tek naknadno porazdijeljuju uporedo s diobama ekskonjuganta. Jasno je, da se baš dikariontsko stanje uz diferencijaciju (dimorfizam jezgara) veoma dobro pokazalo, pa ga je zato selekcija izvela i utvrdila kao tipsko stanje za infuzorije.

Jamačno se osobina cilijata i potpuno uključenje gameta u tijelo gamonta, naročito za to odnosi na ginogameta, koji postaje stalni karionat, t. j. persistira kao takav, te ni poslije oplođivanja kao zigota (oplođeno jaje) ne napušta matičnu somu, koja na taj način postaje potencijalno besmrtna, bar što se tiče same citoplazme (karionat umire). Individuum se doduše prilično mijenja, naročito karionti, ali živi okvir matičnog individua se direktno prenosi u idući razvojni krug, i time se mimoišlo u metazoa neizbježivo umiranje individua kao cjeline. Cilijat s jednim samo zigotnim ili još neoplođenim nukleusom ne predstavlja, kako to ističe Dogiel, samo jedno jaje ili ekvivalenat jednog jajeta, nego više od toga: ekvivalenat jajeta + citoplazmu matičnog, vegetativnog individua.

Posebna karakteristika cilijata je i redukcija broja gametskih karionata. Da se ovdje radi o sekundarnoj pojavi, vidi se po tome, što ima obično više nego dvokratno dijeljenje mikronukleusa, ali svi »pronukleusi«, u stvari gametni karionti, propadaju; oni su postali abortivni. Zbog redukcije broja gameta plođenje je prestalo da bude ujedno i množenje, što je postalo opet pravilo u metazoa. Ali taj se gubitak nadoknadio ili kompenzirao time, što je putem sparivanja i unutrašnjeg oplođivanja plođenje i pored redukcije gameta garantovano, a još više time, što ima bujnog nespolnog množenja, koje je naročito živo poslije konjugacije. U sesilnih oblika je kompenzacija postignuta po progamnom množenju mikrokonjuganata.

Dalje je značajno za cilijate, što je kod njih još danas znatna neustaljenost u pojedinostima spolne faze. To vrijedi i za progamnu i za postgamnu fazu. U progamnoj mogu biti 2—4 diobena koraka, a najčešća su tri. U svakom slučaju poginu do jednoga svi gametocitni karionti. Kad su samo dva diobena koraka, kao što je to opisao Dogiel za oligotrihne infuzorije, tada ima velike sličnosti s tipskim zriobenim diobama u metazoa. Ipak ne možemo pristati uz Dogiela, kad on progamne diobe infuzorija potpuno izjednačuje sa zriobom metazoa. I pored sve sličnosti važna je razlika u tome, što kao rezultat tih dioba u infuzorija izlaze dva po spolu različna

©DiZbi.HAZU

gametna karionta, te time dolazi do izražaja hermafroditski značaj infuzorija.

Postgamne diobe zigotnoga karionta vrlo često autori uspoređuju s embrionalnim razvićem u metazoa, a po drugoj strani odgovaraju metagamnom množenju monokariontskih protozoa. U infuzorija je oboje kombinovano. Opet je značajno za infuzorije, da se prijelaz iz postgamnog polikariontskog stanja u normalno vegetativno bikariontsko izvodi kod različnih vrsta na različit način.

Sasvim je prirodno, da se moralo štošta promijeniti u procesima spolne faze, kad je razviće životinjstva nekada krenulo sa stupnja oligokariontskih undulipodija tipa eucilijata u smjeru polikariontskih i kasnije multicelularnih eumetazoa. Ne vidim ni kod danas živih eucilijata, u spolnim fazama baš nikakvih elemenata ili bitnih dijelova spolnog procesa, koji bi ometali ili čak onemogućili izvođenje praeumetazoa iz predа današnjih infuzorija.

Ako sebi sada predočimo prilike spolne faze u najnižih eumetazoa, a to su bez sumnje turbelariji, onda bismo učinili griješku, kad bismo razmatrali specijalizirane i diferencirane vrste. Poznato je, da se one pored ostalog odlikuju vanredno komplikovanim genitalnim sistemom. Za našu tezu vrlo je povoljna pojava, da još danas poréd viših turbelarija žive i vrlo primitivno građeni s mnogo prelaznih oblika. To su acelni turbelariji, koji se odlikuju još i time, što je u njih celularizacija ostala vrlo nepotpuna i odnosi se uglavnom na kožu i spolne stanice. Naročito je za njih značajno, da još nemaju izvedenu celularizaciju ili odjeljivanje karionata u ograničene biološke jedinice — stanice na samom crijevu, tako da se intraplazmatsko varenje vrši u polikariontskoj masi. I u mezohilu (mezodermu) je ostala celularizacija vrlo nepotpuna.

Treba istaći, da su turbelariji skoro bez izuzetka hermafroditi, i to bez sumnje prvotni hermafroditi. Jedini izuzetak *(Sabussovia dioica)* potvrđuje pravilo, jer još danas pokazuje očite znakove, da se je u njega gonohorizam razvio iz hermafroditizma, jer mužjaci imaju u svom spolnom aparatu ostatke ženskih atributa i obrnuto. Hermafroditsko stanje turbelarija je očito naslijeđeno od infuzorijskih predа. Ono je tako duboko ukorijenjeno u prirodi metazoa, da se uvijek različiti tipovi vraćaju opet natrag hermafroditizmu, koliko se u toku razvića sekundarno razvio gonohorizam.

U nižih turbelarija ima često vegetativna faza, u kojoj se vrši nespolno razmnožavanje na isti način kao u infuzorija, t. j. putem poprečne diobe. U nekih vrsta čak i preteže ta vegetativna faza, pa je spolna, čini se, uopće napuštena, kao što je to i kod nekih infuzorija. Tek po izvršenom nespolnom množenju prelazi turbelarij u spolnu fazu, te se iz gomile nedifirenciranih stanica razvijaju gonade i eventualni pomoćni organi, koji mogu u turbelarija biti neobično raznoliični. Mi možemo štoviše smjelo tvrditi, da nigdje drugdje u životinjskom carstvu, dakle ni u najviših životinja, nije razviće

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

genitalnoga sistema doseglo tako visoki stupanj morfološke i fiziološke diferencijacije kao u inače najnižeg tipa eumetazoa, u turbelarija. Uvjeti za tako bujno razvijanje su bili: hermafroditizam i običaj sparivanja s unutarnjim osjemenjivanjem i oplođivanjem.

Ali među najnižim acelima možemo naći vrste s tako primitivnim prilikama spolnoga aparata, da se uopće ne može govoriti o nekim genitalnim organima, nema štoviše ni solidnih, oštro odjelitih gonada. Za spolne aktivnosti pojavljuju se u mezohilu neuređene gomile gametnih stanica. Kako se radi o bilateralno simetričnim životinjama, ali s još slabo izraženom simetrijom, vidimo ili po dvije središnje gomile, jednu s jajašcima smještenu pod probavnim parenhimom, drugu sa spermijima nad tim parenhimom, ili po dvije gomile svakoga spola. Budući da se te inače rijetke životinjice, koje žive na dnu dubokog mora, još nisu uzgajale u laboratorijskim kulturama te ih nisu kao žive dovoljno promatrali, nije se moglo utvrditi, na koji način se kod njih vrši oplođivanje. Zaključujući po onome, što inače znamo o ostalim turbelarijima, a i po onome, što biva kod infuzorija, nema sumnje da se i kod tih acela vrši sparivanje dakle konjugacija.

Komparativna anatomija genitalnoga sistema turbelarija pruža nam vrlo zanimljivu sliku postepenog razvića toga sistema (isporedi: B e k l e m i š e v, Osnovi sravniteljnoj anatomiji bespozvonočnih, Moskva 1944). Pritom se opaža, da je muški dio genitalnoga sistema aktivniji i napredniji. U acelnih turbelarija nigdje nije došlo ni do razvića posebnih jajovoda, a još manje do organa, koji služe sparivanju i primanju spermija. Jaja ili prodiru u probavni parenhim (plazmodij) i dalje kroz usta ili izlaze na određeno mjesto kroz kožu matere. Vjerojatno se vrši i prenošenje sjemena kroz usta, ukoliko još nema kopulacione naprave.

U muškom dijelu genitalnom sistemu već se razvijaju ne samo sjemenovodi (ovi nešto kasnije) nego i posebni kopulacijski organi.* To nam služi kao dobar dokaz, da se i u acela baš kao u infuzorija i bez razvitog kopulacijskog organa vrši sparivanje. Pomoćni muški organi za sparivanje nisu se razvijali po jednoj samo liniji, nego paralelno po više linija, te su različni kožni organi postali po promijenjenoj funkciji drugotno kopulacijski (na pr. t. zv. kruškoliki organ). Vrlo je zanimljivo, da su se često razvili specijalni kopulacijski organi, a da još nema razvijenog sjemenovoda, što nam dokazuje prvotnost akta sparivanja. Po pravilu polimerizacije u nekih se vrsta turbelarija razvilo i poviše kopulacijskih organa, koji mogu još sačuvati i svoju prvotnu funkciju, na pr. kao oružje za napadaj

* Na žalost se naziv kopulacija upotrebljava sasvim općenito za dva posve različna pojma, jedamput za spajanje obe gamete pri oplođivanju, naročito u protozoa, drugi put za bitni dio sparivanja. Bilo bi najbolje, da se izraz kopulacija upotrebljava samo za pojam sparivanja individua, a za spajanje gameta da se primjenjuje izraz: s i n g a m i j a, i to zato, što je izraz kopulacija stariji baš za sparivanje, te se i odnosni organi općenito nazivaju: k o p u l a c i o n i o r g a n i.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

na žrtve. Uzgred spominjem, da se kod cestoda, koji su preko tremotoda naslijedili komplikovani hermafroditski genitalni organ, pojavila polimerizacija čitavih garnitura takvih genitalnih organa i s time u vezi nastalo je članjenje tijela.

Ženski pomoćni spolni organi razviše se kod turbelarija poslije muških, ali ne manje raznolično i bogato. Ta i sama gonada se diferencirala u dva dijela, u germarij i vitelarij. Za našu tezu nije potrebno da iznosimo u detaljima razvitak čitavog genitalnog sistema kod turbelarija. Za nas je glavno, da smo upozorili na veliku sličnost spolne faze kod infuzorija prosječnog tipa i najnižih turbelarija, acela. Tu sličnost ne smatramo za neku puku paralelu ili analogiju, nego za pravu homologiju, koja se zasniva na skupnom podrijetlu.

S toga stajališta postaju razumljive i razlike, koje izlaze prije svega iz činjenice, da su infuzoriji doduše polikariontski organizmi, ali s minimalnim brojem karionata, a acelni turbelariji ne samo pravi polikarionti, nego da je u njih proces izdvajanja pojedinih karionata iz zajedničke citoplazmatske mase u samostalnije biološke jedinice — stanice — znatno napredovao, a to je omogućilo i povećavanje opsega jedinke i veći stepen histološke i fiziološke diferencijacije. Kod infuzorija je učinjen u tom progresivnom i vrlo važnom smjeru prvi korak time, što se bar u nekih predstavnika androgametski karionat celularizirao i opet zadobio oblik androgameta. Povećavanje broja karionata zahvatio je ne samo tijelo nego i germinalne biološke jedinice oba spola.

Vrlo važan momenat u prvom razviću praeumetazoa bila je celularizacija ginogameta, koji su sada opet postali sposobni da po oplođivanju, koje je i dalje ostalo unutarnje, napuste tijelo matice. S time je bila sudbina matičnog individua zapečaćena. Mjesto postgamnih dioba, t. zv. sinkariona, homologa oplođenog jajeta uz propadanje preživjelog velikog karionta vegetativne prirode, imamo u eumetazoa metagamnu fazu kao embrionalni razvoj posve nove mlade jedinke; time je kontinuitet some prekinut, a održava se samo po gametama, koji ili kao takvi ili kao embrioni, ako su oplođeni ginogamete, napuštaju tijelo matičnog individua. Drugi način očuvanja kontinuitete kod infuzorija, koji je doduše vezan na neku reorganizaciju, a to je množenje u obliku poprečnih dioba rjeđe pupanja, u mnogih se skupina eumetazoa, naročito ako su slobodno gibljivi i većma diferentovani, naknadno izgubio, ali vidimo, da se može opet vratiti. To biva u pravilu u primjerima prelaza od slobodnog k sesilnom načinu života.

Sudbina genitalnoga sistema i time spolne faze u različitim skupinama i razvojnim linijama eumetazoa vrlo je šarolika i zanimljiva. Nas ovdje naročito zanimaju skupine, koje se neposredno nadovezuju na turbelarije. Zasad nam nije uvijek jasno, zašto prelazi hermafroditsko stanje u gonohoristično, na što često nailazimo, dok je jasnija veza, koja postoji između načina života i razvića pomoćnih organa potrebnih za sparivanje. Poznajemo čak slučajeve (na pr.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Rhabdias bufoni, bolje poznat pod imenom *Angiostomum nigrovenosum* i neki drugi nematodi), da usred gonohorističnih vrsta dolaze vrste s dvije generacije, jednom gonohorističnom i drugom hermafroditskom.

Kod trematoda i cestoda, koji su nesumnjivo najbliži turbelarijima, sačuvalo se općeno hermafroditsko stanje s komplikovanim genitalnim sistemom uz parasitski način života i običaj sparivanja. U slobodnih i pokretljivih nemertina, koje isto tako izvodimo filogenetski neposredno od turbelarija, prevladao je potpuno gonohorizam i napustio se običaj sparivanja, a posljedica toga bila je vrlo znatna redukcija pomoćnih organa. Samo neke vrste su sačuvale svoje prvotno hermafroditsko stanje.

I moluski vuku svoju lozu od pređa bliskih turbelarijima (možda zajedničkih s pređima nemertina, koji su već imali krvožilni sistem). Pramoluskima najbliži, iako u neku ruku specijalizirani, solenogastri su uglavnom očuvali hermafroditsko stanje s pojednostavljenim genitalnim sistemom, a već plakofori postaju gonohoristi, kao što je to velika većina viših mekušaca. Tu i tamo, naročito pak u puževa dolazi sekundarno opet do pojave hermafroditizma sa sparivanjem. Opet vidimo u vezi s povećanom pokretljivošću razviće komplikovanoga dvospolnoga genitalnoga aparata.

Nematodi su vrlo vjerojatno nastali iz nekih ektoparasitskih trematoda. U njih je došlo do razvića gonohorizma spojenog sa spolnim dimorfizmom i kako su sačuvali običaj sparivanja, imaju razmjerno dobro razvijene pomoćne spolne organe. Da je njihov gonohorizam sekundaran, izlazi iz činjenica, da nerijetko ima pored vrsta čisto gonohorističnih i vrsta s hermafroditskim spolnim žlijezdama, a da ima u okviru iste vrste pored diecičnih individua i posve čistih mužjaka i ženka. U drugih vrsta vidimo na pomoćnim spolnim organima ženka i pojedine dijelove muških kopulacijskih organa kao znak negdašnjeg hermafroditskog stanja.

Od manjih skupina amerija spominjem još i kamptozoje, kao malenu ali zanimljivu skupinu, koja je prešla k sesilnom načinu života, ali geološki mišljeno mnogo kasnije, t. j. na mnogo višem stupnju organizacije, nego što su postali knidariji. Kao sesilne životinje ne mogu se sparivati, i zato su im spolni organi vrlo pojednostavljeni. Očekivali bismo, da će kamptoziji, kao sesilni tip, biti hermafroditi. Ipak je velika većina vrsta gonohoristična. Naročito to vrijedi za solitarne (sekundarno?) i ponešto pokretljive vrste. Hermafroditske vrste vidimo među potpuno sesilnim i kormijskim vrstama i vjerojatno predstavljaju prvotno stanje, samo bez kopulacijskih organa.

Ktenofore navodim kao primjer planktonske skupine, koja se razvila opet iz turbelarija, i to posredstvom neoteniziranih planktonskih ličinaka (poliklada. U njih se u potpunosti sačuvalo hermafroditsko stanje, dok je napušten običaj sparivanja, jer žive uglavnom u gustim jatima. Zato ktenofore nemaju organa za

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

kopulaciju ni drugih pomoćnih spolnih organa i ovi se opet pojavljuju u sekundarno bentoskih vrsta.

Vrlo su zanimljive prilike spolnih organa u knidarija. I najstariji tip knidarija naslijedio je od svojih turbelarijskih predа hermafroditsko stanje, ali u vezi s neznatnom (primarno solitarni antopolipi) ili nikakvom pokretljivošću i gubitkom običaja sparivanja, nemaju više pomoćnih spolnih organa, naročito nemaju nikada kopulacijskih organa. Pored toga prelaze antozoji ka gonohorizmu. Još češći je gonohorizam u skifozoa i hidrozoa s posebnom, planktonskom spolnom generacijom — s meduzama. U hipogenetskih vrsta među hidroidima opet dolazi do hermafroditizma sa skrajno pojednostavljenim prilikama spolnih organa tako, da nema ni solidnih ni ograničenih gonada (na pr. *Hydra vulgaris*). Tako je došlo opet isto stanje kao u najprimitivnijih acelnih turbelara s tom razlikom, što ovdje nema debljega sloja mezohila, te su gameti smješteni pod samom kožom.

Kod najdiferenciranijih tipova životinjstva, koji se odlikuju velikom pokretljivošću dolazi stalno i bez obzira na porijeklo, dakle polifiletski, do razvića diecičnosti ili gonohorizma sa sparivanjem ili bar unutarnjim oplođivanjem, i zato do veće komplikacije u gradnji spolnih organa često uz izraziti spolni dimorfizam (glavonošci među amernim moluscima, artropodi među polimerima i sisavci među kralješnjacima). I pored toga može povratak na specijalističan način života opet dovesti do istina vrlo izuzetnih primjera monecičnosti ili hermafroditizma (sesilni i parasitski vitičnjaci među racima i dvokrilac termitoksenija, jedini primjer hermafroditizma među kojih milijun vrsta kukaca gonohorista).

U vezi s našom tezom o direktnoj genetskoj vezi između konjugacije infuzorija kao njihove spolne faze i spolnih prilika u eumetazoa želio bih upozoriti na različnu sudbinu ginogameta kod eumetazoa.

Još i poslije potpune celularizacije gameta, izvršene na prelazu k najnižim eumetazojima, pokazuju ginogameti, a prema tome i oplođena jaja, veću konzervativnost, te napuštaju tijelo svog matičnog individua s manjim ili većim zakašnjenjem, dok androgameti već za sparivanje napuštaju maticu. Iz takvog stanja pošlo je filogenetsko razviće u dva glavna smjera. U jednom se vrši embrionalno razviće pod zaštitom matičnog tijela, a to se zbiva onda, kad se odigrava razvojni krug u jednom i istom biotopu i na ekološki jednak način. U drugom smjeru razvića dolazi do prilagođivanja nedoraslih primjeraka na drugačiji biotop i način života, nego što vrijedi za odrasle primjerke. Takvo dvostruko razviće, često povezano sa izmjenom generacija, javlja se naročito pri parasitskom i sesilnom načinu života, pa ga vidimo već u protozoa. Za ove navodim samo primjer suktorija među cilijatima, u kojih je što više pupljenje postalo unutarnji proces, a mladi pupoljak (»embrio«) ima organizaciju svoje vrste i svoj način života.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

U strogo bentoskih i sesilnih životinja onaj drugi biotop za nedorasla stanja (ličinke) u pravilu je plankton. Kod tipova s posebnom planktonskom ličinkom vidimo, da se uz to, što se napušta sparivanje i uz česti prijelaz ka gonohorizmu (izuzetak su na pr. ktenofore), embrioni sve ranije napuštaju matični individuum i konačno ženke izbacuju već sama jaja, kao što mužjaci izbacuju spermije neposredno u vodu te je i samo oplođivanje izvan tijela matice ili ženke (većina knidarija, ktenofore, nemertini i dr.). Na taj je način postignuto okolnim putem isto ono stanje, koje vrijedi kao pravilo u protozoa bez cilijata, za mnogo bilje i spužve s time, da se i kod njih može pojaviti u manjoj ili većoj mjeri uključenje ginogameta i mlađih embrionalnih stanja u matično tijelo (spužve, više bilje).

Za razliku od protozoa pokazuju metazoi i pored velike raznolikosti specijalnih spolnih odnosa potpunu jednoličnost s obzirom na bitni dio spolne faze, t. j. progamnoga množenja spolnih stanica (oogonija i spermatogonija), progamnog dozrijevanja sa po dva diobena koraka, od kojih je jedan spojen s redukcijom broja hromosoma (mejoza) kao i u tome, da oplođeni ginogamet prije ili poslije napušta tijelo matičnog individua te da postgamne diobe vode razviću novog individua. Po prelazu u metazojsko stanje izvršilo se dakle nekakvo standardiziranje spolne faze u najužem smislu tako, da se ta spolna faza direktno nadovezuje na fazu u infuzorija. Običaj sparivanja naslijeđen od infuzorijskih predа doveo je u turbelarija do znatnih komplikacija u građi spolnoga aparata, a sekundarno napuštanje sparivanja dovodi opet do potpunog razgrađivanja toga aparata (nemertini i po njima anelidi, knidariji, ktenofore, moluski i t. d.). U slučajevima vraćanja ka sparivanju vidimo, da opet dolazi do komplikacije pomoćnih spolnih organa bez obzira na to, da li se radi o hermafroditskom (gujavica, vrtni puž) ili o gonohorističnom (kukci, kralježnjaci) stanju.

Konačno treba da sa stajališta naše teze o izvođenju eumetazoa iz undulipodnih protozoa razmotrimo važno opće biološko pitanje odnosa između spolnih i tjelesnih stanica.

Kod tipskih infuzorija vidjeli smo tu znatnu specijalizaciju. Spolna je generacija zajedno sa samim gametama uključena u vegetativnu generaciju s time, da se u postgamnoj fazi vrlo rano odjeljuje osnova za gamete (ovdje u obliku karionta s manjom jezgrom ili mikronukleusa) od osnove za somu (karionta s velikom jezgrom ili makronukleusa). Obje osnove prelaze po određenim diobama tijela i izvršenoj diferencijaciji u vegetativnu fazu. Dok traje cijela vegetativna faza, postoje oba biološka elementa jedan pored drugoga, te se pri svakoj diobi individua skladno dijele, i tako je očuvan kontinuitet spolne osnove, koja se aktivira tek u idućoj spolnoj fazi.

Na prijelazu od oligokariontskog, većinom bikariontskog stanja na polikariontsko, nužno se morala izvršiti u tom pravcu znatna promjena, a u vezi s pojavom znatnije postgamne potfaze u obliku

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

embrionalnoga razvića. Prvu osnovu embrionalnoga razvića možemo naslutiti u postgamnim diobama infuzorija za t. zv. rekonstrukcije jezgara, naročito ondje, gdje ima više uzastopnih dijeljenja, t. zv. sinkariona, a diferenciranje po tim diobama nastalih karionata u makronukleuse i mikronukleuse dolaze naknadno (dileptusov tip po Dogielu). Kod ofrioskolecida, a to je bez sumnje vrlo specijalističan slučaj, ima samo jedna postgamna dioba, po kojoj se odmah odjeljuju obje osnove, t. j. somatski i germinalni karionat. U toj prilici je t. zv. klicin put najkraći dok je u tipa dilepta najduži.

Vrlo korisno bi bilo, kad bi nam bile u tančine poznate ontogeneze svih primitivnih acelnih turbelarija. Na žalost je naše znanje o tome vrlo nepotpuno (isporedi djelo Korschelta i Heidera, Vergl. Entwicklungsgesch. d. Tiere, I., 1936). Ipak se čini prilično sigurno, da u turbelarija uopće nema ranog odjeljivanja praspolnih stanica od tjelesnih, nego se nalaze nezamjetljive osnove gonada među indiferentnim stanicama mezohila (mezoderma) sa značajem parenhima i te se aktiviraju često vrlo kasno, naročito ako se individuum najprije nespolno množi putem poprečnog dijeljenja.

Prema tome smijemo zaključivati, da rano odjeljivanje osnova gonada u metazoa nije neka opća i stara pojava, naslijeđena od protozojskih pređa nego, koliko je ima (na pr. u nematoda, nekih raka, hetognata i t. d.), to je sekundarna, specijalna pojava, baš tako, kao što je u samih infuzorija odjeljivanje obiju osnova somatske i germinalne u postgamnoj fazi pri prvom i jedinom dijeljenju posljedica specijalizacije kao skrajnog bikariontskog stanja.

Ako smo ovdje nekako stavljali germinalne biološke jedinice, bilo da su to karionti ili stanice, nasuprot somatskima, onda nipošto ne treba shvatati njihovu različnost kao nešto principijelno, apsolutno ili čak kao neku nezavisnost jednih elemenata od drugih, t. j. da ne bi bilo međusobnih ili obostranih utjecaja. U stvari oba ta elementa ne samo da su i pored znatne fiziološke i morfološke diferencijacije jednakovrijedna (ekvivalentna), nego mogu uz određene uvjete prelaziti iz jednog stanja u drugo.

Ako u praksi vidimo, da na pr. kod infuzorija ne nastaje mikronukleus ili germinalni karionat iz makronukleusa ili, bolje reći, vegetativnog karionta, onda to ne znači, da bi takav proces bio u principu nemoguć, ali se u praksi on ne vrši, jer bi ta metamorfoza zahtijevala znatnu rekonstrukciju, a stvarno razviće ide drugim, praktičnijim putem, t. j. makronukleus propada, te pri generalnoj rekonstrukciji nastaje iz mikronukleusa nov makronukleus.* Vege-

* Naknadno saznajem, da je uspjelo madžarskom protozoologu Janošu Horvathu (The question of the equality of somatic and germ nuclei in respect to heredity and survival, on the basis of studies in a soil protozoon. Archiva biolog. hungarica, S. II. Vol. 17. 1947, Tihány) s pomoću ultraljubičastih zraka odstraniti mikronukleus, a da se za konjugacije razvio iz dijelova staroga makronukleusa novi mikronukleus.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

tativne funkcije dovode očito pod određenim uvjetima biološku jedinicu u neko stanje, koje konačno zahtijeva rekonstrukciju jezgara, inače vodi u smrt. Najtemeljniji, iako ne jedini način takve rekonstrukcije, jest oplođivanje.

U monokariontskih protozoa obična je pojava, da svaki vegetativni kariont može prijeći u stanje germinalnoga karionta, kad vegetativni individuum preko gamontskoga daje gamete. Za vegetativne (tjelesne ili somatske) stanice nekih eumetazoa, napr. gliste, nije vjerojatno, da bi se praktički mogle prevesti u stanje germinativne stanice, iako ima principijelne ili teoretski postulirane mogućnosti takve metamorfoze.

Drukčija je stvar kod vrsta s dugim t. zv. klicinim putem (»Keimbahn« njemačkih biologa), koje u pravilu imaju dosta t. zv. indiferentnih stanica. U principu su svi biološki elementi, t. j. karionti i stanice omnipotentni i jednakovrijedni, jer nastaju diobama, koje su ekvalne iz zigote (oplođenog jajeta). Heterociklične ili inekvalne diobe su nešto sekundarno, izuzetno, specijalistično. Pritom ne treba zaboraviti, da nisu po srijedi samo jezgre s njihovim hromosomima, nego da ima pored jezgre uvijek bar nešto citoplazme. Tek oboje zajedno čini zbiljsku biološku jedinicu: karionat ili stanicu. Sve biološke jedinice u tijelu individua ili korma, bilo da su uže vezani karionti ili ponešto jasnije odijeljeni kao stanice, povezane su među sobom organski u još višu jedinicu bez obzira, da li pripadaju somi ili gonadi.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU





dizbi.hazu.hr



©DiZbi.HAZU

DAVOR MILIČIĆ

ANTOCIJANOFORI U EPIKARPU SREMZE PRUNUS VIRGINIANA L.

(Sa 6 slika u tekstu)

(Primljeno u sjednici Prirodoslovno-matematskog odjela od 25. X. 1949.)

Antocijanski pigment može se u biljnim stanicama nalaziti u različitom stanju: bilo u formi otopine u staničnom soku, bilo u formi amorfnih ili kristaliničnih taloga. Lippmaa je 1926. god. u laticama vrsta *Erythraea litoralis* i *E. pulchella* našao antocijanska galertasta tjelešca karakterističnog oblika. Smatrao je, da se ne sastoje samo iz antocijana, nego da je antocijan u njima vezan za supstanciju sluznog karaktera, koja im daje galertastu konsistenciju. Da se tjelešca sastoje stvarno iz sluzi, nije ni pokušavao dokazati. Tim intracelularnim tvorbama dao je Lippmaa ime antocijanofori.

Dvije godine poslije toga otkrio je Molisch u izvanjskoj epidermi perikarpa kod vrste *Gunnera chilensis* nov slučaj antocijanofora. Molischevi su antocijanofori kuglaste, nepravilno gomoljaste ili grozdaste forme, lokalizirani su u vakuoli, u kojoj se razvijaju tek pošto se u njoj pojavi antocijan. Tjelešca ostaju pri tome ili bezbojna ili manje ili više intenzivno crveno obojena. Činjenica, da ima i bezbojnih tjelešaca dokazuje, da to nisu jedino antocijanske tvorevine. Na osnovi mikrokemijskih istraživanja utvrdio je Molisch, da su antocijanofori kod vrste *Gunnera chilensis* taninske prirode, da imaju svojstvo da adsorbiraju antocijan iz staničnog soka i od toga se oboje crveno. Ti su antocijanofori kemijski prilično stabilne prirode i ne otapaju se ni u posve zrelim plodovima. Molisch im daje naziv antocijanofori, jer smatra, da se ta tjelešca u bitnome slažu s antocijanoforima kod vrsta *Erythraea;* i u jednom i u drugom slučaju radi se po njegovu mišljenju o organskim tjelešcima karakterističnog oblika, koja imaju svojstvo da vežu antocijan.

Weber je 1936. god. opisao i nazvao antocijanoforima intracelularna pigmentna tjelešca u laticama vrsta *Pulmonaria rubra* i *P. officinalis*. Zatim se više puta osvrnuo (1937. i 1939. god.) na antocijanofore kod vrsta *Erythraea*, koje je prvi proučavao Lippmaa i koji su vrlo slični antocijanoforima kod vrsta *Pulmonaria*.

©DiZbi.HAZU

Po obliku se naime jedni i drugi antocijanofori potpuno podudaraju time, što uvijek prime otprilike isti, ali smanjeni oblik one stanice, u kojoj se nalaze. Na osnovi njihova oblika smatra Weber, da antocijanofori kod oba roda nastaju zbog fiziološke vakuolne kontrakcije. Ta se pojava kod spomenutih vrsta po Weberu vrši u obliku sinereze staničnoga soka, i prilikom toga se kontrahira vakuolni sok stvarajući u sredini stanice intenzivno obojene antocijanofore s karakteristikama gela, a iz kontrahiranih antocijanofora izlučuje se tekućina. Ovu formu antocijanofora istraživao je i Küster 1939. god. na vrstama *Pulmonaria*. I Küster drži kao i Weber, da je pojava vakuolne kontrakcije uzrok stvaranju antocijanofora, ali tu pojavu drukčije tumači. Po njegovu se mišljenju vakuolna kontrakcija uvijek zbiva uz aktivno sudjelovanje plazme, i redovno je prati jako njezino bubrenje, te se zbog toga smanjuje volumen centralne vakuole. Antocijanofori kod vrsta *Pulmonaria* po Küsteru jako su smanjene središnje vakuole, a kao dokaz za to navodi on svoja opažanja, da se oko tih tjelešaca vidi katkad tanka plazmatska membrana. Geneza tih tjelešaca ostala nam je do danas ipak nepoznata, jer njihov postanak nije nitko direktno promatrao, pa nije isključeno, da se tjelešca stvaraju na neki drugi način. Isto tako nije uza sve pokušaje pošlo za rukom dokazati, da ima supstancija, na koju je u antocijanoforima vrsta *Erythraea* vezan antocijan. Karakteristična su za poznavanje tih tjelešaca Weberova opažanja, da su antocijanofori kod vrste *Erythraea Centarium* vrlo jako anizotropni i da u neobojenim varijetetima tih biljaka osim antocijana nedostaje i nosilac pigmenta. Isto je tako važno zbog uporedbe s drugim oblicima antocijanofora, da se ni ta tjelešca kao ni Molischevi antocijanofori ne mijenjaju znatnije i ne otapaju u sasvim razvijenom staničju.

Intravakuolarne pigmentirane tvorbe, koje su opisali Guilliermond (1931., 1932.) i Politis (1914.), po mnogim se svojstvima razlikuju od Molischevih i Lippmaaovih tjelešaca. Te su tvorbe francuski citolozi (Guilliermond, Mangenot, Plantefol 1933.; Dangeard 1947.) pridruživši im Lippmaaove antocijanofore nazvali »cijanoplastima ili antocijanoforima«. Prvi je tu formu antocijanofora opisao Politis kod desetak monokotiledonskih i dikotiledonskih biljaka, smatrao ih je za plastide, koji stvaraju antocijan, i nazvao ih je stoga cijanoplastima. Po njegovu se mišljenju cijanoplasti oboje antocijanom već kao sitna zrnca, pokazuju mikrokemijski karakteristike taninskih spojeva, postepeno rastu i konačno izliju svoj sadržaj u vakuolu i tako je oboje. Küster (1935., p. 315.) smatra, da Politisovi cijanoplasti nastaju u vakuoli, te o njima kaže: »Es handelt sich bei ihnen wohl um Entmischungsprodukte farbiger Zellsäfte«. Isto tako i francuski citolozi drže, da su ta tjelešca lokalizirana u vakuolama (Dangeard 1947., p. 434.).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Guillermond je našao i opisao god. 1931. i 1932. na jednom novom objektu, kod vrste *Iris germanica*, intravakuolarna pigmentirana tjelešca vrlo slična Politisovim cijanoplastima. Istražujući njihov postanak dolazi do zaključka, da se ta tjelešca ne stvaraju u plazmi nego u vakuoli. Prema njegovim istraživanjima ima vakuolni sistem vrlo mladih stanica kod te vrste mitohondrijsku formu i ne sadržava tjelešca. Tek kada se vakuole počnu stapati, pojavljuje se u svakoj stanici po jedno zrnce, početni stadij razvoja antocijanofora, kao posljedica djelomične kondenzacije jedne koloidske supstancije otopljene u vakuoli. Guillermond je istražio i kemijski sastav tih tjelešca i utvrdio, da su izgrađena iz koloidskog kompleksa flavonol-sluz. U tom je kompleksu flavonol kromogena supstancija, iz koje se stvara antocijan. Da ta tjelešca sadržavaju kromogenu tvar, dokazuje i to, što se tjelešca, koja su u početku bezbojna, oboje katkad od antocijana prije nego stanični sok. Misleći vjerojatno na Politisove antocijanofore tvrdi Guillermond (1932.), da se slična tjelešca nalaze u mnogim cvjetovima i plodovima i da imaju isti kemijski sastav, ali da se čini, da se katkad sastoje iz nekog drugog kompleksa, i to iz kompleksa flavonol-tanin. Oba kompleksa sadržavaju flavonol kao kromogenu supstanciju. Karakteristično je, da je već i Politis smatrao, da se u njegovim cijanoplastima nalazi kromogena tvar.

Guillermondova tjelešca i Politisovi cijanoplasti imaju više zajedničkih svojstava. I jedni i drugi pravilnog su kuglastog oblika i uvijek se potpuno otapaju u posve razvijenom staničju nakon pojave antocijana u vakuoli. Antocijanofori kod vrste *Iris germanica* neobojeni su u početku razvoja i pod određenim okolnostima, oboje se katkad antocijanom prije staničnoga soka i vakuoliziraju prije nego se otope. Iste pojave dešavaju se i kod Politisovih tjelešaca. Na osnovi tih zajedničkih oznaka može se smatrati kao vrlo vjerojatno, da su Guillermondova i Politisova tjelešca srodne tvorevine, koje se dosta razlikuju od Molischevih antocijanofora i od antocijanofora kod rodova *Erythraea* i *Pulmonaria*.

Pigmentirana tjelešca iz epikarpa virginijske sremze, koja su obrađena u ovoj radnji, pripadaju grupi Guillermondovih i Politisovih antocijanofora, jer se s njima podudaraju u mnogim značajnim svojstvima. Dosada opisani antocijanofori te grupe kemijski su vrlo labilna tjelešca i lako se otapaju u mnogim reagensima, tako da Politisu ne polazi za rukom fiksirati ih kakvim reagensom, a Guillermondu polazi za rukom fiksirati ih samo pomoću Regaudove smjese. Antocijanofori u plodovima *Prunus Virginiana* kemijski su mnogo stabilnije prirode, mogu se fiksirati mnogim fiksativima i pokazuju naročitu otpornost prema kiselinama.

Za sazrijevanja ploda virginijske sremze zapaženo je, da je jedan dio antocijanofora incistiran u celuloznoj čahuri. Ta pojava, koliko

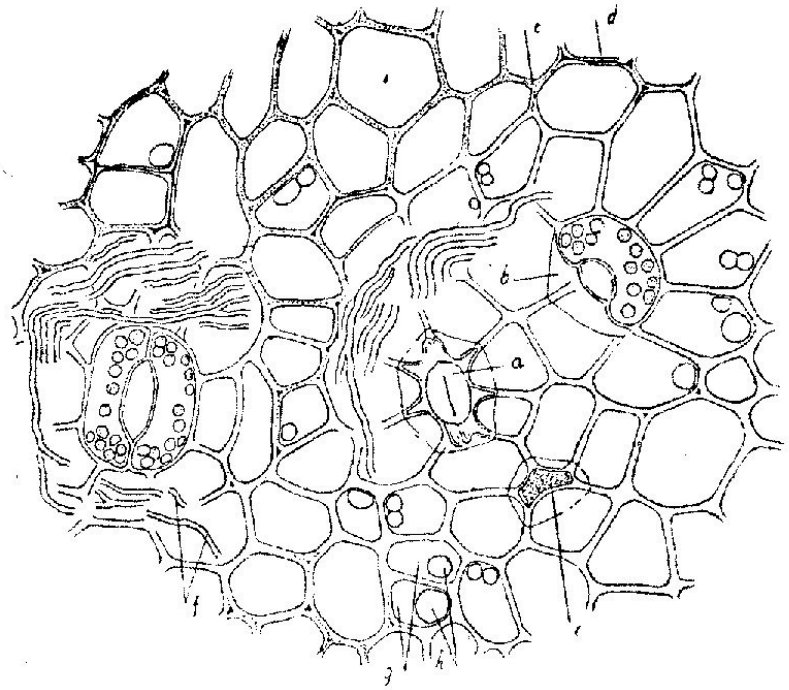
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

mi je poznato, dosada nije opisana, pa ću se u ovom prilogu na nju osvrnuti. Uz to ću iznijeti ovdje i neka opažanja o kemijskom karakteru pigmentnih tjelešaca toga ploda i dati prikaz anatomske građe njegova epikarpa, u kome su gotovo jedino lokalizirani i antocijanofori i incistirana tjelešca i pigment.

GRAĐA EPIKARPA

Nezreli plodovi vrste *P. virginiana* zelene su boje. Neposredno prije sazrijevanja postaju žućkastocrveni, zatim purpurni i konačno u zrelome stanju prime crnocrvenu boju. Kod zrelih se plodova



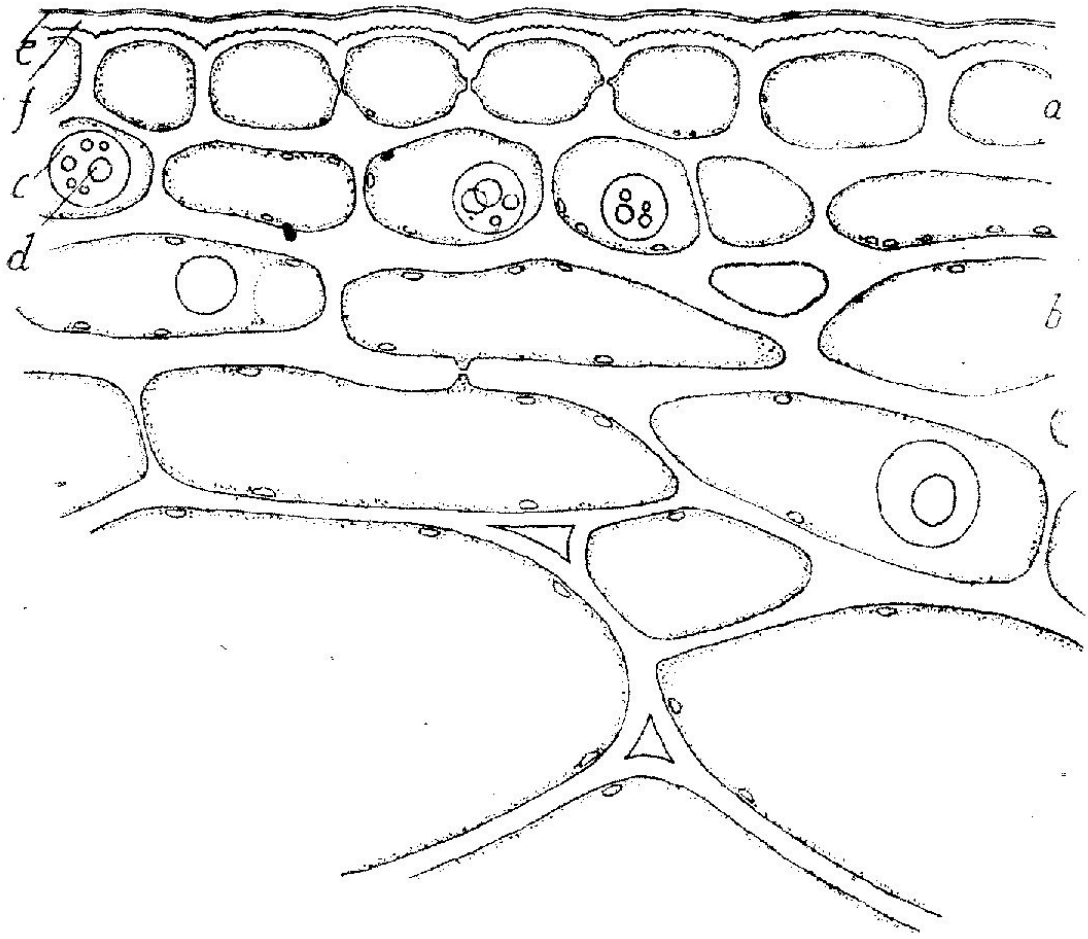
Sl. 1. — Izvanjska epiderma perikarpa zelenog ploda Prunus virginiana. a — nekroza čitave stome, b — nekroza jedne zapornice, c — nekrotična epidermska stanica, d — kutikularne prečage (klinovi), e — kutikularna zrnca, f — kutikularni nabori, g — vakuole s taninom, h — vakuole bez tanina.

može lako odvojiti crnocrveno pigmentirani epikarp ploda u obliku tanke kožice od staklastozelenkastog mezokarpa. Epikarp je višeslojan i sastoji se iz jednoslojne epiderme i dva do četiri sloja hipodermskih stanica. Ta su staničja čvrsto među sobom povezana. Među stanicama nedostaju intercelularni prostori ili su vrlo maleni.

Epidermske su stanice na plošnim presjecima poligonalnog oblika s dijametrom od 10—35 μ (sl. 1). Katkad se opažaju u bočnim membranama epidermskih stanica u području centralne lamele kutikularne prečage ili kutikularna zrnca. Isto se tako često vide oko puči kutikularni nabori u formi dosta krupnih valovitih nitastih

©DiZbi.HAZU

tvorevina, koje se obično u radijalnom smjeru udaljuju od stoma. A na poprečnim presjecima kroz epikarp ističe se nad izvanjskom odebljalom epidermskom membranom tanka kutikula, ispod koje su oko 3 μ debeli kutikularni slojevi (sl. 2.). Ti su slojevi nad bočnom membranom epiderme nešto jače razvijeni. Već se na osnovi plošnih presjeka može zaključiti, da ti slojevi zalaze katkad dublje u bočne membrane u obliku kompaktnih kutikularnih prečaga (klinova), a da se ponekad u tim membranama razvijaju mjesto prečaga kutikularna zrnca.



Sl. 2. — Poprečni presjek kroz epikarp ploda Prunus virginiana. a — epiderma, b — hipoderma, c — antocijanofor, d — vakuola u antocijanoforu, e — kutikula, f — kutikularni slojevi.

Kutikularni slojevi, a također i malen broj puči u epidermi (8 do 30 na mm^2), ističu kserofitski karakter epikarpa. Od tog malog broja puči degenerira i ugiba jedan dio već u zelenim plodovima, a u plodovima purpurne boje većina je stoma nekrotična. Potpuno uginule puči postaju staklasto prozirne i ne sadržavaju zamjetljiv sadržaj, ali se granica između njih i susjednih epidermskih stanica još uvijek primjećuje u formi slabo izražene poligonalne linije.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Nekroza zahvaća većinom obje zapornice istovremeno, i proces njihova ugibanja teče usporedo. Rjeđe se dešava, da ugiba samo jedna zapornica, a da druga još ostaje živa. Nakon pune nekroze zatvara se porus među zapornicama.

Pojavu nekroze zapornica opažao sam kod plodova *Prunus Virginiana* više godina na plodovima s raznih stabala. Nekroza stoma ponavlja se pravilno svake godine. Pita se, da li se radi o procesu patološke prirode ili nekroza nastaje kao normalna pojava zbog starenja stoma. To drugo postaje zbog toga vjerojatnije, što kod mnogih plodova istoga roda, na pr. kod plodova *Prunus spinosa*, *P. persica* var. *nucipersica*, *P. cerasifera* var. *atropurpurea* i dr., dolazi također do nekroze zapornica, ali vrlo rano, mnogo prije potpune zrelosti ploda, tako da se u tom slučaju sigurno radi o normalnoj pojavi (Miličić).

Nekroza nastaje i kod pojedinih ili kod manjih grupa epidermskih stanica. Pri tome se ostaci njihova staničnoga sadržaja, obojeni žuto ili crvenosmeđe zadrže u prignječenom lumenu.

Ispod izvanjske epiderme perikarpa nalazi se nekoliko slojeva hipoderme, koji nastaju iz unutrašnjeg staničja i podupiru zaštitnu funkciju epiderme. Hipoderma se naime sastoji iz jako sploštenih stanica odebljalih membrana i ima karakter mehaničkog staničja. Taj se karakter naročito očituje na poprečnim presjecima kroz epikarp, gdje hipoderma prima izgled pločastog kolenhima s odebljalim tangencijalnim i utanjenim radijalnim membranama. I na plošnim presjecima kroz hipodermu mogu se opaziti uz brojne jažice slabija uglovna zadebljanja bez intercelularnih prostora. Od običnih kolenhima, kojima ta hipoderma odgovara ne samo po mehaničkoj funkciji učvršćenja, nego i po svom perifernom smještaju, razlikuje se naročito potpunim pomanjkanjem prosenhimskih elemenata i prisustvom brojnih jažica u membranama. To bi se staničje moglo nazvati parakolenhim (= parenhimski kolenhim).[1] U stablu kakteja na pr. nalazi se također jedno slično mehaničko staničje, koje se od kolenhima razlikuje kraćim stanicama i većim brojem jažica (Solereder, Tobler). Takva građa perifernih mehaničkih sistema kod mnogih plodova jedino sa stanicama parenhimskog karaktera uzrokovana je time, što se od tog mehaničkog staničja ne iziskuje toliko čvrstoće prema pregibu, nego jedino ili barem u znatnoj mjeri više zaštita i otpornost prema spoljašnjim utjecajima, koji djeluju u radijalnom smjeru.

ANTOCIJANOFORI I SPECIJALIZIRANE VAKUOLE

U parakolenhimu hipoderme nalaze se već kod vrlo mladih, zelenih plodova gelu slična tjelešca, koja se poslije, kad se u sazri-

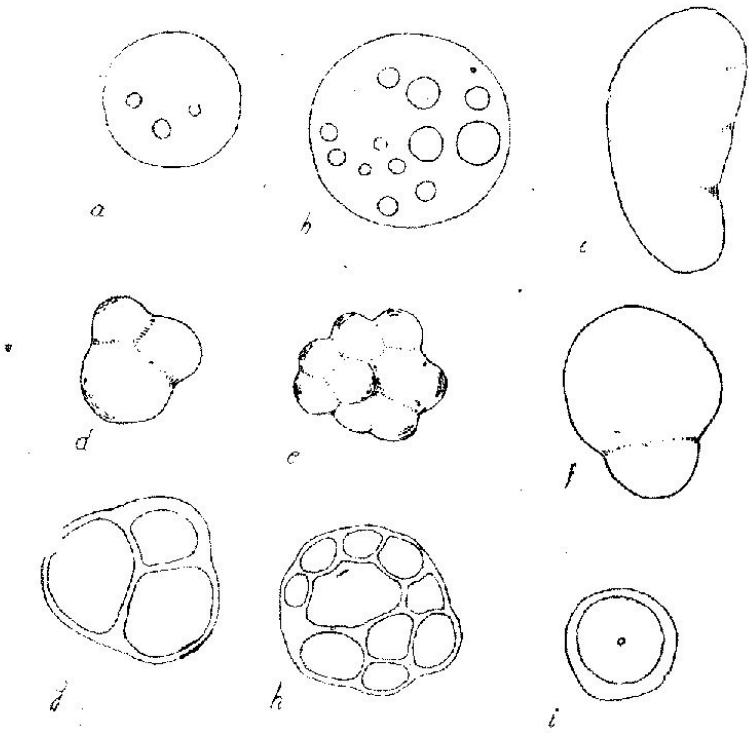
[1] Analogno nazivu, koji je Linda u predložio za parenhimski plektenhim — paraplenktenhim.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

jevanju ploda u vakuolama pojavi antocijan, oboje crveno od antocijana. Ta su tjelešca nazvana u ovom članku antocijanoforima, jer po svojim svojstvima odgovaraju tjelešcima, koja su pod tim nazivom opisali Guillermond, Molisch i dr. Izraz antocijanofori upotrebljavat će se u ovoj radnji i za tjelešca obojena antocijanom i za još neobojena tjelešca iz zelenih plodova.

Epidermske stanice vrlo rijetko sadržavaju antocijanofore, a isto tako postaju oni rjeđi i konačno ih nestane u dubljim slojevima hipoderme prema mezokarpu. Najviše antocijanofora ima u prvom hipodermskom sloju, koji graniči s epidermom. Tu se u gotovo



Sl. 3. — Oblici antocijanofora. a—f: antocijanofori iz zelenih plodova (a i b vakuolizirani), g—i: jako vakuolizirani antocijanofori iz pigmentiranih razvojnih stadija.

svakoj stanici nalazi obično po jedan antocijanofor veličine od 7 do 18 μ. Antocijanofori su obično okrugle forme, ali imaju katkad i nepravilno ovalni ili grozdasti oblik (sl. 3). Taj posljednji oblik mnogo naliči na formu antocijanofora, koju je opisao Molisch kod plodova *Gunnera chilensis* (sl. 3.e). Grozdasta forma antocijanofora čini se kao da je nastala zbog nepotpunog stapanja ili sraštenja iz više kuglastih oblika. Između kuglastih oblika i tipskih grozdastih forma opažaju se i prelazni oblici, koji su nastali vjerojatno na isti način kao i grozdaste forme antocijanofora (sl. 3 d, f).

Antocijanofori već u mladim zelenim plodovima sadržavaju u svojoj unutrašnjosti jednu ili više vakuola, obično pravilne sferičke forme (sl. 3 a, b). Vakuole i u jednom i istom antocijanoforu mogu

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

biti različite veličine i predstavljaju bez sumnje mjesta, gdje se počela otapati gelu slična masa, koja izgrađuje tjelešca. One imaju jednak lom svijetla kao i stanični sok oko antocijanofora, pa su vjerojatno ispunjene tekućinom istoga sastava. Karakteristično je, da se za otapanja tih tjelešaca ne počinje rastvarati periferni dio antocijanofora, nego da vakuole uvijek nastaju u unutrašnjosti tjelešaca. Periferni dio otporniji je dakle prema otapanju nego središnja masa i ostaje neotopljen i u vrlo jako vakuoliziranim tjelešcima.

Jaka vakuolizacija nastaje u tjelešcima za sazrijevanja plodova, nakon pojave antocijana u epikarpu, i predznak je skorog potpunog otapanja antocijanofora. Često se u tom razvojnom stadiju u plodovima nailazi na antocijanofore, koji sadržavaju u svojoj unutrašnjosti samo jednu, ali tako veliku vakuolu, da ostaje neotopljena samo periferna kožica, koja ovija tjelešce. Takvi antocijanofori imaju oblik mjehurića (sl. 3 i).

Ako se nevakuolizirana tjelešca obrađuju alkoholom prikladne koncentracije, mogu se proizvesti isto takvi mjehurasti oblici. I u tom se slučaju najprije otopi središnji dio tjelešca, a periferni dio u formi tanke kožice ostane duže vremena neotopljen, ali se konačno i on otopi. Jednako se prema alkoholu i drugim otapalima odnose i Politisovi cijanoplasti kod vrste *Billbergia nutans* i kod drugih vrsta. Vrlo je vjerojatno prema tome, da je i ovoj oko njegovih cijanoplasta istog karaktera kao i ovoj oko antocijanofora virginijske sremze.

Slike 3. g, h prikazuju jako vakuolizirane antocijanofore kod plodova, koji sazrijevaju. U unutrašnjosti antocijanofora, ispod neotopljene periferne kožice sadržavaju ta tjelešca više vakuola. Te su vakuole odijeljene jedna od druge tankim lamelama izgrađenim iz gelu slične tvari, iz koje se sastoje antocijanofori.

Oboje li se vitalno pomoću neutralnog crvenila hipodermske stanice zelenih plodova, primaju vakuole tih stanica crvenu boju, a isto tako primaju crvenu boju i antocijanofori, koji postaju još intenzivnije crveni nego stanični sok. Na takvim se preparatima može jasno vidjeti, da su antocijanofori lokalizirani u vakuolama, i da se antocijanofori manjeg volumena i težine nalaze u molekularnom gibanju. U plazmi tih stanica opažaju se kloroplasti i gibanje mikrosoma zbog strujanja plazme. Da su stanice uistinu žive, proizlazi i iz toga, što lako plazmoliziraju u 10%-noj otopini Na Cl i što se nakon toga, kod deplazmolize, nanovo vraćaju u svoj normalni oblik. Kod plazmolize i deplazmolize antocijanofori ne mijenjaju oblika.

Ako se pažljivo promotri hipoderma mladih plodova, vidi se, da stanice često sadržavaju dvovrsne vakuole (sl. 4). Jedne su obično veće, sadržavaju antocijanofor i uza nj u vakuoli otopljenu jednu koloidsku tvar, te nešto jače lome svijetlo. Druge su vakuole bez antocijanofara i koloidske tvari i slabije lome svijetlo, hijaline su i obično manje, ali mogu i one dosegnuti znatnu veličinu. U epidermi tih plodova još se više nego u hipodermi ističe razlika između vakuola u jednoj istoj stanici. Veće naime centralne vakuole epiderm-

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

skih stanica, koje odgovaraju hipodermskim vakuolama s antocijanoforom, ispunjene su koloidskom supstancijom, koja je mnogo gušća od koloidske supstancije, koja prati antocijanofore. Uz te centralne vakuole s viskoznom koloidskom supstancijom, koja jako lomi svijetlo, sadržavaju epidermske stanice jednu ili više okruglih i hijalinih vakuola.

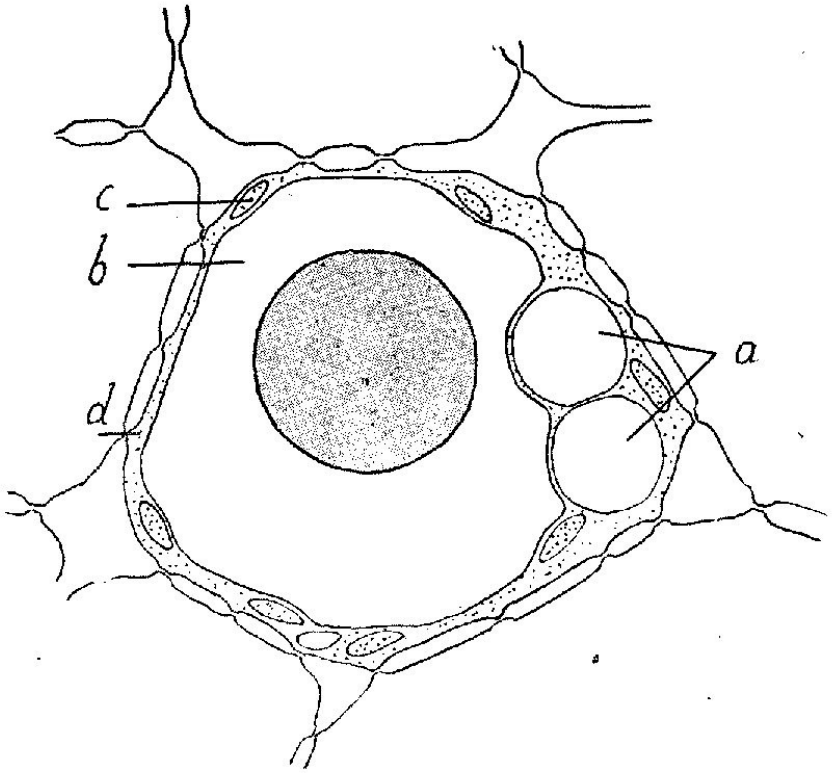
Da u istoj stanici mogu biti vakuole različite vrste, opazili su već Went i Klercker, a poslije njih bavili su se tom pojavom naročito francuski citolozi Mangenot i Guilliermond. Mangenot je nazvao tu pojavu specijaliziranim vakuolama. Po Mangenotu se specijalizirane vakuole ističu sadržajem tanina, jakim lomom svijetla, sposobnošću da reduciraju osmijev tetroksid, a dolaze u istoj stanici uporedo s vakuolama bez tanina, koje slabo lome svijetlo i nemaju svojstva redukcije osmijeva tetroksida. Specijalizirane taninske vakuole često su obojene antocijanima ili flavonima, dok u vakuolama bez tanina obično nedostaje pigment i zbog toga ostaju bezbojne. Prema navodima u priručniku Guilliermonda, Mangenota i Plantefola (1. c., p. 592.) čini se, da svojstvo stvaranja takvih specijaliziranih vakuola ima naročito grupa taninskih spojeva, koji se zovu floroglikotanoidi (floroglucinski tanini, pirokatehinski tanini, flobotanini).

Vakuole u epikarpu plodova *P. virginiana,* koje jače lome svijetlo, sadržavaju koloidski otopljenu jednu taninsku supstanciju iz grupe floroglucinskih tanina, a hijaline vakuole ne sadržavaju tanin. Da koloidski otopljena supstancija pripada grupi floroglucinskih tanina, proizlazi iz ovih reakcija: 0,1%-nom otopinom kofeina nastaje samo u vakuolama s jačim lomom svijetla najprije talog u formi vrlo sitnih zrnaca, koja se nalaze u vrlo živom molekularnom gibanju, a poslije se istaložena zrnca stapaju u veće kuglice. Od željeznog klorida te vakuole pocrne, a 10%-nom otopinom kalijeva bikromata stvara se u njima zrnati crvenosmeđi talog. Koloidska supstancija iz tih vakuola boji se crveno vanilin-solnom kiselinom, a isto tako i p-dimetilaminobenzaldehidom. Ako se mladi plodovi fiksiraju u 4%-noj otopini formaldehida, istaloži se tanin iz tih vakuola u obliku sitnih žućkastih zrnaca kuglaste ili mijelinske forme, a u hijalinim vakuolama ne nastaje nikakav talog. Taj žućkasti talog pocrni, ako se na nj djeluje željeznim kloridom. Kao i formolom, tako se i Regaudovom smjesom može istaložiti koloidska supstancija iz specijaliziranih vakuola.

Hijaline vakuole, koje ne sadržavaju floroglucinskog tanina, naročito su česte kod mladih zelenih plodova, gdje ih nalazimo gotovo u svakoj epidermskoj i u mnogim hipodermskim stanicama. Već u jače razvijenim zelenim plodovima, još prije pojave antocijana, posve nestaje tih vakuola ili postanu vrlo rijetke (vidi sl. 4). Zbog toga se poslije, kad se pojavi antocijan u početku sazrijevanja ploda, a plod od toga postane žućkastocrven, nalazi gotovo u svim stanicama epikarpa samo po jedna velika taninska vakuola. Stanični sok

©DiZbi.HAZU

tih vakuola u hipodermi u tom stadiju oboji se crveno od antocijana, a istovremeno se oboje i antocijanofori crvenom bojom istog intenziteta ili još intenzivnijom. Čini se, da se antocijanofori nikad ne boje prije vakuole, ili su ti slučajevi, ako već nastaju, vrlo rijetki. Da boja antocijanofora uistinu potječe od antocijana vidi se po tome, što se crvena boja mijenja u modru djelovanjem razrijeđene otopine sode, a ponovno se vraća, ako se nakon toga djeluje na preparat razrijeđenom solnom kiselinom. U ovom stadiju sazrijevanja ploda nema još antocijana u epidermi, a isto ga tako nema ni u dijelovima hipoderme ispod stoma.



Sl. 4. — Jedna hipodermska stanica iz mladog ploda. a — vakuole bez tanina, b — taninska vakuola s antocijanoforom, c — kloroplast, d — plazma.

Za prijelaza iz žućkastocrvenog u purpurni stadij zbivaju se dalje promjene u vakuolama hipoderme. Mnogi antocijanofori još više vakuoliziraju i sadržavaju manji broj velikih ili vrlo mnogo sitnih vakuola (sl. 3. g, h, i), a osim toga se u mnogim stanicama stvaraju uz antocijanofore nove okrugle tvorevine, koje također upijaju pigment.

U purpurnim plodovima većinom se antocijanofori potpuno otapaju, a vakuole postaju mnogo viskoznije i tamnije crveno obojene. Kod plodova s nekih stabala čini se, da antocijanofori dulje odolijevaju otapanju i da se zadrže neotopljeni još i u ovom stadiju, ali se i kod tih plodova antocijanofori konačno otope. Ako se ti purpurni plodovi fiksiraju i konzerviraju u 4%-noj otopini formaldehida,

©DiZbi.HAZU

nastaje u vakuolama epikarpa obilan taninski talog, koji adsorbira dio antocijana i crveno se oboji. Da ta crvena boja potječe od antocijana, vidi se po tome, što se lužinama mijenja crvena boja u modru. U ovom stadiju pojavi se antocijan i u većini epidermskih stanica. Samo susjedice još neko vrijeme ostaju neobojene, ali se većina njih ipak oboji u zrelim, crnocrveno obojenim plodovima.

MIKROKEMIJSKA ISTRAŽIVANJA NA ANTOCIJANOFORIMA

Histokemijski je istraživao antocijanofore, kako je spomenuto, već Politis. Istražujući još neobojena zrnca utvrdio je u njima prisustvo tanina. Oslanjajući se na tadašnje mišljenje smatrao je tanin za kromogenu supstanciju, pa kako se zrnca nakon pojave antocijana nisu potpuno otapala, uzimao je, da sadržavaju uz tanin i neku drugu tvar. Poslije njega Lippmaa je držao, da se antocijanofori kod vrste *Erythraea* sastoje iz sluzi, ali nije ni pokušao, da ih mikrokemijski dokaže. Molisch se zatim ograničio samo na konstatiranje prisustva tanina ne zalazeći u detaljna istraživanja. Prvi je Guilliermond točnije analizirao kemijski sastav antocijanofora kod *Iris germanica* upotrebivši pri tome i makrokemijske metode i došao do zaključka, da su vjerojatno izgrađeni iz koloidskog kompleksa flavonol — sluz. Guilliermond smatra, da drugi antocijanofori imaju analogni sastav ili se sastoje iz kompleksa tanin-flavonol. U ovim bi kompleksima flavonol bio kromogen, iz kojeg nastaje antocijan, a sluz ili tanin supstancija, koja daje kompleksu koloidski karakter. U novije vrijeme Favarger smatra, da se antocijanofori u listovima crvenog kupusa s histokemijskog gledišta odnose slično antocijanoforima vrste *Iris germanica.*

Antocijanofore plodova *Prunus Virginiana* istraživao sam na mladim zelenim plodovima, dok još nisu obojeni antocijanom. Već s obzirom na odnose otapanja pokazali su se mnogo stabilniji, nego antocijanofori tipa *Iris.* Tjelešca iz živog staničja topljiva su u vreloj vodi i u 96%-nom alkoholu, ali se postmortalno ne tope u hladnoj vodi, nego prelaze čak u jedno stabilnije stanje, te postaju netopljivi u alkoholu. Prema kiselinama pokazuju naročitu otpornost, tako da se tjelešca iz živog staničja ne otapaju ni u 10%-noj solnoj ni u koncentriranoj dušičnoj ni u vanilin-solnoj kiselini, ali se u alkalijskim lužinama lako tope. Od željeznog klorida brzo pocrne, u 10%-noj otopini kalijeva bikromata postaju homogeno crvenosmeđi, a to ističe taninski karakter tjelešaca. Da i ta tjelešca pripadaju grupi floroglucinskih tanina, kao što joj pripada koloidska supstancija iz vakuola hipoderme, proizlazi iz toga, što se boje živo crveno vanilin-solnom kiselinom, a isto tako i p-dimetilaminobenzaldehidom. Floroglikotanoidski karakter koloidske tvari u antocijanoforu očituje se nadalje i po tome, što tjelešca postaju žuta zbog djelovanja bromne vode, a pocrvene nakon grijanja preparata u razrijeđenoj solnoj

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

kiselini. Tjelešca, obojena vitalno neutralnim crvenilom, upijaju boju, a u vakuolama nastaje talog raznolikog oblika.

Već je bilo spomenuto, da se antocijanofori iz plodova *Prunus Virginiana* za razliku od drugih relativno lako mogu fiksirati. Tako se na pr. fiksiraju u formolu, u Regaudovoj smjesi, u zasićenoj vodenoj otopini pikrinske kiseline, a isto tako u alkoholnoj otopini te kiseline. Fiksirani u formolu prime žućkastu boju, u Regaudovoj smjesi poslije naknadnog kromiranja postanu crvenosmeđi (kalijev bikromat!), a u pikrinskoj se kiselini oboje žuto. Činjenica, da se fiksiraju u formolu i da nakon toga pocrne, ako na talog djelujemo 10%-nom otopinom željeznog klorida, pokazuje također taninski karakter antocijanofora (F i e t z).

Reakcije na tanin dovoljno su jasne, tako da se sa sigurnošću može tvrditi, da tanin izgrađuje antocijanofore. Druge reakcije međutim ističu mogućnost, da se uz tanin nalaze i proteinske tvari, ali u tom smjeru nije vršen dovoljan broj opažanja. Tjelešca se naime u jodjodkaliju oboje nakon dužeg vremena smeđe, pikrinskom se kiselinom boje vrlo karakteristično žuto, u koncentriranoj dušičnoj kiselini postaju antocijanofori najprije žutosmeđi, pa zatim žuti, a u Millonovu reagensu crnocrveni.

Što se tiče flanovola, nije ga moguće u antocijanoforima direktno dokazati uz tanin. Ipak je vrlo vjerojatno, da se flanovol nalazi u epikarpu zelenih plodova, jer se epikarp, kad plod sazrijeva, oboji crveno od antocijana, a flanovol većina autora danas smatra za kromogenu tvar, iz koje nastaje antocijan, i koja stoga mora postojati u staničju prije pojave antocijana. Prisustvo flanovola u epikarpu zelenih plodova ističu donekle i ove pomoćne reakcije za dokazivanje flanovola. Stanice se epikarpa prolazno oboje žuto, ako djelujemo na njih razrijeđenom otopinom kalijeve lužine, a djelujemo li na njih zasićenom alkoholnom otopinom olovnog acetata, nastaje na rubu preparata vrlo fini zrnati talog žute boje.

Moguće je, da antocijanofori plodova virginijske sremze adsorbiraju flanovol iz vakuola, ali nije nužno uzimati, da ga moraju sadržavati zato, što se crveno oboje. Njihova crvena boja ne treba potjecati direktno od redukcije flanovola u antocijanoforima, jer može i sam tanin, koji izgrađuje antocijanofore, imati svojstvo, da veže antocijan iz staničnog soka i da na taj način oboji tjelešca.

PROMJENE BOJA ANTOCIJANOFORA U VODI

Ako tanke plošne presjeke kroz epikarp zelenih plodova stavimo u dvije staklene posude, od kojih je jedna ispunjena dovoljnom količinom vodovodne vode, a druga destiliranom vodom, obojit će se taninska tjelešca u uginulim stanicama nakon 24 sata u prvoj posudi intenzivnom crvenosmeđom bojom, dok će tjelešca iz druge posude ostati neobojena ili će se obojiti žućkasto. Razlika u obojenju postaje naročito jasna, ako se prethodno usmrte stanice, jer se tada

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

oboje tjelešca u svim stanicama preparata. Najzgodnije je usmrtiti stanice jednostavno tako, da se presjeci uklope u destiliranu vodu i pokriju pokrovnim stakalcem, koje se obrubi vazelinparafinom. Nakon nekoliko sati ugibaju stanice, a antocijanofori pri tome ne promijene svog oblika i ostaju bezbojni ili se katkada veoma slabo žuto oboje. U fiksativima (formol, pikrinska kiselina, Regaudova smjesa) se međutim tjelešca već zbog djelovanja samog fiksativa dosta intenzivno oboje, i to mnogo intenzivnije nego navedenom metodom. Zbog toga taninska tjelešca fiksirana u tim fiksativima i zatim obrađivana u vodovodnoj i destiliranoj vodi ne postignu znatnije razlike u boji. Ipak se može i na materijalu fiksiranom u formolu naročito uz pomoć poredbenih preparata (iz destilirane i vodovodne vode) jasno opaziti razlika u boji tjelešaca. Pri tome tjelešca, koja su stajala u destiliranoj vodi uz spomenute uvjete zadrže boju iz fiksativa, a tjelešca iz vodovodne vode postanu crvenosmeđa.

Opažanja o obojenju tanina u vodovodnoj vodi imaju zanimljivi historijat. G o e b e l je 1908. god. upozorio na neobično smeđe obojenje, koje nastaje na listićima mahovine *Polytrichum commune*, ako se buseni mahovine drže neko vrijeme pod vodom. Smatrao je, da je to postmortalna pojava i da listovi ugibaju zbog toga, što nisu prilagođeni životu u vodi. Poslije je S c h o e n a u točnije istražio tu pojavu i utvrdio, da listovi u vodi ostaju živi, a da smeđa boja potječe od oksidacija tanina, koji se nalazi u membrani. Nadalje je dokazao, da obojenje izostaje u destiliranoj vodi, a da nastaje samo u vodovodnoj. Da se u membranama politrihaceja i brojnih drugih mahovina nalaze tanini, t. zv. *Dicranum*-tanini, konstatirao je već prije toga C z a p e k. Brojnim pokusima, koje je izvršio S c h o e n a u, pokazalo se, da smeđe obojenje mahovina potječe od oksidacije tanina u membranama zbog djelovanja alkaličnih spojeva iz vodovodne vode. Isto se naime obojenje mahovina može postići, ako se one urone u destiliranu vodu, koja sadržava otopljene male količine alkaličnih tvari. Ta opažanja G o e b e l a i S c h o e n a u a donosi i M o l i s c h u djelu »Mikrochemie der Pflanze« (1913., str. 158.).

Pokusima je ustanovljeno, da su uzroci obojenja antocijanofora u vodovodnoj vodi isti, koji su utvrđeni i za obojenje busena politrihaceja.[1] Tako su se na pr. antocijanofori u destiliranoj vodi, koja je sadržavala male količine otopljenog željeznog klorida (1 mg/l), obojili nakon jednog do dva dana slabo sivkastožuto, a u otopinama kalcijeva, magnezijeva, kalijeva i natrijeva klorida (po 250 mg/l) žućkasto. Međutim u vodovodnoj vodi i u otopinama kalijeve, natrijeve i kalcijeve lužine (po 250 mg/l) tjelešca se već nakon jednog dana oboje intenzivno crvenosmeđe. Isto obojenje nastaje i u otopi-

[1] Podatke o kemijskim svojstvima vodovodne vode i savjete za postavljanje pokusa dobio sam od prof. L. F i l i p o v i ć a, predavača na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu, pa mu se i ovom prilikom najsrdačnije zahvaljujem.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

nama tih lužina u razrjeđenju 1 : 10000. Prema tome i obojenje antocijanofora u vodovodnoj vodi potječe od soli otopljenih u vodi, koje alkalično reagiraju. Pokusi pokazuju, da ni u ovom slučaju intenzivna obojenja ne nastaju ni od neutralnih soli alkalijskih metala ni od neutralnih soli metala alkalijskih zemelja, a ni od tragova željeznih spojeva, koje sadržava vodovodna voda.

Ako djelujemo 10%-nom otopinom kalijeve lužine na antocijanofore fiksirane formolom, prime antocijanofori vrlo brzo smeđecrvenu boju sličnu boji, koju dobiju nakon duljeg stajanja u vodovodnoj vodi.

Da smeđecrveno obojenje antocijanofora zbog djelovanja alkaličnih supstancija iz vodovodne vode potječe od tanina, potvrđuje i činjenica, što se prema navodima mnogih istraživača tanini s alkaličnim tvarima često tako oboje. Tako na pr. Guilliermond i Gautheret ističu, da tanini s alkalijama daju smeđecrvenu, rjeđe žutu boju, a isto se tako i u djelu Tunmann-Rosenthaler (1. c., p. 386.) navodi, da kalijeva lužina uzrokuje stvaranje žutog ili smeđecrvenog obojenja u taninskim stanicama. Freudenberg (p. 352) također tvrdi, da su alkalične otopine tanina uvijek žuto ili smeđe obojene, i da se većinom ta boja pojačava zbog oksidacije na zraku u smeđecrnu ili tamno zelenu. I hidroksidi metala alkalijskih zemalja daju s taninima obojene taloge, koji su također katkad smeđasti ili crveni.

INCISTE TANINSKIH TJELEŠACA

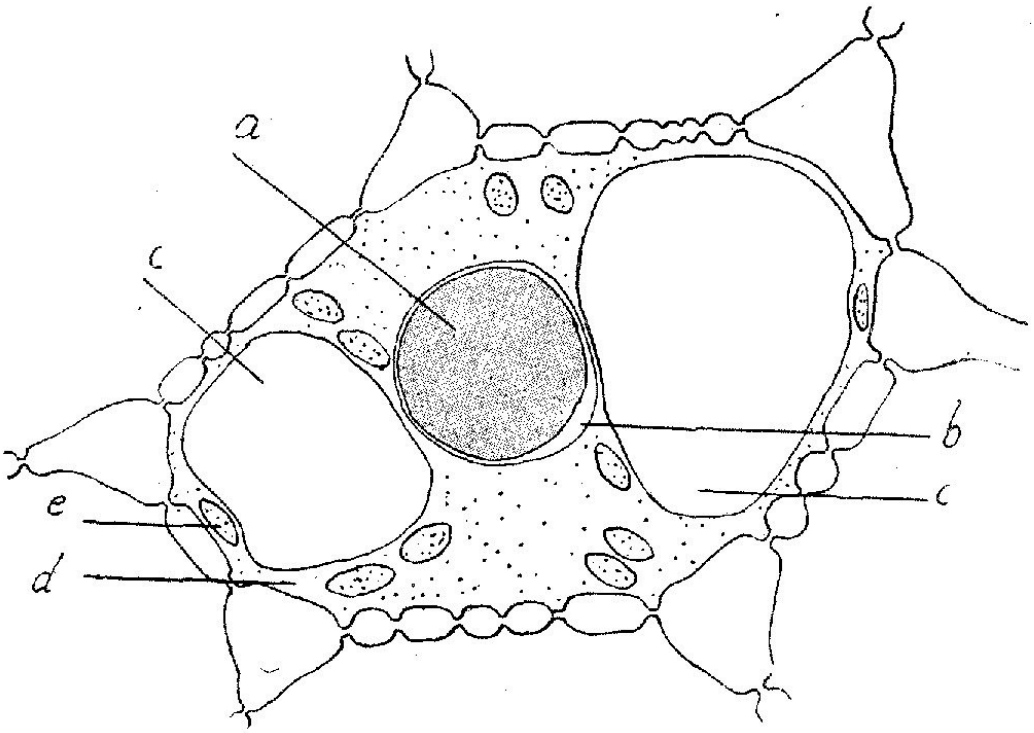
U žućkastocrvenim i purpurnim plodovima, kako je već spomenuto, antocijanofori se oboje crveno od antocijana. Međutim neke stanice hipoderme ostaju katkad i u tim stadijima sazrijevanja ploda bez pigmenta, te se zbog toga njihova taninska tjelešca ne oboje crveno, nego ostaju i nadalje bezbojna. Prema tome se u plodovima tih razvojnih stadija nalaze katkad u hipodermi uz crveno obojena taninska tjelešca i neobojena taninska tjelešca. I jedna i druga lokalizirana su u vakuolama.

U pojedinim stanicama hipoderme tih istih plodova mogu se naći, katkad tek nakon dužeg promatranja i traženja, još i tjelešca iste veličine kao što su i antocijanofori, ali žute boje. Kao što se obično u jednoj stanici nalazi samo jedan antocijanofor, tako se isto u jednoj stanici nalazi gotovo uvijek samo po jedno žuto tjelešce. Ta su tjelešca najčešće okrugle forme, katkad su nepravilno ovalnog ili produženog oblika, a ponekad se čini, kao da su nastala zbog toga, što su srasle dvije ili više okruglih forma. Po svom obliku prema tome odgovaraju antocijanoforima. Isto se tako podudaraju s antocijanoforima barem uglavnom i s obzirom na kemijska svojstva, a to se očituje u crnom obojenju, koje prime u željeznom kloridu i crvenom u vanilinsolnoj kiselini.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Žuta tjelešca i antocijanofori imaju dakle iste morfološke oznake i vjerojatno vrlo sličan kemijski karakter; i jedni i drugi izgrađeni su uglavnom iz taninskih spojeva. Te dvije vrste tjelešaca razlikuju se međusobno bojom i vjerojatno nešto malo drukčijim kemijskim sastavom. Vrlo je vjerojatno, da su te dvije forme tjelešaca prvobitno bile jednake, a da su razlike među njima nastale tek poslije, dok se plod razvijao, kad su tjelešca iz prvobitno jednakih dospjela u razli-



Sl. 5. — Živa stanica s incistiranim žuto obojenim taninskim tjelešcem. a — taninsko tjelešce, b — celulozni ovoj, c — vakuole s antocijanom, d — plazma, e — plastid.

čite uslove sredine. U plodovima, koji sazrijevaju, tjelešca se već nalaze u različitim sredinama. Dok su antocijanofori, bilo obojeni bilo neobojeni, lokalizirani u vakuolama hipodermskih stanica, žuta se tjelešca nalaze u staničnoj plazmi (sl. 5.).

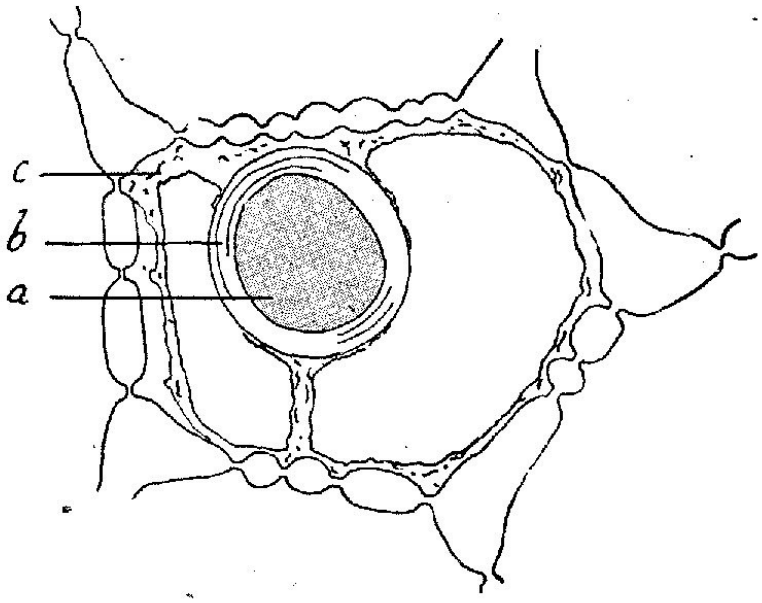
Kad se hipodermske stanice promatraju u tangecijalnim presjecima kroz epikarp, vide se antocijanofori obično u centru tih stanica. Većinom se i žuta tjelešca nalaze u istom položaju. Žuta tjelešca nalazeći se u središtu stanice inkorporirana su tu od plazme, koja obično prolazi preko sredine stanice u formi jedne široke lamele. Zbog toga, što se stvorila preko sredine stanice plazmatska lamela, sadržavaju stanice sa žutim tjelešcima često mjesto jedne velike dvije manje bočne vakuole (vidi sl. 5.).

Stanice sa žutim tjelešcima većinom su mrtve, iako se nalaze u živom staničju hipoderme. Na osnovi toga može se zaključiti, da te stanice relativno rano uginu. Ipak se mogu pronaći i stanice sa

©DiZbi.HAZU

žutim tjelešcima, koje imaju još živi protoplast. U vakuolama tih stanica opaža se često još antocijan, a u plazmi se vide blijedozeleni plastidi ovalne forme i mikrosomi u gibanju zbog njezina strujanja. Oko žutog tjelešca vidi se tanka hijalina ovojnica, koja ga potpuno okružuje. Stanice plazmoliziraju u 10%-noj otopini natrijeva klorida, i pri tome se ovojnica jače istakne. U uginulim se stanicama ovojnica oko tjelešca još lakše zamjećuje, a ostaci plazme nitaste forme povezuju incistirano tjelešce s ostacima plazme uz membranu, tako da se na plošnim presjecima ponekad čini, kao da tjelešce visi u stanici na nitima.

Tjelešca s ovojnicom pričvršćena nitima za plazmu uz membranu naliče na Rozanovljeve kristale, tako da sam odmah pomislio, da su ovojnica i niti izgrađene od membranske supstancije. Ali naslućivanje se samo djelomično opravdalo. U Javelleovoj lužini otapaju



Sl. 6. — Nekrotična stanica s incistiranim taninskim tjelešcem. a — taninsko tjelešce, b — celulozni ovoj sa slojevitom strukturom, c — ostaci plazme.

se, naime, niti, koje povezuju ovojnicu s membranom, a isto tako i ostali ostaci protoplazme i taninsko tjelešce u ovojnici. Samo ovojnica oko tjelešca i stanična membrana ostaju neotopljene. A u onim stanicama, koje ne sadržavaju ovijenih tjelešaca, otapa se nakon obrađivanja Javellovom lužinom čitav stanični sadržaj. Ovojnica oko taninskih tjelešaca dala je pri daljim istraživanjima jasne reakcije na celulozu: jodsumpornom kiselinom obojila se modro, klorcink-jodom violetno, kongocrvenilom crveno i lako se otopila u Schweizerovu reagensu.

Malo je neobična pojava, da se u nekrotičnim stanicama, koje sadržavaju incistirana tjelešca, zadrži postmortalno nerazorena rubna plazma, a isto tako i plazmatske niti, koje povezuju celuloznu ovojnicu s rubnom plazmom (sl. 6.). Ova pojava međutim vjerojatno

©DiZbi.HAZU

zavisi o djelovanju tanina, koji u uginulim stanicama sačuvaju plazmu od raspadanja.

Celulozni ovoj redovno je vrlo usko priljubljen uz taninsko tjelešce i obično je svagdje jednolično debeo, ali se ponekad opažaju na ovoju i manja kvrgasta celulozna zadebljanja. Kadšto ovoj dosegne znatnu debljinu (oko 2 μ), pa se tada vrlo jasno zamjećuje njegova slojevita struktura (sl. 6.). Tražeći analogne strukture između tih intracelularnih celuloznih tvorevina i celuloznih tvorevina kod Rozanovljevih kristala moglo se samo u jednom jedinom slučaju opaziti, da je ovoj pomoću celulozne niti u spoju sa staničnom membranom. Ta nit imala je oblik sličan plazmatskim nitima iz uginulih stanica. Čini se, da se katkad stvara celulozna ovojnica bez incisitiranog taninskog tjelešca. I kod Rozanovljevih kukanaca stvara se također katkad celulozna čahura u stanicama, koje nemaju kristala.

Razmjerno je rijetka pojava, da plazma inkorporira dva tjelešca, koja su u početku odijeljena plazmatskom lamelom, a poslije celuloznom. U tom slučaju stvaraju se u jednoj stanici dvije celulozne ovojnice, katkad različite debljine, koje su u zapaženim slučajevima uvijek bile djelomične srasle jedna za drugu.

K ü s t e r je 1942. god. iznio mišljenje, da strukture kod Rozanovljevih kristala i njima sličnih tvorevina nastaju zbog celulozne degeneracije plazme i bazirao ga uglavnom na morfološkim opažanjima. Pri incistiranju taninskih tjelešaca kod *P. Virginiana* stvara se na žalost mali broj struktura, koje bi mogle poduprijeti to mišljenje s morfološkog stanovišta. Tako bi na pr. išle u prilog K ü s t e r o v u naziranju spomenute nepravilnosti u građi ovojnice i sličnost između plazmatskih i celuloznih niti, koje povezuju ovojnicu s membranom, ali ti su slučajevi razmjerno rijetki. U većini slučajeva ovojnica je pravilno i jednoliko odebljala i stvara se isključivo oko antocijanofora.

Pažljivijim promatranjem incistiranih tjelešaca lako se može opaziti, da nisu uvijek žute boje, nego da su ponekad bezbojna ili crvenosmeđe boje. U alkoholu se ne otapa njihova boja. Isto se tako nakon incistiranja ne otapaju više u alkoholu ni taninska tjelešca. Ona prema tome prelaze nakon ovijanja celuloznim ovojem u stabilniju modifikaciju, u koju dospiju postmortalno i taninska tjelešca iz vakuola. Već je bilo spomenuto, da ta tjelešca u uginulim stanicama, prešavši u netopljivu modifikaciju, nakon dužeg stajanja u destiliranoj vodi postaju žućkasta, a u vodovodnoj vodi crvenosmeđa. Isto se tako, kako je spomenuto, oboje žuto ili crvenosmeđe ostaci staničnog sadržaja u nekrotičnim stanicama epiderme. Te boje vjerojatno potječu od promjena nastalih kod floroglucinskih tanina. Moguće je, da žuta, odnosno crvenosmeđa boja incistiranih tjelešaca odgovara tim obojenjima, da potječe također od floroglucinskih tanina i da se možda pojačava pod utjecajem bazične reakcije plazme, u kojoj su tjelešca inkorporirana.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Zbog pomanjkanja materijala za istraživanje nije zasada moglo biti riješeno pitanje, da li su tjelešca, koja se ovïju celuloznim ovojem, od početka lokalizirana u plazmi ili u plazmu dospiju iz vakuola tek naknadno. Ako tjelešca naknadno inkorporira plazma, a to je vjerojatnije, važno bi bilo znati, kada i na koji se način taj proces vrši.

Broj incistiranih tjelešaca u plodovima *P. Virginiana* nije uvijek jednak. Tako je na pr. jedan grm u zagrebačkom Botaničkom vrtu, odakle sam uzimao materijal za istraživanja, sadržavao u plodovima vrlo mnogo incistiranih tjelešaca. Međutim na drugom drveću iste vrste imali su plodovi mekši epikarp i mali broj takvih tjelešaca.

Treba odgovoriti i na pitanje, kojim je danas poznatim celularnim tvorevinama srodna pojava incistiranja taninskih tjelešaca. Da plazma stvara tok od membranske supstancije oko hifa parazitskih gljïva, koje uđu u žive stanice domadara, dosta je česta pojava. Jedan takav slučaj otkrio je V o u k u zračnom korijenju biljke *Hartwegia comosa*, gdje su gljivine hife prošavši kroz lumen velikog broja živih stanica bile potpuno ovijene tokom od membranske tvari. Kao što se mogu incistirati gljivine hife kao stanici strana tjelesa, tako se mogu začahuriti ovojima iz celuloze ili iz sličnih supstancija i sami sastavni dijelovi stanice. K ü s t e r (1942.—1943.) je opisao u radnji o Rozanovljevim kristalima i srodnim tvorevinama incistiranje antocijanskih tjelešaca i istaknuo, da su tim tvorbama srodni Rozanovljevi kristali i Buscalionijeva ovijena škrobna zrnca. Ovim se tvorbama mogu priključiti i ovdje opisana incistirana taninska tjelešca, jer se i u tom slučaju radi o incistiranju fizioloških sastavnih dijelova stanice.

Na kraju iste radnje K ü s t e r pita, da li se ovoj oko P o l i t i s o v i h »cijanoplasta« kod biljke *Billbergia* može uporediti s ovojnicom Rozanovljevih kristala i sličnih tvorevina. Ja mislim, da te tvorbe nisu uporedive. Prema P o l i t i s o v i m istraživanjima naime ovoj oko njegovih »cijanoplasta« samo je nešto teže topljiv u neutralnim otapalima od središnjeg dijela tjelešaca i predstavlja vrlo labilnu strukturu. Taj ovoj vjerojatno odgovara perifernom dijelu antocijanofora vrste *P. Virginiana*, koji je također teže topljiv nego središnja masa. Celulozne čahure, koje se stvaraju kod Rozanovljevih kristala i oko ovdje opisanih taninskih tjelešaca, sasvim su druge prirode, predstavljaju mnogo stabilnije strukture i ne mogu se uporediti s ovojem oko P o l i t i s o v i h »cijanoplasta«.

ZAKLJUČAK

Istraživanja na antocijanoforima u epikarpu virginijske sremze, koja su izvršena radi toga, da se istraži njihova lokalizacija u plodu, kemijska priroda i da se ustanove promjene, koje s njima nastaju za sazrijevanja ploda, dovela su do ovih zaključaka:

©DiZbi.HAZU

1. Epikarp plodova virginijske sremze višeslojan je i sastoji se iz epiderme i nekoliko slojeva hipoderme. Antocijanofori se uglavnom nalaze u hipodermi, koja je izgrađena iz parenhimskog staničja sličnog kolenhimu (parakolenhim). Gotovo svaka stanica prvog hipodermskog sloja, koji graniči direktno s epidermom, sadržava u vakuoli po jedan antocijanofor.

2. Tjelešca su najčešće kuglaste forme, ali su katkad i nepravilno ovalnog ili grozdastog oblika. Već u zelenim plodovima često su vakuolizirana. Kad se pojavi antocijan u staničnim vakuolama, oboje se tjelešca crveno od antocijana. Dok plod sazrijeva, otopi se većina njih potpuno u staničnom soku. Prije nego se otope, često vrlo jako vakuoliziraju. Vakuoliziranje antocijanofora u živim stanicama i vakuoliziranje izazvano eksperimentom pokazuje, da je periferni dio antocijanofora otporniji prema otapanju nego središnji dio, a zbog toga jako vakuolizirani antocijanofori prime mjehurast oblik.

3. Na osnovi vrlo jasnih mikrokemijskih reakcija može se zaključiti, da je glavna masa antocijanofora izgrađena iz jednog taninskog spoja, koji pripada skupini floroglikotanoida. Taj zaključak podupire donekle i činjenica, da su antocijanofori lokalizirani u specijaliziranim vakuolama i da se u vodovodnoj vodi karakteristično crvenosmeđe oboje. Vjerojatno antocijanofori sadržavaju uz floroglucinske tanine i flavonol.

4. Antocijanofori se mogu fiksirati formolom, Regaudovom smjesom, pikrinskom kiselinom i drugim fiksativima. Fiksativi talože i koloidsku supstanciju, koja se u obliku otopine nalazi u istoj vakuoli s antocijanoforima. Zbog djelovanja fiksativa, a isto tako i u uginulim stanicama, prelaze antocijanofori u jednu stabilniju u alkoholu netopljivu modifikaciju.

5. Nakon pojave pigmenta u vakuolama ploda u nekim se stanicama uz antocijanofore pojavljuju nove okrugle tvorevine, koje se također boje antocijanom.

6. Za sazrijevanja ploda zapaženo je, da je dio taninskih tjelešaca ovijen celuloznim ovojem, koji je usko prislonjen uz tjelešca. Celulozni ovoj obično je svagdje oko tjelešaca jednolično debeo i vrlo je rijetko pomoću celuloznih niti u spoju sa staničnom membranom. Deblji ovoji imaju slojevitu strukturu.

7. Takva tjelešca, inciste, oviju se još u živim stanicama celuloznim ovojem i lokalizirana su za razliku od drugih tjelešaca u plazmi. Stanice, koje sadržavaju inciste većinom su nekrotične, pa vjerojatno ugibaju kratko vrijeme nakon incistiranja tjelešaca.

8. Taninske inciste su većinom žuto obojene, ali su katkad crvenosmeđe ili bezbojne. Tjelešca su netopljiva u alkoholu pa se prema tome nalaze u stabilnijoj modifikaciji.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

LITERATURA

Czapek F.: Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub- und Lebermoosen. Flora 86, 1899.

Dangeard P.: Cytologie végétale et cytologie générale. Paris 1947.

Favarger C.: Observation sur les »Anthocyanophores« du Chou Rouge. Bull. Neuchâteloise Sc. Nat. 66, 1941. (Ref. Bot. Centr. Bd. 179, 1944.).

Fietz A.: Formalin als Fixierungsmittel in der botanischen Mikrotechnik. Zeitschrift f. wissen. Mikrosk. 39, 1922. u. 42, 1925.

Freudenberg K.: Die natürlichen Gerbstoffe. Klein's Handbuch der Pflanzenanalyse. Spezielle Analyse II. Teil. Organische Stoffe II. Wien 1932.

Goebel K.: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin, p. 36, 1908.

Guilliermond A.: Sur la présence d'un corps d'aspect oléagineux dans les cellules épidermiques d'Iris germanica. C. R. Soc. de Biol., t. 109, p. 1182, 1932.

Guilliermond A.: Sur le mode de formation des pigments anthocyaniques dans le fleur d'Iris germanica. C. R. Ac. Sc., t. 193, p. 112, 1931.

Guilliermond A.: Sur l'existance frequente des vacuoles spécialisées dans les végétaux. C. R. Ac. Sc., t. 193, p. 952, 1931.

Guilliermond A. et Gautheret R.: Caractères microchimiques des composés oxyflavoniques, leur localisation dans les vacuoles. C. R. Ac. Sc. t. 196, p. 369, 1933.

Guilliermond, Mangenot, Plantefol: Traité de cytologie végétale. Paris 1933.

Haberlandt G.: Physiologische Pflanzenanatomie. VI. Aufl., Leipzig 1924.

Klercker J. af: Studien über die Gerbstoffvakuolen. Diss. Tübingen. Bihangtill K. Svenska Vet. Akad. Handlinger, Bd. 13, Afd. 3, No. 8. (Ref. Bot. Centr. 37, 1889.).

Küster E.: Beiträge zur Kenntnis der Rosanoff'schen Kristalle und verwandter Gebilde. Flora 136, 1942./43.

Küster E.: Die Pflanzenzelle. Jena 1935.

Küster E.: Über Vakuolenkontraktion und Anthozyanophoren bei Pulmonaria. Cytologia 10, 1939.

Lippmaa Th.: Die Anthocyanophore der Erythraea-Arten, Beih. z. Bot. Centrbl., 43, 1926.

Mangenot G.: Sur la présence des vacuoles spécialisées dans les cellules dex certains végétaux. C. R. Soc. biol., t. 97, p. 342, 1927.

Miličić D.: Anatomska građa epikarpa breskve i neke osobitosti u mezokarpu. Acta Botanica inst. bot. univ. Zagreb, 12—13, 1949.

Molisch H.: Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913.

Molisch H.: Über einen neuen Fall eines Anthocyanophors in der Fruchtoberhaut von Gunnera chilensis. Protoplasma 3, 1927./1928.

Schoenau K.: Laubmoosstudien I. Die Verfärbung der Polytrichaceen in alkalisch reagirenden Flüssigkeiten. Flora 105, 1913.

Politis I.: Sopra speciali corpi cellulari che formano antocianine. Atti Istituto botanico, Pavia 14, 1914.

Solereder H.: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.

Tobler F.: Die mechanischen Elemente und das mechanische System. Linsbauer's Handb. d. Pflanzenanatomie. Berlin 1939.

Tunmann O. - Rosenthaler L.: Pflanzenmikrochemie. Berlin 1931.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Vouk V.: Eine Beobachtung über den Selbstschutz der Pflanzenzelle gegen Pilzinfektion. Glasnik Hrvatskog Prirodoslovnog Društva 25, 1913.

Weber F.: Anthocyanophoren — freie Euythraea-Blütenzellen. Protoplasma 33, 1939.

Weber F.: Über die Anthocyanophoren von Erythraea. Cytologie, Fujii, Festschr., 1937.

Weber F.: Vakuolenkontraktion und Anthocyanophoren in Pulmonaria-Blütenzellen. Protoplasma 26, 1936.

Went F. A. F. C.: Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 19, 1888.

Izrađeno u Botaničkom zavodu Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Akademik ALOIS TAVČAR

OTPADANJE OSJA KOD NEKIH MAKEDONSKIH MEKIH PŠENICA (TRITICUM TURGIDUM) I NAČIN NASLJEĐIVANJA

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke od 25. X. 1949.

UVOD

Prilikom sakupljanja sortimenta poljoprivrednih biljaka u Makedoniji god. 1932. našao sam u okolini Ohridskog jezera u poljskoj proizvodnji neke sorte mekih pšenica — *Triticum turgidum*, kojima kod većine biljaka pri zriobi osje posve ili djelomično otpada. Tu pojavu nisam do sada opazio kod drugih vrsta pšenica, a ni u literaturi nije nigdje spomenuta. Kod ostalih se vrsta pšenica osje djelomično ili posve odlomi s pljevica tek kod vršidbe. Dakako da se tom prilikom osjem jako onečišćuju vršalice i pljeva. Pljeva pomiješana s osjem nije za krmu, jer osje svojim zupčićima oštećuje sluznice probavnog trakta domaćih životinja.

S druge strane pšenice s osjem, dakle *aristatum*-tipovi, imaju u tome prednost, što ih ptice manje oštećuju. Osim toga je poznato, da pšenica ima na osju aktivne lisne puči (stome), i prema tome vrši osje i važnu funkciju kod transpiracije samog klasa. Među mekim pšenicama poznat je samo tip *Triticum turgidum* var. *subiodum* Körn., koji je bez osja, dakle *muticum*, a proizveo ga je križanjem Bestehorn.

Budući da je otpadanje osja kod zriobe mekih pšenica i s poljoprivrednog gledišta važno svojstvo, koje do sada nije istraživano, to sam uzeo kao zadatak, da ovo svojstvo genetski točnije proučim.

PODACI IZ LITERATURE

Zöbel i Mikosch već su 1892. godine eksperimentima dokazali, da klasovi ječma *H. distichum*, kojima je umjetno odstranjeno osje, transpiriraju četiri do pet puta manje nego klasovi s osjem. Klas transpirira s periodicitetom, na koji jako utječe svijetlo. Maksimalna je transpiracija prije podne, a minimalna podvečer. Za-

©DiZbi.HAZU

nimljivo je, da u vrijeme normalne funkcije osje transpirira oko polovine od onoga, što u isto vrijeme transpirira čitava biljka.

Schmid je (1898.) opisao građu i funkciju osja kod žitarica. On je našao, da klasovi ječma *Hordeum distichum* transpiriraju dva i pol do četiri i pol puta više, klasovi vrste *H. hexastichum* tri do četiri puta više, a klasovi vrste *H. vulgare* četiri do pet puta više od klasova, kojima je bilo osje odrezano.

Perlitius je (1903.) istraživao utjecaj osja na transpiraciju klasova i kvalitet zrna kod žitarica. Ustanovio je, da je razvoj zrna u uskoj vezi s jačinom transpiracije samog klasa. Transpiracija je najjača u vremenu oplodnje i do mliječnog dozrijevanja. Intenzivniju transpiraciju klasova s osjem u poredbi s klasovima bez osja svodi na razmjerno veliki broj puči, koje su na osju.

Schulze je (1913.) proučavao jačinu transpiracije kod klasova ječma *Hordeum sativum inerme (H. distichum Stendelii* × *H. vulgare trifurcatum),* koji nema osja, te je usporedio s transpiracijom klasova *H. distichum,* koji ima osje. On je ustanovio, da klasovi *H. sativum inerme* transpiriraju samo jednu šestinu od onoga, što transpiriraju klasovi osatog ječma.

Fruwirth (1922.) navodi, da se fiziološka funkcija osja odražava u većem volumenu zrna, u većem sadržaju škroba i pepela u zrnu i u kraćoj vegetacionoj dobi biljke.

Harlan i Anthony (1920.) ustanovili su, da klasovi ječma, kojima je odstranjeno osje, imaju manji volumen zrna i manje suhe tvari u zrelom zrnu, nego što ima zrno klasova s osjem.

Ako je kod ječma odstranjeno osje, jedan dio mineralnih tvari, koje bi inače prešle u osje, ulaže se u klasno vreteno. Takvo klasno vreteno imalo je oko 25% više mineralnih tvari nego li vreteno klasova, kojima osje nije bilo odrezano. Vreteno klasova, kojima je osje odrezano, lomilo se. Na klasovima, kojima je osje odrezano, bio je prirod zrna manji.

Flacksberger (1935.) navodi u svojoj knjizi »Pšenica« u poglavlju o vrsti *Tr. turgidum,* da »osje često otpada, lomi se na svojoj bazi na mjestu s nježnijim tkivom u gornjem dijelu obuvenca«.

God. 1935. objelodanio sam prva svoja istraživanja o otpadanju osja kod zriobe ječma i način nasljeđivanja toga svojstva.

Kod pokusa s ječmom ustanovio sam ovo:

a) otpadanje osja kod sazrijevanja ječma nasljedno je svojstvo;

b) genotipovi ječma, kojima osje otpada, imaju normalno razvijeno osje s aktivnim lisnim pučima;

c) osje otpada zbog toga, što je krhko, i to naročito na bazi, pa se trenjem klasa o klas na vjetru i kiši kod sazrijevanja biljke lako lomi;

d) u osju, koja otpadne, ima veći postotak sirovog pepela nego li u čvrstom osju;

e) »čvrsto osje« se kod križanja ispoljava kao dominantno svojstvo nad »krhkim osjem« i

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

f) između nekih genotipova »čvrstog osja« i genotipova »krhkog osja« ustanovio sam (Tavčar, 1935.) monohibridnu, a u nekim dihibridnu (Tavčar, 1942.) razliku.

Neki rezultati dobiveni iz tih istraživanja poslužili su i kao osnova za ove naše pokuse s pšenicom.

I kod raži ima biljaka, kojima osje otpada. Takve sam biljke našao u raznim našim domaćim sortama, a naročito u onima, koje potječu iz brdovitih predjela Crne Gore.

PROBLEM

Za poljoprivrednu bi praksu trebalo uzgojiti takve sorte pšenica, kojima osje ostaje samo do sazrijevanja biljke, t. j. tako dugo, dok ono vrši svoju fiziološku funkciju. Nakon toga bi bilo poželjno, da osje otpadne, jer inače kod vršidbe onečišćuje vršalice i pljevu, a pljeva pomiješana s osjem nije više podesna za krmu.

U vezi s time nastojao sam da točnije proučim:

a) uzroke otpadanja osja kod pomenutih pšenica *Tr. turgidum* iz Makedonije i

b) način nasljeđivanja toga svojstva nakon križanja s genotipovima *Tr. turgidum* pšenica, kojima osje ne otpada.

VLASTITI POKUSI

a) Pokusni materijal

Istraživanja sam vršio na nekim makedonskim mekim pšenicama — *Triticum turgidum*, kod kojih u većini biljaka kod zriobe osje otpada i koje sam sakupio u okolini Ohridskog jezera. Spomenute sorte pšenica pripadaju podvrsti *mediterraneum*. U njima su u različitim omjerima zastupani ovi tipovi:

a) grex *lusitanicum* Körn., b) grex *Dreischianum* Körn. i c) grex *pseudocervinum* Körn.

Kod zriobe se *Tr. turgidum lusitanicum* Körn. poznaje po svojim svijetložutim pljevama (glumae) i pljevicama (palea inferior), bijelim osjem i bijelim zrnom.

Tr. turgidum Dreischianum Körn ima klas crvenkastih pljeva i pljevica, crvenkasto osje i bijelo zrno.

Tr. turgidum. pseudo-cervinum Körn. razlikuje se od *Tr. turgidum Dreischianum* po tome, što mu je klas u donjem dijelu razgranjen.

Po podacima iz literature (Flacksberger, 1935.) sve su tri spomenute forme rasprostranjene u području Sredozemnog mora. Na Balkanu se uzgajaju u Grčkoj, Bugarskoj i Makedoniji, a ja sam ih našao i u primorskim područjima Crne Gore i u Dalmaciji, naročito na otocima.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

U svim pomenutim tipovima iz Makedonije u većini su biljke, kojima osje kod zriobe otpadne, ali ima i biljaka »čvrstog osja«. Od jednih i drugih sam na pokusnom polju Zavoda za oplemenjivanje bilja Poljoprivredno-šumarskog fakulteta u Zagrebu uzgojio konstantne forme. Na svakoj sam od pomenute tri forme vršio niže navedena istraživanja na deset različitih genotipova sa čvrstim osjem i na deset različitih genotipova, kojima osje otpada.

b) Pokusi

Da bi se pronašle razlike između biljaka čvrstog osja i biljaka, kojima osje opada, proučavala su se ova pitanja:

1. Građa klasnog vretena. 2. Građa osja. 3. Vrijeme, način i uzroci otpadanja osja i 4. Genetska analiza svojstva otpadanja osja.

Na svakoj od naprijed pomenutih forma mekih pšenica istražio sam po tri godišta i to 1933., 1934. i 1935. sa po 10 genotipova sa »čvrstim« i po 10 genotipova, kojima osje otpada. Od svakog genotipa uzeto je po 25 prosječnih biljaka, a na svakoj su biljci istražena pojedina svojstva samo na glavnoj vlati, da bi se time smanjila modifikacijom izazvana varijabilnost pojedinih svojstava, koja su proučavana.

1. Građa klasnog vretena.

Istraživala se najprije: a) duljina klasnog vretena i b) broj klasića na klasu s namjerom, da bi se ustanovilo, da li ima tu kakvih razlika između genotipova sa »čvrstim osjem« i onih, kojima osje otpada.

Na tab. I., rubrika 3 i 4 podaci su za *Tr. turgidum* grex *lusitanicum* Körn, na tabeli II. za *Tr. turgidum* grex *Dreischianum* Körn. i na tab. III. za *Tr. turgidum* grex *pseudocervinum* Körn.

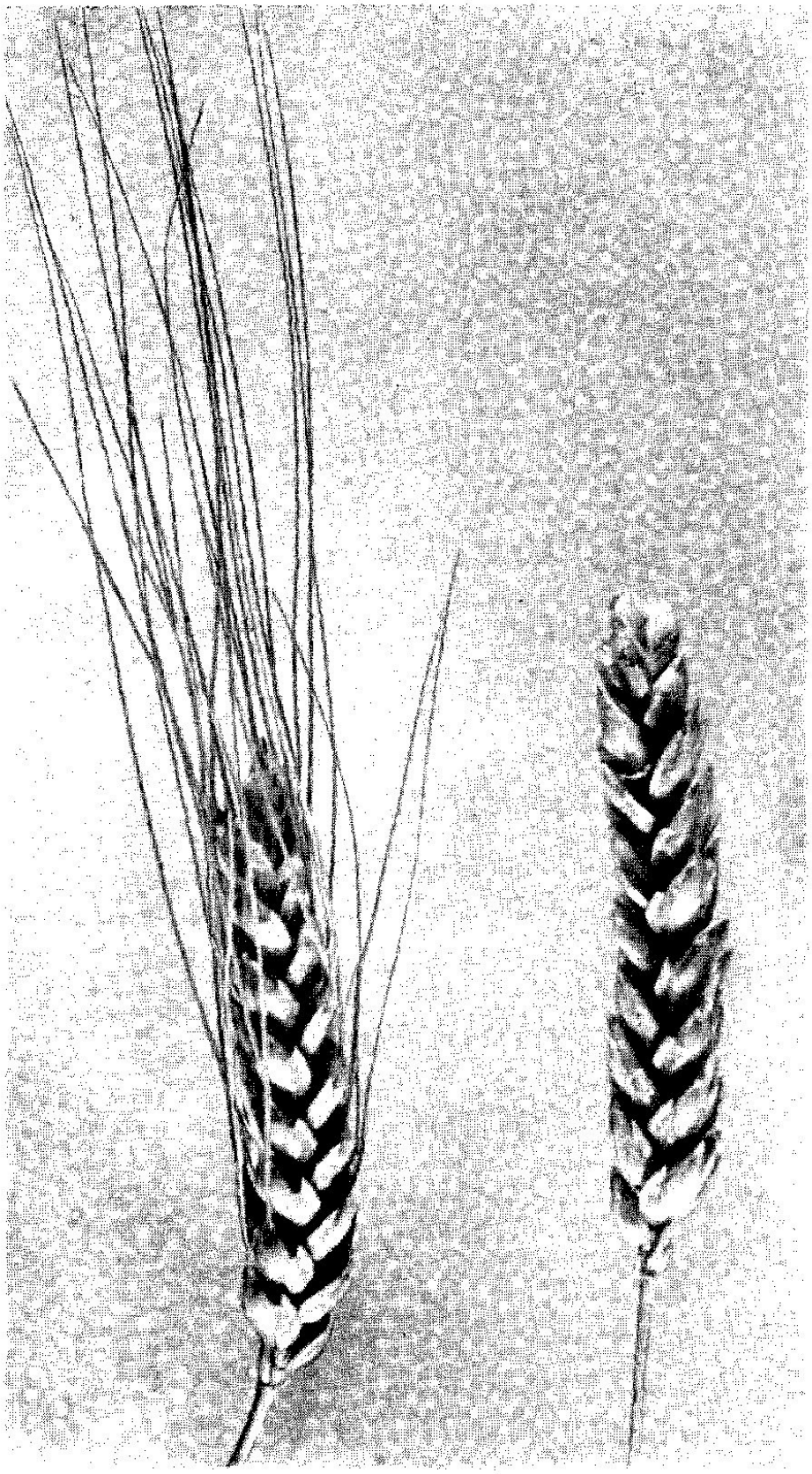
Za svaki genotip i svojstvo napose su izračunate srednje vrijednosti (M) i njihove srednje pogreške (m). Nadalje je za svaki tip pomenutih pšenica, i to napose za »čvrsto osje« i napose za »krhko osje« izračunata srednja vrijednost i srednja pogreška, a zatim omjer D/m, t. j. diferencija / srednja griješka diferencije. Iz tog omjera izlazi, da: a) »čvrsto« odnosno »krhko« osje, i duljina klasnog vretena, i b) »čvrsto«, odnosno »krhko« osje, i broj klasića na klasu nisu u međusobnoj korelaciji.

2. Građa osja

Osje je produljeni gornji šiljasti dio obuvenca (palea inferior), koji kod spomenutih forma pšenice izraste skoro paralelno s klasnim vretenom.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

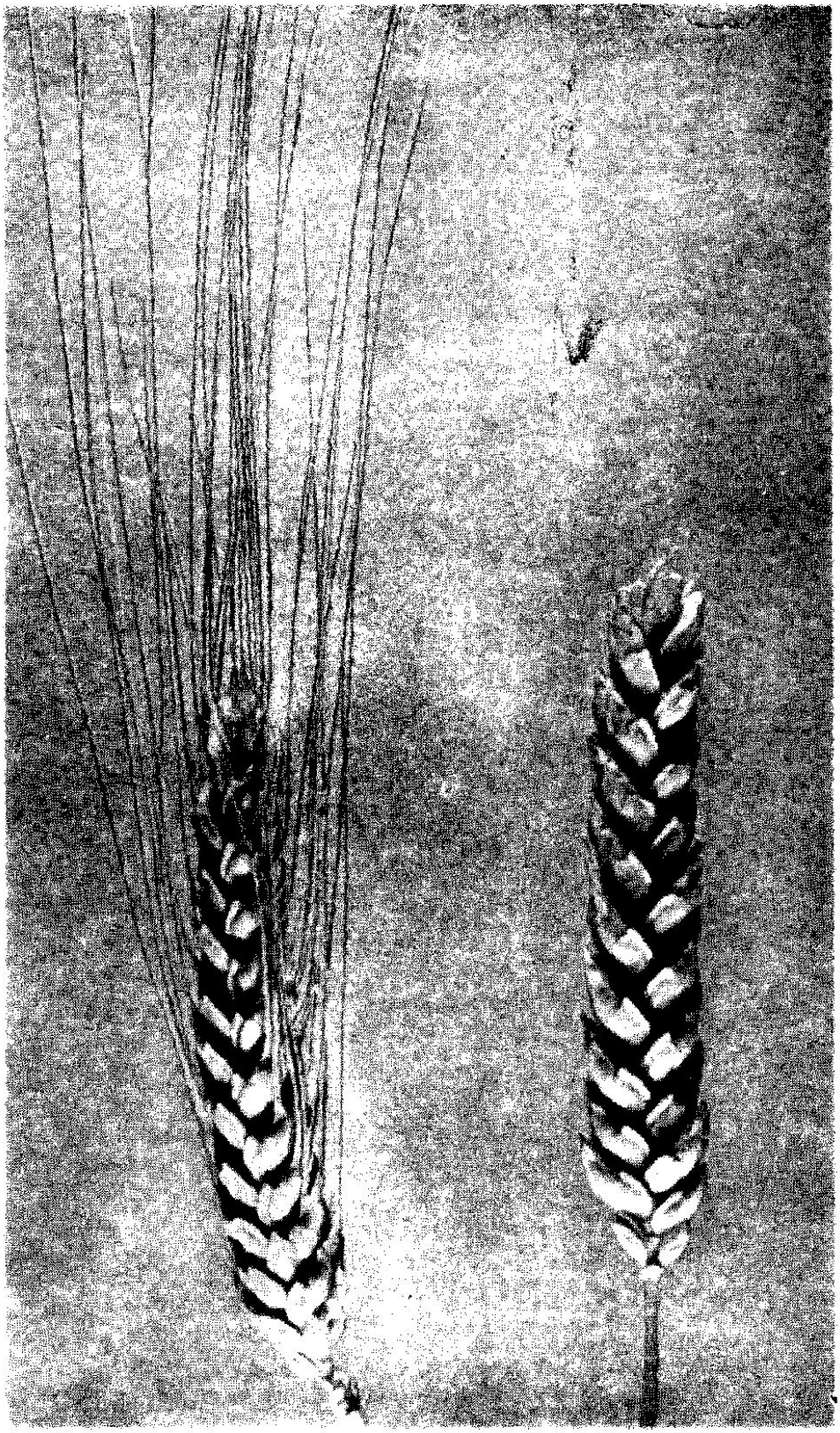


dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

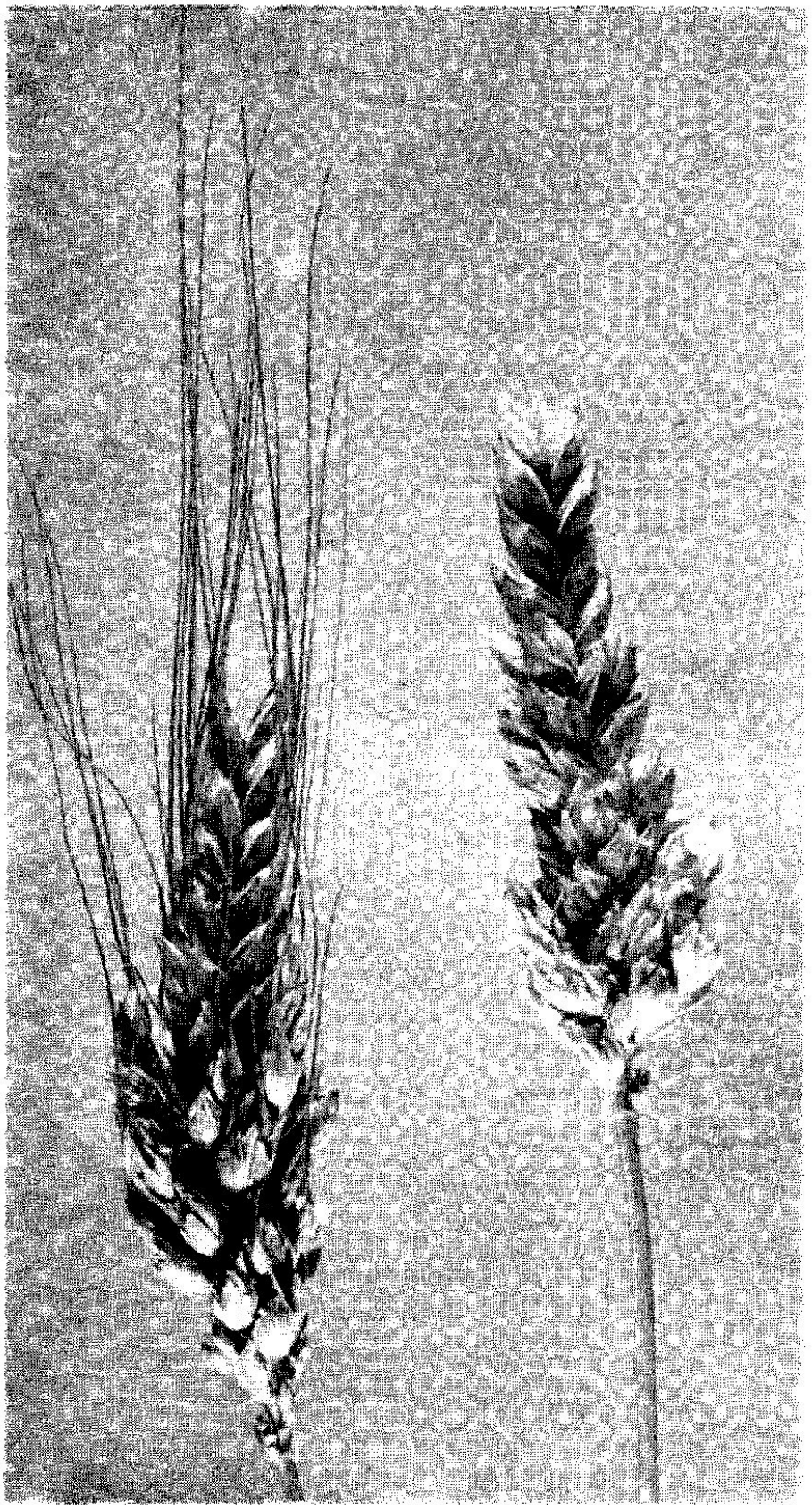


dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Osje je na presjeku u donjem dijelu triangularnog oblika, u srednjem dijelu je nepravilno okrugle forme, a u gornjoj trećini je više ili manje eliptičastog oblika. Od baze osja i do oko 2 cm ispod vrška protežu se u donjem dijelu dva, a od sredine dalje jedan pojas lisnih puči.

Osje se u toku rasta od gornjeg dijela donje trećine i dalje prema vršku obično savije, i to u jednu dugačku spiralu. Stijene osja su nejednako široke. Dvije su više ili manje zaobljene, a treća je u sredini udubena.

Epiderma osja sastoji se od ova tri sloja stanica:

a) uskih i duguljastih stanica s valovito naboranim stijenama, b) malenih ovalnih ili kvadratičnih stanica i c) kratkih prema gore savijenih jednostaničnih dlačica debelih stijena; tih dlačica ima na cijeloj površini od baze i do vrška osati, d) lisnih puči, koje se obično uzduž dvije stijene protežu linearno, i to u donjem dijelu osja najprije u tri do četiri reda, a kasnije u jednom redu do oko 2 cm ispod vrška osja. U gornjem dijelu osja ima lisnih puči samo na udubenoj strani. Najveći broj puči ima u donjoj četvrtini osja, a u smjeru prema vrhu osati taj broj postepeno pada.

Zbog svojih aktivnih lisnih puči osje pšenice asimilira i transpirira, a time utječe svakako i na razvoj i na prirod zrna, kako je to ustanovio Harlan i Anthony (1920.) kod ječma. U cvijetu s najduljom osati obično je i najveće i najteže zrno.

Svaka od spomenute dvije strane osja ima i asimilatorno tkivo, koje se proteže od baze i do oko 3 do 4 cm ispod vrška, gdje se ova tkiva spoje u jedan centralni svežanj.

U osja su po tri provodna snopića, i to: a) jedan veliki snopić između perifernih dijelova dvaju pojasa asimilatornih tkiva; ti su snopići nastavci centralne žile obuvenca i b) dva manja provodna snopića kao nastavci jednog desnog i jednog lijevog provodnog snopića obuvenca.

Istraživano je nadalje osje na srednjem klasiću u klasu glavne vlati, i to na ova svojstva:

a) duljina osja, b) broj lisnih puči na osji, c) debljina obuvenca na mjestu preloma i d) postotak pepela na bazi osja, i to na mjestu, gdje se osja obično odlomi.

a) Duljina osja

U svakom klasiću je samo na obuvencima dvaju prvih, t. j. najdonjih cvjetova dugačko osje, dok je kod trećeg i event. daljih cvjetova osje mnogo kraće ili je uopće nema. Obično su bez osja treći, četvrti i dalji cvjetovi u klasiću, a uz to su najčešće i neplodni.

Najdulje je osje na klasićima, koji se nalaze nešto ispod sredine klasa, a najkraća na klasićima na bazi i na vršku klasa. Pod utjecajem različitog intenziteta izvanjskih faktora duljina se osje nešto modificira.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

U našim je pokusima duljina osati mjerena od mjesta, gdje se obuvenac produljuje u osat.

Kako se vidi iz tab. I., II. i III. rubrika 5, nema variaciono-statistički opravdane korelacije između duljine osja i čvrstoće osja, jer je kod svih istraženih tipova spomenutih pšenica omjer *D/m* manji od *3*.

b) Broj puči na osju

Na osati srednjeg klasića na klasu brojene su puči sa zadaćom, da se ustanovi, da li se po ovom svojstvu razlikuju biljke čvrstog osja od biljaka, kojima osje otpada.

Podaci za ovo svojstvo vide se u tab. I, II, i III, rubrika 6.

Iz tih istraživanja izlazi, da se pojedine forme *Tr. turgidum* i pojedini genotipovi u ovim formama među sobom genetski razlikuju.

Iz omjera D/m, koji je kod sva spomenuta tri tipa pšenica manji od tri, vidi se, da između broja puči na osju, i biljaka čvrstog osja i onih, kojima osje otpada, nema variaciono-statistički opravdane razlike pa prema tome između njih nema ni korelacije.

c) Debljina obuvenca na mjestu, gdje osje obično otpadne

Mjerena je debljina obuvenca na mjestu, gdje je osje s jednim dijelom obuvenca kod sazrijevanja biljaka kod pomenutih genotipova odlomi. Zbog poredbe mjerena je debljina obuvenca na odgovarajućem mjestu obuvenca i kod genotipova čvrstog osja.

Iz podataka u tab. I., II. i III., rubrika 7, vidi se, da je ono mjesto na obuvencu, na kojemu se osje kod pomenutih genotipova otkida, nešto tanje nego li kod biljaka »čvrstog osja«. Ova je razlika u debljini variaciono-statistički opravdana, jer je omjer *D/m* veći od *3*.

d) Postotak pepela u tkivu s mjesta, gdje se osje lomi

Kod genotipova, kojima osje otpada, uzeto je s mjesta preloma po 5 mm tkiva, i to s 50 biljaka od svakog genotipa. Isto je to učinjeno i s odgovarajućeg mjesta kod genotipova »čvrstog osja«. Spomenuto je tkivo uzeto samo sa srednjih klasića glavnih vlati. U tim je uzorcima određen postotak pepela. U tab. I., II. i III., rubrika 8, navedeni su podaci ovih istraživanja. Budući da je omjer *D/m* veći od *3*, izlazi, da je kod biljaka, kojima osje otpada, na mjestu preloma u tkivu nešto veći postotak pepela nego li kod biljaka »čvrstog osja«.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

3. Vrijeme i način otpadanja osja

Osje se lomi obično već onda, kad je zrno u mliječnoj zriobi. Otpadanje osati proteže se od voštane do potpune zriobe zrna.

U spomenuto vrijeme osje se obično odlomi samo na bazi, t. j. oko 2—3 mm ispod njezina izlaza iz obuvenca. Kako je u poredbi s genotipovima čvrstog osja na tom mjestu obuvenca tkivo kod genotipova, kojima osje otpada vrlo krhko, jer sadržava više mineralnih tvari, i tanko, to se zbog trenja klasa o klas na vjetru i kiši osje lako odlomi.

Osje počinje najprije otpadati na glavnoj vlati biljke, a onda postepeno na vlatima prvog, drugog i daljih redova.

Na klasu otpada osje obično nešto ranije s klasića ispod i iznad sredine klasa. Uzrok je valjda u tome, što je, kako se vidi na tab. 4, mjesto preloma na obuvencu donjih klasića nešto tanje nego li na klasićima u sredini klasa.

4. Genetska analiza svojstva otpadanja osja

Otpadanje osja kod pšenice je s gledišta poljoprivredne prakse važno svojstvo, i zato treba nastojati, da se pomoću bastardacije kombinira i s raznim drugim dobrim svojstvima onih genotipova, kojima osje ne otpada. Radi toga sam istraživao, kako se ovo svojstvo nasljeđuje.

U tu sam svrhu križao kod pšenice *Triticum turgidum lusitanicum, Tr. turgidum Dreischianum* i *Tr. turgidum pseudo-cervinum* genotipove čvrstog osja s onim genotipovima, kojima osje otpada.

Izvršena su križanja i proučeni križanci F_1, F_2 i F_3 generacije od ovih kombinacija:

Tr. turgidum lusitanicum:

I.	Br.	4/č	čvrsto	osje	x	Br.	7/p	osje posve otpada	Tab. I. i IV.
II.	Br.	8/č	»	»	x	Br.	11/p	» » «	
III.	Br.	13/č	»	»	x	Br.	5/p	» » »	
IV.	Br.	6/č	»	»	x	Br.	2/p	» » »	
V.	Br.	12/č	»	»	x	Br.	3/p	» » »	

Tr. turgidum Dreischianum:

I.	Br.	2/č	čvrsto	osje	x	Br.	4/p	osje posve otpada	
II.	Br.	5/č	»	»	x	Br.	6/p	» » »	
III.	Br.	7/č	»	»	x	Br.	3/p	» » »	
IV.	Br.	8/č	»	»	x	Br.	1/p	» » »	
V.	Br.	10/č	»	»	x	Br.	2/p	» » »	
VI.	Br.	12/č	»	»	x	Br.	5/p	» » »	Tab. 2.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Tr. turgidum pseudo-cervinum:

I. Br.	1/č	čvrsto	osje	x	Br.	3/p	osje	posve	otpada	
II. Br.	4/č	»	»	x	Br.	2/p	»	»	»	
III. Br.	5/č	»	»	x	Br.	1/p	»	»	»	
IV. Br.	6/č	»	»	x	Br.	4/p	»	»	»	Tab. 3.
V. Br.	8/č	»	»	x	Br.	7/p	»	»	»	

Od ovih križanja uzgojene su F_1 i F_2 generacije, a od nekih biljaka F_2 generacije proizvedene su i F_3 generacije. U isto vrijeme s ovim generacijama uzgojeni su pod istim uvjetima i roditelji, da bi se tako lakše i bolje uočile razlike između roditelja i potomaka.

Svojstva osja proučavala su se i kod ovih pokusa samo na klasovima vlati prvog reda, da bi se time smanjio varijabilitet ovog svojstva izazvan modifikacijom.

U F_1 križancima proizašlim iz sviju kombinacija genotipova čvrstog osja s genotipovima, kojima osje otpada, razvilo se čvrsto osje. Prema tome je ovo svojstvo dominantno.

U F_2 generaciji razvili su se iz svih pomenutih kombinacija ovi fenotipovi:

a) biljke čvrstog osja, b) biljke, kojima osje samo djelomično otpada, i c) biljke, kojima osje posve otpada. Kako se vidi na tab. 4, 5 i 6, omjer je ovih fenotipova kod svih kombinacija približno 9 : 6 : 1. Iz vrijednosti za vjerojatnost P izlazi, da se ovaj omjer prilično dobro poklapa s teoretskom pretpostavkom o modificiranom dihibridnom cijepanju.

Od biljaka skupine *a*, t. j. biljaka čvrstog osja, samo je oko 1/9 imala i u potomstvu (F_3 gen.) čvrsto osje. U oko 4/9 potomstva izrasle su u približnom omjeru 1 : 1 biljke čvrstog osja i biljke, kojima osje djelomično otpada. Oko 4/9 preostalog potomstva cijepa se približno u omjeru 9 : 6 : 1, i to: a) na biljke čvrstog osja, b) biljke, kojima osje djelomično otpada, i c) biljke, kojima osje posve otpada. (Tab. 4 a, 5 a, 6 a).

Iz zrna biljaka F_2 gen. skupine *b*, kojima osje samo djelomično otpada, izraslo je oko 1/3 svih F_3 potomstava, kojima osje opet samo djelomično otpada. U ostale 2/3 od svih F_3 potomstava bile su u približnom omjeru 1 : 1 biljke, kojima osje samo djelomično otpada, i one biljke, kojima osje posve otpada. (Tab. 4 b, 5 b, 6 b).

Iz zrna biljaka skupine *c*, kojima je osje posve otpalo, razvila su se potomstva, kojima osje u većini opet posve otpada. (Tab. 4 c, 5 c, 6 c). Iz toga semora zaključiti, da su bile biljke skupine *c* u većini homozigotne.

Sudeći po spomenutim omjerima u F_2 i F_3 gen., dolazi se do zaključka, da se nakon križanja genotipova čvrstog osja s onima, kojima osje posve otpada, u F_2 generaciji ova svojstva cijepaju u modificiranom dihibridnom omjeru.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Ako se sa A_1 i A_2 označe nasljedne osnove genotipova čvrstog osja, koji su upotrebljeni za naša križanja, onda je genetska konstitucija ovih homocigota A_1A_1 A_2A_2. Prema tome je a_1a_1 a_2a_2 genetska konstitucija genotipova, kojima osje otpada i koji su upotrebljeni za križanja sa spomenutim genotipovima čvrstog osja.

F_1 gen. dobivena od križanja između spomenutih genotipova čvrstog osja i onih, kojima osje otpada, jest onda A_1a_1 A_2a_2.

F_2 gen. sačinjavaju tri fenotipa sa ovim genotipovima:

a) fenotip »čvrsto osje« sa 4 genotipa u ovom omjeru:
1. . . . . A_1A_1 A_2A_2
2. . . . . A_1A_1 A_2a_2
3. . . . . A_1a_1 A_2A_2
4. . . . . A_1a_1 A_2a_2

b) fenotip »osje djelomično otpada« sačinjavaju ova 4 genotipa u omjeru:
1. . . . . A_1A_1 a_2a_2
2. . . . . a_1a_1 A_2a_2
1. . . . . a_1a_1 A_2A_2
2. . . . . a_1a_1 A_2a_2

i c) fenotip »osje posve otpada« jest genetske konstitucije a_1a_1 a_2a_2.

Iz toga izlazi dalji zaključak, da se otpadanje osja može križanjem kombinirati raznim drugim dobrim svojstvima onih genotipova, kojima osje ne otpada.

ZAKLJUČAK

U nekim sortama mekih pšenica, i to u populacijama iz skupine *Triticum turgidum* grex *lusitanicum* Körn., nadalje *Tr. turgidum* grex *Dreischianum* Körn. i *Tr. turgidum* grex *pseudocervinum* Körn. porijeklom iz Makedonije razviju se većinom biljke, kojima osje kod zriobe otpada. Ovo svojstvo je od vrijednosti i za poljoprivrednu praksu, jer se kod onih sorata, kojima se osje lomi tek kod vršidbe, onečišćuju osjem vršalice i pljeva. Dakako da osjem pomiješana pljeva nije podesna za krmu. Među mekim pšenicama navodi se u literaturi samo *Tr. turgidum* var. *subiodum* kao pšenica bez osja, dakle tip *muticum*.

Da bi se ustanovile event. razlike između genotipova čvrstog osja i onih, kojima osje posve otpada, vršila su se ova istraživanja:

1. građa klasnog vretena, 2. građa osja, 3. vrijeme, način i uzroci otpadanja osja i 4. genetska analiza svojstva otpadanje osja.

Spomenuta su svojstva istražena na klasu glavne vlati. Svojstva osja istraživala su se samo na klasićima u sredini klasa.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Za ovu su svrhu iz navedenih populacija od svakog od tri pomenuta tipa pšenice uzgojena po 10 genotipova čvrstog osja i po 10 genotipova, kojima osje posve otpada, i ti su genotipovi služili za istraživanja.

Brojčani su podaci obrađeni varijaciono-statistički, i to pomoću srednjih vrijednosti *(M)*, pogrešaka srednjih vrijednosti *(m)* i omjera između diferencije i srednje pogreške diferencije *(D/m)*.

Na temelju toga došlo se do ovih zaključaka:

1. Otpadanje osja nije u korelaciji s ovim svojstvima:

a) duljinom klasnog vretena,

b) brojem klasića na klasu,

c) duljinom osja i brojem lisnih puči na osati.

2. Otpadanje osja je u korelaciji s ovim svojstvima:

a) debljinom obuvenca na prelomu, u pozitivnoj a

b) postotkom pepela u tkivu na mjestu preloma u negativnoj korelaciji.

3. Kod genotipova, kojima osje otpada, osat počinje da se lomi obično već u mliječnoj zriobi zrna.

Osje se lomi obično samo na bazi, t. j. oko dva do tri milimetra ispod njezina izlaza iz obuvenca.

Na biljci počinje otpadati osje najprije na glavnoj vlati, a onda postepeno na vlatima prvog, drugog i daljih redova.

Na klasu otpada osje obično nešto ranije s klasića ispod i iznad sredine klasa. Uzrok je valjda u tome, što je na obuvencu donjih klasića nešto tanje tkivo nego li na klasićima u sredini klasa.

4. Vršila su se križanja između genotipova čvrstog osja i onih, kojima osje otpada. Proučena je F_1 i F_2 generacija, a od nekih su biljaka F_2 generacije uzgojene i F_3 generacije.

U F_1 gen. dominira čvrsto osje. U F_2 gen. razvili su se u svih 15 raznih kombinacija fenotipovi: a) čvrstog osja, b) kojima osje djelomično otpada i c) kojima osje posve otpada. Omjer je ovih fenotipova kod svih kombinacija približno 9 : 6 : 1. (Tab. 4, 5, 6.) Ta se relacija prilično dobro poklapa s teoretskom pretpostavkom o modificiranom dihibridnom cijepanju, a to izlazi iz vrijednosti izračunate za vjerojatnost *P*.

To je potvrđeno i analizom nekih F_3 generacija (Tab. 4 a, b, c — 5 a, b, c, 6 a, b, c).

Od genotipova upotrebljenih za križanje oni čvrstog osja su genetske konstitucije A_1A_1 A_2A_2, a kojima osje otpada, oni su konstitucije a_1a_1 a_2a_2.

Iz toga izlazi da se može otpadanje osja križanjem kombinirati i s raznim dobrim svojstvima onih genotipova, kojima osje ne otpada.

©DiZbi.HAZU

LITERATURA

Flacksberger, K. A.: Hlebnie zlaki. Pšenica. Kulturnaja flora SSSR. Moskva-Lenjingrad 1935.

Harlan, H. V. and Anthony, St.: Development of Barley Kernels in Normal and Clipped Spikes and the Limitation of Awnless and Hooded Varieties. Journal of Agric. Research. Vol. 19. Washington, D. C. 1920.

Fruwirth, C.: Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen, Bd. 2. Berlin 1922.

Percival, J.: The wheat-plant. A monograph. London 1921.

Percival, J.: Wheat in Great Britain. London 1948.

Perlitius, L.: Einfluss der Begrannung auf die Wasserverdunstung der Ärchen und die Kornqualität. Deutsch. Landw. Presse. Berlin 1903.

Schulze, E.: Vergleichende Transpirationsversuche zwischen begrannter und grannenloser Gerste Mitteil. der Landw. Lehrkanzeln d. Hochschule für Bodenkultur. Wien, 1913.

Schmidt, B.: Bau und Funktion der Grannen unserer Getreidearten. Bot. Zentralblatt, 1898.

Tavčar, A.: Otpadanje osja kod ječma — Hordeum sativum — nasljeđivanje i bilinogojska važnost. Poljoprivredna naučna smotra 1. 1939. Zagreb.

Tavčar, A.: Dvostruko-recesivno nasljeđivanje otpadanja osja kod ječma. Poljodjelska znanstvena smotra 6. 1942. Zagreb.

Zöbl, A. und Mikosch, C.: Die Funktion der Grannen der Gerste. Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch. Bd. CI. Wien 1892.

(Iz Zavoda za genetiku i oplemenjivanje bilja Poljoprivredno-šumarskog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu.)

TUMAČ TABLAMA

Tabla I.

Triticum turgidum lusitanicum Körn. Lijevo: genotip br. 4—č čvrstog osja; desno genotip br. 7—p, kojemu osje otpada. 1/2 prir. vel.

Tabla II.

Triticum turgidum Dreischianum Körn. Lijevo: genotip br. 12—č čvrstog osja; desno: genotip br. 5—p, kojemu osje otpada. 1/2 prir. vel.

Tabla III.

Triticum turgidum pseudo-cervinum Körn. Lijevo: genotip br. 6—č čvrstog osja; desno: genotip br. 4—p, kojemu osja otpada. 1/2 prir. vel.

Tabla IV.

Triticum turgidum lusitanicum Körn. Detalj jednog klasa, kojemu osje otpada. Povečanje 2×.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Tabela 1.

TRITICUM TURGIDUM

Tek. broj No.	Genotip Genotype	Duljina klasnog vretena Length of the rachis cm	Broj klasića na klasu Spikelets on the ear	Duljina osja Length of the awns cm
		O s j e č v r s t o		
1	Lč 2	7.2 ±0.65	22.3 ±2.18	13.3 ±1.17
2	Lč 4	7.1 ±0.72	22.1 ±1.82	13.5 ±1.25
3	Lč 5	6.3 ±0.53	19.2 ±1.86	12.7 ±1.13
4	Lč 7	6.7 ±0.46	19.5 ±2.04	12.9 ±1.21
5	Lč 10	7.5 ±0.62	23.2 ±2.31	14.3 ±1.34
6	Lč 13	7.9 ±0.51	24.1 ±1.95	14.6 ±1.45
7	Lč 14	6.8 ±0.47	19.6 ±1.87	13.2 ±1.28
8	Lč 17	8.1 ±0.64	24.4 ±1.73	15.2 ±1.44
9	Lč 22	7.6 ±0.38	22.9 ±2.31	14.1 ±1.34
10	Lč 26	7.4 ±0.56	22.3 ±1.89	13.8 ±1.22
	M ± m	7.26 ± 0.177	21.96 ± 0.634	13.76 ± 0.407
		O s j e o t p a d a		
1	Lo 3	7.6 ±0.37	23.4 ±2.62	12.6 ±1.06
2	Lo 6	6.2 ±0.42	19.0 ±2.54	13.4 ±1.23
3	Lo 7	6.5 ±0.65	19.4 ±1.71	12.9 ±1.14
4	Lo 8	7.4 ±0.58	22.6 ±1.82	14.4 ±1.25
5	Lo 10	8.2 ±0.64	24.5 ±2.30	15.0 ±1.17
6	Lo 12	6.9 ±0.57	21.8 ±2.13	13.9 ±1.21
7	Lo 14	7.4 ±0.41	22.5 ±1.78	13.7 ±1.03
8	Lo 16	6.5 ±0.58	19.4 ±2.28	14.2 ±1.27
9	Lo 17	7.8 ±0.36	24.6 ±2.05	12.8 ±1.14
10	Lo 23	6.7 ±0.73	19.2 ±1.89	12.3 ±1.18
	M ± m	7.12 ± 0.172	21.64 ± 0.675	13.52 ± 0.37
	D	0.14	0.32	0.24
	m_D	0.246	0.926	0.55
	$\frac{D}{m_D}$	$\frac{0.14}{0.246} = 0.059$	$\frac{0.32}{0.926} = 0.345$	$\frac{0.24}{0.55} = 0.043$

©DiZbi.HAZU

LUSITANICUM

Broj lisnih pući na 10 cm osati Stomata on 10 cm of the awn	Debljina obuvenca na mjestu loma Thickness of palea inferior on the locus of breakage μ	Pepeo u tkivu loma Ash content in the texture of breakage %
Awns strong		
3012 ±194	69 ±3.16	11.7 ±1.05
3168 ±186	67 ±3.28	12.5 ±1.14
3072 ±174	63 ±2.76	10.8 ±1.05
3129 ±162	60 ±3.19	10.5 ±1.02
3267 ±193	73 ±2.77	13.6 ±1.35
3134 ±154	69 ±3.45	13.2 ±1.17
3198 ±198	64 ±3.08	11.1 ±1.23
3376 ±176	74 ±3.71	13.9 ±1.17
3254 ±185	68 ±3.41	13.3 ±1.25
3141 ±165	65 ±2.98	12.7 ±1.14
3175.1 ± 56.682	67.2 ± 1.009	12.3 ±0.367
Awns break off		
3172 ±183	36 ±1.62	15.6 ±1.75
3214 ±199	39 ±1.34	14.3 ±1.41
3298 ±174	37 ±1.59	14.0 ±1.56
3216 ±189	38 ±1.41	15.4 ±1.47
3242 ±174	41 ±1.52	16.7 ±1.83
3176 ±163	37 ±1.38	16.1 1.78
3197 ±152	34 ±1.62	15.5 ±1.52
3019 ±169	39 ±1.44	14.8 ±1.49
3058 ±172	38 ±1.66	15.6 ±1.67
3186 ±151	35 ±1.94	14.2 ±1.71
3197.8 ± 54.764	37.4 ± 0.466	15.22 ± 0.519
22.7	29.8	3.11
78.849	1.103	0.636
$\frac{22.7}{78.849} = 0.287$	$\frac{29.8}{1.103} = 27.017$	$\frac{3.11}{0.636} = 4.89$

©DiZbi.HAZU

Tabela 2.

TRITICUM TURGIDUM

Tek. broj No.	Genotip Genotype	Duljina klasnog vretena Length of the rachis cm	Broj klasića na klasu Spikelets on the ear	Duljina osja Length of the awns cm
		Osje čvrsto		
1	Dč 3	7.5 ±0.72	21.4 ±2.06	13.2 ±1.27
2	Dč 4	6.2 ±0.60	17.3 ±1.59	12.3 ±1.16
3	Dč 7	7.3 ±0.64	20.8 ±1.94	12.9 ±1.05
4	Dč 8	6.4 ±0.52	18.1 ±1.79	12.8 ±1.19
5	Dč 10	6.8 ±0.47	19.2 ±1.84	12.0 ±1.17
6	Dč 11	7.5 ±0.51	21.8 ±2.03	13.9 ±1.25
7	Dč 12	7.2 ±0.68	21.3 ±1.91	13.1 ±1.21
8	Dč 13	6.4 ±0.54	17.5 ±1.68	12.5 ±1.13
9	Dč 16	6.8 ±0.61	19.0 ±1.88	12.8 ±1.09
10	Dč 18	7.3 ±0.67	20.4 ±1.93	13.6 ±1.27
	M ± m	6.94 ± 0.191	16.68 ± 0.591	12.91 ± 0.374
		Osje otpada		
1	Do 1	6.8 ±0.58	19.4 ±1.85	12.3 ±1.26
2	Do 2	7.2 ±0.63	21.8 ±1.92	13.6 ±1.37
3	Do 4	7.0 ±0.59	19.3 ±1.84	13.2 ±1.31
4	Do 6	6.2 ±0.46	17.8 ±1.63	12.5 ±1.28
5	Do 7	6.5 ±0.51	18.7 ±1.78	12.1 ±1.22
6	Do 9	6.8 ±0.59	19.0 ±1.85	12.6 ±1.18
7	Do 10	7.1 ±0.67	20.8 ±1.94	13.2 ±1.37
8	Do 12	6.3 ±0.43	17.9 ±1.65	12.5 ±1.28
9	Do 14	7.3 ±0.66	21.2 ±2.09	12.8 ±1.19
10	Do 15	6.1 ±0.58	16.8 ±1.49	12.4 ±1.24
	M ± m	6.73 ± 0.182	19.27 ± 0.573	12.72 ± 0.402
	D	0.21	0.41	0.19
	m_D	0.834	0.823	0.549
	$\frac{D}{m_D}$	$\frac{0.21}{0.834} = 0.251$	$\frac{0.41}{0.823} = 0.485$	$\frac{0.19}{0.549} = 0.342$

©DiZbi.HAZU

DREISCHIANUM

Broj lisnih pući na 10 cm osati Stomata on 10 cm of the awn	Debljina obuvenca na mjestu loma Thickness of palea inferior on the locus of breakage μ	Pepeo u tkivu loma Ash content in the texture of breakage %
A w n s s t r o n g		
2912 ± 143	86 ± 4.26	12.9 ± 1.14
3044 ± 159	72 ± 4.18	11.4 ± 1.12
2880 ± 138	80 ± 4.62	12.1 ± 1.19
2817 ± 146	75 ± 3.79	12.7 ± 1.07
2934 ± 172	77 ± 4.15	11.3 ± 1.01
3101 ± 156	84 ± 4.28	13.5 ± 1.26
2882 ± 139	86 ± 4.67	13.7 ± 1.29
2854 ± 164	79 ± 4.05	10.9 ± 0.94
3029 ± 172	73 ± 4.31	12.1 ± 1.13
3098 ± 138	85 ± 3.98	13.7 ± 1.27
2955.1 ± 48.795	79.7 ± 1.339	12.43 ± 0.363
A w n s b r e a k o f f		
2934 ± 144	46 ± 2.17	14.4 ± 1.47
3141 ± 158	52 ± 2.48	15.9 ± 1.58
2914 ± 164	50 ± 2.05	15.2 ± 1.56
2838 ± 177	55 ± 2.34	14.7 ± 1.46
2926 ± 154	48 ± 2.68	14.1 ± 1.42
2895 ± 162	57 ± 2.15	14.8 ± 1.53
2921 ± 186	59 ± 3.02	15.0 ± 1.59
3032 ± 189	48 ± 2.26	15.9 ± 1.67
3145 ± 148	46 ± 2.35	14.0 ± 1.44
3108 ± 162	50 ± 2.44	15.4 ± 1.68
2985.4 ± 52.183	51.1 ± 0.768	14.94 ± 0.462
30.3	38.6	2,51
71.38	1.543	0.587
$\frac{30.3}{71.38} = 0.424$	$\frac{38.6}{1.543} = 25.001$	$\frac{2.51}{0.587} = 4.276$

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Tabela 3.

TRITICUM TURGIDUM

Tek. broj No.	Genotip Genotype	Duljina klasnog vretena Length of the rachis cm	Broj klasića na klasu Spikelets on the ear	Duljina osja Length of the awns cm
		Osje čvrsto		
1	Pč 1	8.1 ±0.72	69.4 ±4.37	12.5 ±1.16
2	Pč 2	7.2 ±0.64	58.7 ±4.16	13.6 ±1.27
3	Pč 3	7.4 ±0.73	56.3 ±3.82	13.1 ±1.14
4	Pč 5	8.3 ±0.76	71.7 ±5.26	12.8 ±1.08
5	Pč 7	6.8 ±0.65	52.9 ±3.47	12.2 ±1.15
6	Pč 8	7.7 ±0.52	64.5 ±4.18	13.9 ±1.24
7	Pč 9	8.0 ±0.77	68.1 ±3.79	12.2 ±1.15
8	Pč 12	8.5 ±0.81	74.3 ±5.28	12.8 ±1.23
9	Pč 13	7.9 ±0.77	70.6 ±4.86	13.4 ±1.27
10	Pč 14	7.6 ±0.75	66.4 ±4.21	13.0 ±1.14
	M±m	7.75±0.226	65.29±1.385	12.95±0.376
		Osje otpada		
1	Po 2	8.1±0.74	71.4 ±4.17	12.3 ±1.36
2	Po 3	7.6±0.65	65.4 ±3.84	11.9 ±1.29
3	Po 4	7.5±0.62	63.6 ±4.29	11.9 ±1.18
4	Po 6	8.5±0.76	72.9 ±3.62	12.7 ±1.35
5	Po 7	8.2±0.68	68.4 ±4.18	13.4 ±1.43
6	Po 9	7.7±0.71	61.5 ±4.12	12.1 ±1.32
7	Po 11	8.4±0.78	66.9 ±3.78	13.5 ±1.48
8	Po 12	8.9±0.69	76.7 ±4.39	12.8 ±1.27
9	Po 17	7.0±0.57	58.2 ±3.29	11.3 ±1.16
10	Po 23	8.1±0.78	69.6 ±4.45	12.4 ±1.39
	M±m	8.0±0.222	67.46±1.274	12.36±0.419
	D	0.25	2.17	0.59
	m_D	0.317	1.887	0.563
	$\frac{D}{m_D}$	$\frac{0.25}{0.317} = 0.788$	$\frac{2.17}{1.887} = 1.149$	$\frac{0.59}{0.563} = 1.046$

©DiZbi.HAZU

PSEUDO-CERVINUM

Broj lisnih pući na 10 cm osati Stomata on 10 cm of the awn	Debljina obuvenca na mjestu loma Thickness of palea inferior on the locus of breakage μ	Pepeo u tkivu loma Ash content in the texture of breakage %
Awns strong		
2886 ± 144	76 ± 3.45	10.7 ± 1.05
2974 ± 168	83 ± 3.82	12.8 ± 1.12
2932 ± 153	85 ± 4.45	11.4 ± 1.01
2894 ± 134	77 ± 3.95	10.6 ± 0.83
2858 ± 168	74 ± 4.01	12.3 ± 1.14
2936 ± 172	84 ± 4.25	12.1 ± 1.91
2924 ± 166	72 ± 3.95	11.6 ± 0.98
2871 ± 148	77 ± 3.87	12.5 ± 0.92
2948 ± 159	86 ± 4.21	10.2 ± 0.95
2969 ± 186	80 ± 3.85	11.4 ± 0.88
2919.2 ± 50.676	79.4 ± 1.261	11.56 ± 0.353
Awns break off		
2962 ± 158	43 ± 2.14	14.4 ± 1.32
2924 ± 166	37 ± 1.86	13.6 ± 1.21
2898 ± 174	40 ± 1.92	13.1 ± 1.06
3006 ± 185	53 ± 2.39	14.9 ± 1.47
2969 ± 158	59 ± 2.95	15.1 ± 1.59
2856 ± 143	46 ± 2.31	13.3 ± 1.24
2975 ± 176	52 ± 2.64	14.8 ± 1.48
2908 ± 164	41 ± 1.84	14.1 ± 1.27
2983 ± 149	39 ± 1.92	13.6 ± 1.38
2991 ± 171	49 ± 2.68	15.2 ± 1.42
2947.2 ± 52.058	45.9 ± 0.726	14.21 ± 0.427
28.0	33.5	2.65
79.284	1.454	0.553
$\frac{28.0}{79.284} = 0.353$	$\frac{33.5}{1.454} = 23.03$	$\frac{2.65}{0.553} = 4.791$

dizbi.hazu.hr

Tabela 4.

TRITICUM TURGIDUM LUSITANICUM

F_2 gen.

F_2 gen.		Osje — Awns: čvrsto strong (a)	Osje — Awns: djelomično otpada partly break off (b)	Osje — Awns: otpada break off (c)	Biljaka Plants n	e—t (a)	e—t (b)	e—t (c)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	152	81	9	242	15.875	—9.75	—6.125	5.3779	0.1—0.05
	t*	136.125	90.75	15.125	242					
II	e	145	118	11	274	—9.125	15.25	—6.125	5.1814	0.1—0.05
	t	154.125	102.75	17.125	274					
III	e	164	91	10	265	—14.9375	—8.375	—6.5625	4.0707	0.1—0.05
	t	149.0625	99.375	16.5625	265					
IV	e	149	79	9	237	15.2875	—9.875	—5.8125	5.1310	0.1—0.05
	t	133.3125	88.875	14.8125	237					
V	e	178	97	11	286	17.125	—10.25	—6.875	5.4467	0.1—0.05
	t	160.875	107.25	17.875	286					

* t . . . 9 : 6 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 4a.

TRITICUM TURGIDUM LUSITANICUM

F_3 gen.

F_2 gen. biljke čvrstog osja / plants with strong awns		F_3 gen. osje čvrsto / awns strong (1)	F_3 gen. cijepa na (a) i (b) / split into (a) and (b) (2)	F_3 gen. cijepa na (a), (b) i (c) / split into (a), (b) i (c) (3)	Broj potomstava / Number of offsprings n	e—t (1)	e—t (2)	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	20	56	76	152	3.112	—11.556	8.444	3.6055	0.2—0.1
	t*	16.888	67.556	67.556	152					
II	e	14	72	59	145	—2.112	7.556	—5.444	1.6225	0.5—0.3
	t	16.112	64.444	64.444	145					
III	e	22	64	78	164	3.778	—8.889	5.111	2.2256	0.5—0.3
	t	18.222	72.889	72.889	164					
IV	e	21	73	55	149	4.444	6.778	—11.222	3.7881	0.2—0.1
	t	16.556	66.222	66.222	149					
V	e	15	74	89	178	—4.778	—5.111	9.889	2.7204	0.3—0.2
	t	19.778	79.111	79.111	178					

* t... 1 : 4 : 4

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 4b.

TRITICUM TURGIDUM LUSITANICUM

F₃ gen.

F₂ gen. biljke sa osje djelomično otpada plants with awns break partly off		F₃ gen. osje čvrsto awns strong (1)	F₃ gen. djelomično otpada partly break off (2)	F₃ gen. osje otpada awns break off (3)	Broj potomstava Number of offsprings n	e—t (2)	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	—	49	32	81	—5	5	0.4629 0.9259 1.3888	0.3—0.2
	t*	—	54.0	27.0	81				
II	e	—	85	33	118	6.334	—6.334	0.5099 1.0199 1.5298	0.3—0.2
	t	—	78.666	39.334	118				
III	e	—	67	24	91	6.333	—6.333	0.6611 1.3222 1.9833	0.2—0.1
	t	—	60.667	30.333	91				
IV	e	—	45	34	79	—7.667	7.667	1.1161 2.2322 3.3483	0.1—0.05
	t	—	52.667	26.333	79				
V	e	—	73	24	97	8.334	—8.334	1.0740 2.1480 3.2220	0.1—0.05
	t	—	64.666	32.334	97				

* t . . . 0 : 2 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 4c.

TRITICUM TURGIDUM LUSITANICUM

F_2 gen.

F_2 gen. biljke sa osje otpada plants with awns break off		F_3 gen. osje čvrsto awns strong (1)	F_3 gen. osje djelomično otpada awns partly break off (2)	F_3 gen. osje otpada awns break off (3)	Broj potomstava Number of offsprings n	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	—	2	7	9	2	0.444	0.7—0.5
	t*	—	0	9	9			
II	e	—	1	10	11	1	0.0909	0.8—0.7
	t	—	0	11	11			
III	e	—	2	8	10	2	0.444	0.7—0.5
	t	—	0	19	10			
IV	e	—	—	9	9	0	0	1
	t	—	—	9	9			
V	e	—	3	8	11	3	0.8181	0.5—0.3
	t	—	0	11	11			

* t . . . 0 : 0 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 5.

TRITICUM TURGIDUM DREISCHIANUM

F_2 gen.

F_2 gen.		Osje — Awns			Biljaka Plants	e—t			$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
		čvrsto strong (a)	djelomično otpada partly break off (b)	otpada break off (c)	n	(a)	(b)	(c)		
I	e	191	107	14	312	15.5	—10	—5.5	3.7748	0.2—0.1
	t*	175.5	117.0	19.5	312					
II	e	173	93	12	278	16.625	—11.25	—5.375	4.6471	0.1—0.05
	t	156.375	104.25	17.375	278					
III	e	152	120	22	294	—13.375	9.75	3.625	2.6590	0.3—0.2
	t	165.375	110.25	18.375	294					
IV	t	218	127	17	362	14.375	8.75	—5.625	2.9771	0.3—0.2
	e	203.625	135.75	22.625	362					
V	e	205	117	16	338	14.875	—9.75	5.125	3.4115	0.2—0.1
	t	190.125	126.75	21.125	338					
VI	e	188	141	27	356	—12.25	7.5	4.75	2.1846	0.5—0.3
	t	200.25	133.5	22.25	356					

* t . . . 9 : 6 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 5a.

TRITICUM TURGIDUM DREISCHIANUM

F_3 gen.

F_2 gen. biljke čvrstog osja plants with strong awns		F_3 gen. osje čvrsto awns strong (1)	F_3 gen. cijepa na (a) i (b) split into (a) and (b) (2)	F_3 gen. cijepa na (a), (b) i (c) split into (a), (b) and (c) (3)	Broj potomstava Number of offsprings n	e—t (1)	e—t (2)	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	25	72	94	191	3.778	—12.889	9.111	3.6062	0.2—0.1
	t*	21.222	84.889	84.889	191					
II	e	15	70	88	173	—4.222	—6.889	11.111	3.1501	0.3—0.2
	t	19.222	76.889	76.889	173					
III	e	20	77	55	152	3.112	9.444	—12.556	4.2272	0.2—0.1
	t	16.888	67.556	67.556	152					
IV	e	29	86	103	218	4.778	—10.889	6.111	2.5516	0.3—0.2
	t	24.222	96.889	96.889	218					
V	e	19	104	82	205	—3.778	12.889	9.111	3.3610	0.2—0.1
	t	22.778	91.111	91.111	205					
VI	e	17	75	96	188	—3.888	—8.556	—12.444	3.4529	0.2—0.1
	t	20.888	83.556	83.556	188					

* t . . . 1 : 4 : 4

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 5b.

TRITICUM TURGIDUM DREISCHIANUM

F₃ gen.

F₂ gen. biljke sa osje djelomično otpada plants with awns break partly off		F₃ gen. osje — awns čvrsto strong (1)	djelomično otpada partly break off (2)	otpada break off (3)	Broj potomstava Number of offsprings n	e—t (2)	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	—	77	30	107	5.666	—5.666	0.4500 0.9001 1.3501	0.3—0.2
	t*	—	71.334	35.666	107				
II	e	—	68	25	93	6	—6	0.5805 1.1161 1.6966	0.2—0.1
	t	—	62	31	93				
III	e	—	72	48	120	—8	8	0.8000 1.6000 2.4000	0.2—0.1
	t	—	80	40	120				
IV	e	—	91	36	127	6.333	—6.333	0.4737 0.0474 1.5211	0.3—0.2
	t	—	84.667	42.333	127				
V	e	—	69	48	117	—9	9	1.0384 2.0769 3.1153	0.1—0.05
	t	—	78.0	39	117				
VI	e	—	86	55	141	—8	8	0.6808 1.3617 2.0425	0.2—0.1
	t	—	94.0	47	141				

* t . . . 0 : 2 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 5c.

TRITICUM TURGIDUM DREISCHIANUM

F₃ gen.

F_2 gen. biljke sa osje otpada / plants with awns break off		F_3 gen. osje — awns: čvrsto (1)	djelomično / partly break off (2)	otpada / break off (3)	Broj potomstava / Number of offsprings n	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	—	2	12	14	2	0.2857	0.7—0.5
	t*	—	0	14	14			
II	t	—	1	11	12	1	0.0909	0.8—0.7
	e	—	0	12	12			
III	t	—	3	19	22	3	0.4091	0.7—0.5
	e	—	0	22	22			
IV	t	—	0	17	17	0	0	1
	e	—	0	17	17			
V	t	—	1	15	16	1	0.0625	0.8—0.7
	e	—	0	16	16			
VI	t	—	3	24	27	3	0.3333	0.7—0.5
	e	—	0	27	27			

* t . . . 0 : 0 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 6.

TRITICUM TURGIDUM PSEUDO-CERVINUM

F_2 gen.

F_2 gen.		Osje — Awns			Biljaka Plants	e—t			$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
		čvrsto strong (a)	djelomično partly break off (b)	otpada break off (c)	n	(a)	(b)	(c)		
I	e	224	129	19	372	14.75	—10.5	—4.25	2.6068	0.3—0.2
	t*	209.25	139.50	23.25	372					
II	e	182	141	28	351	—15.4375	9.375	6.0625	3.4532	0.2—0.1
	t	197.4375	131.625	21.9375	351					
III	e	179	102	15	296	12.5	—9	—3.5	2.3324	0.5—0.3
	t	166.5	111	18.5	296					
IV	e	220	126	18	364	15.25	—10.5	4.75	2.935	0.3—0.2
	t	204.75	136.5	22.75	364					
V	e	168	134	26	328	—16.5	11.0	5.5	3.934	0.2—0.1
	t	184.5	123.0	20.5	328					

* t . . . 9 : 6 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 6a.

TRITICUM TURGIDUM PSEUDO-CERVINUM

F₃ gen.

F₂ gen. čvrsto osje plants with strong awns		F₃ gen. osje čvrsto awns strong (1)	F₃ gen. cijepa na (a) i (b) split into (a) and (b) (2)	F₃ gen. cijepa na (a), (b) i (c) split into (a), (b) and (c) (3)	Broj potomstava Number of offsprings n	e—t (1)	e—t (2)	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	20	111	93	224	—4.888	11.444	—6.556	2.7071	0.3—0.2
	t*	24.888	99.556	99.556	224					
II	e	17	74	91	182	—3.222	—6.889	10.111	2.3638	0.5—0.3
	t	20.222	80.889	80.889	182					
III	e	21	70	88	179	1.112	—9.556	8.444	2.1061	0.5—0.3
	t	19.888	79.556	79.556	179					
IV	e	21	109	90	220	—3.444	11.222	—7.778	2.3918	0.5—0.3
	t	24.444	97.778	97.778	220					
V	e	22	82	64	168	3.334	7.333	—10.667	2.8394	0.3—0.2
	t	18.666	74.667	74.667	168					

* t . . . 1 : 4 : 4

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 6b.

TRITICUM TURGIDUM PSEUDO-CERVINUM

F₃ gen.

F₂ gen. biljke sa osje / plants with awns break partly off		F₃ gen. osje — awns: čvrsto / strong (1)	djelomično otpada / partly break off (2)	otpada / break off (3)	Broj potomstava / Number of offsprings n	e—t (2)	e—t (3)	$\sum \frac{(e-t)^2}{t} = X^2$	P
I	e	—	92	37	129	6	—6	0.4186 0.8372 1.2558	0.3—0.2
	t*	—	86	43	129				
II	e	—	86	55	141	—8	8	0.6808 1.3617 2.0425	0.2—0.1
	t	—	94	47	141				
III	e	—	61	41	102	—7	7	0.7205 1.4411 2.1616	0.2—0.1
	t	—	68	34	102				
IV	e	—	93	33	126	9	—9	0.9642 1.9285 2.8927	0.1—0.05
	t	—	84	42	126				
V	e	—	98	36	134	8.667	—8.667	0.8408 1.6817 2.5225	0.2—0.1
	t	—	89.333	44.667	134				

* t . . . 0 : 2 : 1

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

Tabela 6c.

TRITICUM TURGIDUM PSEUDO-CERVINUM

F₃ gen.

F₂ gen. biljke sa osje — plants with awns break off		F₃ gen. osje — awns: čvrsto — strong (1)	djelomično otpada — partly break off (2)	otpada — break off (3)	Broj potomstava — Number of offsprings n	c—t (3)	$\sum \frac{(c-t)^2}{t} - X^2$	
I	e	—	2	17	19	2	0.2105	
	t*	—	0	19	19			
II	c	—	3	25	28	3	0.3214	
	t	—	0	28	28			
III	e	—	1	14	15	1	0.0666	
	t	—	0	15	15			
IV	e	—	2	16	18	2	0.2222	
	t	—	0	18	18			
V	c	—	3	23	26	3	0.3461	
	t	—	0	26	26			

* t . . . 0 : 0 : 1

©DiZbi.HAZU

©DiZbi.HAZU

STANKO L. KARAMAN

NOVI AMFIPODI PODZEMNE FAUNE GRČKE

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke od 27. VI. 1949.)

Iz Grčke je bilo poznato malo podzemnih amfipoda. Dva sam nifarga opisao g. 1933., i to *Niphargus adei* s ostrva Samotrake u sjevernom dijelu Egejskog mora i *N. graecus* iz izvora na Akrokorintu u Peloponezu (2). Nedavno sam opisao druge dvije vrste, ali ovoga puta iz najzapadnijeg dijela Male Azije, koji faunistički pripada svakako fauni bivšeg Egeisa, široke kopnene veze između Balkana i Male Azije. To su vrste *N. anatolicus* i *N. ilidžensis orientalis* (3). Uz te vrste bila je otprije poznata još vrsta *N. tauri* Schelenberg (4). iz planinskog masiva Taurus u istočnom dijelu Male Azije. Po tim se nalazima može naslućivati, da je maloazijska fauna bila nekoć usko vezana s balkanskom, vjerojatno u doba, kad nije Egejsko more dijelilo ta dva kopna. Kao novi prilog proučavanju faune bivšeg Egeisa donosim opis nove jedne vrste nifarga sa otoka Roda, pod samom obalom Male Azije. Nađen je samo jedan ♀ primjerak, ali kako je taj nalaz zoogeografski vrlo zanimljiv, a i jedini nalaz nifarga s otoka Roda, uzeo sam ga u obradu.

Druga vrsta je s otoka Zanthe u Jonskom moru, dakle sasvim na zapadu Grčke. I ona je zoogeografski vrlo značajna, jer nam daje nepobitni dokaz o negdašnjoj kopnenoj vezi donje Italije s Grčkom preko jonskih otoka. Imali smo već više kopnenih vrsta životinja, po kojima smo naslućivali tu vezu, ali je ovo prvi nalaz slatkovodnih životinja, uz to još podzemnih, kao stanovnika obaju obala.

Za ustupljeni materijal zahvaljujem dr. H. Stadler-Lohr i pok. prof. dr. Janu Versluysu u Beču.

Niphargus rhodi n. sp.

Jedna ženka 7 mm duga, s polurazvijenim oostegitima. Otok Rod, izvor nimfa u brdu Propheta (Elias?), leg. dr. H. Stadler-Lohr 2. VI. 1937.

©DiZbi.HAZU

Tijelo nije mnogo opruženo, ali kako je ovo ♀, možda je kod ♂ ipak opruženije. Antene su kratke; prva je duga kao polovina tijela. U biču I. antene ima 21. članak, dok je u biču II. antene 9 članaka. Unutarnja grana I. antene sasvim je kratka, dvočlana. Hijalini štapići nalaze se na većini članaka, i to uvijek samo po jedan; oni su kratki te iznose jedva polovinu dužine njihova članka. Nutarnja grana I. maksile duga je i uska, s dvije dlake, od kojih je izvanjska malo dulja od nutarnje, a gotovo je toliko duga, koliko i sama grana. Izvanjska grana sa 7 trnova, od kojih većina ima samo po jedan malen trn pri vrhu, dok zadnji trn ima 4. Palpus je širok i kratak, njegov bazalni dio dvaput kraći od apikalnog. Ovaj ima 6 dlaka pri vrhu, a najdulje od njih duge su kao taj članak. I palpus i nutarnja grana imaju s unutarnje strane sitne i vrlo tanke dlačice (sl. 1). Unutrašnja grana maksilipeda prelazi na dugi član palpusa na izvanjskom obodu. Na vrhu ima 4 i 5 kratkih dljetastih trnova. Ploča za drobljenje srednje je veličine, lacinia mobilis s velikim i odijeljenim palcem i 8—9 malih prstiju (sl. 4). Koksalne ploče I.—III. duže nego u bazi široke, IV. jednako široka koliko i duga, bez ureza na stražnjem rubu. V. koksalna ploča s većim i VI. s manjim prednjim proširenjem.

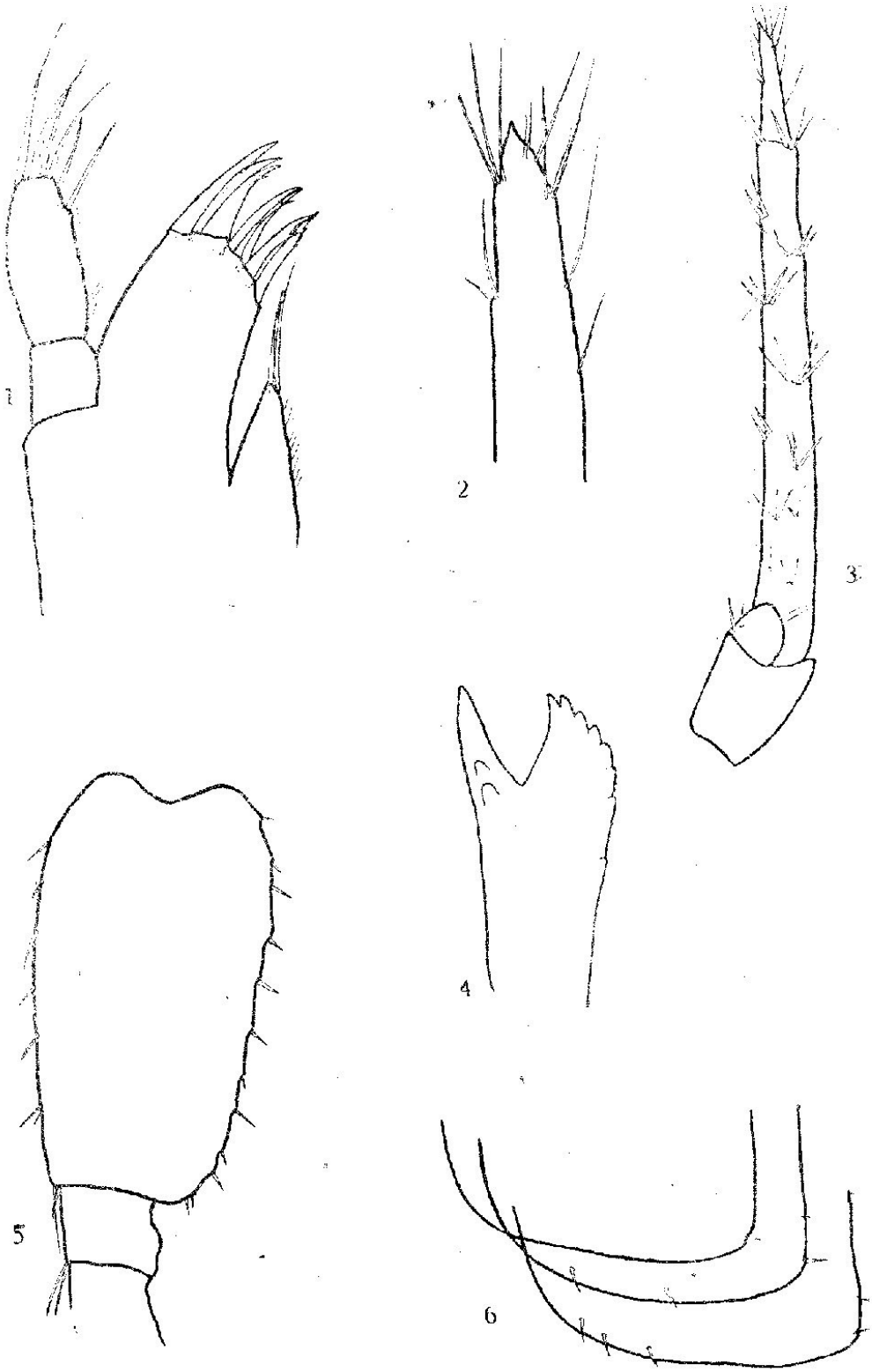
Gnatopodi su duži nego širi, palma malo nagnuta. Iza velikog palmarnog dolaze dva manja sitno nazubljena trna. Prednji dio propoda kod I. gnatopoda sa 6, kod II. sa 9 grupa dlaka (sl. 9, 10). Na leđima daktilusa I. gnatopoda ima 5 dlaka (2—1—2), na leđima II. 6 (2—1—2—1). Daktilus pereiopoda dosta je dug, s jakim trnom na nutarnjem rubu (sl. 7). Bedro pereiopoda duguljasto, kod VII. pereiopoda gotovo dvaput duže nego šire, njegov stražnji rub gotovo ravan (sl. 5). Epimere su uglaste, otraga pravokutne, sam vrh zaobljen. Donji rub II. sa dva, a III. sa tri trna (sl. 6). Kod I. i II. uropoda su obje grane jednako duge. Kod III. uropoda distalni je član produžen, ali iznosi samo 1/5 bazalnog (sl. 3). Na distalnom članku nalaze se brojne dlake (sl. 2), a na bazalnom ima dosta kratkih trnova. Nutarnja grana je sasvim malena.

Telson je malo dulji nego širok, duboko urezan, procijep u gornjoj polovini otvoren (sl. 8). Na vrhu ima 3 i 4 trna, po stranama 1—2 manja trna. Četkaste dlake malene. Pleopodi s dva retinakula. Na leđima II. pleonskog segmenta dolazi sa svake strane po jedan trn uz jednu dlaku. Oostegiti su nerazvijeni, nemaju još dlaka na obodu.

Ovaj jedini primjerak nađen je u jednom izvoru. Po tome bi ta vrsta pripadala grupi tekućih voda. I kratki hijalini štapići govore tome u prilog. O njezinim srodstvenim vezama teško je govoriti, jer imamo samo taj jedan primjerak, a i taj je ženka. Ipak se može kazati, da ta vrsta nema bližih veza s dosad poznatim maloazijskim vrstama. Vjerojatno je to jedna od vrsta južnog Balkana s malenim arealom rasprostranjenja. Ali to ne znači, da se ona ne će naći i na susjednom maloazijskom kopnu, štaviše to je i sasvim vjerojatno.

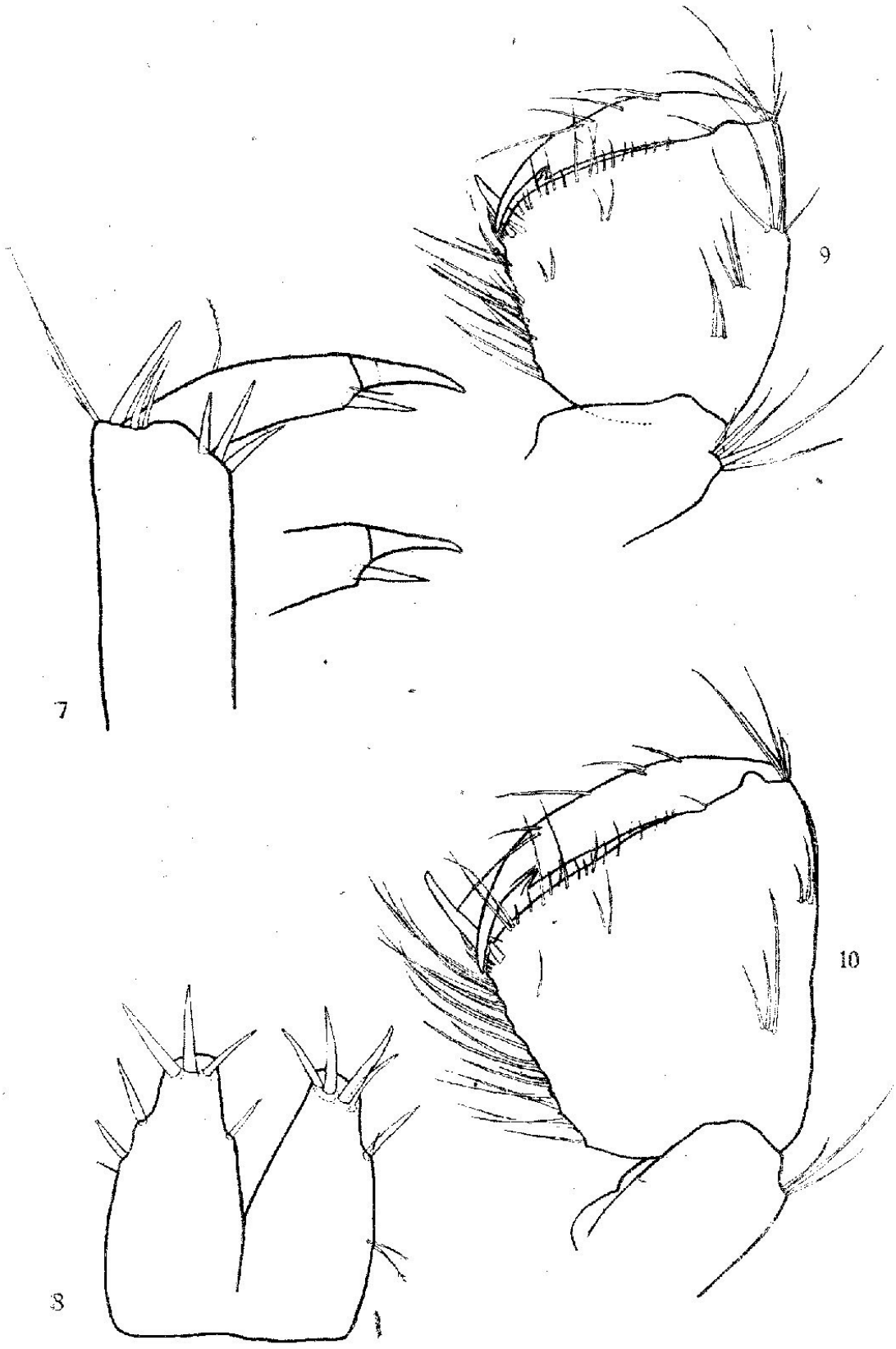
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



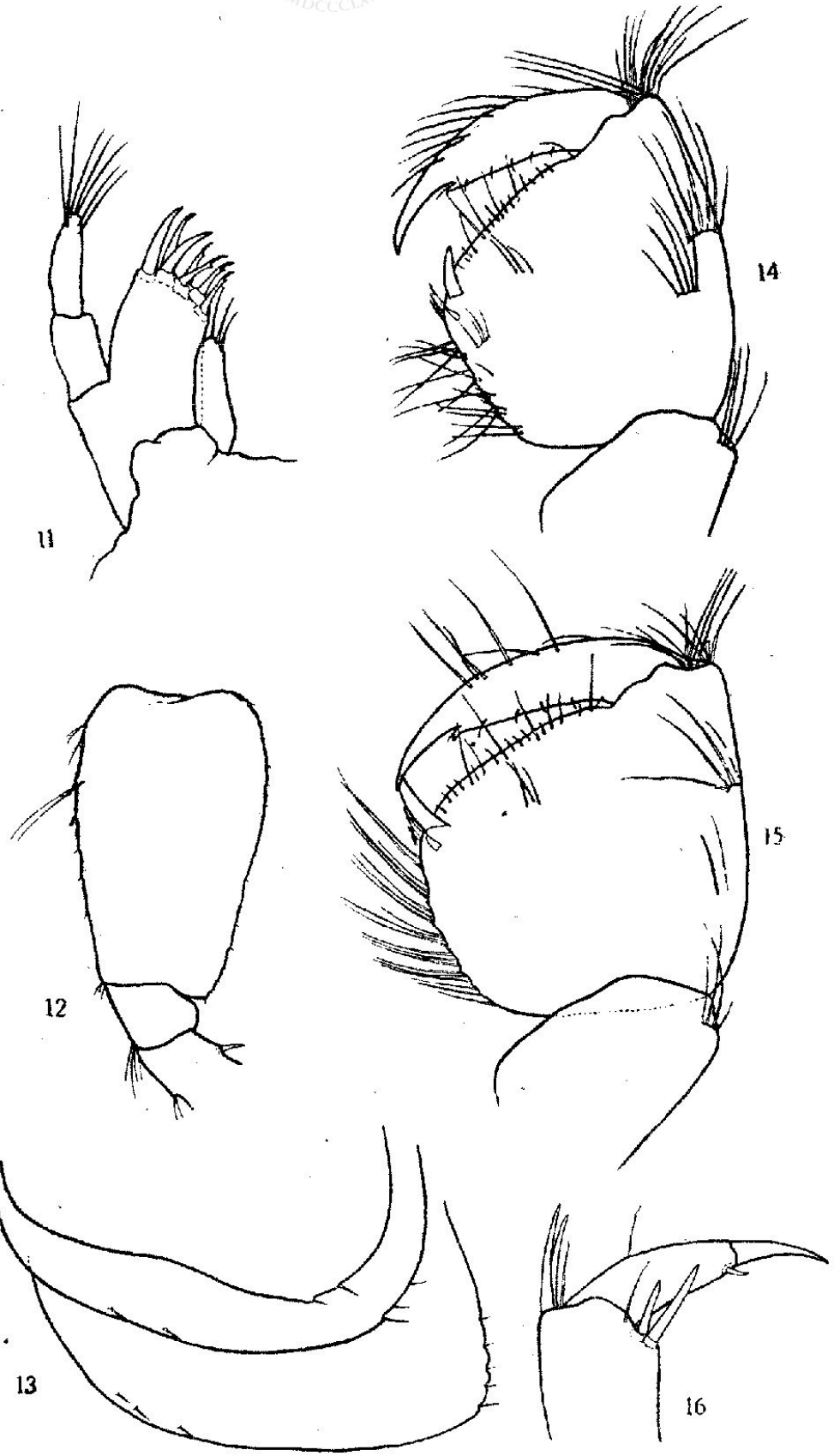
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



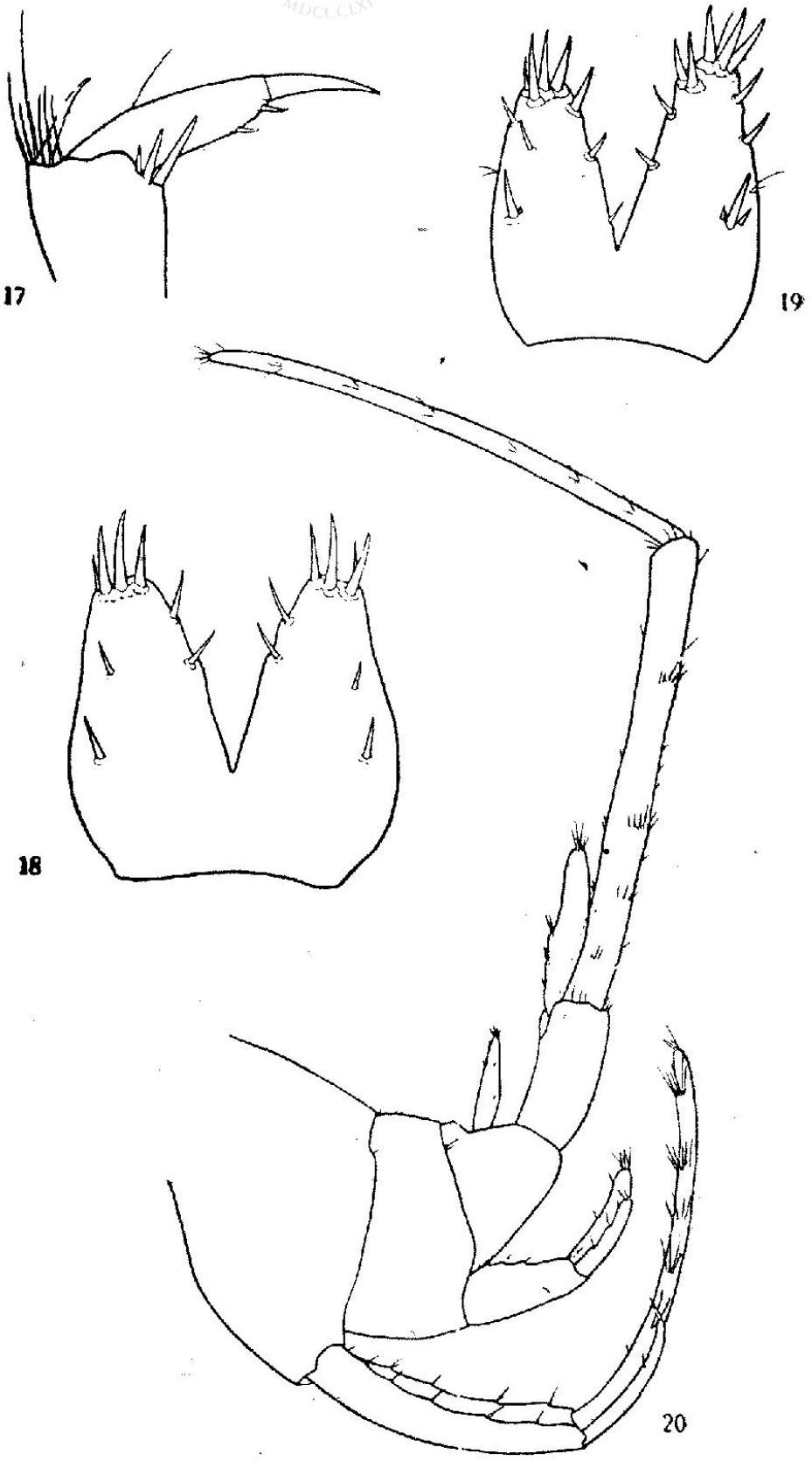
dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Niphargus longicaudatus versluysi n. ssp.

10 primjeraka dužine do 15 mm, iz izvora Skophos na otoku Zante u Jonskom moru, leg. pok. prof. dr. Jan Versluys 24.-III. 1936.

Primjerci s otoka Zante pripadaju bez sumnje talijanskoj vrsti *N. longicaudatus* Costa. Tijelo je dosta opruženo, nisko. Antene su kratke, prva jedva seže do sredine tijela. U biču jednog ♂ primjerka od 15 mm bilo je 20 članaka, u biču II. antene 10. Članci su kratki i spljošteni, hijalini štapići sasvim kratki, otprilike dugi kao 1/3 duljine članka. Oni su kraći nego što je obližnji članak širok. Nutarnja grana I. antene sasvim je kratka.

Unutrašnja grana I. maksile sa 2, rjeđe i sa 3 dlake, koje su kraće od same grane (sl. 11). Izvanjska grana s običajnih sedam trnova, od kojih kraći i jači imaju samo po jedan malen trn pri vrhu, dok dulji 2—3 trna. Kod palpusa iznosi bazalni dio više od polovine distalnog (sl. 11). Distalni članak ima pri vrhu do 6 dlaka, od kojih su najdulje jednake duljine kao i sam distalni članak. Unutrašnja grana maksilipeda kratka, seže do dugog članka palpusa samo s nutarnje strane. Na vrhu ima 3—4 kratka trna. Ploča za drobljenje srednje je veličine.

I. koksalna ploča šira nego duga, II.—IV. jednako duga kao široka, sve četiri na donjem rubu zaobljene. IV. ploča na stražnjem obodu bez ureza. Gnatopodi četvrtasti, jednako dugi koliko široki ili malo dulji. Palma osobito kod I. gnatopoda dosta nagnuta. Iza palmarnog trna dolaze na I. gnatopodu 3, na II. 3—4 mala nazubljena trna (sl. 14—15). Na leđima daktilusa dolazi 7—8 dosta dugih dlaka, i od njih su obično samo prve dvije u paru, sve ostale dolaze pojedinačno. Kod baze daktilusa dolazi cio skup dlaka. Na prednjem dijelu propoda dolaze kod I. gnatopoda 6—7, kod II. 7—9 grupa dlaka.

Daktilus pereiopoda samo s jednim slabim trnom na nutarnjem rubu. Samo su kod jednog primjerka VI. ili VII. pereiopodi imali po dva trna (sl. 16 i 17), a noge sam našao otpale u posudici. To je značajno, jer kod tipskih primjeraka iz Italije dolaze redovno na VII. pereiopodu po dva trna, dok ovdje od 10 pregledanih primjeraka samo kod jednoga. Inače je daktilus dosta dug, svakako dulji, nego što to navode Schellenberg i D'Ancona. Bedra su dosta duga, više zaobljena, samo kod najstarijih primjeraka duga, otraga sitno nazubljena (sl. 12).

I. i II. epimera su zaobljene, III. tupošiljasta, stražnji obod obilježen sitnim dlačicama (sl. 13). Na donjem rubu II.-III. ploče nalaze se 2—3 jače dlake-trna. Na leđima II. uropoda dolazi sa svake strane po grupa od 1—2 trna. Kod I. i II. uropoda je nutarnja grana uvijek dulja od izvanjske, pa i kod ♀. Kod odraslih ♂ je nutarnja grana I. uropoda dvaput dulja od izvanjske ili još dulja, kako se vidi iz priložene slike 20 jednog ♂ od 15 mm. Kod starih je ♂ i nutarnja

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

grana III. uropoda produžena (sl. 20). Drugi član III. uropoda kod starih ♂ jednako dug kao i bazalni, kod mlađih i ♀ kraći (sl. 20).

Telson do 2/3 usječen, procijep otvoren. Na vrhu svake grane dolaze od 3 do 4 kratka trna, a osim toga dolaze kratki trnovi i na izvanjskom i nutarnjem rubu, a na dva mjesta i u samoj grani (sl. 18, 19). Četkaste dlake sasvim kratke. Na izvanjskom rubu dolaze kod nekih trnovi, kod drugih opet ne dolaze (sl. 18 i 19). Telson se kod ove vrste odlikuje širokim procijepom i kratkim trnovima.

♀ sa oostegitima nije bilo u materijalu.

Od tipičnog *N. longicaudatus* iz Italije razlikuje se ova suvrsta najprije po tome, što obično nema dva trna na nutarnjem rubu daktilusa VII. pereiopoda, dok ih talijanska ima redovno. Osim toga su sami daktilusi dulji i tanji nego kod tipa, a čini se, da je i telson jače naoružan nego kod tipa. O drugim vjerojatnim razlikama ne mogu govoriti, jer mi nedostaje i uporedni materijal iz Italije. Od srodne vrste *N. cvijići* Karaman iz Zavale odvaja se već mnogo više. Ova se suvrsta kao i sam *N. longicaudatus* odlikuje dugom nutarnjom granom ♂ uropoda. Samo *N. l.* ssp. *debilis* Ruffo ima po autoru vrlo kratku nutarnju granu I. ♂ uropoda (kraću nego polovina izvanjske grane), ali ja mislim, da je to nastalo pometnjom (5).

Prema sada poznatim nalazištima *N. longicaudatus* rasprostranjen je po srednjoj i južnoj Italiji, zatim preko Jadranskog mora na ostrvu Zanthe kao ssp. *versluysi* n. ssp. i u Hercegovini kao *N. cvijići* Karaman. Vjerojatno je, da je ta grupa još više rasprostranjena, koliko u Jugoslaviji, toliko i prema istoku, u Grčkoj i njezinu otočju. Možda i *N. adei* Karaman s otoka Samotrake pripada toj grupi, i u tom slučaju mogli bismo je očekivati i u podzemnim vodama prednjeg dijela Male Azije.

LITERATURA

1. D'Ancona U.: Niphargus anticolanus n. sp., Gammaride cieco delle acque di Fiuggi, Arch. zool. italiano, Vol. XX., Napoli 1934.

2. Karaman St.: Weitere Beiträge zur Kenntnis griechischer Süsswasser-Amphipoden. Zool. Anzeiger, Vol. 105, 1934.

3. Karaman St.: Dve nove vrste podzemnih amfipoda Popovog Polja u Hercegovini. Glas Srpske Akademije nauka, Beograd.

4. Schellenberg A.: Weitere deutsche und ausländische Niphargiden. Zool. Anz. Bd. 102, 1933.

5. Ruffo S.: Studi sui crostacei anfipodi IV. Su alcune specie italiane del gen. Niphargus, Boll. Istituto di Entomologia, Bologna, Vol. IX, 1937.

Objašnjenje slikama Niphargus rhodi n. sp., ♀ od 7 mm:

Sl. 1 I. maksila.
Sl. 2 Distalni član III. uropoda.
Sl. 3 III. uropod.
Sl. 4 Lacinia mobilis mandibule.
Sl. 5 Bedro VII. pereiopoda.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Sl. 6 Epimere.
Sl. 7 Daktilus obaju VII. pereiopoda.
Sl. 8 Telson.
Sl. 9—10 I.—II. gnatopod.

Objašnjenje slikama Niphargus longicaudatus versluysi n. spp.:

Sl. 11 ♂ 15 mm, I. maksila.
Sl. 12 ♂ 15 mm, bedro VII. pereiopoda.
Sl. 13 Epimere jednog ♂ od 15 mm.
Sl. 14—15 ♂ od 12 mm, I.—II. gnatopod.
Sl. 16 ♂ 15 mm, daktilus VII. pereiopoda.
Sl. 17 Daktilus VI. ili VII. pereiopoda.
Sl. 18 ♂ od 15 mm, telson.
Sl. 19 ♂ od 13 mm, telson.
Sl. 20 Stražnji dio tijela jednog ♂ od 15 mm, sa jako produženom nut. granom I. uropoda i jednako produženom nut. granom III. uropoda.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

MILAN HERAK

LADINIČKE DASYCLADACEAE JUGOSLAVIJE I NJIHOVO STRATIGRAFSKO ZNAČENJE

(Sa 4 table)

(Primljeno u sjednici Prirodoslovno-medicinskog odjela od 27. VI. 49.)

1. UVOD

Vapnene alge iz skupine *Dasycladaceae (Siphoneae verticillatae)* zauzimlju danas vrlo važno mjesto ne samo na području stratigrafije, nego i u paleobotanici, gdje predstavljaju jednu zaokruženu cjelinu.

Paleontološko značenje predstavnika ove skupine vrlo je veliko, što je i razumljivo, kada znamo, da je broj fosilnih oblika mnogo veći od broja recentnih oblika. Na deset rodova, koji su zastupani isključivo samo recentnim vrstama, dolazi pedeset i osam rodova, koji su zastupani pored recentnih i fosilnim vrstama ili čak isključivo fosilnim vrstama. Stoga je razumljivo, da se prava slika o toj skupini vapnenih alga mogla stvoriti tek na temelju komparativnog studija recentnih i fosilnih oblika. Taj zadatak izvršio je J. P i a, koji se u toku cijelog svojeg naučnog djelovanja uvijek nanovo vraćao ovoj malenoj, ali zanimljivoj skupini. On je prikazao njezino ustrojstvo, razvoj i filogenetske odnose, a posebno je naglasio njezinu važnost za geologiju, bilo u smislu provodnosti, ili pak u smislu litogeneze.

Danas se *Dasycladaceae (Siphoneae verticillatae)* uzimaju kao posebna skupina u redu *Siphonocladiales*. Premda se neki fosilni oblici u znatnoj mjeri razlikuju od recentnih oblika, ipak im je osnovna građa jednaka, te ne može biti sumnje u njihovu genetsku povezanost. Zajedničko im je svojstvo, da im se talusi sastoje od polienergidnih stanica duguljastog oblika. Od tih matičnih stanica odvajaju se na sve strane ogranci, koji vrlo često zauzimaju pršljenasti položaj. Na podlogu su pričvršćene rizoidom. Razmnažaju se spolno (gametama), dok nespolne rasplodne stanice, kako ističe P i a (lit. 16.), nisu ustanovljene. Kod mnogih je oblika sama membrana inkrustirana vapnencem, dok je kod većine fosilnih oblika tik uz membranu, ili nešto dalje od nje, stvoren vapneni ovoj, koji okru-

©DiZbi.HAZU

žuje matičnu stanicu. Kod mnogih oblika prodiru pršljenasti ogranci kroz vapneni ovoj i nastavljaju se izvan njega u tanke asimilatore. Kod drugih pak nema asimilatora, a pore su prema vani zatvorene opnama. Taloženje vapnenog ovoja dovodi se u vezu s degeneracijom membrane pršljenastih ogranaka, te se zbog toga pojedini slojevi membrane odljušte i oviju sluzi, u kojoj se tada taloži vapnenac. Važnost vapnenog ovoja za život same alge dosta je velika, jer on služi kao potporanj talusu, koji nema unutarnjeg potpornja u vidu poprečnih membrana, a ujedno štiti mekane dijelove biljke od štetnih izvanjskih utjecaja. Vapneni ovoj često nije homogen, već je razdijeljen u pojedine prstenove, a to očito služi gipkosti sesilnog talusa. Posebno je važan vapneni ovoj za istraživanje fosilnih oblika, jer je to jedini ostatak alge, koji je fosilno sačuvan. On nam često posvema dostaje da rekonstruiramo morfološke karakteristike oblika, od kojega potječe. Treba samo da bude orijentirano brušen, da bismo mogli rekonstruirati oblik matične stanice, a isto tako i oblik, broj i poredaj pora.

Poredbeni studij fosilnih i recentnih oblika pokazao je, da se i sama organizacija oblika postepeno mijenjala. Tako su rasplodni organi (gametangiji) kod primitivnih oblika nastajali u samoj matičnoj stanici alge, koja je bila relativno šira, dok kod naprednijih oblika nastaju rasplodni organi ili u pojedinim pršljenastim ograncima ili na njima kao autonomna tijela. U njemačkoj se literaturi govori isključivo o sporangijima, kada se spominju rasplodni organi dasikladaceja. Ali kako se danas pod izrazom sporangij razumijeva ona tvorevina, koja proizvodi nespolne rasplodne stanice zvane spore, a ne gamete, kao u slučaju dasikladaceja, ispravnije je u ovom slučaju govoriti o gametangiju.

Morfološke karakteristike fosilnih dasikladaceja, uz ontogenetski razvitak recentnih oblika, omogućile su upoznavanje bitnih filogenetskih odnosa i stvaranje filogenetskog stabla, kojemu nedostaju još mnoge pojedinosti, ali koje ipak pruža osnovni uvid u srodstvene odnose među dasikladacejama (vidi P i a 13., str. 190). Istraživanje filogenetskih odnosa dasikladaceja nešto je olakšano zbog lake primjene biogenetskog temeljnog zakona o ponavljanju pojedinih filogenetskih stadija u toku ontogenetskog razvitka. Razlog je tomu, što kod njih ontogenetski razvoj traje relativno dugo i prelazi stadije, koji se podudaraju s primitivnim oblicima iz geološke prošlosti. Iz zigote izraste najprije vegetativno tijelo. Ono je sterilno i služi samo za asimilaciju i nakupljanje rezervnih tvari, koje se nakon nekoga vremena nakupe na bazalnom dijelu vegetativnog tijela, dok ostali dio talusa ugine. Nakon toga izraste nanovo sterilni talus s istom svrhom i istom sudbinom. To se ponavlja nekoliko puta, dok napokon ne izraste fertilni talus, koji će producirati rasplodne stanice. Ova sterilna vegetativna tijela, koja nastaju prije stvaranja fertilnog talusa, smatraju se za ontogenetske stadije, koji odgovaraju pojedinim filogenetskim stadijima u razvoju dasikladaceja. S tim u vezi

©DiZbi.HAZU

opaža se kod nekih odraslih oblika, da stariji ogranci, t. j. oni koji se nalaze na bazi talusa, pokazuju primitivniju građu od mlađih, koji se nalaze na vrhu talusa. Prema tome ti oblici nose sa sobom jedan dio svoje filogenetske prošlosti.

Danas su *Dasycladaceae* pretežno tropski oblici, a u umjerenom pojasu dolaze tek pojedini rodovi (na pr. *Dasycladus* i *Acetabularia* u Sredozemnom području i Jadranu). One su isključivi stanovnici mora. Zbog velike potrebe svijetla za asimilaciju dolaze one samo u manjim dubljinama. Takve su bile i u geološkoj prošlosti, pa ih u onim formacijama, koje su se odlikovale toplijom klimom, nalazimo u veoma velikom broju i to samo u neritskom pojasu. Prema tome nam *Dasycladaceae* mogu poslužiti kao facijelni fosili i kao klimatski indikatori. Bilo je nadalje oblika, kojih je rasprostranjenost bila dosta velika, a trajanje kratko, pa danas njihovi fosilni ostaci imaju provodnu vrijednost za pojedine formacije (*Mizzia velebitana* za perm, *Diplopora annulata* i *Teutloporella herculea* za ladinik i t. d.). Napokon možemo spomenuti i njihovo litogenetsko značenje, jer su mnoge veoma debele naslage vapnenca i dolomita, osobito u trijasu, nastale uz znatno sudjelovanje ovih vapnenih alga (sarlski dolomit, šlernski dolomit, ezinski vapnenac i t. d.).

2. GEOLOŠKI PREGLED NALAZIŠTA

Već je P i a u svoje vrijeme istakao, da se Dinarske planine pored Alpa mogu smatrati za klasične s obzirom na rasprostranjenost i raznovrsnost dasikladaceja. To se osobito može reći za trijaske oblike i to u prvom redu za anizik, u kojem je P i a sakupio bogatu floru vapnenih alga (14. i 19.). U ladiniku je naprotiv broj oblika mnogo manji, ali ipak još nije tako malen, kao što se općenito misli.

Nalazišta ladiničkih diplopornih vapnenaca i dolomita u području naših planina vrlo su mnogobrojna. No budući da je njihov stratigrafski položaj redovno dosta jasno odreden, a i zbog malenog broja fosilnih ostataka, njima se nitko nije pobliže pozabavio. Jedini je P i a odredio florne elemente nekih naših ladiničkih nalazišta. Među njima se osobito ističe nalazište na podnožju Crnopca, odakle potječu primjerci, na temelju kojih je P i a postavio vrstu *Kantia dolomitica*, koju je kasnije pripojio vrsti *Diplopora annulata* ostavivši joj karakter varijeteta.

Pojedini uzorci ladiničkog diplopornog vapnenca, koji su danas pohranjeni u Geološko-paleontološkom muzeju u Zagrebu, Geološko-paleontološkom zavodu Sveučilišta u Zagrebu, Prirodnjačkom muzeju u Beogradu i Prirodoslovnom muzeju u Beču, omogućili su mi da se osvrnem na glavne oblike našega ladinika zbog utvrđivanja njihove horizontalne i vertikalne rasprostranjenosti i njihova geološkog značenja. Tom prilikom objašnjeni su i neki stratigrafski problemi u vezi s našim ladiničkim sedimentima, što će moći korisno poslužiti kod daljih terenskih istraživanja.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Uzorci, kojima sam raspolagao pri istraživanju, potječu iz sjevernog i južnog Velebita, Dalmatinske Zagore, Krndije, Igmanplanine i okolice Durmitora. Ovdje ću dati kratak geološki prikaz svih nalazišta s eventualnim promjenama na nekim nalazištima, koje možemo unijeti na temelju određenih dasikladaceja.

Sjeverni Velebit.

U ovom području nađeni su uzorci vapnenih alga u okolici Grgina brijega iznad Jadovna i na Debeljaku. Alge okolice Grgina brijega skupljene su prilikom jedne ekskurzije pod vodstvom prof. dr. M. Salopeka, doduše na sekundarnom ležištu, ali u okviru zone diplopornih vapnenaca. Njihov transport nije bio dalek, jer ti inače vrlo osjetljivi skeleti alga nisu gotovo ništa oštećeni. Alge Debeljaka našao je ravnatelj Geološko-paleontološkog muzeja u Zagrebu dr. J. Poljak.

Na geološke odnose toga područja osvrću se među ostalima Salopek (24) i Koch (8). Salopek iznosi slijed trijaskih naslaga, specijalno okolice Donjeg Pazarišta, ističući, da trijas tu počinje tanko uslojenim tamnosivim i crnim škriljavcima, koji se izmjenjuju s debljim vrstama vapnenih lapora i pješčenjaka. Samo na jednom mjestu, i to između Stolice i Gredine, dolaze debelo uslojeni, modrušastosivi, laporasti vapnenci s cefalopodima. Zatim dolaze ponajviše pločasti tamni vapnenci, u kojima ima kvrga i crvenih šara, a kod Modre Ploče također i uložaka »pietra verde«. Na njih se nastavljaju diploporni vapnenci, zatim rabeljske naslage i konačno norički glavni dolomit.

U gornjem dijelu škriljavo-pješčenjačke serije Salopek je našao faunu amonita, koja po njemu odgovara granici između buhenštajnskih i vengenskih naslaga. Sama škriljavo-pješčenjačka serija međutim zastupa po njemu čitav kompleks buhenštajnskih naslaga i donji dio vengenskih naslaga, dok vapnenci s uloščima »pietra verde« predstavljaju ostali dio vengenskih naslaga. Diploporni vapnenci prema tome odgovaraju kasijanskim naslagama. S tim u vezi Salopek ističe, da je facijelni odnos buhenštajnskih i vengenskih naslaga okolice Donjeg Pazarišta upravo obrnut od onoga u Južnim Alpama. S obzirom na tektonske odnose čitavoga toga područja navedena stratigrafska razdioba čini se posve uvjerljiva.

Unatoč tome je kasnije Koch (8.) stratigrafsku razdiobu buhenštajnskih i vengenskih naslaga proveo očito samo na temelju facijelne sličnosti naših sedimenata s onima iz Južnih Alpa, ne obazirajući se kod toga na tektonske odnose terena, pa je tamne škriljavce proglasio vengenskima, a vapnence s »pietra verde« buhenštajnskima. Ali takvu razdiobu trebalo je dovesti u sklad s tektonskim odnosima terena, jer je u tom slučaju nerazumljivo, kako bi buhenštajnski vapnenci mogli dospjeti između vengenskih i

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

kasijanskih naslaga, a da nenormalni odnos tih naslaga ne bude s tektonske strane jasno izražen, što u ovom slučaju nije. To je razlog, zašto Kochova interpretacija nije uvjerljiva.

Ovo je trebalo istaknuti zbog toga, što su upravo jasni stratigrafski odnosi čitave ove zone osobito značajni za problematiku, o kojoj će još biti govora kod vrste *Diplopora annulatissima*. Ali najvažnija je kod toga neosporna činjenica, da diploporni vapnenci već i po samom stratigrafskom položaju pripadaju ladiniku i da najveći njihov dio predstavlja ekvivalente kasijanskih naslaga.

U uzorcima diplopornog vapnenca iz područja Grgina brijega zastupani su ovi oblici:

Diplopora annulata f. *trichophora*
Diplopora annulatissima
Teutloporella vicentina
Solenopora sp. *(Rhodophyceae)*

Protiv svih očekivanja pokazalo se, da na ovom nalazištu uz vrstu *Diplopora annulata* dolazi i *Diplopora annulatissima* i to, što naročito treba istaći, u istom kamenom uzorku. *Teutloporella vicentina* i *Solenopora* dolaze tek sporadično. Vapnenac, u kojem se nalaze skeleti alga ima svijetlosivu boju, a na površini je istrošen tako, da vapneni skeleti dolaze jasno do izražaja, te se neke vrste mogu i makroskopski odrediti, što se inače rijetko događa.

U svijetlom vapnencu Debeljaka sigurno je određena samo *Diplopora annulata* f. *trichophora*. Čini se, da dolazi i *Diplopora annulatissima*, ali nije mikroskopski konstatirana.

Od ostalih fosila u zoni diplopornih vapnenaca Sjevernog Velebita navodi K o c h ostatke koralja, amonita i puževa (8.).

Južni Velebit.

U Južnom Velebitu nađeni su ostaci alga između Malog Halana i Smolčić vrha, Malog Halana i Sv. Roka i na podnožju Crnopca. Na ovom posljednjem nalazištu zastupana je samo *Diplopora annulata* var. *dolomitica* i to velikim brojem tipičnih primjeraka.

Na nalazištu Mali Halan — Sv. Rok spominje P i a vrstu *Diplopora annulata* (14. Tab. I, Fig. 5. i 6.), dok oblik na Tab. I., Fig. 7. istog djela, kao što će se kasnije vidjeti, pripada vrsti *Diplopora annulatissima*.

Na nalazištu Mali Halan—Smolčić vrh zastupana je u velikom broju vrsta *Diplopora annulatissima* i to od najtipičnijih primjeraka, koji se posve podudaraju s alpskim oblicima, do manje tipičnih, o kojima će još biti govora, a za koje se prije držalo, da pripadaju vrsti *Diplopora annulata*. Osim toga s ovog nalazišta P i a spominje (13. Tab. V, Fig. 27.) vrstu *Diplopora annulata* f. *vesiculifera*.

Sva se ova tri nalazišta Južnog Velebita nalaze u kontinuiranoj zoni srednjega trijasa, u kojoj još zasad ladinički kat nije odvojen

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

od anizičkoga, iako se ladinički diploporni vapnenac po svojim svojstvima podudara s naprijed opisanim nalazištima Sjevernog Velebita. Koch (6.) navodi, da je sloj diplopornog vapnenca veoma debeo, te da se na njega nadovezuje oolitični klimenta vapnenac. Prema dosadašnjem iskustvu takvi bi odnosi bili dosta neprirodni, jer je ladinički diploporni vapnenac, gdjegod je kod nas dosad nađen, predstavljao završni član ladinika. Stoga će biti potrebno razlučiti anizičku zonu od ladiničke, da bi se mogao jasno odrediti njihov odnos prema ostalim zonama trijasa.

Dalmatinska Zagora.

U području sjeverozapadno od Knina nalazi se dosta široka zona svijetlog vapnenca u izmjeni s dolomitom. Ona se pruža od Radljevca preko Rašula, Debelog brda, Medvjeđaka, Otona i Pađena prema dolini Zrmanje. Pored toga dosta široka zona istih sedimenata nalazi se sjeverno i sjeveroistočno od polja Plavno na Samarici, Orlovici i t. d. Jedna i druga zona predstavljaju završne članove trijaskog prodora, a dolaze neposredno iza buhenštajnskih i vengenskih naslaga.

Poznavajući stratigrafske odnose u trijasu područja Dinarida, nameće nam se zaključak, da spomenuti svijetli vapnenci i dolomiti predstavljaju t. zv. ladiničke diploporne vapnence i dolomite, kakve poznajemo i s drugih nalazišta (Donje Pazarište, Velika Popina, Bruvno, Mazin i t. d.). Pa ipak sve do danas nisu bili ti sedimenti potpuno stratigrafski objašnjeni, o čemu najbolje svjedoči njihova specifična oznaka »Debelo brdo« vapnenac (i dolomit).

Glavni razlog za nejasni položaj tih sedimenata sastojao se u tom, što sve do novijega doba nije u njima određena ni jedna vrsta, koja bi omogućila sigurno određivanje starosti tih sedimenata. Naprotiv poznata je već odavna fauna, koja se sastoji od srednje- i gornjotrijaskih vrsta.

Schubert se godine 1909. osvrće na tu faunu u raspravi »Das Trias- und Juragebiet im Nordwesten von Knin (Dalmatien)«, ali ne dolazi do nekog određenog zaključka, nego na str. 77. kaže za spomenute sedimente: »Ob dieser namentlich gegen Westen — bei Pađene, sich sehr verbreiternde Gesteinszug — lediglich dem Cassianer Niveau oder auch teilweise noch der karnischen oder norischen Stufe entspricht, konnte bisher nicht entschieden werden.« Iste godine u »Führer durch Dalmatien« na str. 118. kaže: »Über das Alter dieser weissen Debelobrdokalke sei bemerkt, dass sie über Wengener Schichten lagern, also mindestens teilweise dem Cassianer Niveau entsprechen, möglicherweise sogar nur diesem, das hier dann mächtig entwickelt wäre.«

Vidi se dakle, da je sam položaj spomenutih sedimenata poticao Schuberta, da ih pribroji kasijanskom nivou, ali vjerojatno pod dojmom miješane faune napušta tu ideju i u karti Knin—Ervenik,

©DiZbi.HAZU

koju je završio 1912. godine, naziva spomenute sedimente »Kalke der karnischen Stufe« i »Dolomite der karnischen Stufe«.

I K e r n e r u tumaču Schubertovoj karti, koji je objavljen 1920. g., naziva spomenute sedimente karničkima, ali pretpostavlja, da barem jedan njihov dio predstavlja ekvivalent kasijanskih naslaga. Dokaza za to, osim samog tektonskog položaja, ne navodi ni on. Spominje samo faunu srednjetrijaskih i gornjotrijaskih vrsta. Od srednjetrijaskih vrsta navodi: *Terebratula (Coenothyris) vulgaris, Spirigera trigonella* i *Spirigerina fragilis*. Od gornjotrijaskih oblika navodi: *Spirigera quadricostata, Pecten margheritae, Hinnites* cfr. *denticostatus, Chemnitzia subcolumnaris, Pleurotomaria johannis austriae* i *Pleurotomaria* cfr. *delicata*.

Ni jedna od navedenih vrsta nije toliko karakteristična, da bi mogla riješiti stratigrafsku pripadnost zone, u kojoj je nađena. Kod Strmice je, navodno, nađena u tamnim laporima i *Myophoria kefersteini;* karakteristični fosil za rabeljske naslage, ali sve kad bi taj nalaz zaista i bio točan, još uvijek ne može biti mjerodavan za vapneno-dolomitičnu seriju, koja nema nikakve veze sa spomenutim laporom.

Danas međutim raspolažemo sigurnim dokumentima za rješenje starosti »Debelo brdo« vapnenca (i dolomita). To su diplopore, koje su nađene kod Martić sela (u karti pogrešno stoji Marić) i na zapadnom pobočju polja Plavno na putu istočno od Crnog vrha.

Prvi uzorak s algama našao je K i t t l kod Martić sela, a u njemu je P i a odredio vrstu *Diplopora annulata* (13.). Ali P i a tom prilikom ne ulazi u odnos toga nalazišta sa čitavom zonom »Debelo brdo« vapnenca. U našem uzorku od Martića zastupana je također vrsta *Diplopora annulata* f. *trichophora,* sigurni karakteristični fosil za ladiničke naslage. No pored toga čini se, da tu dolazi i *Teutloporella herculea* kao i *Teutloporella*(?) *tenuis*.

Uzorci s nalazišta istočno od Crnoga vrha također sadržavaju vrstu *Diplopora annulata* f. *trichophora*.

Vapnenci nalazišta kod Martića u kontaktu su s jedne strane s vengenskim naslagama, a s druge strane s jurskim naslagama, dok su vapnenci ispod Crnog vrha prema rubu polja u rasjednom kontaktu s verfenskim naslagama, a prema Crnom vrhu graniče s jurskim vapnencima.

Iz svega toga se jasno vidi, da »Debelo brdo« vapnenci (i dolomiti) nisu ništa drugo nego ladinički diploporni vapnenci, koji s isto takvim sedimentima doline Zrmanje (spominje ih K o c h 5.) tvore jednu cjelinu.

U ispitivanom uzorku, koji potječe s vrela Zrmanje, zastupana je isključivo i u velikom broju primjeraka vrsta *Diplopora annulata* f. *trichophora* i *Diplopora annulata* f. *vesiculifera*.

I u zoni vapnenaca sjeverno od Muća (na putu Muć—Ogorje), koju K e r n e r (4.) naziva Gyroporellen- und Brachiopodenkalk, spominje P i a (13.) vrstu *Diplopora annulata*.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Krndija.

Na Planini, iznad doline Hercegovca potoka u Krndiji leže tamni, gotovo crni vapnenci s kalcitnim žicama i prerezima alga, izravno na tinjčevim škriljavcima u obliku krpa. Isti vapnenci, ali bez alga, dolaze i na drugim mjestima u području Hercegovca i Tisovca potoka, a tamo im u krovu dolazi norički dolomit (23). Razumljivo je, da kraj ovakvog odnosa slojeva i nedostatka sigurnih provodnih okamina, nije bilo lako odrediti stratigrafsku pripadnost ovoga vapnenca, koji predstavlja najstarije slojeve trijasa u ovom području. P o l j a k se najprije odlučio za anizik, na temelju ostataka alge, koju je odredio kao vrstu *Diplopora triasina*. Takav je zaključak tada bio dosta vjerojatan, jer su na obali Vođinačkog potoka nađeni ladinički slojevi, koji ne pokazuju nikakvu facijelnu srodnost s ovim vapnencima. Kad sam međutim pribavio potrebnu literaturu o vapnenim algama, bilo mi je moguće da revidiram ostatke spomenutih alga. Tom se prilikom pokazalo, da se ne radi o vrsti *Diplopora triasina*, već o vrsti *Teutloporella herculea*, provodnom fosilu za ladinik, i to o onom obliku, koji je najprije bio opisan kao *Teutloporella gigantea*, a kasnije je ujedinjen s vrstom *Teutloporella herculea*. Prema tome crni vapnenci pripadaju ladiniku.

Igman planina.

Na putu, koji vodi od Ilidža prema vrhu Igman planine, sakupio je K i t t l nekoliko uzoraka vapnenca, u kojima je P i a odredio (19.) vrstu *Diplopora annulata* f. *trichophora*. Granica toga vapnenca još nije utvrđena, a i ostali geološki odnosi čekaju svoje objašnjenje.

Okolica Durmitora.

Nalazište vapnenih alga nosi oznaku Koprivnjača na putu prema Crkvičkom Polju. Materijal za obradu poslao mi je Z. B e š i ć iz Beograda, na čemu sam mu zahvalan. On o samom nalazištu kaže: »... kada se pođe prema Crkvičkom Polju, onda se na putu sretaju i jasno stratifikovani i bankoviti krečnjaci s izrazitim pravcem pada prema severoistoku. U ovim bankovitim krečnjacima javljaju se mnogobrojne cevčice od krečnjačkih alga, koje se mogu naći i u istom krečnjačkom komadu u kome se nalaze i gastropodski ostaci. Takvih primeraka ima i u sakupljenoj zbirci (Tabla IV, slika 2). Ove alge pripadaju najverovatnije vrsti *Diplopora annulata*, ali se ja nisam detaljnije bavio njihovom odredbom i primerci su u zbirci označeni sa imenom gornje vrste pod znakom pitanja.« (2. str. 63.).

Orijentirani izbrusci materijala, koji mi je poslao B e š i ć, pokazali su, da je Bešićeva sumnja, koju je izrazio upitnikom kraj oznake vrste, bila opravdana, jer se, barem u materijalu, koji je stajao meni na raspolaganju, ne radi o vrsti *Diplopora annulata*, nego o vrsti *Teutloporella herculea*. Ali sa stratigrafske strane to ne dovodi ni do kakvih promjena, jer su obadvije vrste tipični

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

ladinički fosili, koji samo potvrđuju ladiničku starost, do koje je već B e š i ć došao određivanjem gastropoda (*Omphaloptycha aldrovandii, O. aldrovandii* sp., *O. irritata* sp., *Omphaloptycha* sp. ind., *Undularia (Toxoconcha) brocchii).*

3. MORFOLOŠKI PRIKAZ VRSTA

Točno određivanje dasikladaceja možemo izvršiti samo onda, ako imamo orijentirano izbrušene dijelove skeleta, na temelju kojih možemo rekonstruirati opći oblik skeleta i ustanoviti potrebne podatke, a ti su: promjer cilindra, anulacija, udaljenost jednog pršljena od drugog, debljina i visina prstenova (ako ih ima), oblik pora (kanalića) i njihov međusobni odnos (smještaj bez reda, u pršljenovima i snopićima), rasplodni organi i t. d. Jedino ono određivanje može se smatrati kao točno, gdje su uzeta u obzir sva, ili barem većina, od navedenih svojstava (rasplodni organi se tek rijetko mogu ustanoviti). Svaki drugi postupak može dovesti do krivih rezultata, jer su neka od navedenih svojstava slična među različitim vrstama, ili su razlike tako malene, da je pomoću njih teško odrediti neku vrstu, osobito kada se ima na umu, da će se možda na temelju te vrste zaključiti o starosti neke serije slojeva.

Ali ni na temelju orijentirano brušenih prereza nije uvijek lako specifički odrediti pojedine oblike. Pritom treba uvijek imati na umu, koja su svojstva bitna, a koja su tek posljedica adaptacije, zatim koja su više, a koja manje zavisna od ekoloških uvjeta. Kada međutim na temelju izbrusaka rekonstruiramo opći oblik skeleta, zatim oblik i položaj kanalića u stijenci skeleta (kroz koje su za života alge prolazili pršljenasti ogranci), onda će određivanje biti relativno lako, jer gotovo za svaku vrstu dasikladaceja postoje rekonstrukcije (12. i 13.), kojima možemo komparirati našu rekonstrukciju i tako odrediti vrstu. Kod toga treba imati na umu, da rekonstrukcije, izrađene na temelju poznavanja malenog broja primjeraka, ne moraju izražavati prosjek svojstava te vrste, kao što bi trebalo da bude, već izražavaju možda ekstremna svojstva te vrste, a to zavisi o tome, kakvi su bili prvi primjerci, na temelju kojih je rekonstrukcija izrađena.

Od naprijed navedenih svojstava, koja treba ustanoviti, ako želimo točno odrediti neku vrstu, najvažnije su pore, odnosno kanalići u vapnenoj stijenci. Oni nam pokazuju oblik i položaj pršljenastih ogranaka za života alge, a o tom obliku i položaju zavisi čitav niz ostalih svojstava. Opći promjer sam za sebe, zbog varijabilnosti, nema većeg značenja, ali ako se promatra zajedno s debljinom i visinom prstena, te s kanalićima, kroz koje su prolazili pršljenasti ogranci, može nam i on znatno olakšati određivanje neke vrste.

P i a navodi (13. str. 167), da zarezi između pojedinih prstenova kod vrste *Diplopora annulatissima* idu vrlo duboko do blizu same matične stanice, te je vapnena stijenka na tom mjestu

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

vrlo tanka, dok kod vrste *Diplopora annulata* ti zarezi ne idu tako duboko, pa je stijenka skeleta na tom mjestu deblja. Tom se svojstvu dakle pridaje neko sistematsko značenje. Ali promotrimo li reprodukcije naših primjeraka i mnoge prijašnje reprodukcije jedne i druge vrste, vidjet ćemo, da su kod mnogih najtipičnijih primjeraka vrste *Diplopora annulata* zarezi među prstenovima duboki, a vapnena stijenka na tim mjestima tanka. Naprotiv kod nekih primjeraka, koje smo pribrojili vrsti *Diplopora annulatissima,* zarezi među prstenovima nisu tako duboki, pa je i vapnena stijenka na njihovoj bazi nešto deblja. Što više ni na čstom individuu zarezi nisu uvijek jednako duboki. Prema tome tom svojstvu ne možemo pridati sistematsko značenje, po kojem bi se razlikovale navedene dvije vrste. To je i razumljivo, jer se zapravo radi o svojstvu alge, koje zavisi ne samo od organizma (količina sluzi na površini i sposobnost taloženja vapnenca), nego i od količine otopljenog vapnenca u vodi, u kojoj je ta alga živjela.

Ali ima jedno svojstvo, koje sa sistematske strane zaslužuje nešto veću pažnju, nego mu se dosada pridavalo, osobito kod navedenih vrsta roda *Diplopora*. To je broj pršljenova u jednom prstenu. Kod vrste *Diplopora annulatissima* bili su odnosi u tom pravcu već i dosada potpuno jasni. Kod te vrste u svakom prstenu dolazi samo jedan pršljen. Izuzeci od tog pravila dosada nisu zapaženi. Kod vrste *Diplopora annulata* odnosi su međutim nešto drukčiji. Prema dosadašnjim opisima toj vrsti pripadaju oblici s jednim, dva, tri i više pršljenastih ogranaka u jednom prstenu. Tako su vrsti *Diplopora annulata* pribrojeni i neki primjerci, koji imaju isključivo samo po jedan pršljen u svakom prstenu (13. Tab. V, Fig. 13; 14. Tab. I, Fig. 7.). Kod opisa vrste vidjet ćemo, da nema pravog razloga, zašto bismo te primjerke još i dalje pribrajali vrsti *Diplopora annulata.* Međutim kod tipičnih predstavnika vrste *Diplopora annulata* nema ni jednog primjerka, koji bi sadržavao po jedan pršljen u svakom prstenu. U slučajevima, kada takvi prstenovi postoje, onda su oni uvijek u izmjeni s prstenovima, koji sadržavaju više pršljenova. Prema tome prstenovi s jednim pršljenom predstavljaju kod vrste *Diplopora annulatissima* pravilo, koje je zasad bez izuzetka, a kod vrste *Diplopora annulata* izuzetak, koji možemo naći kod nekih individua, ali samo među prstenovima s više pršljenova. Takav slučaj imamo i u materijalu s Grgina brijega, područja Malog Halana i t. d.

Rod: *Diplopora* Schafh. 1863

Rod *Diplopora* poznat je već odavno. No istom 1920. g. precizirao je Pia njegove osnovne karakteristike (13.). Prema tom posljednjem shvaćanju rod *Diplopora* obuhvata sve metaspondilne (odnosno metaverticilatne) *Dasycladaceae*, dakle oblike, gdje su ogranci poređani u pršljenove i to u snopićima od više ogranaka. Ostala svojstva znatno variraju kod pojedinih vrsta. Tako kod vrste

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Diplopora phanerospora nema anulacije (skelet rastavljen u prstenove, segmente), koja je jasno izražena kod većine vrsta ovoga roda. Oblik kanalića također je varijabilan, a vrlo je važan, jer pripada osnovnim karakteristikama pojedinih vrsta.

Diplopora annulata Schafh.

Tab. I. sl. 2, 3, II. sl. 1, 2, IV. sl. 1.

Gyroporella annulata, Schubert: Geol. Dalm., 1909.

(Ostale sinonime vidi Pia: Siphoneae vert. 1920., str. 73 i 74.)

Današnji opseg vrste *Diplopora annulata* odredio je Pia 1920. god. (13. str. 73—87). Tom prilikom on je pribrojio dotadašnjoj vrsti *Diplopora annulata,* pored mnogobrojnih prije nejasno opisanih sinonima, i svoje vrste *Kantia dolomitica* i *Diplopora debilis.* Razumljivo je, da su time odnosi u samoj vrsti postali mnogo kompliciraniji. Nije isključeno, da će eventualno još jednom te odnose trebati podvrći kritičkom razmatranju.

Prema sadašnjem shvaćanju vrsta *Diplopora annulata* obuhvata dvije forme i tri varijeteta. Forme su karakterizirane uglavnom oblikom kanalića. Forma *trichophora* ima kanaliće, koji su duguljasti, gotovo jednako široki, redovno vrlo tanki i prema vani otvoreni. Karakteristično je za kanaliće ove forme, da su redovno nešto koso položeni u odnosu na os matične stanice. Ali kod rekonstrukcije taj momenat nije dovoljno izražen. Ta forma uglavnom odgovara prijašnjoj vrsti *Diplopora annulata.* Forma *vesiculifera* naprotiv ima kijačaste kanaliće, koji su prema vani zatvoreni. Oblici, koje danas pribrajamo ovoj formi, bili su prije (12.) obuhvaćeni ponajviše vrstom *Kantia dolomitica,* a djelomično vrstom *Diplopora debilis.* Obadvije su forme cilindrične, radijalno simetrične i segmentirane, osim završnog dijela skeleta. Prstenovi sadržavaju jedan, dva, tri ili više pršljenova, koji se nepravilno izmjenjuju. Ogranci su smješteni u snopiće, a na bazi su redovno spojeni. Debljina stijenke prstena varira, a kod forme *trichophora* redovno je veća. Prosječna visina jednog prstena i jednog zareza između dva prstena iznosi redovno više od jedne petine promjera čitavog cilindra. No tom svojstvu ne treba kod određivanja davati preveliku važnost, jer udaljenost između prstenova nije uvijek jednaka ni kod istoga individua.

Osim spomenutih forma, koje su analogne spolovima kod dvodomnih vrsta (13. str. 78), Pia razlikuje i tri varijeteta, koji po njemu odgovaraju geografskim rasama. To su: var. *septemtrionalis,* var. *dolomitica* i var. *debilis.* Granice među njima još ni sad nisu dovoljno jasne.

Nalazišta vrste *Diplopora annulata* kod nas:

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

1. Područje Grgina brijega (zajedno s vrstom *Diplopora annulatissima).*
2. Debeljak (nazočnost vrste *Diplopora annulatissima* nije sigurna).
3. Na putu s Malog Halana u Sv. Rok.
4. Između Malog Halana i Smolčić vrha (nalazište nije sigurno).
5. Podnožje Crnopca (Lika).
6. Kremen (Lika).
7. Velika Strana (bliže oznake nema).
8. Izvor Zrmanje (sekundarno ležište).
9. Martić selo, kod Debelog brda, NW od Knina.
10. Zapadno pobočje polja Plavno (E od Crnog vrha).
11. Na putu iz Muća u Ogorje.
12. Igman planina kraj Sarajeva.

Na svim tim nalazištima zastupana je forma *trichophora* u mnogo većem broju nego forma *vesiculifera*, koju na mnogim nalazištima uopće nismo mogli konstatirati. To treba napomenuti zbog toga, što se smatra da je forma *vesiculifera* najrašireniji u Dinaridima.

Diplopora annulatissima Pia

Tab. II. 3 i 4, III. 2 i 3, IV. 1 i 2.

Diplopora annulatissima, Pia: Siphoneae vert. 1920., str. 67.

Diplopora annulata, Pia: Die Diploporen der Trias von Süddalm. 1924. (1925.), Tab. I, Fig. 7.

Diplopora annulatissima, Pia: Die Diploporen der Trias von Süddalm. 1924. (1925.), Tab. I, Fig. 1, 2, 3.

Skelet je cilindričan, a sastoji se od velikog broja vrlo niskih prstenova. Prosječna visina jednog prstena i jednog zareza zajedno iznosi obično manje od jedne petine promjera čitavog cilindra. Već iz toga se vidi, da je lumen matične stanice relativno velik, a debljina vapnenih prstenova u odnosu prema lumenu malena. Kanalići u vapnenom skeletu (kroz koje su prolazili pršljenasti ogranci matične stanice) odebljali su na bazi i spojeni, a prema kraju se stanjuju. To je svojstvo na originalnoj rekonstrukciji (13. str. 67.) izraženo prije ekstremno nego u prosjeku, a to je i razumljivo, kada se uzme da je Pia rekonstrukciju izvršio na temelju relativno malog materijala i to uglavnom s jednog nalazišta.

Nalazišta vrste *Diplopora annulatissima* kod nas:

1. Veligrad, J. Dalmacija.
2. Koljevka brdo u općini Spič.
3. Grgin brijeg, zajedno s vrstom *Diplopora annulata.*
4. Između Malog Halana i Smolčić vrha.
5. Na putu s Malog Halana u Sv. Rok.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Prije svega treba istaći, da na Grginu brijegu zajedno s vrstom *Diplopora annulata* dolaze i tipični primjerci vrste *Diplopora annulatissima,* a to je naročito važno za kasnije zaključke u vezi s provodnom vrijednosti vrste *Diplopora annulatissima* i u vezi s njezinim opsegom. Isto tako tipični primjerci nalaze se u uzorcima s nalazišta između Malog Halana i Smolčić vrha. Za primjerke od Veligrada P i a navodi, da predstavljaju prelazni oblik između tipičnih predstavnika vrste *Diplopora annulatissima* i vrste *Diplopora annulata* (14.). Tu želimo odmah istaći, da su pod vrstom *Diplopora annulata* u ovom slučaju navedeni oni oblici, koji imaju u svakom prstenu samo po jedan pršljen ogranaka. O njima će još biti govora. Primjerak s puta Mali Halan—Sv. Rok označen je kao *Diplopora annulata* (14. Tab. I, Fig. 7.).

Pored najtipičnijih predstavnika vrste *Diplopora annulatissima,* kako u uzorcima Grgina brijega, tako i u onima između Malog Halana i Smolčić vrha, nalazi se velik broj skeleta, koji također odgovaraju osnovnim karakteristikama, koje su navedene za vrstu *Diplopora annulatissima* u opisu i rekonstrukciji te vrste. I oni se sastoje od velikog broja jednakih i vrlo niskih prstenova. U svakom od njih nalazi se isključivo samo jedan pršljen ogranaka. Ogranci su prema bazi prošireni, a prema periferiji se stanjuju i prelaze u asimilatore. Ali ako pogledamo reprodukcije švicarskih primjeraka, na temelju kojih je P i a uspostavio vrstu (13.) i reprodukcije klasičnih alpskih nalazišta (10.), vidimo, da ima nekih razlika između ovih naših primjeraka i spomenutih reprodukcija. Glavna razlika sastoji se u tome, što je kod alpskih i švicarskih primjeraka visina pojedinog prstena nešto manja od zareza između dva prstena, dok je kod ovih naših »netipičnih« primjeraka visina samog prstena veća od zareza između prstenova. Ima čak i takvih primjeraka, gdje je prostor između pojedinih prstenova posve ispunjen kalcitnom masom tako, da se granice pojedinih prstenova u uzdužnom presjeku i ne vide. Ovdje odmah napominjem, da je pojavu sraščivanja pojedinih prstenova zapazio i P i a kod primjeraka od Veligrada, ali ga to nije smetalo, da ih pribroji vrsti *Diplopora annulatissima.* Da se tu radi o sekundarnom stapanju pojedinih prstenova s jednim nizom pršljenastih ogranaka, a ne o primarno višim prstenovima, koji su karakteristični za vrstu *Diplopora annulata,* vidi se i po tome, što na istom primjerku (vidi Tab. II. sl. 3.) odnos prstenova na gornjem i donjem kraju fragmenta nije isti. Štoviše, može se vidjeti, da lijeva i desna strana pojedinih prstenova nisu jednake, a tako nije jednak ni zarez na obadvije strane. Kada uzmemo, da se stvaranje vapnenog prstena pripisuje degeneraciji površinskog sloja talusa i stvaranju sluzi, onda se toj pojavi i ne treba čuditi, jer je jasno, da će više vapnenca biti taloženo tamo, gdje je degeneracija površinskog sloja jača i gdje se zbog toga stvorilo više sluzi. Ali bez obzira na to, ne može karakteristika, koja se odnosi samo na sekundarnu, vanjsku tvorevinu, kao što je u ovom

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

slučaju vapneni ovoj talusa, imati neko veće sistematsko značenje, osobito ako ona nije stalna ni kod prstenova istog individua, a o tom se možemo uvjeriti gotovo na svim reprodukcijama.

Dalje svojstvo, po kojemu bi se neki naši primjerci razlikovali od švicarskih i alpskih, bila bi debljina vapnene stijenke na bazi zareza između prstenova. Međutim, kao što je već rečeno u početku morfološkog opisa vrsta, ni to svojstvo nije stalno, kako kod primjeraka vrste *Diplopora annulatissima*, tako ni kod primjeraka vrste *Diplopora annulata*, pa prema tome ne može poslužiti kao bitna karakteristika jedne ili druge vrste. Čak i kod najtipičnijih primjeraka ima u tome velike varijabilnosti. To je i razumljivo, jer kao što visina prstena, tako i debljina stijenke na bazi zareza među prstenovima zavisi od raznih sekundarnih faktora.

Od visine pojedinog prstena i veličine zareza među prstenovima zavisi i udaljenost jednog prstena od drugog, te se po tome neki naši oblici također razlikuju od alpskih i švicarskih. Međutim to svojstvo nije konstantno, čak niti kod pojedinih primjeraka, a može biti u vezi s brzinom rasta pojedinog individua, a ta opet zavisi od različitih ekoloških uvjeta.

Ovo nešto opsežnije razmatranje pojedinih svojstava, po kojima se neki naši oblici razlikuju od švicarskih i alpskih oblika, bilo je potrebno zbog toga, što su ti naši oblici baš po tim svojstvima slični nekim primjercima, koje je P i a označio kao *Diplopora annulata* (13. Tab. V, Fig. 13; 14. Tab. I, Fig. 7.), premda se svi oni sastoje od prstenova s isključivo po jednim pršljenom ogranaka. U nastavku ćemo stoga pokušati opravdati ne samo uvrštavanje naših primjeraka u vrstu *Diplopora annulatissima*, nego ćemo se kritički osvrnuti i na spomenute oblike, koje je P i a ostavio u granicama vrste *Diplopora annulata*. Premda se svi ovi »netipični« oblici razlikuju od tipičnih primjeraka vrste *Diplopora annulatissima* u svojstvima, za koja je istaknuto, da ne mogu imati veće sistematsko značenje, ipak ćemo se i na njih obazreti i pogledati, da li su ti »netipični oblici« bliži osnovnom obliku vrste *Diplopora annulata*, kako su neki od njih označeni, ili su bliži tipičnim oblicima vrste *Diplopora annulatissima*.

U prvom redu ćemo se osvrnuti na visinu prstenova. Premda je nešto veća, ona je još uvijek mnogo bliža tipičnim primjercima vrste *Diplopora annulatissima* nego primjercima vrste *Diplopora annulata*. Da se o tom uvjerimo, dovoljno je usporediti sliku 12. na tabli IV sa slikom 13. na tabli V u djelu *Siphoneae vert.* (13.). Prva je označena kao *Diplopora annulatissima*, a druga kao *Diplopora annulata* f. *trichophora*. Vidljivih razlika, osim nešto različitih zareza među prstenovima, nema. Ali usporedimo li ovaj drugi oblik, koji je označen kao *Diplopora annulata* f. *trichophora* s bilo kojom reprodukcijom tipičnog primjerka vrste *Diplopora annulata* f. *trichophora*, naići ćemo na mnogo veće razlike. U prvom redu već su sami prstenovi mnogo viši kod svakog tipičnog primjerka nego kod ovog oblika, a u sebi sadržavaju redovno više pršljenastih ogranaka, te

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

je i sam položaj prstena i pršljenastih ogranaka drukčiji. Dok je kod naših »netipičnih« oblika položaj pršljenastih ogranaka više ili manje okomit s obzirom na os talusa, te prerez prstena ima uglavnom simetričan oblik, dotle su ti ogranci (u skeletu kanalići) kod tipičnih primjeraka vrste *Diplopora annulata* f. *trichophora* nešto koso položeni s obzirom na os stanice, pa sam prsten u prerezu nije simetričan. Tu imamo jedno svojstvo, koje je prilično konstantno (a može se ustanoviti samo na uzdužnim prerezima), a tiče se samog talusa alge i tek posredno vapnenog skeleta. Stoga je važno, da i u tom svojstvu naši primjerci pokazuju veće podudaranje s tipičnim oblicima vrste *Diplopora annulatissima* nego s vrstom *Diplopora annulata* f. *trichophora*.

Sve nam to pokazuje, da naši »netipični« oblici, zajedno s istovjetnim oblicima, koji su prije označeni kao vrsta *Diplopora annulata* (13. Tab. V, Fig. 13; 14. Tab. I, Fig. 7.) imaju sve bitne karakteristike vrste *Diplopora annulatissima*, dok se od nje razlikuju u nekim nebitnim svojstvima. Ali treba istaći, da i tu ima postepenih prijelaza između tipičnih i »netipičnih« oblika, pa je njihovo zajedničko uvrštivanje u vrstu *Diplopora annulatissima* prijeko potrebno. Granice prema vrsti *Diplopora annulata* mnogo su jasnije i oštrije. Samo treba ovdje napomenuti, da je oblik kanalića (odnosno pršljenastih ogranaka), kako tipičnih tako i »netipičnih« oblika, nešto sličniji obliku pora vrste *Diplopora annulata*, nego što je istaknuto kod uspostavljanja vrste *Diplopora annulatissima*. Sličnost se očituje u tome, što se ni svi kanalići kod vrste *Diplopora annulatissima* ne stanjuju tako naglo prema periferiji, kako je to naznačeno na originalnoj rekonstrukciji.

Rod: *Teutloporella* Pia 1912

Ovim rodom obuhvaćene su većinom aspondilne (proverticilatne), a tek djelomično euspondilne (euverticilatne) forme. To znači, da kod većine oblika ogranci stoje bez nekog reda, dok su samo kod nekih oblika smješteni u pršljene (ali ne i u snopiće). Ogranci su relativno tanki, mnogobrojni i koso položeni s obzirom na os matične stanice. Bazalni im je dio proširen.

Teutloporella herculea Stopp.

Tab. I. 4, III. 1 i 4.

Teutloporella gigantea, Pia: Neue Studien, 1912, str. 38.
Teutloporella herculea, Pia: Siphoneae vert. 1920, str. 40.
Diplopora triasina, Poljak, Tumač, str. 7.

(Ostale sinonime vidi, Pia, Siphoneae vert. 1920, str. 40.)

Oznake roda *Teutloporella* najjasnije su izražene kod ove vrste, koju Pia smatra za najprimitivniju među teutloporelama.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Kanalići, kroz koje su prolazili ogranci, smješteni su bez neke uočljive pravilnosti. Ne opaža se ni grupacija ogranaka u snopiće, a ni stvaranje pršljenova. Sami kanalići prošireni su na bazalnom dijelu, dok su na distalnom dijelu vrlo tanki. Poviti su i nešto koso položeni u odnosu prema glavnoj osi matične stanice. Na nekim mjestima vide se lokalna odebljanja kanalića, koja su vjerojatno služila za smještaj rasplodnih organa.

Skelet je produžen, a kadikad se završava kijačasto. Anulacije nema. Debljina vapnene stijenke dosta varira. Deblja je kod tipičnih oblika, a tanja kod oblika, koje je Pia najprije bio označio kao vrstu *Teutloporella gigantea* (12.). Oblici, koji su bili označeni tim imenom, redovno su širi u promjeru, a stijenka im je razmjerno tanja. Hrapava unutarnja površina vapnene stijenke odaje, da ona nije sezala do membrane same matične stanice. Stoga kod ovih oblika ni bazalno odebljanje kanalića nije jasno uočljivo.

Teutloporella gigantea ujedinjena je s vrstom *Teutloporella herculea* zbog toga, što ima prelaznih oblika (13.).

Nalazišta vrste *Teutloporella herculea* kod nas:

1. Krndija,
2. Koprivnjača (okolica Durmitora),
3. Maglić,
4. Nalazišta kod Martića i na vrelu Zrmanje nesigurna.

Teutloporella vicentina Tornqu.

Tab. I. 1.

Teutloporella vicentina, Pia: Siphoneae vert. 1920, str. 43.

(Ostale sinonime vidi, Pia, Siphoneae vert. 1920., str. 43.)

To je anulatna *Teutloporella*. Prstenasti su urezi koso položeni u vapneni ovoj, a razmak je među njima čas veći, a čas manji. Kod naših primjeraka taj je razmak dosta velik. Ogranci se prema distalnom dijelu dosta sužuju, ali ne tako jako kao kod drugih nekih vrsta. Položaj kanalića je vrlo različit. Neki su koso nagnuti prema glavnoj osi i to u smjeru prema gore, drugi opet prema dolje, a vrlo su rijetko položeni okomito na samu os stanice. Mnogi su od njih različito zakrenuti tako, da u izbrusku nikad ne možemo dobiti veći broj kanalića u pravom uzdužnom presjeku. To je ujedno glavna karakteristika ove vrste.

Nalazišta vrste *Teutloporella vicentina:*

Ova je vrsta najprije nađena u donjoladiničkom Spizze-vapnencu u Vicentinskim Alpama. Kasnije ju je Pia našao u ladiničkim slojevima Velike Strane (pobliže nalazište nije označio). Koch je navodi za gornjoladiničke diploporne vapnence u zoni Štirovača—Trnovac, a naši primjerci potječu iz iste zone, i to iz okolice Grgina brijega.

©DiZbi.HAZU

Teutloporella (?) tenuis Pia

Teutloporella (?) tenuis, Pia: Neue Studien, 1912., str. 38.

Ovu problematičnu vrstu postavio je Pia na temelju materijala, koji potječe iz područja zapadno od Lapčića na listu Budva. Vapnena stijenka je vrlo tanka, a to ujedno predstavlja najupadljiviju karakteristiku ove vrste. Nepravilan položaj pršljenastih ogranaka, koji se prema periferiji stanjuje, ukazuje na pripadnost ovog oblika rodu *Teutloporella*.

Naš primjerak, koji se još zasad mora smatrati kao problematičan, jer nisu vidljive pore, potječe od Martić sela, a nalazi se u izbrusku zajedno s vrstom *Diplopora annulata*.

4. STRATIGRAFSKA ANALIZA

Već smo u uvodu spomenuli, da mnoge *Dasycladaceae* predstavljaju vrijedne provodne fosile. Tako od poznatih ladiničkih vrsta veliku provodnu vrijednost imaju *Diplopora annulata* i *Teutloporella herculea*, koje su dosad nađene isključivo u sedimentima ladiničke starosti. Kao tipični ladinički oblik možemo zasada smatrati i vrstu *Teutloporella vicentina*, dok provodna vrijednost vrste *Diplopora tenuis* u okviru srednjega trijasa još nije utvrđena. Jedina vrsta, koja naoko ne ide u navedenu ladiničku floru, jest *Diplopora annulatissima*. Baš zbog toga ćemo se njome nešto iscrpnije pozabaviti. Pia kaže 1937. g. za nju: »Ein ausgezeichnetes Leitfossil für das oberste Anis, das Oberillyr ist *Diplopora annulatissima*«. (22.). To je ujedno, koliko mi je poznato, posljednja napomena o provodnoj vrijednosti spomenute vrste, a kako vidimo, pridaje joj se provodna vrijednost za najgornji dio anizika. Mi smo je međutim naveli među ladiničkim formama, pošto smo se uvjerili kod opisa pojedinih nalazišta, da ne može biti nikakve sumnje u ladiničku starost vapnenaca, u kojima dolaze pored vrste *Diplopora annulata* i manje tipični i najtipičniji primjerci ove vrste. Prema tome bi provodna vrijednost vrste *Diplopora annulatissima* za anizik posve otpala. Kako ta činjenica, kao što ćemo kasnije vidjeti, po svojem značenju prelazi lokalnu geološku problematiku, trebat će da nešto iscrpnije i kronološkim redom prikažemo, kako je uopće došlo, da se ona smatra kao provodna vrsta za najgornji anizik.

Vrstu *Diplopora annulatissima* prvi je opisao Pia 1920. god. (13.) i to na temelju uzoraka iz Švicarske (nalazišta: Zweckenalp bei Mythen, Teurihorn in den Splügener Kalkbergen, Mittelbünden). Vapnenac, iz kojeg potječu fosilni ostaci alga, prije toga je bio označen kao Wettersteinkalk. Kod samog opisa Pia ne spominje njezinu stratigrafsku vrijednost, ali u stratigrafskom pregledu na str. 177. istog djela napominje, da čitava flora, u kojoj se nalazi i *Diplopora annulatissima*, ima prije anizički nego ladinički karakter.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Floru istoga područja spominje Jeannet (u Heim, A.: Geologie der Schweiz, Bd. II, tabela na str. 594.) te navodi vrste: *Diplopora annulatissima, Physoporella pauciforata, P. minutula* i *D. helvetica.*

Kasnije Pia (22. str. 1007.) izražava sumnju u ispravnost navedene flore i nastavlja: »Jedenfalls würde ich es nicht für zweckmässig halten, bei dem gegenwärtigen Stand der Kenntnisse die Schweizer Vorkommen für die Bestimmung des Umfanges der Artzonen heranzuziehen«. U nastavku međutim spominje dva anizička horizonta diplopornih vapnenaca, od kojih je gornji karakteriziran vrstom *Diplopora annulatissima.* Novih dokaza za to ne navodi.

Godine 1924. sakupio je Pia na nalazištima Veligrad i Koljevka u općini Spič uzorke vrste *Diplopora annulatissima,* a na zapadnom pobočju Stola uzorke vrsta *Macroporella dinarica* i *Diplopora hexaster* (14.). U nastojanju da objasni, zašto *Diplopora annulatissima* nije nađena zajedno s ostale dvije vrste, koje su sigurno aniničke, Pia navodi tri mogućnosti: slučaj, facijelnu razliku i razliku u geološkoj starosti, pripisujući najveće značenje facijelnoj razlici. Treba naime znati, da je vapnenac, u kojem je dotada nađena *Diplopora annulatissima,* bio uvijek čist od glinenih primjesa, a to se ne bi moglo reći za vapnenac, u kojem su nađene spomenute dvije aniničke vrste. Ali Pia ne isključuje razliku u geološkoj starosti pojedinih nalazišta te kaže, da bi u tom slučaju nalazište vrste *Diplopora annulatissima* bilo mlađe od nalazišta ostalih dviju vrsta. No to pitanje ostavlja neriješeno. Mi bismo ovdje dodali, da danas više ne može vrijediti objašnjenje facijelnim razlikama, jer, kako ćemo kasnije vidjeti, u Južnim Alpama dolazi ta vrsta u facijesu, koji je sasvim drukčiji od dalmatinskog.

Već 1907. god. našla je M. Ogilvie Gordon u Langkofel području skelete alga u zoni bituminoznih, pločastih vapnenaca i vapnenaca s rožnjacima, a tako i u dolomitičnom facijesu, koji dolazi neposredno iza »Mendola« dolomita. Te je sedimente Mojsisovics smatrao za sastavni dio buhenštajnskih naslaga. Ali sličnost vapnenog facijesa, u kojem je našla skelete alga, s gornjim alpinskim mušelkalkom u Sjevernom Tirolu, potakla je Ogilvie Gordon, da ih već prije određivanja ostataka alga odvoji od buhenštajnskih naslaga. Alge je odredila istom 1925. godine (9.). Tada se pokazalo da se radi o vrsti *Diplopora annulatissima.* Kako je Pia, kao što smo već vidjeli, spomenutoj vrsti, iako oprezno, pridavao gornjoaniničku starost, to je i ona u pojavi te vrste u graničnom horizontu između »Mendola« dolomita i pravih buhenštajnskih naslaga vidjela dalju potvrdu, da taj horizont predstavlja ekvivalent gornjeg mušelkalka Sjevernog Tirola.

Kasnije navodi Ogilvie Gordon dalja nalazišta vrste *Diplopora annulatissima* u području Južnih Alpa (10. i 11.) u istom horizontu. Dakako da ju je sve to još više učvrstilo u uvjerenju, da sve te naslage pripadaju gornjem aniziku. Osim toga našla je ona

©DiZbi.HAZU

u najdonjim naslagama šlernskog dolomita iznad Pela dei Mori vrstu *Diplopora annulata* bez vrste *Diplopora annulatissima*, te je u tome vidjela, da je već u doba stvaranja buhenštajnskih naslaga *Diplopora annulatissima* bila zamijenjena vrstom *Diplopora annulata*. S tim u vezi kaže: »Der Wert der *Diplopora annulatissima* als Leitfossil einer ganz bestimmter stratigraphischen Zone tritt dadurch noch deutlicher hervor«. (10. str. 31.). Na idućoj strani istoga djela naglašavajući pomanjkanje zelenih tufova u spomenutoj prelaznoj zoni, kaže: »Alle diese Gründe deuten daraufhin, dass die besprochene bituminöse und dolomitische Gesteinsgruppe in die anisische Stufe (Trinodosus-Zone) zu stellen ist und dass die Untergrenze der ladinischen Stufe in das Niveau des ersten Eindringens der grünen Tuffe in das südliche gelegt werden muss«.

Već 1926. god. osvrnuo se P i a na nalazišta vrste *Diplopora annulatissima* u Šleskoj (15.), no iscrpnije taj problem tretira u jednom od svojih principijelnih djela, koje je objavio 1930. god. pod naslovom »Grundbegriffe der Stratigraphie«. Tu on na nekoliko mjesta spominje vrstu *Diplopora annulatissima*, na nju se poziva kod paralelizacije alpinskog i šleskog trijasa, te joj kod određivanja granice između anizika i ladinika pripisuje znatnu provodnu vrijednost, ali bez novih dokaza.

Na taj problem vraća se P i a i u svojem idućem djelu (18.), u kojem je podvrgao reviziji diplopore šleskog trijasa i ustanovljuje, da ima svega tri vrste, za koje se može smatrati, da su dotada nesumnjivo ustanovljene u »Himmelwitzer« dolomitu. To su *Oligoporella elegans, Diplopora annulatissima* i *Diplopora annulata*. Točno nalazište vrste *Diplopora annulata* još uvijek nije utvrđeno, dok *Oligoporella elegans* i *Diplopora annulatissima* dolaze zajedno, štoviše i u istom izbrusku. U odnosu na spomenute alge P i a kaže: »Diejenigen der Himmelwitzer Dolomites selbst beweisen, dass in diesem Gestein ein oberanisischer Anteil mit *Diplopora annulatissima* (und *Oligoporella elegans)* und ein ladinischer, vermutlich unterladinischer mit *Diplopora annulata* vorhanden ist.« Prema tome bi granica anizika i ladinika u Šleskoj išla kroz »Himmelwitzer« dolomit.

Konačno preostaje, da se osvrnemo na dva najnovija djela, koja spominju vrstu *Diplopora annulatissima*. Oba su objavljena 1937. god. To je u prvom redu iscrpni referat, u kojem P i a navodi najvažniju literaturu o fosilnim dasikladacejama uz kritički osvrt o pojedinim djelima (22.). U tom referatu, koji smo već u početku ovog poglavlja citirali, P i a pridaje vrsti *Diplopora annulatissima* izrazitu provodnu vrijednost za gornji anizik, također bez novih dokaza.

Drugo djelo iz iste godine potječe od Uršiča (29.), koji navodi listu alga, koje je odredio u svijetlom vapnencu između Turjaka i Rašice (karta Višnja gora — Cerknica). To su *Physoporella paucifo-rata Gümbel, Oligoporella prisca* P i a, *O. pilosa* P i a, *Diplopora philosophi* P i a, *D. annulatissima* P i a, *D. subtilis* P i a, *Physoporella*

©DiZbi.HAZU

dissita Gümbel i *Teutloporella hirsuta* Pia. Tu vidimo među tipičnim aniščkim vrstama i vrstu *Diplopora annulatissima* i D. *philosophi*, koje prelaze i u ladinik. Međutim ne znamo, da li sve vrste potječu s istog nalazišta, ili možda čak i iz istog kamenog uzorka, da li su nađene na primarnom ili sekundarnom ležištu, što bi sve bilo vrlo potrebno znati, ako iz navedene flore želimo povući bilo kakav stratigrafski zaključak.

Iz ovog kronološkog prikaza dosada najvažnijih djela, koja spominju vrstu *Diplopora annulatissima*, vidimo u prvom redu, da su geološki odnosi mnogih njezinih nalazišta takvi, da nam ne daju nikakve mogućnosti za sigurno stratigrafsko horizontiranje. Kao takva moramo smatrati nalazišta u Švicarskoj, Dalmaciji, a kako nema podataka, i Uršičevo nalazište u Sloveniji. Mnogo su bolja šleska i alpska nalazišta, gdje je horizont sigurno određen, ali ni tu se ne može sigurno govoriti o gornjoanizičkoj starosti. Već smo rekli, da je Mojsisovics alpski horizont smatrao za donji dio buhenštajnskih naslaga. No ni ta tvrdnja nije bila potkrijepljena paleontološkim dokumentima, jednako kao ni postupak Ogilvie Gordon, koja samo na temelju facijelne sličnosti s gornjim mušelkalkom Sjevernog Tirola pridaje ovom horizontu anizičku starost, pozivajući se osobito na kasnije pojavljivanje zelenih tufova. Poznavajući veliku facijelnu mnogolikost alpinskog srednjega trijasa, ne možemo se kod kronološke podjele oslanjati samo na facijelne sličnosti, odnosno razlike. Ako na pr. pojavu tufova uzmemo kao osnovnu karakteristiku buhenštajnskih naslaga, onda ni pločasti sivi dolomiti južne strane Sarkofla ne bi predstavljali buhenštajnske naslage. Pa ipak Pia, jedan od najboljih poznavalaca alpskog trijasa, kaže, da su to »dolomitisierte Buchensteiner Schichten« (21.) i dodaje: »Es besteht nach diesen Befunden kein Zweifel, dass der Übergang vom Sarldolomit (koji kronološki odgovara mendola dolomitu — op. aut.) zu den Buchensteiner Schichten recht allmählich in einem ziemlich breiten Gesteinsstreifen erfolgt, u zw. gehört die ganze Übergangszone augenscheinlich schon der Zeit an, in der an anderen Stellen der Karte bereits Buchensteiner Schichten abgesetzt wurden. Sonst wäre ihr Hornsteinreichtum nicht recht zu verstehen« (21. str. 49.). Očito je dakle, da taloženje »tipičnih« buhenštajnskih slojeva Južnih Vapnenih Alpa nije na svim mjestima počelo u isto vrijeme, pa prema tome ni njihov tipičan oblik ne može biti mjerilo za kronološku paralelizaciju facijesa. Međutim vrijedno je spomenuti, da Pia, kako se to vidi iz prethodnog citata, daje veću važnost prisutnosti rožnjaka u buhenštajnskim naslagama. Ako međutim i on nastoji granicu anizika pomaknuti prema gore, onda to nisu facijelni razlozi, već paleontološki, a uglavnom su bazirani na prisutnosti vrste *Diplopora annulatissima*.

Kronološki je prema tome najbolje određeno upravo naše nalazište na Grginu brijegu, koje pripada sigurno ladiniku i to njegovu gornjem dijelu. Ono nam jasno pokazuje, da *Diplopora annulatissima*

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

nije provodni fosil za anizik, već da seže do najgornjega ladinika. Već sama ta spoznaja oslobađa nas nekih spona, kojima je, kao što smo se mogli uvjeriti iz citiranih djela, bila sputana svaka stratigrafska interpretacija naslaga, u kojima je nađena *Diplopora annulatissima*. Prema tome nas sa čisto biostratigrafskog gledišta zasada ništa ne sprečava, da prelazni horizont između »Mendola« dolomita i tipičnih buhenštajnskih naslaga u J. Alpama ne pribrojimo ladiniku, te da buhenštajnske naslage zadrže onaj opseg, koji im je dao Mojsisovics. Zatim je moguće, da anizički sarlski dolomit izgubi na opsegu u vertikalnom smislu. Osim toga zbog umanjene stratigrafske vrijednosti vrste *Diplopora annulatissima* granica ekvivalenata anizika i ladinika u šleskom trijasu postaje ponovo zavisna samo od analize faune.

Prema svemu tome, dok se odnosi još više ne raščiste, *Diplopora annulatissima* može služiti samo kao provodni fosil za čitav srednji trijas. Ali kod daljeg promatranja trebat će osobitu pažnju obraćati stvarnoj prisutnosti ove vrste u sigurnim anizičkim naslagama.

Provodna vrijednost vrste *Diplopora annulata* i *Teutloporella herculea* mnogo je veća. Njihova dosadašnja nalazišta isključivo su vezana na ladiničke naslage. Ali ni pomoću njih ne možemo izvršiti detaljno horizontiranje u granicama ladinika. Općenito se smatra, da *Teutloporella herculea* dolazi u nižim nivoima ladinika, ali sigurnih dokaza za to nema. No njihova provodna vrijednost za čitav ladinik time nije umanjena. Na temelju te provodne vrijednosti potvrđena je i paleontološkim dokazima ladinička starost nekih sedimenata, koji su smatrani ladiničkima samo na temelju njihova položaja. To su ovi lokaliteti: Grgin brijeg, Debeljak, Mali Halan Sv. Rok, podnožje Crnopca, izvor Zrmanje, Kremen i put između Muća i Ogorja. Paleontološka potvrda nekih od tih nalazišta vrlo je važna, jer je na njima (kao na pr. na Grginu brijegu) nađena vrsta *Diplopora annulatissima*, koja se, kao što smo rekli, dosada smatrala kao provodna za anizik.

Na nekim pak drugim nalazištima omogućile su nam vrste *Diplopora annulata* i *Teutloporella herculea* objasniti stratigrafske odnose tih nalazišta, koja su bila ili nejasna ili drukčije interpretirana. (Vidi nalazišta Dalmatinske Zagore, Krndije i Igman planine)

Pitanje je sada, da li se ipak može ustanoviti, kojem nivou ladinika pripadaju naši diploporni vapnenci. Na nekim nalazištima je to dosta lako, jer diploporni vapnenci normalno dolaze iza ekvivalenata buhenštajnskih i vengenskih naslaga (Grgin brijeg, Debeljak, Debelo brdo i t. d.). Tu bi oni dakle bili ekvivalenti kasijanskih naslaga i pripadali bi kordevelu. To je i razlog, zašto su oni većinom i označavani kao kasijanske naslage. Ali geološki odnosi na pr. na Igman planini nešto su drukčiji. Tamo je, čini se, čitav ladinik zastupan vapnenim facijesom. Isto spominje Bešić za Durmitor. Već iz tih podataka vidimo, da iz čisto kronoloških razloga

©DiZbi.HAZU

diploporne vapnence kao cjelinu ne možemo označiti kao kasijanske naslage, a još manje to možemo, kada uzmemo, da je tim imenom obuhvaćena ne samo starost naslaga nego i njihov facijes. Dok bi s kronološke strane jedan dio naših naslaga, kao što smo vidjeli, i odgovarao kasijanskom nivou, dotle u facijelnom pogledu između njih nema nikakvog podudaranja. K o c h je očito osjetio nedostatak takve paralelizacije, kada diploporne vapnence označuje kao kasijanske, a u isto ih vrijeme uspoređuje s ezino-marmolatskim vapnencima i šlernskim dolomitom (8.). Time problem nije pojednostavljen, jer je pitanje, da li je paralelizacija s ezino marmolatskim vapnencima u ovom slučaju uopće moguća, kad znamo, da se u Esinu i Marmolati te naslage uopće ne protežu na gornji odsjek ladinika. Šlernski dolomit bi naprotiv kronološki odgovarao, ali ne bi odgovarao facijelno. Stoga, ako želimo provesti paralelizaciju, koja bi odgovarala kronološki i facijelno, onda možemo naše diploporne vapnence u izmjeni s dolomitima isporediti samo s veterštajnskim naslagama Sjevernih Vapnenih Alpa. Jedne i druge su karakterizirane izmjenom vapnenca i dolomita, i vrstama *Diplopora annulata* i *Teutloporella herculea,* kojima se sada, kao što smo vidjeli kod nas, priključuje i *Diplopora annulatissima.* I jedne i druge se protežu kroz čitav ladinik, bilo kontinuirano (u Sjevernim Vapnenim Alpama i na nekim našim nalazištima) bilo sporadično u raznim nivoima (neka naša nalazišta). Ovdje još treba napomenuti, da dosad nije bilo paleontoloških dokaza, po kojima bi i gornji dio veterštajnskih naslaga pripadao ladiniku, pa su se različiti autori prema tome i različito odnosili. Budući da nije bilo sigurno, da li *Diplopora annulata* dolazi i u gornjem dijelu veterštajnskih naslaga, mnogi su taj dio naslaga zajedno s kasijanskim i ostalim ekvivalentima pribrajali karniku. Stoga P i a ističe, da bi za definitivno rješenje toga problema bilo važno da se ustanovi, da li *Diplopora annulata* dolazi i u najgornjem horizontu ladinika (u kordevolu). »Das wäre für die Frage, ob die cordevolische Stufe besser zur Mitteltrias oder zur Obertrias gezogen wird recht wesentlich.« (21. str. 1003.). Taj podatak, kako smo vidjeli, daju naša nalazišta (Martić selo, Grgin brijeg i t. d.), gdje u najgornjem horizontu ladinika dolazi ne samo *Diplopora annulata,* nego na Grginu brijegu još i *Diplopora annulatissima,* te čitavom tom horizontu daju izrazito obilježje srednjega trijasa.

5. ZAKLJUČAK

Obradom novog fosilnog materijala ustanovljeno je, da su na našim ladiničkim nalazištima zastupane ove fosilne *Dasycladaceae:*

1. Grgin brijeg u Sjevernom Velebitu:
   Diplopora annulata f. *trichophora*
   Diplopora annulatissima

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Teutloporella vicentina

2. Debeljak u Sjevernom Velebitu:
   Diplopora annulata f. *trichophora*
   Diplopora annulatissima (?)

3. Mali Halan—Sv. Rok u Južnom Velebitu:
   Diplopora annulata f. *trichophora*
   Diplopora annulatissima

4. Mali Halan—Smolčić vrh u Južnom Velebitu:
   Diplopora annulata f. *vesiculifera* (?)
   Diplopora annulatissima

5. Podnožje Crnopca u Južnom Velebitu:
   Diplopora annulata f. *vesiculifera*

6. Martić selo NW od Knina:
   Diplopora annulata f. *trichophora*
   Teutloporella herculea (?)
   Teutloporella (?) *tenuis*

7. Zapadno pobočje polja Plavno:
   Diplopora annulata f. *trichophora*

8. Izvor Zrmanje:
   Diplopora annulata f. *trichophora*
   Diplopora annulata f. *vesiculifera*

9. Područje Hercegovca potoka u Krndiji:
   Teutloporella herculea

10. Koprivnjača (okolica Durmitora):
    Teutloporella herculea

Pored toga spomenuta su još i ova nalazišta vrste *Diplopora annulata:* Kremen kod Udbine, Velika Strana (bez pobliže oznake), područje između Muća i Ogorja (13.) i Igman planina (19.).

Kod opisa vrsta osobita se važnost davala morfološkom razgraničenju između vrsta *Diplopora annulata* i *Diplopora annulatissima*, koje su najčešći oblici našeg ladinika. Dosad se smatralo, da kod vrste *Diplopora annulata* ogranci jednoga prstena mogu biti smješteni u 1, 2, 3 ili više pršljenova. Ovom prilikom se pokazalo, da to vrijedi samo za one egzemplare, gdje prstenovi s jednim pršljenom ogranaka ne dolaze sami za sebe, već se izmjenjuju s prstenovima sa dva, tri ili više pršljenova. Prema tome su prstenovi s jednim pršljenom

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

ogranaka kod vrste *Diplopora annulata* izuzetak. Nadalje se pokazalo, da primjerci, koji su opisani kao *Diplopora annulata,* a sastoje se isključivo od prstenova s jednim pršljenom (13. Tab. V. Fig. 13; 14. Tab. I. Fig. 7.), kod kojih je osim toga sam prsten relativno nizak i tanak, dok se pršljenasti ogranci prema periferiji sve više stanjuju i nastavljaju izvan vapnene stijenke u asimilatore, pripadaju vrsti *Diplopora annulatissima,* jer imaju sve bitne oznake te vrste. Oni se doduše razlikuju, jednako kao i mnogi primjerci u materijalu, koji je ovom prilikom obrađen (Tab. II. sl. 3.), u nekim manje bitnim svojstvima od onih primjeraka, koji su poslužili za postavljanje same vrste *Diplopora annulatissima* i njezine prvotne rekonstrukcije (13.). Te se razlike očituju na pr. s obzirom na visinu prstena, na veličinu razmaka između dva prstena, zatim na debljinu vapnene stijenke između dva prstena i t. d. Ali sve su to svojstva, koja mogu biti zavisna u znatnoj mjeri od ekoloških uvjeta (na pr. od količine otopljenog vapnenca u vodi), te se ne mogu smatrati za mjerilo pri određivanju neke vrste. To se najbolje očituje u tom, što ta svojstva nisu konstantna, štoviše ni kod svih prstenova istoga individua. No ako im i damo neko sistematsko značenje, još uvijek i tu ima čitav niz prelaznih oblika između najtipičnijih predstavnika vrste *Diplopora annulatissima* i ovih manje tipičnih primjeraka, dok neke jasne veze s tipičnim primjercima vrste *Diplopora annulata* f. *trichophora* uopće nema.

Ali ima jedno svojstvo, koje je bitnije za samu organizaciju alge, a po kojem se neki naši primjerci također razlikuju od opisa i prvotne rekonstrukcije vrste *Diplopora annulatissima* (13. str. 67.). To je debljina samih pršljenastih ogranaka. U opisu i prvotnoj rekonstrukciji ističe se, da su ogranci na bazi odebljali, a prema periferiji se naglo i znatno sužuju. Kod svih naših primjeraka ogranci su na bazi doista odebljali i sužuju se prema periferiji, ali to suživanje nije onako ekstremno, kao što je naznačeno na prvotnoj rekonstrukciji. To vrijedi kako za manje tipične tako i za najtipičnije primjerke. Štoviše, ako pogledamo reprodukciju primjeraka, na temelju kojih je stvorena prvotna rekonstrukcija (13. Tab. IV.), vidimo, da ni tamo nisu sve pore jednake. U prstenu, koji je jednako brušen ima pora s većim i manjim promjerom. Prema tome su ogranci u prvotnoj rekonstrukciji dimenzionirani prije ekstremno nego u prosjeku. Jedini razlog tome možemo vidjeti u premalenom broju primjeraka, na temelju kojih je izvršena rekonstrukcija. Prema tome i kod toga svojstva moramo računati s varijabilnošću.

Baš zbog toga, što su naprijed spomenuti primjerci pribrajani vrsti *Diplopora annulata,* dosad se smatralo, da vrsta *Diplopora annulatissima* uopće ne dolazi u ladiniku, već da je vezana isključivo na najgornji horizont anizika. S tim u vezi često se naglašavala velika provodna vrijednost za taj horizont. Stoga smo se u stratigrafskoj analizi redom osvrnuli na dosadašnja nalazišta vrste *Diplopora annulatissima,* nastojeći pronaći razloge, zbog kojih su se

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

sedimenti s tom vrstom smatrali kao anizički. Tom prilikom smo vidjeli, da je anizička starost kod prvih nalazišta određena ili na temelju facijelne sličnosti (u Južnim Alpama), ili na temelju pretpostavke i približne ocjene cjelokupne flore (u Švicarskoj). Starost kasnijih nalazišta određivala se uglavnom na temelju prisutnosti same vrste *Diplopora annulatissima*. Znači, da se kritičkim promatranjem nalazišta nismo mogli uvjeriti u izrazitu provodnu vrijednost vrste *Diplopora annulatissima* za najgornji anizik. Ako tome dodamo, da se kod nas ta vrsta našla zajedno s vrstom *Diplopora annulata* ne samo na istom nalazištu (na pr. Grgin brijeg i područje Malog Halana u Velebitu), nego i u istom kamenom uzorku, štoviše i izbrusku, onda njezina prisutnost u ladiničkim sedimentima ne može doći u pitanje, a samim tim otpada i njezina provodna vrijednost za anizik. U vezi s time mnogi dosada sigurni zaključci o starosti prelazne zone i »Mendola« dolomita i tipičnih buhenštajnskih naslaga (9., 10., 11.) i opsegu sarlskog dolomita (21.) u Južnim Vapnenim Alpama, zatim u vezi s granicom anizičkih i ladiničkih ekvivalenata u šleskom trijasu i t. d., postaju hipotetičkima.

Velika provodna vrijednost vrsta *Diplopora annulata* i *Teutloporella herculea* potvrđena je i na mnogim našim nalazištima, na kojima je ladinička starost bila određena već i na temelju samog stratigrafskog položaja. Takva su nalazišta Grgin brijeg i Debeljak, kao i jedan dio terena između Malog Halana i Sv. Roka. Važno je napomenuti, da upravo s nekih od tih nalazišta potječu tipični primjerci vrste *Diplopora annulatissima*.

Ali ima i nalazišta, na kojima su nam upravo navedene dvije vrste omogućile određivanje stratigrafske pripadnosti sedimenata, u kojima su nađene. Geološki odnosi nekih od tih nalazišta bili su zbog nedostatka sigurnih dokumenata posve nesigurni. Tako je na pr. konačno određena stratigrafska pripadnost t. zv. »Debelo brdo« vapnenca i dolomita u području sjeverozapadno od Knina, koji su na temelju faune bili različito interpretirani. Nalaz vrste *Diplopora annulata* na dva udaljena nalazišta (Martić selo i zapadno pobočje polja Plavno) pokazuje, da su to obični diploporni vapnenci i dolomiti, koji s istim sedimentima područja Zrmanje, koje je već Koch obilježio kao kasijanske diploporne vapnence, čine jednu cjelinu, pa je prema tome suvišna njihova specifična oznaka »Debelo brdo« vapnenac (odnosno dolomit).

Isto se tako pokazalo, da fosiliferni uzorci crnog vapnenca iz Planine iznad Hercegovca potoka u Krndiji sadrže vrstu *Teutloporella herculea*, te je time nesumnjivo dokazana ladinička starost spomenutih vapnenaca. Prema tome anizik u tom užem području nije uopće zastupan.

I u pitanju paralelizacije naših t. zv. diplopornih vapnenaca iznešena su dosada različita mišljenja. Zbog nedovoljnog poznavanja flornih elemenata i nedostatka drugih paleontoloških dokaza, ti su sedimenti nazivani različitim imenima i pribrajani različitim ka-

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

tovima. Među ostalim nazivani su kasijanskima, ezino-marmolatskima i šlernskima, a pribrajani su ladiniku i karniku. Kod svake od tih oznaka nedostaje bilo facijelno bilo kronološko podudaranje. Ali zbog prisutnosti vrsta *Diplopora annulata* i *Teutloporella herculea* i stalne izmjene vapnenaca s dolomitima, čini nam se paralelizacija tih naslaga logična samo s veterštajnskim naslagama Sjevernih Vapnenih Alpa, koje se protežu kroz čitav ladinik, a sastoje se također od vapnenaca u izmjeni s dolomitima i sadrže naprijed navedene vrste vapnenih alga. No budući da dosada nije bilo sigurno, da li *Diplopora annulata* dolazi i u najgornjem odsjeku ladinika (kordevol), kojemu odgovara najgornji horizont veterštajnskih naslaga, nije bilo ni jednodušnosti s obzirom na stratigrafsku interpretaciju tog horizonta. Jedni su ga i dalje pribrajali ladiniku, a drugi (zajedno s kasijanskim naslagama i ostalim ekvivalentima) naprotiv karniku. Na našim je međutim nalazištima sigurno ustanovljeno, da *Diplopora annulata* dolazi i u najgornjem odsjeku ladinika (Grgin brijeg, Debeljak, područje Malog Halana i t. d.). Štoviše, zajedno s njom dolazi u tom horizontu i *Diplopora annulatissima*, druga karakteristična vrsta srednjega trijasa, te nam se na temelju toga čini jedino opravdano, da najgornji horizont veterštajnskih naslaga zajedno s kasijanskim naslagama i ostalim ekvivalentima ostane u sklopu ladinika.

LITERATURA

1. Arthaber, G. v.: Die alpine Trias des Mediterran-Gebietes. (Lethaea geognostica, II Tl., Das Mesozoicum, 1. Bd., Stuttgart 1906).
2. Bešić, Z.: Trijaski sprudni krečnjaci u oblasti Durmitora i Sinjavine. — (Glasnik Prirodnjačkog muzeja, A1, Beograd 1948).
3. Kerner, F.: Erläut. zur Geol. Karte Knin-Ervenik, Wien 1920.
4. Kerner, F.: Erläut. zur Geol. Karte Sinj u. Spalato, Wien 1916.
5. Koch, F.: Tumač geol. karti Knin-Ervenik, Zagreb 1914.
6. Koch, F.: Tumač geol. karti Medak-Sv. Rok, Zagreb 1909.
7. Koch, F.: Tumač geol. karti Gračac-Ermain, Zagreb 1914.
8. Koch, F.: Tumač geol. karti Karlobag-Jablanac, Zagreb 1929.
9. Ogilvie Gordon, M. M.: Das Vorkommen von Diplopora annulatissima im Langkofelgebiet. — (Verh. geol. Bundesanst., Wien 1925.).
10. Ogilvie Gordon, M. M.: Das Grödener-, Fassa- und Enneberggebiet in den Südtiroler Dolomiten. — (Abh. geol. Bundesanst., Bd. 24, I u. II Teil, Wien 1927).
11. Ogilvie Gordon, M. M.: Geologie von Cortina d'Ampezzo und Cadore. — (Jahrb. geol. Bundesanst., Bd. 84, Wien 1934 (1935).
12. Pia, J. v.: Neue Studien über die triadischen Siphoneae vert. — (Beitr. z. Paläont. u. Geol. Öst.-Ung., Bd. 25., Wien 1912).
13. Pia, J. v.: Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. — (Abh. zool.-botan. Ges., Bd. 11, H. 2., Wien 1920).
14. Pia, J. v.: Die Diploporen der Trias von Süddalmatien. — Sitz. Ak. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. I, Bd. 133, Wien 1924 (1925).
15. Pia, J. v.: Die Diploporen der Deutschen Trias und die Frage der Gleichsetzung der deutschen und alpinen Triasstufen. — (Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., Bd. 78., Monatsb., Berlin 1926).
16. Pia, J. v.: Pflanzen als Gesteinsbildner, Berlin 1926.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

17. Pia, J. v.: Grundbegriffe der Stratigraphie, Leipzig u. Wien 1930.
18. Pia, J. v.: Die Dasycladaceen der germanischen Trias. — (Ann. Naturhist. Mus., Bd. 45., Wien 1931.)
19. Pia, J. v.: Die stratigraphische Verbreitung der Diploporen in der Trias von Bosnien. — (Vesnik geol. inst. knj. IV/1., Beograd 1935).
20. Pia, J. v.: Algen als Leitfossilien. — (Probl. of Paleont., 1, 11, Moskva 1936).
21. Pia, J. v.: Stratigraphie und Tektonik der Pragser Dolomiten in Südtirol, Wien 1937.
22. Pia, J. v.: Sammelbericht über fossile Algen: Dasycladaceae 1928 bis 1936, mit Nachträgen aus früheren Jahren. — (Neues Jahrb. für Min., Geol. u. Paläont., Referate III p. 985, Stuttgart 1937.)
23. Poljak, J.: Tumač za geol. kartu »Orahovica-Beničanci«, Beograd 1934.
24. Salopek, M.: O ladiničkim škriljavcima kod Donjeg Pazarišta. — (Prir. istr. Jug. akademije, sv. 13, Zagreb 1918.)
25. Schubert, R.: Geologija Dalmacije, Zadar 1909.
26. Schubert, R.: Führer durch Dalmatien. — (Sammlung geol. Führer, B. 14, Berlin 1909.)
27. Schubert, R.: Das Trias- und Juragebiet im Nordwesten von Knin (Dalmatien). — (Verh. der k. k. Reichsanst., Wien 1909.)
28. Schubert, R.: Geol. Karte Knin-Ervenik, Wien 1920.
29. Uršič, F.: Diploporni krečnjaci na putu između Turjaka i Rašice. — (Geološki Anali Balk. poluostrva, knj. 14., Beograd 1937.)

TUMAČ TABLAMA

TABLA I.

1. *Teutloporella vicentina Tornqu.*, uzdužni presjek, Grgin brijeg. Povećanje 12,2 ×
2. *Diplopora annulata Schafh.*, nešto kosi presjek, Zrmanja. Povećanje 11,7 ×
3. *Diplopora annulata Schafh.*, uzdužni presjek, Zrmanja. Povećanje 11,3 ×
4. *Teutloporella herculea Stopp.*, uzdužni presjek, Krndija (Planina). Povećanje 11,3 ×

Foto: Dr. B. Vrtar

TABLA II.

1. *Diplopora annulata Schafh.*, uzdužni presjek, Grgin brijeg. Povećanje 11,6 ×
2. *Diplopora annulata Schafh.*, uzdužni presjek, Grgin brijeg. Povećanje 11,5 ×
3. *Diplopora annulatissima Pia*, uzdužni presjek, netipičan oblik, Grgin brijeg. Povećanje 11,3 ×
4. *Diplopora annulatissima Pia*, kosi presjek, Mali Halan—Smolčić vrh. Povećanje 11,6 ×

Foto: Dr. B. Vrtar

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

TABLA III.

1. *Teutloporella herculea Stopp.*, uzdužni presjek, Koprivnjača. Povećanje 16 ×
2. *Diplopora annulatissima Pia*, nešto kosi presjek, Mali Halan—Smolčić vrh. Povećanje 17 ×
3. *Diplopora annulatissima Pia*, kosi presjek, Grgin brijeg. Povećanje 16,2 ×
4. *Teutloporella herculea Stopp.*, Koprivnjača.

Foto: Dr. J. Poljak

TABLA IV.

1. *Diplopora annulatissima Pia* i *Diplopora annulata Schafh.*, Grgin brijeg. Povećanje 1,3 ×
2. *Diplopora annulatissima Pia*, Grgin brijeg. Povećanje 1,3 ×

Foto: Dr. J. Poljak

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



1



2



3



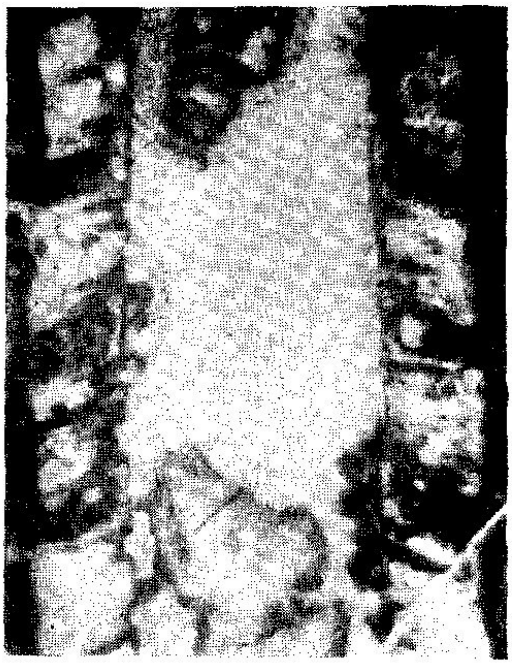
4

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



1



2



3



4

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



1



2



3



4

dizbi.hazu.hr

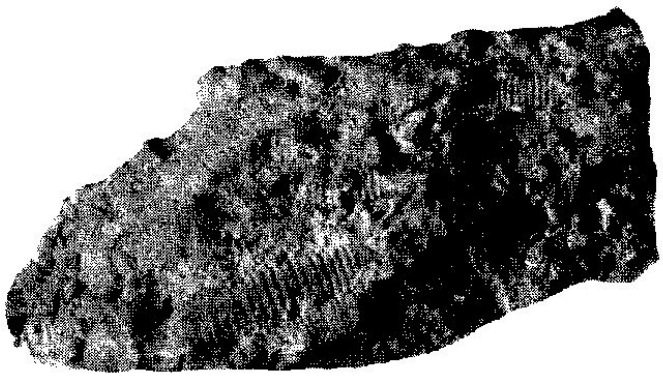
©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



1



2

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr



©DiZbi.HAZU

B. Ž. MILOJEVIĆ

O KANJONSKOJ DOLINI DURMITORSKE SUŠICE

(Sa 4 slike u tekstu i 1 tablom)

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke od 21. X. 1949.)

Položaj i opšti izgled. — Zapadno od središnjeg i od severnog dela Durmitora udubena je u pivskoj površi kanjonska dolina Sušice. Ona se sastoji od prostranog škrčkog cirka, pravca JI-SZ, od otseka, visokog oko 180 m koji se zove Skakala i koji rastavlja cirk od doline, i od same doline skoro meridijanskog pravca. Ova se dolina karakteriše znatnim padom, ogromnom dubljinom i vrlo strmim stranama. J. Cvijić je cenio dubljinu gornjeg dela dolinskog na 800 do 1000 a donjeg na 500 do 600 m i držao da su dolinske strane nagnute pod uglom od 50°.[1] Dolina ovakvih osobina privlačila je pažnju geografa i geologa, te su oni, istražujući Crnu Goru ili durmitorsku oblast, i o njoj iskazivali svoja mišljenja.

Mišljenja E. Tietzea, K. Hasserta, J. Cvijića i K. Kaysera. — Poznati austriski geolog E. Tietze ističe da su pri stvaranju Sušičine doline delovala dva procesa — fluvijalni i kraški. Sušica je svojom erozijom najpre izdubla dolinu, ali je pri tome njena voda sve više ponirala i tako je njeno korito karstifikovano. E. Tietze je uočio prečagu koja zagrađuje basen Sušičkog Jezera, ali o njoj ništa određenije nije rekao.[2]

Poznati geograf Crne Gore, K. Hassert, također je smatrao da je rečna erozija »izdubla kanjon Sušice dubok 500 m«. Ali je Hassert, dalje, držao da su tom erozijom otkriveni »izvesni nepropustljivi slojevi« i da na njihovu dodiru sa »horizontalnim krečnjačkim slojevima« u povlati izbijaju kod Nedajna s obe strane doline »izvori u istoj visini«. On još navodi da je pri stvaranju Sušičine doline bio od značaja i kraški proces i ističe da je izvorišni deo Sušice, »škrčki do«, verovatno postao i usled »ogromnog rasedanja«.[3] Hassert je pisao da se u durmitorskoj oblasti »nigde ne primećuju tragovi ranije glacijacije«[4] i stoga je pretpostavljao da se pomenuti izvori, visoko iznad dna Sušičine doline — Zaboj na istočnoj i Ivovac na zapadnoj strani — moraju javljati na dodiru propustljivih krečnjaka i nepro-

©DiZbi.HAZU



Sl. 1. Durmitorska Sušica, 1 : 100.000. 1) morenske naslage.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

pustljivih stena u njihovoj podlozi. Međutim i Zaboj i Ivovac ističu iz morenskog nanosa, delom okonglomeratisanog. Tako je tvrđenje, da se ovi izvori javljaju na dodiru krečnjaka i nepropustljivih stena gola pretpostavka. Ista je takva pretpostavka i tvrđenje da su krečnjački slojevi, u kojima je usečena Sušičina dolina, horizontalni: krečnjački slojevi leže u podini morenskih nanosa i pružaju se SZ-JI a padaju JZ.

Dok je K. Hassert, oslanjajući se na E. Tietzea, uzimao da je pri stvaranju Sušičine doline glavni značaj imala fluvijalna a znatno manji kraška erozija, dotle je J. Cvijić izveo hronologiju obaju ovih procesa i uzeo da je kraški proces postglacijalan a fluvijalni glacijalan.[5] Cvijić je prvi uveo glacijalan proces u stvaranje Sušičine doline, samo je taj proces, po njegovu mišljenju, neposredno uticao na izvorišni deo Sušice, odnosno na škrčki cirk, dok je na obrazovanje same doline uticao tek posredno.

J. Cvijić je mišljenja da »postanak Sušičina kanjona pada u glacijalnu periodu«: Sušica je dobijala veću količinu vode od glečera, koji je u diluvijumu postojao u njenu izvorištu, i tom je vodom izdubla svoju kanjonsku dolinu. Međutim je J. Cvijić pisao da je Sušičina »gorostasna dolina ... 800—1000 m duboka« i držao »kao da glečerskih tragova nema nigde ispod Velikog Škrčkog Jezera« t. j. ispod izvorišta Sušice.[6] J. Cvijić je, dakle, uzimao da je u dolini Sušice bila razvijena samo cirkusna lednička faza. Ali je nemoguće pretpostaviti da je sočnica jednog cirkusnog lednika mogla u krečnjacima izraditi dolinu, duboku, po Cvijićevu tvrđenju, oko 900 m: vreme, za koje je ona stvorena, moralo je biti znatno duže.

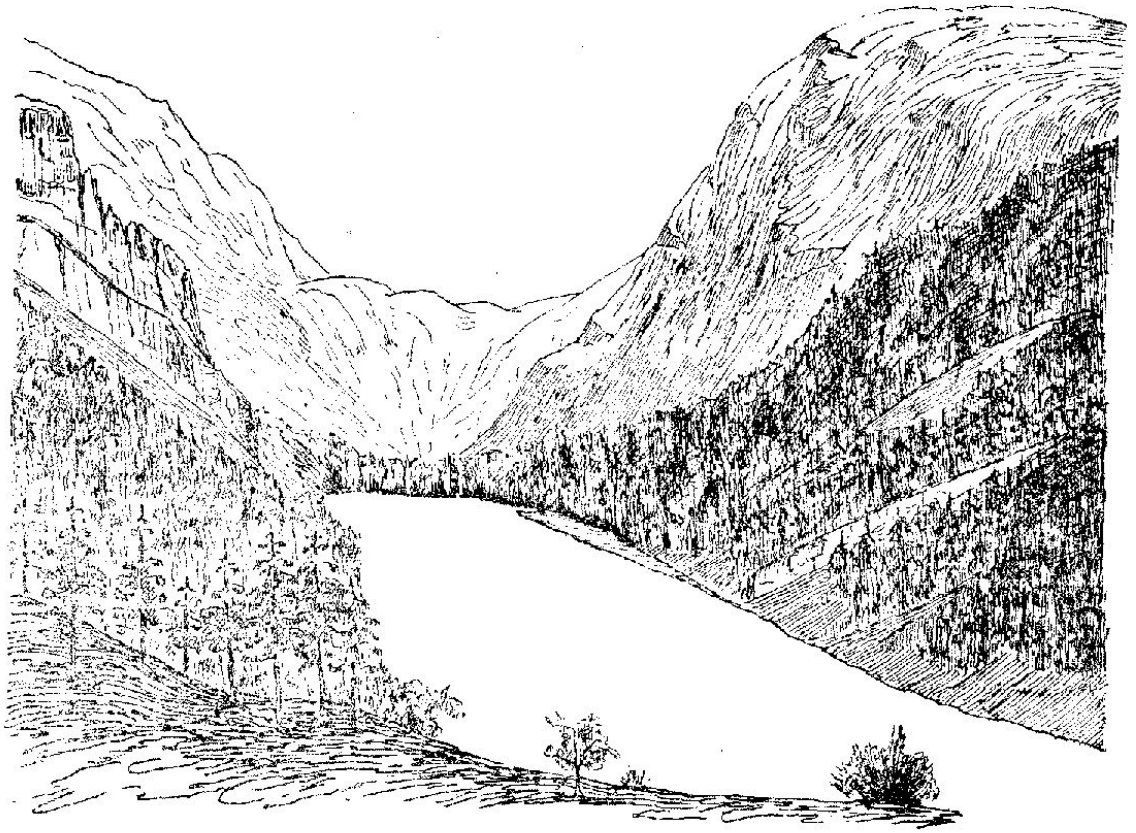
Najnoviji istraživač Crne Gore, nemački geograf K. Kayser, govori o Sušičinoj dolini kao o rovu (»Sušicagraben«) i smatra da je ona tektonskog porekla, odnosno da se »u prvom redu vezuje za rasedne linije«. Za ovo mišljenje K. Kayser nije naveo nikakvog dokaza, te ono ostaje gola tvrdnja. Kao Cvijić, tako i K. Kayser drži da se dolinom Sušice nije kretao lednik,[7] te je, po njegovu shvatanju, pri stvaranju Sušice, kao spoljašnja sila bila od značaja samo fluvijalna erozija.

Morenske naslage. — J. Cvijić je u škrčkom cirku onosno u izvorištu Sušice prvi utvrdio tragove pleistocenskog lednika, pretstavljene morenskim nanosima i mutoniranim stenama. Rečeno je, da je Cvijić prilikom tog istraživanja, vršenog 1897 god., mislio »kao da glečerskih tragova nema nigde ispod Velikog Škrčkog Jezera«.[8] Pri tom mišljenju on je uglavnom ostao i posle ponovnog istraživanja Durmitora: na karti, kojom su pretstavljeni rezultati njegovih glacioloških istraživanja iz 1913 god., označene su morene samo u škrčkom cirku i jedino je sam cirk nizvodno produžen na obe strane, i severoistočnoj i jugozapadnoj.[9] Držeći se tog Cvijićevog rada, i češki geograf František Vitasek produžio je obod škrčkog cirka nizvodno.[10] Ali u samom radu Cvijić navodi da ima »sumnjivih nanosa ... u kanjonskoj dolini Sušice oko kote

©DiZbi.HAZU

1339«.[11] K. Kayser je također smatrao da u dolini Sušice nema ledničkih tragova. Međutim je docnije utvrđeno, da su pleistocenski lednici dopirali i nizvodno od Velikog Škrčkog Jezera i ostavili jasne tragove u nižim visinama, samo ne u visini, u kojoj je to Cvijić pretpostavljao. Ti su tragovi: čeona morena, koja u kanjonskoj dolini Sušice leži na visini od 1140 m i zagrađuje basen Sušičkog Jezera i morenski nanos, koji leži na obe strane same kanjonske doline, nešto nizvodno od pomenutog basena, u visini oko 1500 m.[12]

U svom velikom radu, u kome je objavio rezultate svojih istraživanja iz 1897 god., J. Cvijić piše da je Sušičko »Jezero .... ravan, 80—100 m širok deo korita, zagrađen u donjem delu niskom prečagom«,[13] ali, kao E. Tietze, tako i on o prirodi te prečage ništa



2. Sušičko Jezero.

određenije ne govori. S obzirom na to, što je Cvijić tvrdio da je kraški proces u dolini Sušice postglacijalan — pomenuta prečaga trebalo bi da bude stvorena karstifikacijom i prema tome stenovita. Međutim je ona sastavljena od krečnjačke pržine u kojoj su uloženi blokovi i valuci od krečnjaka i peščara; tako je ova prečaga u stvari čeona morena.[12] Neposredno iznad nje vide se na dnu doline još dve morenske glavice; one također preprečuju dolinu i pretstavljaju skoro isto glacijalno stanje koje i morena ispod Sušičkog Jezera. Ovo

©DiZbi.HAZU

je glacijalno stanje bilo jače razvijeno od poslednjeg, koje je ostavilo tragove u samom škrčkom cirku. Međutim se dolinom Sušice kretao i stariji i veći lednik. On je ostavio tragove u obliku morenskih kosa, koje leže iznad obe dolinske strane, u visini oko 1500 m. Na zapadnoj, levoj strani doline ovakva kosa leži preko poremećenih krečnjačkih slojeva i sastoji se od valutaka i blokova. Oni su najvećim delom od krečnjaka, ali ih ima i od žućkasto-sivog peščara, kakav se javlja obodom škrčkog cirka, dalje od zelenkastog peščara i od magmatske stene zrnaste strukture. Delimice su valuci i blokovi okonglomeratisani. Sličnih je osobina i morenski nanos na istočnoj strani doline, oko vrela Zaboja. Ovaj morenski nanos leži u visini oko 1500 m — oko 360 m iznad dolinskog dna — i na levoj strani dopire oko 2 km dalje nizvodno od čeone morene što zagrađuje basen Sušičkog Jezera. Po tim osobinama on pretstavlja trag najstarijeg i najvećeg glacijalnog stanja koje je u dolini Sušice bilo razvijeno.

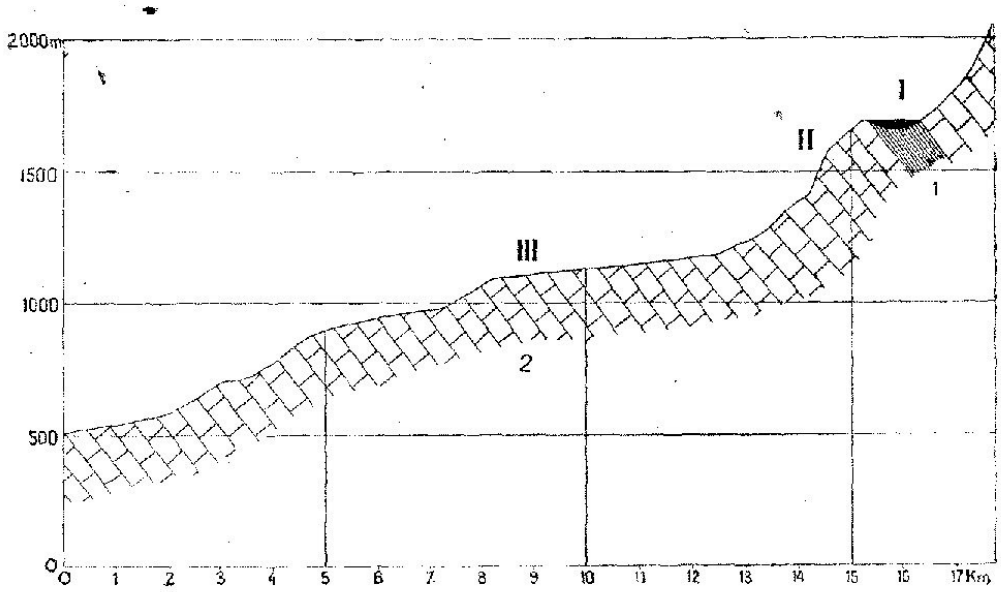
Ali se fakat, da se dolinom Sušice kretao lednik, potvrđuje i osobinama njena uzdužnog i poprečnog profila.

U z d u ž n i i p o p r e č n i p r o f i l. — U uzdužnom profilu Sušice jasno se izdvajaju tri dela: prvo je izvorišni deo, koji pretstavlja depresiju; drugo je otsek, koji se zove Skakala i koji rastavlja ovu depresiju od trećeg dela tj. od same kanjonske doline. U svom prvom radu o durmitorskoj oblasti J. C v i j i ć je istakao da su Škrka, Skakala i Sušica »u celini tipska, stupnjevita dolina, slična glečerskim stupnjevitim dolinama«. Kako je Cvijić držao »da glečerskih tragova nema nigde ispod Velikog Škrčkog Jezera« to je tvrdio da se »ne može ... glečerskim tragovima pouzdano dokazati, da je stupnjevitost postala usled glečerskog uticaja«.[8]

Najviši, prvi deo Sušičine doline leži na visini oko 1700 m i pretstavlja škrčki cirk uduben u esinskim krečnjacima[14] i u peščarima koji im čine podlogu. Kako se u ovom delu stvarao lednik i kako on leži u krečnjacima, to je on najpre izrađen kraškom erozijom u preglacijalno doba. Ali kako su, dalje, u ovom cirku ogolićeni peščari kao nepropustljive stene, to je on morao biti udubljivan i glacijalnom erozijom. Drugi deo Sušičine doline pretstavlja otsek Skakala, najizraziti u visini od 1600 do 1420 m. U kanjonskoj dolini Sušice i oko nje utvrđeni su morenski nanosi, te je ovaj otsek postao erozijom onih lednika koji su izlazili iz cirka i kretali se samom dolinom. Ali je ledničkom erozijom pomenuti otsek samo dobio sadašnju visinu, dok je izvesno postojao, označujući prelom u uzdužnom profilu, i u preglacijalno doba. Prema Kochovoj geološkoj karti on ne deli takve dolinske delove koji bi bili udubeni u stenama razne otporne moći, već pretstavlja granicu, do koje je u preglacijalno doba bila doprla regresivna erozija Sušičina.

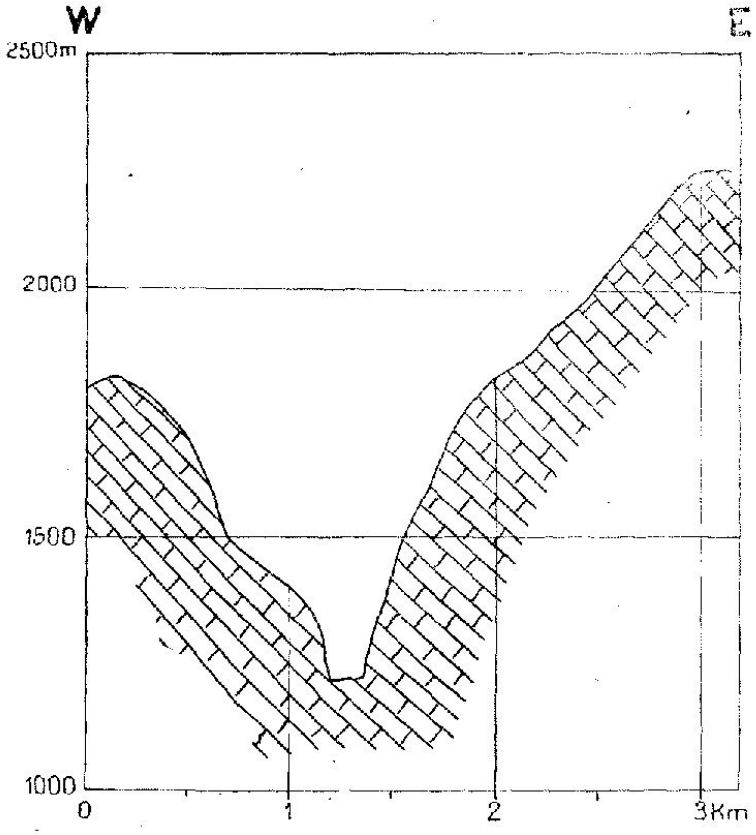
Kao što postoji znatna razlika u uzdužnom profilu između izvorišnog i kanjonskog dela, tako postoji znatna razlika i u poprečnom profilu samo između gornjeg i donjeg dela dolinskog. U gornjem delu — počev od otseka Skakala pa nizvodno do Sušičkog Jezera —

©DiZbi.HAZU



Sl. 3. Uzdužni profil Sušice, 1 : 175.000. I) Škrke; II) Skakala; III) kanjonski deo doline; 1) peščari i 2) krečnjaci.

strane dolinske su vrlo strme i naročito je dno dolinsko široko. Po proceni, njegova širina iznosi do 300 m. Znatna širina dna u ovom delu doline vidi se i po tome što Sušica po njemu teče u meandrima.



Sl. 4. Poprečni profil gornjeg dela Sušice, 1 : 50.000.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Donji deo doline — od jezerskog basena do ušća — karakteriše se također strmim stranama, ali i znatno užim dnom. Samo ta uzina nikako ne dolazi otuda, što bi donji deo bio sužen točilima a gornji ne; i u gornjem delu dolinskom razvijena su točila, pa se i pored njih on karakteriše znatnom širinom.

Ove razlike u poprečnom profilu slažu se sa položajem morenskih nanosa: gornji deo dolinski, koji se karakteriše vrlo strmim stranama i širokim dnom, dopire nizvodno upravo donde dokle i pomenuti morenski nanosi. Iz toga je jasno, da je gornji deo dobio svoje glavne osobine — vrlo strme strane i široko dno — radom ledničke erozije. Donjim delom, nizvodno od Sušičkog Jezera, nisu prolazili lednici i nisu taj deo obrađivali: zbog toga se on karakteriše nešto blažim stranama i naročito uskim dnom.

Ali postoji još jedna razlika u poprečnom profilu između gornjeg i donjeg dela dolinskog. Ona je u tome, što se na stranama donjeg dela u raznim visinama vide kraće i uže nagnute ravni. Njih je zapazio J. Cvijić i po njima označio stranu Sušičine doline kao »terasastu«.[15] Cvijić upravo piše da su pri vrhu i pri dnu dolinskih strana otseci, između kojih su »slabije nagnute ravni, pravi podovi«. On smatra da su otseci stvoreni potkopavanjem i ističe kako »prema dva niza otseka . . . izgleda kao da su bile dve periode intenzivnijeg udubljivanja korita i potkopavanja strana, rastavljene jednim mirnijim dobom«.[13] Cvijić, dakle, smatra da su ove »slabije nagnute ravni« na stranama Sušičine doline u stvari erozivni nivoi. One to doista i jesu, samo se mora utvrditi da su ti nivoi očuvani u donjem delu doline, nizvodno od Sušičkog Jezera, dok ih nema u gornjem delu, uzvodno od ovog jezera: u ovom delu oni su uništeni radom ledničke erozije.

Postanak Sušičine doline. — Na osnovu svega, što je dosada rečeno, može se prići i odgovoru na pitanje: kada je i kojim procesima stvorena kanjonska dolina Sušice.

Ova je dolina usečena u pivskoj površi te je po tome mlađa od nje. Ali, kako se ovom dolinom kretao lednik, to je ona morala postojati kao dolina i u preglacijalno doba. Zbog toga se ne može održati Cvijićevo tvrđenje da je kanjonska dolina Sušice postala erozijom ledničke sočnice, jer je ona morala postojati i pre glacijalne periode samo ne kao dolina sadašnje dubljine. Radom onog lednika, koji je staložio morene na površi kod Nedajna i prema njemu, ova je dolina u gornjem delu bila udubena i naročito proširena, dok je u donjem delu, nizvodno od Sušičkog Jezera, erozijom ledničke sočnice bila samo udubena. U interglacijalnom dobu, koje je došlo nakon ovog ledničkog, oba dolinska dela, i gornji i donji, udubljivani su radom fluvijalne erozije. Za vreme mlađeg glacijalnog stanja, kada je stalożena čeona sušička morena, gornji deo dolinski je također udubljivan i naročito proširivan radom ledničke erozije, dok je donji deo udubljivan erozijom ledničke sočnice. U drugom interglacijalnom dobu oba dolinska dela, i gornji i donji, udubljivani su

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

radom fluvijalne erozije. Najzad, za vreme cirkusne ledničke faze, oba dolinska dela udubljivana su erozijom ledničke sočnice, a u postglacijalno doba fluvijalnom erozijom.

Tako su gornji i donji deo Sušičine doline stvarani na različne načine. Donji deo udubljivan je fluvijalnom erozijom u preglacijalno doba, u oba interglacijalna i u postglacijalno doba i erozijom ledničke sočnice u sva tri glacijalna doba. Gornji deo, međutim, udubljivan je fluvijalnom erozijom također u preglacijalno doba, u oba interglacijalna i u postglacijalno doba. Ali, za razliku od donjeg dela, ovaj gornji deo je udubljivan i proširivan ledničkom erozijom za vreme nedajnskog i sušičkog glacijalnog stanja i erozijom ledničke sočnice za vreme škrčkog glacijalnog stanja. Lednici, koji su u dva maha prolazili gornjim dolinskim delom, dali su mu karakteristične crte valova i time ga jasno izdvojili od donjeg dela dolinskog.

Dok se na ovaj način može utvrditi druga, završna faza u stvaranju Sušičine doline, ostaje otvoreno pitanje kada je nastala prva, početna faza u njenu razvoju. Pouzdano je, da je dolina Sušice postojala pre glacijacije, ali je pouzdano i to da je ona mlađa od pivske površi, u kojoj je oštro usečena. Kao što je rečeno, ova se površ sastoji od trijaskih (esinskih) krečnjaka, koji se pružaju SZ-JI a padaju JZ. Kako su oni zasečeni topografskom površinom, to je ova oblast, za vreme tektonskih procesa i posle njih, bila izložena dugoj i jakoj destrukciji od strane spoljašnjih sila. Najmlađi slojevi, koji učestvuju u građi »durmitorske kraljušti«, jesu kretacejski,[16] te su po tome tektonski procesi u durmitorskoj oblasti postkretacejski. Međutim, u građi severne Crne Gore učestvuju i eocenske naslage, te bi se moglo uzeti da su tektonski procesi i u durmitorskoj oblasti posteocenski. Ovakav bi zaključak bio opravdan i time što je durmitorska navlaka ekvivalentna mirditskoj, koja je navučena u poznom eocenu ili u ranom oligocenu.[17] Tako bi stvaranje pivske površi počelo u oligocenu. Ovaj zaključak postaje tim pouzdaniji što je severno od pivske površi, oko gornje Drine, također razvijena površ, izrađena u trijaskim naslagama i visoka 1000 do 1100 m. Ali je značajno, da su manje kotline u ovoj površi (kao rogatička) ispunjene jezerskim sedimentima oligo-miocenske starosti.[18] Rečice, koje iz tih kotlina teku prema Drini, usekle su svoje doline u pomenutoj površi. Tako je raščlanjavanje površi i usecanje dolina postmiocensko, dok je stvaranje same površi oligo-miocensko.

Kao pomenuta površ iznad drinske, tako je i pivska površ iznad sušičke doline oligo-miocenske starosti. Njeno raščlanjavanje odnosno usecanje kanjonske doline Sušice pada u pliocen. Ono je bilo izazvato spuštanjem zemljišta i splašnjavanjem zaliva, koji je u pliocenu zalazio iz panonske ravni uz dolinu donje Drine. Ali je vrlo verovatno da je usecanje Sušičine doline bilo umnogom izazvato i izdizanjem pivske površi, koje se vršilo u isto doba kada i pomenuto spuštanje panonske ravni.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

LITERATURA

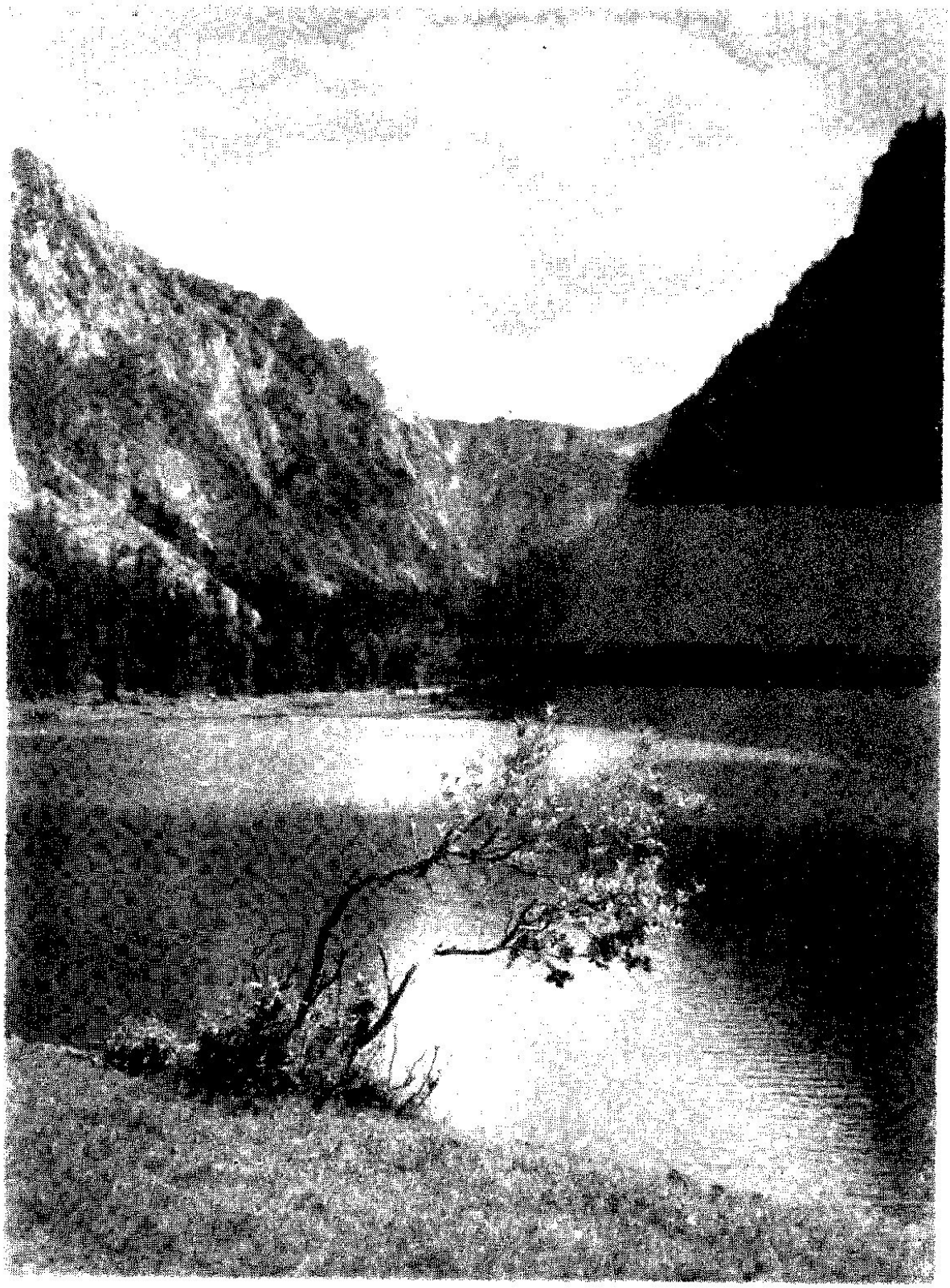
1. J. Цвијић: Глацијалне и морфолошке студије о планинама Босне, Херцеговине и Црне Горе (Глас С. К. академије, LVII, s. 159 i 122).
2. E. Tietze: Geologische Übersicht von Montenegro (Jahrbuch d. K. K. Geologischen Reichsanstalt, 1884, XXXIV Bd., I Heft, s. 29 i 31).
3. K. Hassert: Beiträge zur physischen Geographie von Montenegro (Dr. Petermanns Mitteilungen, Ergänzungsheft Nr. 115, s. 47).
4. Ibid., s. 62.
5. J. Cvijić: Op. cit., s. 163.
6. Ibid., s. 162, 195, 122 i 125.
7. K. Kayser: Morphologische Studien in Westmontenegro, I (Zeitschrift Gesell. Erdkunde Berlin, 1932, s. 268, 266 i 274).
8. J. Cvijić: Op. cit., s. 125.
9. J. Cvijić: Eiszeitliche Vergletscherung der Gebirsgruppen von Prokletije bis Durmitor, 1 : 200.000 (Glas S. k. akademije, XCIII).
10. Frant. Vitasek: Čtvrtohorní zalednění na Černe Hore, 1 : 600.000 (Zpráva cís. král. reálného gymnasia v Kolině za školni rok 1914–1915).
11. J. Цвијић: Леденo доба у Проклетијама и околним планинама (Глас С. К. академије, XCIII, s. 12).
12. Б. Ж. Милојевић: Високе планине у нашој Краљевини, 1937, s. 341.
13. J. Cvijić: Rad naveden pod 1., s. 124.
14. F. Koch: Geološka karta okoline Durmitora, 1 : 100.000 (Vesnik Geološkog instituta Kralj. Jugoslavije, knj. II).
15. J. Cvijić: Rad naveden pod 1., s. 122.
16. З. Вешић: Геотектонска структура северне Црне Горе (Гласник Природњачког музеја Српске земље, I, s. 105).
17. Fr. Nopcsa: Geographie und Geologie Nordalbaniens (Geologica Hungarica, tomus III, Budapestini, 1929, s. 462).
18. Fr. Katzer: Geologische Übersichtskarte von Bosnien-Hercegovina, 1 : 200.000, I Sechstelblatt Sarajevo.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



Svitsko Jezero

(Foto: K. Koranek)

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr



©DiZbi.HAZU

MIHOVIL GRAČANIN

PRILOG GENETSKOJ KLASIFIKACIJI TALA

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke od 16. III. 1950.)

UVOD

Tla naše pedosfere razlikuju se međusobno čitavim nizom fizio-grafskih osobina, kao i dinamikom. Te razlike čine nam se to veće, što se detaljnije osvrćemo na pojedine znakove i svojstva i što na većoj površini vršimo istraživanja. Razlike u boji, jednom jedinom morfološkom znaku, toliko su mnogovrsne, da u čitavoj pedosferi možemo naći koju hiljadu boja ili nijansa. Kombinacijom fiziografskih znakova i svojstava nastaje nepregledan niz različitih aspekata tla.

Poput drugih prirodnih nauka nastoji i pedologija, da predmete svojih istraživanja, tla, svrsta u sisteme, kako bi znanje o tim predmetima bilo što preglednije, a njihovi međusobni genetski odnosi što jasniji. U tom nastojanju ona je nailazila i još uvijek nailazi na znatne poteškoće. Pedologija je dobila mnoge sisteme klasifikacije tala, ali još nema zadovoljavajućeg prirodnog sistema, ma da su pedolozi različitih krajeva svijeta ulagali goleme napore, da takav sistem izgrade. Tako je klasifikacija tala ostala sve do danas najkrupnije neriješeno pitanje sistematske pedologije.

Baveći se preko četvrt stoljeća sistematsko-pedološkim istraživanjima, dospio sam do niza spoznaja, koje su mi poslužile kao baza za n o v i g e n e t s k i s i s t e m. U ovom radu prikazat ću ovaj novi sistem i teoretske osnove, na kojima on počiva. Bit će potrebno, da se najprije osvrnemo na samu problematiku klasifikacije tala i historijski razvitak aktivnosti ljudskog duha na ovom području naše nauke.

RAZVOJ SISTEMA KLASIFIKACIJE TALA

Mnogo prije nego što se pedologija razvila u samostalnu prirodnu znanost tla su razvrstavana. Prirodoznanci i praktičari pokušavali su još od najstarijih vremena, da po izvjesnim karakterističnim znakovima i svojstvima klasificiraju tla. Razvrstavanje je isprva

©DiZbi.HAZU

vršeno pretežno radi zadovoljenja praktičnih životnih potreba, a kasnije i s razloga naučno-teoretskih.

U vrijeme empirizma dioba tala vršena je uglavnom s gledišta poljoprivrednog i šumarskog. Proizvođač poljoprivrednik vidio je u tlu supstrat više ili manje podesan za uzgoj bilja, pa je tražio znakove, po kojima bi mogao zaključivati o njegovu bonitetu; i država, kao ubirač poreza, bila je interesirana na produktivitetu zemlje i na kriterijima, po kojima bi se taj produktivitet mogao procjenjivati. Nicali su tako različiti sistemi klasifikacije tala, koji su nastojali zadovoljiti potrebe prakse. Morfološke, topografske i neke fizikalne osobine tla, te njihov odnos prema različitim biljkama, čine empirijsku bazu, na kojoj su stari narodi zasnivali prvo razvrstavanje tala.

Drži se, da je prvu klasifikaciju tala po boji i strukturi dao Kinez Yu za vladanja imperatora Yao, prije nekih 4.000 godina (Thorp). Najstariji sistemi razvrstavanja tala sačuvani su nam u djelima grčkih i rimskih pisaca. Aristotelov učenik Theophrast (371.—286.) u djelu *„Περὶ φυτῶν ἱστορίαι"* dijelio je tla s gledišta morfološkog, te po mehaničkom sastavu, plodnosti i podesnosti, da posluže uzgoju različitih kultura. Porcius Cato dao je u djelu »*Scriptorum rei rusticae*« klasifikaciju tala s obzirom na potrebe nekih važnijih kultura, zatim po mehaničkom sastavu i osobitim svojstvima tla kao hranljivog supstrata. Tla je podijelio na pjeskovita *(terra harenosa, harena)*, glinasta *(argilla)*, kamenita *(terra rudecta)*, vapnena *(locus cretosus)*, crna *(ager nebulosus, terra pulla)*, crvena *(terra rubrica)*, siromašna *(ager macrior)*, masna *(ager crassus)* i t. d. Marcus Terentius Varro (116.—28. g.) u djelu *Rerum rusticarum* razvrstavao je tla na genera po mehaničkom sastavu, t. j. po dominantnim sastavnim česticama *(partes premultae)*, kao što su kamenje *(lapides)*, šljunak *(rudus)*, krupni pijesak *(sabulo)*, pijesak *(harena)*, glina *(argilla)*, proizvodi rastvaranja organskih tvari *(cinis)* i t. d. S obzirom na položaj razlikovao je tri skupine zemljišta (tria genera sint a specie simplicia agrorum): dolinska *(campestre)*, brežuljkasta *(collinum)* i gorska *(montanum)*.

I kod nekih drugih klasičnih pisaca, kao što su Junius Moderatus Columella *(De re rustica)*, pa Publius Virgilius *(Georgica)* i dr. nalazimo mnoge pokušaje razvrstavanja tala na istim empirijskim osnovama.

Srednji vijek nije donio nauci o klasifikaciji tala niti jedan novi princip.

Uporedo s razvitkom prirodnih nauka sve se više ispoljavaju nastojanja, da se klasifikacija tala postavi na naučnu osnovu. No kako je pedologija bila dugo vremena naučno područje različitih prirodnih znanosti (geologije, petrografije, agrokemije, agronomije, botanike i t. d.), tla su posmatrana s vrlo raznolikih gledišta, pa su tako nastali različiti sistemi klasifikacije, u kojima se zrcalila sva šarolikost prirodoznanstvenog shvaćanja pedosfere.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Za geologe su tla geološki sedimenti, pa su ih stoga razvrstavali na osnovu geoloških faktora. Petrografi i mineralozi vidjeli su u tlima stijene, t. j. minerale ili njihove derivate; smatrali su zato, da je najopravdanije dijeliti ih po njihovu petrografskom ili mineraloškom podrijetlu. Agrofizičari su ubrzo spoznali, da su svojstva tla kao staništa i supstrata u velikoj mjeri zavisna od stupnja disperziteta njihovih masa pa su pokušavali, da ih razvrstavaju po njihovoj teksturnoj građi. Izučavajući kemijski sastav i svojstva tala došli su agrokemičari do saznanja, da se tla razlikuju s obzirom na kemijska svojstva i sastav, pa da neka od tih svojstava mogu služiti kao baza za njihovu klasifikaciju.

Velik dio ovih klasifikacija imao je više manje karakter bonitacijskih sistema, no najizrazitije bonitacijsko obilježje imale su klasifikacije ekonomske, koje su razvrstavale tla po njihovoj produkcionoj sposobnosti, t. j. po naturalnom prirodu ili po čistom prinosu.

Potrebno je da se na ove klasifikacije ovdje kritički osvrnemo.

Geološko-petrografske klasifikacije. Prvu shemu predložio je Hausmann 1818. g., razvrstavši tla prema petrografskoj građi i rastrošivosti stijena, iz kojih nastaju. Kasnije je cio niz geologa, kao Sprengl, Senft, Fallou, Girard, Gräbe, Mayer, Orth i dr., nastojao usavršiti geološko-petrografske klasifikacije. S gledišta geološkog tla su razvrstana na aluvijalna i koluvijalna, t. j. primarna i prenesena, a ova dalje u rodove i vrste prema petrografskom karakteru.

Sve te klasifikacije polaze od pretpostavke, da je matični supstrat onaj faktor, koji najizrazitije utječe na formiranje i svojstva tla. Ova osnovna pretpostavka nije međutim opravdana. Tla nisu jednostavni proizvodi trošenja stijena, već prirodno-historijske tvorevine, u čijem su formiranju sudjelovali mnogi aktivni pedogenetski faktori, klimatski, biološki, hidrološki i dr.; pored toga njihova svojstva uvelike zavise još i od vremena razvoja (starosti). To posvjedočavaju brojna istraživanja.

Poznato je na pr., da se od granita mogu razviti tla veoma različitih fiziografskih osobina. U gorskim predjelima, gdje je desagregacija glavni pedogenetski proces, nastaju od granita atipska kamenito-šljunkovita malo plodna tla. U semiaridnim područjima može se na granitu razviti tip stepske crnice (černozem) ili kestenjastog, bazama zasićenog tla, dok se u humidnim i perhumidnim područjima formiraju od granita kisele i neplodne pepeljuše (podzoli). Isto vrijedi i za sve ostale petrografske supstrate. Najdrastičniji primjer divergentnih prirodnih svojstava stijena i od njih razvijenih tala, pružaju neka tla razvijena na vapnencima i dolomitima. Tako u našem kontinentalnom Kršu nalazimo kisela, vapnom oskudna podzolasta tla razvijena iz bazičnog karbonatnog kamenja, dakle tla sasma oprečnih svojstava, nego što su ih imale stijene, iz kojih

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

su nastala. U smislu geološko-petrografske klasifikacije morali bi ih označiti kao »vapnena«, što bi bez sumnje bilo pogrešno.

U Sjedinjenim Američkim Državama, kako piše Kellog, na golemom području od sjeverno-centralne Montane do obala oceana razvijaju se tla na veoma sličnim ili čak identičnim glacijalnim sedimentima, ali mnoga od njih ne pokazuju međusobno gotovo nikakve sličnosti, izuzev s obzirom na sam matični supstrat.

Ovih nekoliko primjera dovoljno svjedoči, da nam geološko-petrografske klasifikacije ne omogućuju razvrstavanje tala po njihovim osnovnim prirodnim svojstvima. One mogu imati izvjesno značenje samo za razvrstavanje nerazvijenih ili veoma slabo razvijenih tala.

Fizikalne klasifikacije. Prvu shemu za klasifikaciju tala po teksturi predložio je A. Thaer 1813. g. Na osnovu kvantitativnog odnosa glinastih čestica podijelio je sva tla na glinasta, ilovasta i pjeskovita. Mnogi pedolozi su radili kasnije na usavršavanju Thaerova sistema klasifikacije (Schübler, Trommer, Knopp) ili su donijeli nove sisteme klasifikacije po teksturi (Sabanin, Kopecky, Gračanin i dr.).

Elementarni mehanički sastav tla bez sumnje je važno prirodno svojstvo tala, ali ipak nije znak, po kojemu bi mogli zaključivati o tipskim svojstvima tla. Dva različita tipa tla, na pr. podzol i crvenica, mogu imati sličnu teksturnu građu, mogu biti na pr. ilovasta i glinasta, jednako kao što različiti podzoli mogu biti glinasti, ilovasti i pjeskoviti; jasno je dakle, da se na osnovu teksturne građe ne može zaključivati o tipskoj pripadnosti tala. Ali raspodjela mehaničkih elemenata u profilu tla, pa način njihove agregacije u strukturne agregate, može mnogo pridonijeti približoj karakteristici tala kao prirodnih tijela. Poznavanje teksturne građe profila upućuje nas, da li je tlo nastalo in situ ili koluvijalnim procesima, pa i kakvim, omogućuje nam ispravnu ocjenu genetske povezanosti horizonata, što je za interpretaciju kemijskih analiza tla od velikog značenja, i napokon olakšava nam objašnjavanje dinamike tla. Zato klasifikacija po teksturi može poslužiti u sistematskoj pedologiji kao pomoćno sredstvo za detaljnije karakteriziranje i razvrstavanje podvarijeteta tala u vrste.

Kemijske klasifikacije. Prve kemijske klasifikacije imaju kemijsko-mineraloški karakter. Godine 1871. dijeli Knop sva tla na silikatna, karbonatna i sulfatna. Agrokemičari razvrstavaju tla najprije po kvantitativnom odnosu glavnih hranjivih tvari, a kasnije po odnosu njihovih fizioloških aktivnih komponenata.

Sve ove kemijske metode imaju karakter bonitacijskih sistema, jer vode računa samo o nekim edafskim faktorima, koji plodnost tla integriraju. Dva tla s jednakom količinom fiziološki aktivnih hraniva mogu pripadati sasma različitim tipovima.

Novija kemijska istraživanja najaktivnijeg dijela tla, t. j. koloidnih i angstremskih disperzija, mnogo su pridonijela približem

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

karakteriziranju tala kao prirodno-historijskih tijela, pa su neki istraživači (A a r n i o i S t r e m m e, G e d r o i c, R e i f e n b e r g) razlike u građi koloidnog kompleksa tla uzeli kao bazu kemijske klasifikacije tala.

Morfološke klasifikacije. One idu u red najstarijih sistema klasifikacije tala. Po endomorfološkim osobinama, specijalno po boji tla su razvrstavana još u vrijeme, dok pedologija nije postojala kao prirodna nauka. Po boji su mnoga tla dobila i svoje tipsko ime (černozemi, podzoli, kestenjasta tla, crvenice, smeđa srednjoevropska tla i t. d.). S vremenom se pokazalo, da boja nije pouzdan tipski znak. Poznati su podzoli, koji nemaju tipičan, pepeljasti A_2, jednako kao što ni sve crnice nisu černozemi, pa ni sve crvenice nisu tipske »terrae rossae«.

Razvrstavanje tala po e k t o m o r f o l o š k i m osobinama vršeno je dosada uglavnom na osnovu razlika u vegetacijskom pokrovu. Od godine 1909., kada je S a b a n i n A. N. podijelio sva tla po njihovu vegetacijskom pokrovu na 6 grupa i 11 razreda, pokušao je cio niz istraživača, da istraži odnose između nekih svojstava tla i vegetacije, te da pronađe diferencijalne vrste, koje indiciraju specifična svojstva tla. Tako vrste tla, kao što su pijesci, gline i skeletna tla, indiciraju psamofiti, pelofiti i petrofiti, vapnom obilata tla kalkofilne biljke, vapnom oskudna tla kalkofobi i t. d. Fitocenološka istraživanja posljednjih godina postavila su nove temelje botaničkoj klasifikaciji tala. Ona su jasno pokazala, da su biljke udružene u određene zajednice na tlima određenih tipskih svojstava, te da prema tome dobro izučene zajednice mogu biti pouzdani indikatori tipskih osobina tala i osnovica za njihovo botaničko razvrstavanje. Botanička klasifikacija može biti od goleme pomoći pedolozima kartografima, jer se na osnovu poznavanja fitocenoloških jedinica može zaključivati o sistematskoj pripadnosti tala i na taj način znatno ubrzati kartografski rad. Ipak botanička klasifikacija ni u kojem slučaju ne može zamijeniti pedogenetsku klasifikaciju, koja mora poći od osnovnih prirodnih svojstava samog tla.

Većina napred navedenih sistema klasifikacije tala bila je jednostrana, jer je vodila računa samo o nekim značajnim osobinama tla, koje ih karakteriziraju više kao masu ili kao proizvodno sredstvo, a manje kao prirodno-historijska tijela sui generis.

Kada su sedamdesetih godina prošlog vijeka radovima D o k u č a j e v a otkriveni glavni zakoni geneze i formacije tala, a pedologija podignuta na samostalnu prirodoznanstvenu disciplinu, otpočinje razvitak sistematske pedologije na genetskom principu, pa se ubrzo javljaju i prvi **genetski sistemi klasifikacije tala.** D o k u č a j e v prvi ističe, da je tlo funkcija klime, vegetacije, reljefa, starosti, matičnog supstrata i t. d., te da svako tlo ima svoje vanjsko i unutarnje lice, koje je odraz aktivnosti pedogenetskih faktora i intenziteta pedogenetskih procesa. Time jasno upućuje, da sistemi klasifikacije tala moraju obuhvatiti ona njihova ponajvažnija svojstva,

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

koja su odraz njihove specifične geneze, po kojima se međusobno bitno razlikuju. Svoja shvaćanja pedosfere i njenih prirodno-historijskih jedinica nastoji izraziti u prvom genetskom sistemu klasifikacije, koji donosi godine 1876. Po toj, na morfološko-topografskom principu zasnovanoj klasifikaciji, koju je Dokučajev usavršavao u dva navrata 1886. i 1900. god., dijele se tla na normalna, prelazna i anormalna.

Kao normalna označio je sva tla razvijena »in situ«. Ona po svom općem karakteru i važnijim svojstvima u punoj mjeri odgovaraju fizikalno-geografskim i biološkim prilikama (klimi, matičnom supstratu, biljnim i životinjskim organizmima, reljefu i t. d.) područja njihova rasprostranjenja. Prelazna tla ne odgovaraju potpuno općim fizikalno-geografskim i biološkim prilikama; na njihovo formiranje dominantan utjecaj vrše jedan ili dva pedogenetska faktora, kao na pr. reljef, spec. hidrološke prilike, matični supstrat i t. d. Anormalna tla uglavnom su prenesena, mlada, nerazvijena tla (aluvijalna, eolska).

Dokučajev je nastojao obuhvatiti glavna prirodna svojstva tla, iako je svoju shemu izgradio uglavnom na pedogenetskim faktorima. Prilikom detaljnijeg razvrstavanja klimi je pripisivao najšire značenje, pa je u osnovi toga razvrstavanja primijenio princip klimagenetski. Ipak su pored klime i ostali pedogenetski faktori došli do izražaja. Dokučajevu nije bilo moguće detaljno razraditi svoju shemu po pedogenetskim faktorima, a još manje po pedogenetskim procesima, jer je njihovo značenje u ono vrijeme bilo još nedovoljno izučeno.

Učenje Dokučajeva imalo je velik utjecaj na razvitak sitematske pedologije ne samo u Rusiji već i u čitavom svijetu. Na temeljima, koje je on postavio, izgrađivali su i usavršavali genetsku klasifikaciju mnogi njegovi đaci i sljedbenici kao Sibircev, Glinka, Visocki, Neustrujev, Gedroic, Viljams, Vilenski, Afanasjev, Zaharov, Polinov, Prasolov i dr., a kasnije, kada su preko međunarodnih pedoloških kongresa i konferencija ideje ruske pedološke škole prešle granice Rusije, pokušali su i mnogi evropski i američki pedolozi, da izgrade nove sisteme klasifikacije na dokučajevskom principu. Pedolozi su definitivno usvojili genetski princip kao bazu za klasifikaciju tala, ali se sve do danas nisu mogli potpuno sporazumjeti o tome, koje genetske značajke treba uzeti kao osnovu prirodnog genetskog sistema pedološke klasifikacije.

Studij geneze pedosfere mnoge je pedologe udaljio od osnovnih spoznaja, do kojih je došao Dokučajev. Saznanje, da u razvoju tala dominiraju sad jedni sad drugi pedogenetski faktori (klima, matični, supstrat i t. d.), navelo je mnoge, da dominantne pedogenetske faktore pokušaju ugraditi u temelje sistema klasifikacije tala. Čitavih nekoliko decenija klasifikacije tala izgrađivane

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

su na principu dominantnosti pedogenetskih faktora. Razvijene su osobito klimagenetske klasifikacije, koje su pošle od klime kao glavnog faktora života i razvitka tala.

Osvrnut ćemo se na ove sisteme klasifikacije, koji su sve donedavno imale najviše pristaša među pedo-sistematičarima. Prije nego se pozabavimo ovim sistemima, potrebno je, da se zadržimo na klasifikaciji učenika Dokučajeva Sibirceva, koji je izgradio sistem klasifikacije tala na principu morfološko-geografskom. Izučavajući tla Rusije, dospio je do saznanja, da njihovo širenje u prostoru pokazuje izvjesnu pravilnost (zonalnu), koja se ne dade protumačiti ni s gledišta geološkog ni botaničkog. Pokušao je da u shemi za klasifikaciju primijeni princip zonalnosti, koji bi izražavao zavisnost procesa razvitka tla od geografskih prilika, pa je sva tla podijelio na

a) zonalna ili potpuno razvijena u skladu s geografskim, a u prvom redu klimatskim prilikama područja; b) intrazonalna, razvijena pod dominantnim utjecajem aklimatskih faktora i c) azonalna ili potpuno nerazvijena, t. j. tla s nepotpuno izraženim profilom. Ova tri velika razreda podijelio je dalje na 13 tipova. Genetski tipovi tvore velike grupe s genetskim serijama tala, koje se razlikuju: a) po stupnju i jakosti, te oscilaciji dinamskih agensa, koji daju tipu fundamentalno obilježje, i b) po promjeni sastava i strukture tla, u vezi sa sastavom i strukturom matičnog supstrata. Sibircev zaključuje, da po kvalitativnim i kvantitativnim modifikacijama pedogenetskih procesa možemo sva tla temeljnih razreda podijeliti u pravilne genetske redove, pri čemu svaki sloj gline, pijeska, humusa i. t. d., uzet gdje bilo, nalazi u seriji ovih redova svoje okance. Ipak shema Sibirceva nije izgrađena na jednom određenom genetskom principu, a pored toga ne obuhvaća svu šarolikost pedosfere, uvjetovanu variabilnosti pedogenetskih faktora i procesa.

Klimagenetski sistemi polaze od pretpostavke, da je klima dominantan faktor geneze i formacije tala, da se u oblastima jednakih klimatskih prilika razvijaju tla genetski jednaka ili slična, te da dosljedno tome postoje klimatski tipovi tla. Na klimagenetskom principu izgradili su svoje sisteme klasifikacije Hilgard, Ramann, Lang i Meyer. Hilgardovu razdiobu tala na aridna i humidna preuzeo je Ramann i podijelio tla dalje po toplinskim zonama na nekoliko skupina i podskupina. Ovo razvrstavanje ne osniva se međutim na genetskoj vezi unutarnjih svojstava tala, već na jednostavnom saznanju, da se odnosni tipovi tla nalaze u navedenim klimatskim zonama i regijonima. Da li su ta tla zaista proizvodi sadašnjih klimatskih prilika ili su to reliktna tla klime predašnjih geoloških doba, o tome Ramannova shema ne vodi računa. Ramannov sistem obuhvaća samo razvijena, dakle zonalna tla u smislu klasifikacije po Sibircevu, dok se na intrazonalna tla uopće i ne osvrće.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Nastojeći pobliže karakterizirati klimatske oblasti s gledišta pedogenetskog, R. Lang je uveo t. zv. kišne faktore (Kf), koji predstavljaju odnos između prosječnih godišnjih oborina i srednje godišnje temperature. Kišni faktor 40 uzeo je kao granicu aridne i humidne klime, a Kf 160 kao granicu između humidne i perhumidne klime, pa je u tako ograničene klimatske oblasti smjestio glavne poznate tipove tla. Pokazalo se, da oblasti s jednakim godišnjim kišnim faktorom mogu imati vrlo različitu klimu pojedinih mjeseci, pa i onih, koji su najodlučniji za razvoj i formiranje tala (Gračanin).

Meyer A. je uveo mjesto kišnog faktora t. zv. N-S kvocijent, t. j. odnos između prosječnih godišnjih oborina i apsolutnog deficita zraka do zasićenosti, te je na osnovu izračunavanja N-S kvocijenta i geografskog rasprostranjenja poznatih tipova izradio shemu raspodjele tala u Evropi.

Bez obzira na opće zamjerke, koje se mogu učiniti svim sistemima klasifikacije tala zasnovanim na principu pedogenetskih faktora, klimagenetskim klasifikacijama može se još posebno prigovoriti, da obuhvaćaju samo grubo klimatske prilike pojedinih područja, a što je još važnije, da ne respektiraju klimatske prilike prošlih geoloških doba, već samo recentne, pa prema tome ne obuhvaćaju cio proces geneze i formacije tala.

Očita jednostranost svih ovih sistema, a ne manje i spoznaja, da se u formiranju tala isprepliće utjecaj mnogih pedogenetskih faktora, bile su nekim istraživačima poticaj, da pokušaju obuhvatiti skupnost tih faktora, no tako, da istovremeno istaknu i značenje faktora dominantnih. Tako nastaju sistemi zasnovani na principu analognih redova tvorbe tla (Vilenski, Afanasjev).

Reljefsko-topografska klasifikacija Afanasjeva. Izučavajući zakonitosti geografsko-klimatskog rasprostranjenja tala, Afanasjev je dospio do razdiobe tala u dvije velike skupine: kontinentalnu i oceansku. U svakoj ovoj skupini razlikuje: a) tla ravnih zona, b) tla vertikalnih zona i c) tla mikrozona. Tla ravnih zona tvore tri reda: a) tla pod travnom vegetacijom, b) pod šumom i c) metamorfna.

Sistem Afanasjeva izgrađen je na principu analognih redova, a zasniva se na zakonima topografskog rasprostranjenja tala. Promjene pedogenetskih faktora i tala samih odigravaju se po zakonu analogije: u ravnicama, na gorama i u uvalama ponavljaju se jednaki procesi tvorbe tla. Zone u gorama i dolinama izgledaju u logičnoj shemi kao nastavak tipova ravnica sjevernije položenih. Sva šarolikost tala svake zone, bilo horizontalne bilo vertikalne, dade se svrstati u toliko tipova ili genetskih redova, koliko postoji kombinacija s obzirom na topografski položaj, biljni pokrov, utjecaj matičnog supstrata i t. d.

Sistem Vilenskoga. Godine 1924. podijelio je Vilenski sva tla u 10 odjela, koji su dobili ime po dominantnim pedogenetskim fakto-

©DiZbi.HAZU

rima: 1. termogeni-T (prevladava utjecaj topline), 2. fitogeni-P (prevladava utjecaj vegetacije), 3. hidrogeni-H (prevladava utjecaj vode), 4. halogeni-G (prevladava utjecaj soli), 5. termo-fitogeni-TP, termo-hidrogeni-TH, 7. termo-halogeni-TG, 8. fito-hidrogeni-PH, 9. fito-halogeni-PG, 10. hidro-halogeni-HG.

Tla svakog odjela tvore horizontalni red, koji se po karakteru vegetacije i po odgovarajućem stadiju razvitka dijeli u šest tipova (I—VI). Tipovi predstavljaju u neku ruku osnovne sistematske jedinice, analogne vrstama u biljnom svijetu. U svim odjelima analogni tipovi tvore vertikalne redove sheme Vilenskoga. Prema tome svaki tip leži u sjecištu dvaju koordinata odjela i reda. Na taj način dospijeva Vilenski do 60 tipova, od kojih je samo 33 bilo dotada opisano.

Sve ove genetske klasifikacije imale su karakter analogan geobotaničkim ili fitocenološkim klasifikacijama biljaka. One su naime svrstavale tla u skupine po srodnim genetskim faktorima, bez obzira na sistematski karakter vrsta ili pojedinih individua. Kao što biljke ne možemo svrstavati u sistematske jedinice na osnovu singenetskih faktora tako ni tla ne možemo razvrstati s gledišta pedološko-sistematskog po samim uvjetima njihova života. Osnovne značajke tala kao prirodno-historijskih tijela nisu određene samo prezentnim pedogenetskim faktorima, već njihovim fiziografskim osobinama i dinamikom. Današnja tla predstavljaju izvjesne stadije razvitka pedosfere, određene njihovom genezom u prošlosti i formiranjem u sadašnjosti. Tla su dakle proizvod varijabilne aktivnosti pedogenetskih faktora, t. j. promjenljivog intenziteta pedogenetskih procesa kroz vjekove, pa je razumljivo, da im se prirodna svojstva ne mogu klasificirati na osnovu recentnog intenziteta i kvaliteta pedogenetskih faktora.

Čini se, da je Kosović prvi uočio nedostatke sistema klasifikacije zasnovanih na pedogenetskim faktorima, jer je već godine 1911. predložio (u djelu »Osnovi učenija o počve«) razvrstavanje tala na osnovu »tipa formacije« (»tipa počvoobrazovania«), dakle po **pedogenetskim procesima.** Razlikuje 6 tipova formacije tala: 1. pustinjski, 2. pustinjsko-stepski, 3. stepski (černozemni), 4. podzolasti, 5. polarni i 6. lateritni.

Na principu pedogenetskih procesa izgrađivali su svoje sisteme Neustrujev, Glinka, djelomično Gedroic, a osobito Zaharov, koji razlikuje 10 tipova formacije tala, te Gössl (1938.), a donekle i Stebut (1926.), Pallmann (1946.) i dr. U novije vrijeme i Vilenski je svoj sistem klasifikacije, zasnovan prvotno na principu pedogenetskih faktora, preudesio i razradio na bazi pedogenetskih procesa. Viljams je shvatio tla kao stadije

©DiZbi.HAZU

jednog neprekidnog pedogenetskog procesa, koji se mijenjaju uporedo s promjenom vegetacijskog pokrova.

Nema sumnje o tome, da klasifikacije tala, zasnovane na pedogenetskim procesima, znače znatan napredak u rješavanju problema razvrstavanja tala, jer polaze od unutarnjih faktora njihova života, koji ih mnogo bolje oličavaju kao prirodna tijela, negoli sami pedogenetski faktori. Ipak se postavlja pitanje:

1. da li sami pedogenetski procesi mogu dovoljno karakterizirati tla kao prirodna tijela i

2. ako mogu, koje pedogenetske procese treba uzeti u obzir: da li recentne ili prošle i da li fizikalne, kemijske ili biološke.

Dospijevamo tako do prividno nepremostivih zapreka, jer su tla proizvodi kako prošlih tako i recentnih pedogenetskih procesa, pa je teško odlučiti, koje od njih treba uzeti kao tipske. Pored toga, mnogi prošli pedogenetski procesi, koji su utisnuli snažan biljeg profilu tla, nisu dovoljno poznati; u mnogo slučajeva mi ne možemo ništa pouzdano reći o njihovu nekadašnjem intenzitetu i kvalitetu.

Jasno je stoga, da same pedogenetske procese, poradi njihove vanredne varijabilnosti u toku pedološkog vremena, ne možemo uzeti isključivo kao bazu za razvrstavanje tala.

U vrijeme, kada neki pedolozi pokušavaju izgraditi sistem klasifikacije na principu pedogenetskih redova, vraća se S t e b u t A. starijem K o s o v i ć e v u mišljenju, da u osnovu klasifikacije tipova tla treba staviti pedogenetske procese, vodeći dakako računa i o nekim značajnim kemijskim svojstvima tla. Sva tla razvrstava u tri klase:

I. T l a u s t a d i j u n e r a z v i j e n i h p r o c e s a; ovamo ubraja agenetska i genetski mlada tla.

II. T l a u z e o l i t n o m s t a d i j u; ovamo pripadaju zaslanjena tla (siva polupustinjska tla, solončaci i solonci), dealkalizirana tla (ruda, polupustinjska i kestenjasta tla, černozemi i rendzine).

III. T l a u d e s t r u k t i v n o m s t a d i j u; dijeli ih na degradirana, kao što su degradirani soloneci, degrad. černozemi i siva šumska tla, zatim tla s f i k s i r a n i m s e s k v i o k s i d i m a (gajnjače), tla s i s p r a n i m s e s k v i o k s i d i m a (podzoli, mineralnobarska tla, tresetišta) i napokon tla, koja p o k a z u j u n a g o m i l a v a n j e s e s k v i o k s i d a (lateriti i crvenice).

Neki istraživači uzeli su kao bazu za klasifikaciju najmarkantnije f i z i o g r a f s k e o s o b i n e. Tako je K. G e d r o i c (1925. god.) došao do zaključka, da adsorpcijski kompleks predstavlja najkarakterističniji dio tla, od kojega zavise njegova svojstva kao prirodnog tijela, pa je na osnovu prethodnih studija podijelio sva tla na dvije skupine:

I. T l a, k o j i h j e a d s o r p c i j s k i k o m p l e k s z a s i ć e n b a z a m a i

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

II. Tla, kojih je adsorpcijski kompleks jače ili slabije zasićen vodikovim ionima.

Po karakteru zasićenosti adsorpcijskog kompleksa bazama dijeli ih dalje na:

1. Tla, koja u adsorpcijskom kompleksu imaju vezan poglavito Ca i Mg; glavni predstavnik ove skupine je černozem.

2. Tla, koja pored Ca i Mg imaju u adsorpcijskom kompleksu još i Na:

a) sadrže mnogo lako rastvorivih soli: solončaci;

b) sadrže malo lako rastvorivih soli, ali u adsorpcijskom kompleksu dosta Na: soloncí;

c) natrij adsorpcijskog kompleksa djelomično je potisnut H-ionima: solod.

Nezasićena tla dijeli na laterite, kojih je adsorpcijski kompleks razoren u čitavom profilu, a nagomilani su hidrati željeza i aluminija, i podzole, kojih je adsorpcijski kompleks razoren u eluvijalnom A_1 i A_2.

Neki sistemi klasifikacije zasnovani su na raznolikim principima. Američki pedolog Marbut podijelio je sva tla na pedalfere, karakterizirane, nagomilavanjem seskvioksida i odsutnošću karbonata, i pedokale, koji u nekim horizontima ili u cijelom profilu imaju nagomilano Ca ili Mg. Dalje razdjeljenje ovih dvaju grupa tla ne ide po jedinstvenom genetskom principu, jer uzima u obzir procese trošenja, stupanj razvoja (zrelost) i mehanički sastav tla.

Modifikacija Marbutove sheme izvršena od Kelloga, Baldwina i Thorpa, koja nosi ime »američki sistem klasifikacije tala«, predstavlja kombinaciju starog morfološko-geografskog principa, primijenjenog od Sibirceva, i principa razvrstavanja tala po osobitim fiziografskim znakovima. Tla se dijele u redove, podredove, velike grupe, familije, serije, tipove i faze. Redovi obuhvaćaju (po Sibircevu) zonalna, intrazonalna i azonalna tla, svrstana u 9 podredova dijelom na morfološko-geografskom ili klimatogenom, a dijelom na pedokemijskom principu. Podredovi se dijele na 36 velikih grupa tala, koje odgovaraju tipovima tla u smislu ruske pedološke škole. Ove se dalje dijele u familije, taksonomične grupe, koje imaju sličan profil, a koje se sastoje od jedne ili više serija tala. Serije obuhvaćaju tla sličnog profila, t. j. jednakih genetskih horizonata; razvijene su od jednakog matičnog supstrata. Izuzev teksture površinskog horizonta, sve druge karakteristike, kao boja, struktura, sadržina humusa, reakcija i t. d., moraju biti kod svih tala iste serije slične. Serije dobivaju ime po mjestu, gdje su prvi put pronađene. Serije se dijele u tipove, koji poput serija obuhvaćaju tla sličnog profila, ali im još i tekstura A-horizonta mora biti slična. Faze su najniže sistematske jedinice istog tipa tla, koje se razlikuju samo po vanjskim morfološkim znakovima (reljefu, mrtvom pokrovu i t. d.).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Svijestan nedostataka sistema izgrađenih na principu pedogenetskih faktora ili procesa, predložio je mađarski pedolog. A. de Sigmond god. 1933. novi sistem zasnovan na svojstvima tla i dinamici. Sva tla dijeli na 8 stepeni (stages): glavne grupe, podgrupe, glavne tipove, podtipove, lokalne varijetete, te fizikalne i fiziološke razrede. Jedinice svakog stepena temelje se na istim svojstvima. Opća dinamska svojstva određuju jedinice prvog stepena, a specefične osobine karakteriziraju jedinice posljednjeg, t. j. osmog stepena. Prema tome klasifikacija se ne oslanja na vanjske faktore, već na unutarnja svojstva tla.

Glavne grupe diferenciraju se po podrijetlu njihova matičnog supstrata u: 1. organska tla, 2. organsko-mineralna i 3. čisto mineralna tla. Podgrupe se temelje na različitim dinamskim uvjetima materija, iz kojih se tlo formira. U obzir dolazi stupanj detritacije mineralnog i organskog dijela tla. Redovi obuhvaćaju tla slične specifične dinamike, spec. kemizma. Dalja raspodjela na glavne tipove vrši se na osnovu karakteristika: genetskih, dinamskih, kemijskih, fizikalnih i morfoloških, te bioloških.

Sigmond je, kao što se vidi, pokušao izgraditi svoj sistem na dokučajevskom principu, vodeći računa o mnogim saznanjima, kojima je pedologija obogaćena nakon Dokučajeva od strane mnogih evropskih, američkih i drugih pedologa. Nema sumnje o tome, da je Sigmondu uspjelo znatno usavršiti prirodni sistem klasifikacije tala.

Sigmondovu sistemu mogli bismo učiniti zasada ove zamjerke: Razdjeljenje glavnih grupa nije provedeno najuspješnije; označiti sva tla, koja sadrže do 25 ili 33% organskih tvari, kao organsko-mineralna nije opravdano, jednako kao što je neopravdano smatrati kao mineralna samo ona tla, koja ne sadrže ni mrtve ni žive organske tvari. U prirodi jedva da takva tla uopće postoje. Shemom Sigmondovom nisu obuhvaćeni svi poznati tipovi tla. Podzolirane i salinizirane crvenice, mineralno-karbonatna tla, planinske crnice i t. d. ne nalaze mjesta u ovoj shemi.

Španjolski pedolog E. del Villar zasnovao je svoj sistem klasifikacije na stratigrafskim osobinama, te sastavu i metabolizmu tala, polazeći u prvom redu od onih edafskih faktora, koji su od najvećeg utjecaja na vegetaciju (lako rastvorive soli, natrij adsorp. kompleksa, kalcijski karbonat, humus), kao i onih, koji su važni za život tla (odnos između silicija i seskvioksida u mineralno-koloidnom kompleksu, fiziološki karakter medija u kojem se vrše metabolizmi i t. d.). Tla razvrstava u 8 serija: salinu, alkalijsku, kalcijsku, alitnu, sialitnu, acidno-humusnu, aluvijalnu i glej-seriju. Serije se dijele dalje u tipove, podtipove, varijetete i t. d., koji su za svaku seriju karakteristični.

Još bi spomenuo Pallmannov »ciriški« sistem klasifikacije, koji se zasniva na dinamici perkolata i svojstvima čvrste faze

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

tla, a dijelom i na osobitim fiziografskim znakovima profila, pa dijeli tla na razrede prema smjeru perkolacije, razrede u redove prema genezi i kemizmu u vodi neraspravivog dijela tla, redove u sveze po kemizmu anorganskog dijela filtrata, sveze u tipove na osnovu tipičnog kemizma perkolata, tipove u podtipove po stupnju evolucije profila, a podtipove u varijetete po kvantitativnim osobitostima tla, s obzirom na kemizam, morfologiju, fiziku i biologiju profila.

Pallmann jasno uočava, da sistem klasifikacije mora biti zasnovan na jedinstvenom principu, kojim treba polaziti od svojstva samog tla, pa to saznanje dosljedno provodi prilikom konstrukcije svoje klasifikacione sheme. Osnovna je zamjerka, koja se može učiniti njegovu sistemu, da shvaća tlo kao polidisperzni filter, dakle kao disperzni sistem, a ne kao prirodno-historijsko tijelo sui generis.

Dugogodišnja pedološko-sistematska istraživanja dovela su me do saznanja, da u osnovi sistema klasifikacije tala treba da dođu do izražaja: a) tipska fiziografska svojstva tla i b) recentni tipski procesi.

Na bazi tipskih fiziografskih svojstava i recentnih tipskih procesa pokušao sam izgraditi genetski sistem, dovoljno elastičan, da se može dalje proširivati i usavršavati, uporedo s razvojem našeg znanja o tipovima i tipskim procesima. U daljemu prikazu izložit ću teoretske pretpostavke, na kojima ovaj novi sistem počiva.

NOVI SISTEM KLASIFIKACIJE TALA

Naš sistem klasifikacije tala polazi od osnovne pretpostavke, da su tla dinamski sistemi, koji nastaju pedogenetskim procesima, i koji u toku pedološkog vremena trajno mijenjaju svoja prirodna svojstva. U različitim razvojnim etapama tla poprimaju određena fiziografska obilježja, koja su za te etape karakteristična. Šarolikosti pedogenetskih faktora i procesa u različitim oblastima naše Zemlje ima se pripisati, da su se na različitim mjestima pedosfere razvijali i još se i danas razvijaju tla veoma raznolika s obzirom na mnoge fizikalno-kemijske, biološke i morfološke osobine.

U razvoju pedosfere razlikujemo pet temeljnih skupina pedogenetskih procesa:

I. trošenje (detritaciju) litosfere, II. tvorbu organskoog dijela pedosfere, III. rastvaranje (dekompoziciju) organskog dijela, IV. premještanje (translokaciju) sastavnih dijelova pedosfere i V. novotvorbu (neogenezu).

Prve četiri skupine pedogenetskih procesa pretvaraju čvrste i kompaktne litosferine mase u rahle mase pedosfere, obogaćuju je

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

živim i mrtvim organskim tvarima i uvjetuju njihovu depoziciju u prostoru.

Petom skupinom pedogenetskih procesa (neogenetskim p.), mase pedosfere poprimaju određena fiziografska obilježja, koja su odraz (proizvod) dugog razvoja pod određenim genetskim uvjetima.

Postoje prema tome tla, kao sastavne jedinice pedosfere, koja još nemaju izražena fiziografska svojstva u skladu s dominantnim pedogenetskim faktorima, koji u oblastima njihova rasprostranjenja vladaju, jednako kao što postoje tla, koja su poprimila specijalna prirodna obilježja (fizikalno-kemijska, biološka i morfološka svojstva) u skladu s općim pedogenetskim faktorima. U skladu s tom činjenicom opravdana je podjela svih tala naše pedosfere u dva velika odjela (divisio):

I. odio: A t i p s k a i l i n e r a z v i j e n a t l a.

II. odio: T i p s k a ili r a z v i j e n a tla.

Obratit ćemo najprije pažnju tipskim tlima i teoretskim osnovama, na kojima smo zasnovali njihovo razvrstavanje.

A) TIPSKA TLA

Među t i p s k a t l a uvrstili smo sve pedosistematske jedinice, koje imaju razvijene fiziografske osobine u skladu s t i p s k i m p r o c e s i m a, što se u oblastima njihova rasprostranjenja odigravaju, ili su se odigravali u prošlosti, a zadržali su svoja tipska svojstva. To su zonalna i intrazonalna tla u smislu klasifikacije S i b i r c e v a, kao i ekstrazonalna tla (po P a č o s k o m.)

Tip j e o s n o v n a s i s t e m a t s k a j e d i n i c a i temeljna jedinica naše klasifikacione sheme.

Pod t i p o m r a z u m i j e v a m o o n e s i s t e m a t s k e j e d i n i c e p e d o s f e r e, k o j e s e o d l i k u j u t i p s k i m f i z i o g r a f s k i m s v o j s t v i m a i t i p s k i m p r o c e s i m a.

Tipska fiziografska svojstva obuhvaćaju sve one bitne morfološke i fizikalno-kemijske osobine, koje su tla poprimila tipskim procesima razvoja. Po njima se tipovi međusobno razlikuju. S obzirom na to, što se tipski procesi najizrazitije reflektiraju u koloidnom i angstremskom kompleksu, jasno je, da se tipske razlike tiču u prvom redu građe i svojstava tih kompleksa, a u drugom redu i ostalih, tipskim procesima uvjetovanih svojstava profila.

Fiziografska svojstva tala odraz su njihova života i razvitka u prošlosti i sadašnjosti. Ona često jače oličavaju prošlost nego recentne pedogenetske procese. Zato imaju za karakteriziranje tala kao prirodnih tvorevina veliko značenje. Ali ona mnogo puta ne izražavaju dovoljno jasno sadašnje pedogenetske procese, pa je stoga potrebno, da i njih označimo uz fiziografska svojstva. Černozem se na pr. svojim fiziografskim osobinama ponekad ne razlikuje mnogo od rendzina i smolnica, ali se jasno razlikuje genezom i dinamikom. Reliktne crvenice u oblastima njihova prirodnog rasprostranjenja

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

pokazuju često fiziografske osobine veoma nalik na ekstrazonalne degradirane crvenice u početnoj fazi njihove degradacije, na pr. alkalizacije, ali se ipak od njih dinamikom znatno razlikuju.

Dolazimo, tako do zaključka, da je za karakteriziranje tipa tla potrebno znati pored tipskih fiziografskih osobina i recentne tipske procese.

Tipski procesi. Skup bitnih (elementarnih neogenetskih procesa, kojima se iz surove mase (atipskih tala) ili starih tipova tla razvijaju novi tipovi, nazivam tipskim procesima.

Tipski procesi nose obično ime po tipu tla, koji se tim procesima tvori. Tako razlikujemo procese: podzolizacije, kojima nastaju podzoli, černozemizacije (černozemi), rendzinizacije (rendzine), soloncizacije (solonci) i t. d. Tipski procesi pregledno su prikazani i označeni simbolima u tabeli 1. U istoj tabeli označeni su i elementarni pedogenetski procesi, prema sadašnjem našem znanju. S vremenom će oni biti detaljnije izučeni, pa i točnije opredijeljeni.

Sva tla jednakih tipskih procesa tvore **tipske redove** (ordo). Razlikujemo dakle redove podzoliranih, braunoziranih, černozemoziranih, kastanoziranih i drugih tipova tla. Pored navedenih mogu postojati i jamačno postoje i drugi. Trebat će još mnoge pobliže istražiti i dešifrirati njihove tipske procese.

Tipske procese ne smijemo zamišljati kao konstantne razvojne procese, koji u izvjesnim područjima teku od početka geneze tla i koji će se možda odigravati do vječnosti. Takvo shvaćanje bilo bi u opreci s našim pojimanjem tla kao dinamskog sistema. Tokom geološkog vremena mijenjao se intenzitet i kvalitet neogenetskih procesa, a mijenja se i danas. U razvoju tipova tla možemo razlikovati razvojne periode, stadije i faze.

Razvojni periodi određeni su alternacijom intenziteta i kvaliteta pedogenetskih procesa ili faktora u toku geološkog vremena; oni se dakle poklapaju s geološkim formacijama, odjelima i t. d. U istim oblastima naše Zemlje razvijali su se u različita geološka doba različiti tipovi tla. Pošto sukcesije geoloških prilika u svim oblastima Zemlje nisu bile jednake, razumljivo je, da ne postoji neka pravilnost u sukcesijama razvojnih perioda pedosfere, t. j. tala. To znači, da se iz podjednakih petrografskih supstrata ili iz istog tipa tla nisu razvijali uvijek jednaki već različiti tipovi, zavisno od intenziteta i kvaliteta pedogenetskih faktora u toku narednih geoloških etapa. Razvojni periodi nisu prema tome normalne, već ponajčešće nasilne sukcesije u životu tala. Tokom geološkog vremena mnoga su tla nastala, ali su također mnoga od njih nestala, pošto su poslužila kao materijal za tvorbu stijena (procesi dijageneze).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Tabela 1.

Tipski redovi tala	Tipski procesi	Bitni elementarni procesi
1. Podzolasta tla	Podzolizacija-P	Acidna eluvijacija, debazifikacija i destrukcija A-horizonta. Umjerena siderozacija i aluminizacija B-horizonta na račun A.
2. Smeđa tla	Braunizacija-B	Slabo alkalična ili neutralna eluvijacija, dekarbonatizacija i umjerena humanizacija A-horizonta. Karbonatizacija B-horizonta.
3. Černozemi	Černozemizacija-Č	Stabilizacija ili veoma slaba eluvijacija. Humizacija (neutralna do alkalična) i slaba dealkalizacija A-horizonta.
4. Kestenjasta tla	Kastanizacija-K	Stabilizacija: slaba alkalizacija i humizacija
5. Sjerozemi	Sjerozemizacija-S	Stabilizacija: slaba alkalizacija
6. Solončaci	Salinizacija-Sal	Salinizacija
7. Solonci	Solonizacija-Al	Alkalizacija i alkalinizacija
8. Lateriti	Lateritizacija-L	Alkalna eluvijacija. Destrukcija, intenzivna desilikacija, sideroalitizacija ili aliti-siderozacija.
9. Crvenice	Rubifikacija-R	Slabo alkalna ili neutralna eluvijacija, dekarbonatizacija, umjerena siderozacija i alitizacija
10. Močvarna tla	Hidrogenizacija-H	Hidrogenizacija stagnirajućom površinskom ili donjom vodom

Razvojni stadiji odnose se na prirodne sukcesije tipova tla, koje ne nastaju toliko poradi promjena vanjskih pedogenetskih faktora, koliko zbog promjena unutarnjih svojstava tla. U svakoj pedogenetskoj oblasti razvojni stadiji imaju svoj određeni tok. Tako

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

na pr. černozemi prelaze s vremenom u degradirane černozeme, podzoli prelaze u hidrogena tla i t. d. Razvojni stadiji odgovaraju našim tipskim redovima.

U prirodi postoje p r o t o t i p o v i (protopodzol, protočernozem, protorendzina i t. d.), t. j. tla nastala primarno iz atipskog tla ili iz kamenitog petrografskog supstrata. Pored njih postoje i s e k u n d a r n i tipovi, razvijeni iz nekog tipskog tla poradi promjena pedogenetskih prilika. Isto tako mogu u prirodi dolaziti i tercijerni, kvarterni i drugi tipovi, već prema tome koliko su tipskih perioda i stadija razvitka prešli. Poznato je, da s promjenom intenziteta i kvaliteta pedogenetskih faktora (klimatskih, vegetacijskih, hidroloških i dr.) može razvitak tala poći u različitim pravcima. Tako na pr. mogu se crvenice mijenjati u smeđa tla, podzole, slanjače i t. d., a jednako tako i svi ostali tipovi tla. Postoji mogućnost transformacije tala u najrazličitijim smjerovima. Te mogućnosti predočava tabela 2. Ako u kolonu 1. ove tabele unesemo imena prototipova, a u ostale kolone tipske pedogenetske procese istim redom kao i prototipove, dobit ćemo shemu, u kojoj će nam vertikalne kolone predočavati smjer tipskog razvoja, a horizontalne različite tipske periode ili stadije transformacije prototipova.

Moguće je i dalje proširivanje predložene sheme kako u vertikalnom tako i u horizontalnom pravcu. Čim se konstatiraju novi tipski redovi i odrede njihovi tipski procesi, odmah se ova shema može proširiti.

T i p o v i t l a

Tipovi tla, koji izgraduju tipske pedogenetske redove, odlikuju se tipskim pedogenetskim procesima i tipskom fiziografijom.

Među p o d z o l i r a n e t i p o v e tla pripadaju dakle sva podzolasta tla, kao što su protopodzol (P), podzolirano smeđe tlo (PB), podzolirani sjerozem (PS), podzolirano kestenjasto tlo (PK), podzolirani solončak (PSa1), podzolirani solonec (RA1), podzolirani laterit (PL), podzolirana crvenica (PR), podzolirano močvarno tlo (PH) i t. d.

U r e d č e r n o z e m i z i r a n i h tala pripadaju uz protočernozem (Č) još i černozemizirani podzol (ČP), černozemizirano smeđe tlo (ČB), černozemizirano kestenjasto tlo (ČK), černozemizirani sjerozem (ČS) i t. d.

I dalje redom, kako to predočava tabela 2.

K o j i s v e t i p o v i u p r i r o d i d o l a z e, p o k a z a t ć e d e t a l j n a i s t r a ž i v a n j a. Možda neka tla ove sheme još nisu poznata, a nekih možda još u prirodi nema, pa će se razviti bilo prirodnim procesima, bilo kulturnim zahvatima čovjekovim (kulturno-tehničkom melioracijom, fertilizacijom i t. d.). To će pokazati dalja istraživanja. Teoretski postoji mogućnost njihove najraznolikije transformacije.

dizbi.hazu.hr

dizbi.hazu.hr

Tipski procesi Prototipovi tla	P	B	Č	K	S	Sal	Al	L	R	H	
1. Podzol	P Podzol	BP	ČP	KP	SP	SalP	AlP	LP	RP	HP	
2. Smeđe tlo	PB	P Smeđe	ČB	KB	SB	SalB	AlB	LB	RB	HB	
3. Černozem	PČ	BČ	Č Černozem	KČ	SČ	SalČ	AlC	LČ	RČ	HČ	
4. Kestenjasto tlo	PK	BK	ČK	K Kestenjasto	SK	SalK	AlK	LK	RK	HK	
5. Sjerozem	PS	BS	ČS	KS	S Sjerozem	SalS	AlS	LS	RS	HS	
6. Solončak	PSal	BSal	ČSal	KSal	SSal	Sal Solončak	Alsal	LSal	RSal	HSal	
7. Solonec	PAl	BAl	ČAl	KAl	SAl	SalAl	Al Solonec	LAl	RAl	HAl	
8. Laterit	PL	BL	ČL	KL	SL	SalL	AlL	L Laterit	RL	HL	
9. Crvenica	PR	BR	ČR	KČ	SR	SalR	AlR	LR	R Crvenica	HR	
10. Močvarno tlo	PH	BH	ČH	KH	SH	SalH	AlH	LH	RH	H Močvarno	
i t. d.											

©DiZbi.HAZU

©DiZbi.HAZU

Eventualni prigovor, da naša shema obuhvaća i ona tla, koja još nisu opisana, nije opravdan, jer dobar prirodni sistem treba da osigura mjesto i onim tipovima tla, koji još nisu opisani. Poznato je, da je periodički sistem elemenata Mendelejeva obuhvaćao i one elemente, koji doonda još nisu bili poznati.

Tipska fiziografska svojstva. Sva fiziografska svojstva, koja su tla poprimila tipskim procesima, nazivamo tipskim fiziografskim svojstvima. Neka od tih svojstava, proizvod su recentnih, a neka davnih tipskih procesa. Tako na pr. za sva podzolasta tla značajni su tipski procesi podzolizacije, koji im utiskuju neka značajna, tipska svojstva, kao što su acidnost tekuće faze A i B horizonta, veća ili manja zasićenost adsorpcijskog kompleksa H-ionima, sideroziran i aluminiziran B-horizont na račun A i t. d. Ipak mogu postojati znatne razlike među različitim podzolima, uvjetovane njihovim razvojnim stadijima, t. j. tipskim fiziografskim svojstvima, koja su primili tokom pređašnjeg stadija razvoja. Tako na pr. podzolirani černozem i podzolirana crvenica odlikuju se identičnim tipskim procesima, ali se ipak razlikuju u pogledu nekih tipskih fiziografskih osobina, naslijeđenih još iz stadija černozemizacije ili rubifikacije.

Razvojne faze. U razvoju svakog tipa tla razlikujemo razvojne faze, koje tlo prolazi od početka do kraja tipskog razvoja, i to:

1. p r o t o f a z u, t. j. inicijalnu fazu razvitka izvjesnog tipa tla,
2. m e z o f a z u, za koje tlo poprima izrazita tipska svojstva, i
3. t e l o f a z u, u kojoj se završava tipski razvoj tla.

Uzmemo li kao primjer razvoj podzolastog tipa tla, mogli bismo govoriti o p r o t o p o d z o l i z a c i j i, fazi u kojoj se podzol počinje razvijati, dakle o fazi razvoja slabo podzoliranog tla, m e z o p o d z o l i z a c i j i, fazi umjerene podzolizacije i t e l o p o d z o l i z a c i j i, završnoj fazi podzolizacije, u kojoj se razvija jako podzolirano tlo.

Nakon ove završne faze podzol može preći u novi tip tla. Ali u prirodi tla mnogo puta i ne prolaze sve ove razvojne faze. Ponekad već tokom protofaze ili mezofaze dolazi do promjena intenziteta i kvaliteta pedogenetskih faktora, pa tako i do razvoja novoga tipa tla, još mnogo prije nego što je tip završio potpuni tipski razvoj.

Razvojne faze mogu trajati dulje ili kraće vrijeme. To zavisi od svih onih vanjskih i unutarnjih pedogenetskih faktora, koji odlučuju o intenzitetu tipskih procesa. Tako na pr. umjereno humidna klima, ili obilatost matičnog supstrata bazama, usporit će proto-fazu razvoja podzolastog tipa tla, dok će u humidnoj klimi na kiselom petrografskom supstratu proto-faza biti veoma kratka.

Postoje, prema izloženom, tla jednakih tipskih procesa i podjednakih tipskih fiziografskih osobina, no različita s obzirom na stepen tipskog razvoja. Ove r a z l i k e u s t e p e n u t i p s k o g r a z v o j a, razvojne faze, služe nam za razvrstavanje tipova tla u **podtipove.** Tako razlikujemo na pr. slabo podzolirana tla (odgovaraju

©DiZbi.HAZU

protofazi), umjereno podzolirana tla (mezofaza) i jako podzolirana tla (telofaza).

Postoje razlike i među podtipovima. Tako na pr. svi podzoli u fazi protopodzolizacije nisu jednaki, iako se nalaze na istom stepenu tipskog razvoja. Očigledno je na primjer, da ovi podtipovi u umjereno humidnim područjima moraju imati drugačije razvijene genetske horizonte nego isti podtipovi u perhumidnim krajevima. Velika razlika postoji već u samom intenzitetu eluvijacije. Dok se u umjereno humidnim područjima razvija ponajčešće razmjerno tanak eluvijalni horizont, dotle u perhumidnim područjima eluvijalni horizont može doseći vanrednu dubljinu. I iluvijalni horizont može biti u perhumidnim područjima mnogo deblji i jače raščlanjen. U drugu ruku taj iluvijalni horizont može biti i vrlo plitak, ako je sloj sitnog tla razmjerno tanak; takav slučaj opažamo često kod podzola naših perhumidnih krških krajeva, kojih A-horizonti leže na vrlo plitkom B-horizontu ili čak na slabo rastrošenom vapnenčevom detritatu.

Polazeći od ovih saznanja, dijelimo podtipove u **varijetete** na osnovu razlika u razvijenosti genetskih horizonata ili podhorizonata.

I među varijetetima postoje razlike genetski uvjetovane. Tako na pr. varijeteti podzola mogu se razlikovati s obzirom na izraženost spec. genetskih znakova, kao što su konkrecije, mazgotine, žile, pa s obzirom na strukturnost pojedinih podhorizonata i t. d. Razvrstavamo prema tome varijetete u p o d v a r i j e t e t e prema izraženosti specifičnih genetskih znakova ili svojstava.

Napokon postoje razlike i među varijetetima, uvjetovane pretežno atipskim, a djelomično i tipskim procesima. To su razlike u elementarnom mehaničkom sastavu (teksturi) uvjetovane u prvom redu različitim intenzitetom dezintegracije i dezagregacije petrografskog supstrata, te procesima translokacije i depozicije rastrošenih masa tla. Opravdano je, da i ove razlike dođu do izražaja u genetskom sistemu klasifikacije tala. Stoga dijelimo podvarijetete u v r s t e na osnovu teksturne građe profila tla, na p o d v r s t e na osnovu mineraloško-kemijske građe grubih mehaničkih disperzija (disperziona), te na f a c i e s e, razvijene iz nejednakog geološkog supstrata.

Analogno, kao što tipove tla razvrstavamo u sistematske jedinice nižeg reda, tako ih isto možemo udružiti i u sistematske jedinice višeg reda. Već je navedeno, da se tipovi tla jednakih tipskih procesa mogu svrstati u t i p s k e r e d o v e.

Tipski redovi mogu se dalje svrstati u r a z r e d e (classis) po jednom značajnijem elementarnom neogenetskom procesu ili po općoj dinamici. Tako bi na pr. sve tipske redove mogli udružiti u tri razreda: razred e l u v i r a n i h, e k v i l i b r i r a n i h i a k u m u l a t i v n i h tala, na osnovu dinamike njihova angstremskog, a dijelom i koloidnog kompleksa.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Razred eluviranih tala obuhvaća sva tla, kod kojih su procesi descenzije mnogo jači od procesa ascenzije. Pripadaju ovamo podzoli, smeđa šumska tla, lateriti, crvenice, rendzine i t. d.

Razred ekvilibriranih tala uključuje tipove, kod kojih su procesi descenzije i ascenzije uravnoteženi, dakle tipične černozeme semiaridnih oblasti, kestenjasta tla, neke solonce kao i druga tla tih oblasti.

Razred akumulativnih tala obuhvaća sve tipove, kod kojih je ascenzija ili akumulacija mineralnih soli (ma kojim putem) veća od descenzije. To su uglavnom tla aridne oblasti, navlastito solončaci, ali i slana tla semihumidnih i humidnih područja, ako je salinizacija recentni tipski proces.

Kad govorimo o eluvijaciji, ekvilibraciji i akumulaciji, onda mislimo na dulje periode, na pr. godišnje, u kojima se ti procesi odigravaju.

Naš sistem klasifikacije tipskih tala mogli bismo pregledno prikazati ovom shemom (tabela 3.):

Sistematske jedinice tla	Kriteriji za razvrstavanje
1. Razredi	Opća dinamika mobilnog dijela tla
2. Redovi	Karakter tipskih procesa
3. Tipovi	Karakter tipskih procesa i tipskih fizio-grafskih svojstava
4.Podtipovi	Razlike u stepenu tipskog razvoja
5. Varijeteti	Razlike u razvijenosti genetskih horizonata ili podhorizonata
6, Podvarijeteti	Izraženost specif. genetskih znakova ili svojstava
7. Vrste	Teksturna građa profila
8. Podvrste	Kemijsko-mineraloška građa grubo dispergiranog dijela profila (disperziona)
9. Faciesi	Geološki karakter matičnog supstrata

Faciese, posljednje sistematske jedinice u nizu tipskih tala, razvrstavamo na istom principu kao i prvu skupinu odjela t. zv. atipskih ili nerazvijenih.

Sistem klasifikacije tipskih tala, kako smo ga ovdje predložili, zasnovan je na jedinstvenom genetskom principu; obuhvaća sva

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

ponajglavnija, t. j. tipska i genetski vezana svojstva, te omogućuje dalju izgradnju uporedo s pronalaženjem novih tipova ili tipskih procesa.

B) ATIPSKA (NERAZVIJENA) TLA

Odjel atipskih, nerazvijenih tala obuhvaća sve pedogenetske jedinice pedosfere, koje još nemaju izraženu fiziografiju u skladu s tipskim pedogenetskim procesima, što se u oblastima njihova rasprostranjenja odigravaju, ili su se odigravali u prošlosti. Granica između tipskih i atipskih tala u prirodi nije uvijek oštra, što je i razumljivo, jer sva atipska tla prelaze s vremenom u tipska, pa prema tome postoje prelazni razvojni stadiji, u kojima je teško odrediti, da li tlo pripada jednom ili drugom odjelu.

Razvrstavanje atipskih tala zasnovali smo također na genetskom principu, ali smo pošli od atipskih procesa, kao što su translokacije, detritacija, biotizacija i biomorfizacija.

Prema karakteru glavnih atipskih procesa, koji su sudjelovali u formiranju ovih tala, dijelimo ih u 6 razreda:

1. Residualna skeletna tla, nastala ditritacijom, pretežno desagregacijom petrografskog supstrata »in situ«. Ova su dakle tla ostala na mjestu postanka ili su tek neznatno premještena utjecajem teže, ali su zadržala vezu s matičnim supstratom. Predstavljaju najsurovija mineralna tla u genetskom smislu te riječi. Pripadaju ovamo tla točila i kamenjara.

2. Deluvijalna tla, nastala detritacijom i deluvijacijom, t. j. nanošenjem skeletnog i skeletoidnog detritata bujičnom vodom. Smještena su na podnožjima i obroncima brda.

3. Aluvijalna tla, nastala naplavljivanjem šarolikog detritata ili masa tla riječnom, potočnom i morskom vodom. Obično nemaju veze s matičnim supstratom, iz kojega su nastala.

4. Eolska tla, formirana eolacijom. Izgrađena su uglavnom od finijih mehaničkih disperzija. Nemaju veze s matičnim petrografskim supstratom iz kojega su postala. Ovamo pripadaju pustinjski pijesci, »živi pijesci«, glinaste dine (clay dunes) i t. d.

5. Vulkanska tla, nastala bilo od vulkanske prašine bilo od lave.

6. Biomorfna tla, formirana biotizacijom, fotosintezom i kemosintezom ili drugačijom aktivnosti živih organizama. Ovamo pripadaju surova organska, mineralno-organska i mineralna tla, nastala ili formirana aktivnošću organizama (biljaka, životinja, čovjeka). Među biomorfna tla ubrajamo na pr. četinjak ili listinac na slabo rastrošenom kamenitom supstratu, tla mravinjaka ili termitskih građevina, antropomorfna tla terasa i sedimenata, nanesenih ili izmijenjenih radom čovjekovim.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Deluvijalna, aluvijalna, eolska i druga tla pripadaju odjelu atipskih tvorevina, samo ukoliko su mlada. Stariji sedimenti poprimaju s vremenom karakteristike tipskih tvorevina.

Postoje znatne razlike između pojedinih aluvijalnih, deluvijalnih, eolskih, biomorfnih i drugih tala. Razlike se tiču u prvom redu njihove kemijske građe. Navedene razrede atipskih tala dijelimo na **6 redova** prema njihovu kemijskom karakteru:

a) karbonatna,
b) silikatna i alumosilikatna,
c) sulfatna,
d) miješana mineralna,
e) organska,
f) organsko-mineralna ili mineralno-organska.

Redove minerogenih tala dijelimo po petrografskom karakteru mineralnog detritata na **rodove.** Tako se karbonatna tla dijele na vapnenačka i dolomitna; silikatna i alumosilikatna dijele se na granitna, sijenitna, dioritna, gabrovska, gnajsna, amfibolna, piroksenska i t. d. Sulfatna se razvrstavaju na sadrena i anhidritna.

Miješana tla nastala su od produkata trošenja različita kamenja.

Organska tla dijele se po karakteru biogenog faktora na fitogena i zoogena, a organsko-mineralna ili mineralno-organska po karakteru biogenog faktora i petrografskog supstrata.

Rodovi se dijele na **podrodove** prema geološkom podrijetlu matičnog supstrata. Tako na pr. vapnenačka i dolomitna tla dijele se na triadička, jurska, kredna i t. d.

Podrodove dijelimo na **varijetete,** koji se razlikuju s obzirom na debljinu profila.

Po stupnju detritacije njihovih masa (teksturi) razvrstavamo varijetete u **vrste** (kamenita, šljunkovita, pjeskovita, ilovasta i t. d.).

OSVRT

U kratkim potezima prikazao sam nastojanja prirodoznanaca, u prvom redu pedologa, da izgrade prirodni sistem klasifikacije tala, kao i teškoće, na koje su nailazili i još uvijek nailaze u rješavanju toga najkrupnijeg problema, sistematske pedologije. Teškoće, kao što smo vidjeli, uvjetovane su nedovoljnim poznavanjem glavnih tipova tla i tipskih procesa, zatim i samim karakterom tla kao prirodno-historijskog tijela.

Tla, koja danas označavamo kao samostalne tipove, nose ponajčešće ime po njihovim tipičnim morfološkim znakovima, obično po boji (podzoli, crvenice, černozemi, smeđa tla, sjerozemi), što jasno upućuje, da su u početku ova tla izdvojena kao samostalni tipovi na osnovu njihovih morfoloških značajki. Kasnije su uzeti u pomoć

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

genetski faktori, te fizikalno-kemijska svojstva, da bi se na taj način tipovi pobliže karakterizirali. Ali nedovoljno poznavanje unutarnjih svojstava tala, koje bi moglo poslužiti kao baza za njihovo razvrstavanje, dovelo je do toga, da su istraživači počeli tražiti druge okvire, te uglavnom pribjegavali svrstavanju tala po poznatim vanjskim faktorima njihova života (klimatskim, vegetacijskim i dr.). Nastojalo se pod svaku cijenu, da se tla razvrstaju, da bi se tako mnoštvo činjenica i naučnih spoznaja o tlu učinilo preglednije i ljudskom umu pristupačnije. Nastojalo se to unatoč spoznaji, da predmeti, koji se razvrstavaju, još nisu dovoljno poznati. Tako je razvrstavanje tala preteklo razvoj pedologije baš u onom njenom području (sistematici glavnih tipova), koje je trebalo osigurati uspjeh izgradnje samog sistema klasifikacije.

Sistemi klasifikacije tala prosuđivani su u različita vremena i s gledišta svrsishodnosti. Oni, razumljivo, nisu nikada sami sebi svrha, već metodičko pomagalo u prvom redu. Pored toga, oni uvijek nose biljeg ličnog naučnog shvaćanja pojedinih istraživača. Kao što lijepo reče Kellog, sistemi klasifikacije su čista ljudska invencija, subjekt ljudskih zabluda, a njihova uporabljivost i točnost zavise od toga, koliko ljudi znadu. S toga razloga oni se mijenjaju uporedo s povećanjem znanja. Oni su sporazum i ne smiju nikada postati tako kruti, da se nova fakta ne bi mogla upotrebiti za njihovo usavršavanje.

Na tim saznanjima pokušao sam izgraditi ovaj novi sistem i tako ga treba shvatiti. Kao plod dugogodišnjih studija on može da posluži kao nova baza za dalje usavršavanje sistema klasifikacije tala.

LITERATURA

1. Aarnio B.: Sur la formation et la classification du sol. Actes de la IV ème conférence internat. de pedologie, III. Rome 1926.
2. Afanasieff J.: Soil classification problems in Russia. Proc. and Papers of the First. Int. Congr. of Soil Sci Washington 1928.
3. Афанасьев Я. Н.: Генетическая классификация почв дерново-подзолистой зоны, применительно к БССР. Почвоведение 1932.
4. Atterberg A.: Die mechanische Bodenanalyse und die Klassifikation der Mineralböden Schwedens. Int. Mitteil. f. Bodenkunde T. II., 1912.
5. Baldwin M., Kellogg Ch. E and Throp J.: Soil Classification. Soil and Man. Yearbook of Agriculture. Washington 1938.
6. Blanck E.: Kurzer Überblick über die historische Entwicklung der Bodenzonenlehre und Einteilung der Böden usw. Handbuch d. Bodenlehre Bd. III., Berlin 1930.
7. Blanck E.: Einteilung der Böden auf geologisch-petrographischer Grundlage. Handbuch d. Bodenlehre Bd. IV., Berlin 1930.
8. Докучаев В. В.: Картография русских почв. С. Петербург 1879.
9. Докучаев В. В.: К учению о зонах природы. С Петербург 1899.
10. Докучаев В. В.: Классификация почв. Почвоведение № 2, 1900.
11. Fallou Fr. A.: Pedologie oder allgemeine und besondere Bodenkunde. Dresden 1862.
12. Гедроиц К. К.: Почвенный поглощающии комплекс и почвенные катионы как основы генетической почвеной классификации. Москва 1925.

©DiZbi.HAZU

13. Girard H.: Grundlagen der Bodenkunde für Land- und Forstwirthe. Halle 1868.
14. Glinka K. D.: Die Typen der Bodenbildung, ihre Klassifikation und geographische Verbreitung. Berlin 1914.
15. Gössl V.: Genetický systém pudnich typu v Čechách a jejich určování. Zeměd. Archiv. 1938 č. 5—6, Praha.
16. Grebe C.: Forstliche Gebirgskunde, Bodenkunde und Klimalehre in ihren Anwendung auf Forstwirtschaft. Wien 1852.
17. Gračanin M.: Klasifikacija tala po teksturi. Glasnik za šumske pokuse, sv. 6. Zagreb 1938.
18. Gračanin M.: Klasifikacija skeletnih tala. Poljoprivredna znanstvena smotra. Zagreb 1940.
19. Hausmann J. Fr.: Specimen de rei agrarie et salutariae fundamento geologico. Goettingae 1823.
20. Hilgard W. E. A report on the relations of soil to climate. U. S. Dept. Agr. Weather Bureau Bull. 3. 1892.
21. Hilgard W. E.: Soil, their formation, properties, composition and relations to climate and plantgrowth in the humid and arid regions. New York 1906.
22. Hilgard W. E. — Loughridge R. H.: The classification of soils Verhandlungen der zweiten internat. Agrogeologenkonferenz. Stockholm 1911.
23. Jarilow A. A.: Die Keime der Pedologie in der antiken Welt. Int. Mitteilungen für Bodenkunde, Bd. III., 1913.
24. Kellogg Ch.: The Soils that support us. New York 1947.
25. Knop W.: Die Bonitierung der Ackererde. Leipzig 1871.
26. Ковда В. А.: Принципы классификации почв. Труди Сов. Секц. МАП. Москва 1933.
27. Kopecký J.: Die Klassifikation der Bodenarten. Prag 1913.
28. Косович П. С.: Основы учения о почве. С. Петербург 1911.
29. Костичев П. А.: Почва. Классификация почв. С. П. 1893.
30. Kossowitsch P.: Die Bodenbildungsprozesse und die Hauptprinzipien der Bodenklassifikation. Verhandlungen der zweiten internat. Agrogeologenkonferenz. Stockholm 1911.
31. Кравков С. П.: Почвоведение. Москва 1937.
32. Lang R.: Verwitterung und Bodenbildung als Einführung in die Bodenkunde. Stuttgart 1920.
33. Marbut C. F.: A sheme for soil classification. Proc. and Papers of the First Intern. Congress of Soil Science. Vol. IV. 1928. Washington.
34. Meyer A.: Über einige Zusammenhänge zwischen Klima und Boden in Europa. Chemie der Erde II. Bd. Jena 1926.
35. Неуструев С. С.: Опит классификации почвообразовательных процессов в связи с генезисом почв. Изв. Географ. института 1926.
36. Novák V.: Úvahy o systémech bonitace půdy. Praha 1926.
37. Orth A.: Zur Kenntnis des Bodens und seines Gewerbes. Berlin 1872.
38. Pallmann H.: Pédologie et phytosociologie. Comptes rendus de la conférence de la pédologie Méditerranéenne. Alger-Montpellier 1947.
39. Прасолов Л. Л.: К вопросу о классификации и номенклатуре почв. Труды ИПАН. XIII. Москва 1935.
40. Прасолов Л. Л.: Разработка единой классификации и номенклатури почв. Почвоведение № 4. 1936.
41. Ramann E.: Bodenbildung und Bodeneinteilung. Berlin 1918.
42. Reifenberg A.: Die Klassifikation der Böden auf Grund der Zusammensetzung ihrer Kolloidfraktionen. Zeitschr. f. Pfl., Dg. u. Bodenkunde T. A. B. 31. 1933.
43. Ремезов Н. П.: Противоположные процесси как основа генетического развития почв. Почвоведение № 2. 1932.
44. Robinson G. W.: Soil, their origin, constitution and classification. 2-nd. ed. London 1936.

©DiZbi.HAZU

45. Сабанин А. Н.: Краткий курс почвоведения. Москва 1909.
46. Senft F.: Lehrbuch der Gebirgs- und Bodenkunde. Jena 1847.
47. Сибирцев Н. М.: Об основаниях генетической классификации почв. Зап. Н. Александрийского института, С. IX., 1895.
48. Sibirtzew N.: Étude des sols de la Russie. St. Pètersbourg 1897.
49. Sigmond A. A. de: Principles and sheme of a general soil system. Soil Research III. 1932/33.
50. Sprengel C.: Die Bodenkunde oder die Lehre vom Boden. Leipzig 1837.
51. Stebut A.: Lehrbuch der allgemeinen Bodenkunde. Berlin 1930.
52. Stremme H.: Über einige Systeme der natürlichen Bodeneinteilung nebst dem Vorschlage einer für Feldpedologen verwendbare Klassifikation. Actes de la IVème conférence internat. de pédologie, III. Rome 1926.
53. Thaer A.: Über die Werthschätzung des Bodens. Annalen der Fortschritte der Landwirtschaft. Berlin 1811.
54. Thorp J.: Geography of the soil of China. Nanking 1936.
55. Till A.: Bodenklassifikation und Systematik. Memoires sur la nomenclature et la classification des sols. Helsinki 1924.
56. Vilenski D. G.: Concerning the principles of a genetic soil classification. Contribution of soil of Ukraina. Harkov 1927.
57. Vilensky D.: La classification des sols d'après les séries analogues de leur formation. Proceedings of the international Society of Soil Science V. I/II. Rom 1925.
58. Виленский Д. Г.: Руская почвенно-картографическая школа. Москва 1945.
59. Villar E. H.: A new contribution to a universal objective classification of soil. Soil Research. Vol. VI.
60. Villar del E. H.: Classification génèral des sols. Proceed. and Papers of the II-nd Inter. Congr. of Soil Science. Com. V. Moscow 1932.
61. Вилямс В. Р.: Почвоведение. Москва 1938.
62. Висоцкий Г. Н.: Об оро-климатических основах классификации почв. Почвоведение, № 1—4, 1906.
63. Захаров С. А.: Курс почвоведения. 1931. Москва.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

ZVONIMIR DEVIDÉ

HROMOSOMI CILIJATA

(Euciliata i opalinida)

S 1 slikom u tekstu i 9 tabla

(Primljeno u sjednici Odjela za prirodne i medicinske nauke od 3. II. 1950.)

PREDGOVOR

Nakon prekida od četiri godine pružila mi se mogućnost, da u Botaničkom zavodu Sveučilišta u Zagrebu nadopunim i završim započeta istraživanja hromosoma kod cilijata, koja sam bio izveo većim dijelom još kao student.

Neke znatnije rezultate mojih istraživanja objavio je (s mojim znanjem i suglasnošću) pod zajedničkim imenom prof. dr. L. Geitler[1], pod čijim sam vodstvom izvršio i glavni dio tih istraživanja.

Kako sada ovdje objavljujem svoja istraživanja u cjelini, ugodna mi je dužnost, da g. prof. dr. Geitleru zahvalim na svim danim uputstvima te svestranoj pomoći, kao i na trudu i brizi oko objavljivanja spomenutog izvatka. Također zahvaljujem i g. prof. dr. F. Ruttneru za gostoprimstvo na Biološkoj stanici u Lunzu, gdje sam dovršio veći dio svojih istraživanja.

G. akademiku prof. dr. *V. Vouku* zahvaljujem, što mi je pružio priliku, da završim ova istraživanja u Botaničkom institutu Prirodoslovno-matematičkog fakulteta sveučilišta u Zagrebu.

Osim mnogih dopuna u vlastitim zapažanjima, iscrpnijih podataka iz literature i novih pogleda općenitog značenja, ovdje su prvi put objavljena moja istraživanja diobe jezgara kod opalinida *Opalina ranarum* i *Cepedea dimidiata*.

Svi crteži su originali i osim triju (br. 70, 76 i 77) ovdje su prvi put objavljeni.

I. UVOD

Povod ovim istraživanjima dala su naslućivanja, da se kod makronukleusa cilijata vjerojatno radi o endomitotski poliploidiziranoj jezgri (Geitler 1939. a, 1940. a, b, Piekarski 1941.). Moj

[1] Devidé u. Geitler, Die Chromosomen der Ciliaten, Chromosoma 3, 1947.

©DiZbi.HAZU

prvobitna namjera bila je, dakle, u tom pravcu egzaktno istražiti izvjesne pogodne objekte.

Preduslov uspjeha takvih istraživanja je dakako besprikorno poznavanje kariologije mikronukleusa, pošto makronukleus nastaje iz njegovih derivata. Međutim je već prvi uvid u literaturu pokazao, da nema kod eucilijata nikakve sigurne kariološke osnove, na kojoj bi istraživanja građe makronukleusa mogla dovoljno sigurno bazirati. Čak je neriješeno pitanje, koje su tvorevine zapravo kod eucilijata hromosomi? Najrazličitije tvorevine opisivane su kao hromosomi, a posljedica toga su nesigurni navodi o broju hromosoma kod pojedinih vrsta te nevjerojatni i protuslovni podaci o toku mejoze i mitoze.

Upoznavši tu problematiku, odustao sam od prvobitne namjere istraživanja poliploidije makronukleusa te odlučio, da pokušam najprije riješiti osnovne probleme kariologije eucilijata. Prema tome je zadatak ovih istraživanja bio pronaći općenito tumačenje promjene oblika hromosoma kod eucilijata te ga pokušati dovesti u sklad s gledištima moderne citologije.

Prva istraživanja, koja sam vršio, potvrdila su, da tvorevine, koje su dosad u literaturi bile opisivane kao hromosomi, nisu i ne mogu biti hromosomi. Moglo se međutim očekivati, da će se na izvjesnom razvojnom odsječku moći vidjeti hromosomi i u svojoj tipičnoj formi, i zaista mi je pošlo za rukom pronaći objekte, kod kojih se u mejozi pojavljuju hromosomi u svom normalnom obliku. U toj diobi ili u njezinim pojedinim stadijima oni pokazuju sve karakteristike, koje moramo sa stanovišta suvremene citologije smatrati bitnim karakteristikama hromosoma.

Iskustvom, stečenim kod najpodesnijih stadija, obratio sam se teže razumljivim stadijima i pokušao ih interpretirati.

Konačno sam svratio pažnju opalinidama — kod kojih su kariološke prilike detaljno poznate kod roda *Zelleriella* (C h e n 1932. a, b, 1936. a, b, 1948.) — da bih usporedio kariološke prilike kod opalinida s prilikama kod eucilijata. Pokazalo se, da sve *Opalinidae* nemaju tako jednostavno građene jezgre kao *Zelleriella*, nego da ima i tu slučajeva, kod kojih građa jezgara podsjeća na građu mikronukleusa eucilijata. Ta je poredba dakle pokažala, da s obzirom na građu jezgara ne postoji između obiju grupa cilijata, t. j. između protocilijata (opalinida) i eucilijata (pravih cilijata) takav jaz, kao što se to činilo nakon publikacije glavnih rezultata mojih istraživanja 1947. g.

Ovdje objavljenim istraživanjima pokušao sam dakle riješiti osnovne probleme kariologije eucilijata i nekih opalinida *(Opalininae)* te prije svega naći osnovu za ispravno shvaćanje morfologije hromosoma spomenutih praživotinja.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

II. PREGLED LITERATURE

Stariju literaturu obradio je Bělař (1926.) u svom zbirnom prikazu. Ondašnje stanje nauke o hromosomima kao i nepouzdani navodi dotadašnje literature onemogućili su Bělařu, da dade prikaz građe jezgara i hromosoma kod cilijata na način, koji bi mogao zadovoljiti. Zbog toga su njegova izvađanja puna skepse te dopuštaju kod cilijata mogućnost većeg odstupanja u promjenama oblika hromosoma u poredbi s ostalim organizmima, budući da cilijati pokazuju i inače mnoge osebujnosti.

Bělař nailazi na slijedeće probleme: Građa mikronukleusa odstupa od strukturne sheme ostalih protista i postojanje nukleolarne supstance mikronukleusa otvoreno je pitanje. Strukturne promjene makronukleusa u vezi s amitozom nisu dobro poznate te su bez svake interpretacije. Nadalje nedostaje bilo kakvo uporište, koje bi objašnjavalo prijelaz od homojokariotskog k heterokariotskom stanju. Pojave redukcijske diobe cilijata obiluju neriješenim problemima. Prije svega prema Bělařovim navodima ne mogu se naći nikakve osobitosti, koje bi dozvoljavale, da se može govoriti o tetradama ili dvostrukim hromosomima. Podaci o brojevima hromosoma u vrijeme zriobenih dioba i odsutnost prethodnog parenja hromosoma ukazuju na primarni tip redukcije, koji ne postoji inače nigdje u carstvu organizama.[2] O pojavama redukcijske diobe kod opalinida je vrlo malo poznato. Bělař smatra, da doduše postoje važne indicije za postojanje tipičnih redukcijskih pojava kod cilijata, ali da je do uvida u pojedinačne prilike još dalek put.

Za idućih 20 godina od Bělařovog prikaza bez sumnje su najvažnija istraživanja Chena (Chen 1932. a, b, 1936. a, b, 1948.) na nekim opalinidama, koja su pokazala, da i kod cilijata postoje hromosomi u obliku, koji je značajan za sve više organizme.

1932. g. opisao je Chen mitoze kod jedne vrste opalinida roda *Zelleriella*. Našao je, da je vladanje hromosoma ovdje u biti jednako kao kod viših organizama te je utvrdio kao broj hromosoma 24. (Chen 1932. a, b). Kasnije je isti autor dao detaljni prikaz mitoze kod opalinide *Zelleriella* (Chen 1936. a, b). U toj studiji objavljeni su ovi nalazi, nađeni prvi put kod opalinida: 1. hromosomi su različite veličine i oblika te se mogu individualno prepoznavati, 2. postoje po dva hromosoma iste veličine i oblika, što ukazuje na diploidiju, 3. nukleoli, koji perzistiraju za vrijeme diobe, konstantno su udruženi s određenim dijelovima izvjesnih hromosoma. Od 24 hromosoma može ih 4 ili 6 (2 ili 3 para) — već prema podvrsti — imati uz sebe nukleolus. Odsječak hromosoma, na kojem je nukleolus smješten, značajan je i identičan za svaki par hromosoma te može pretrpjeti

[2] Ti su podaci o redukciji broja hromosoma (Calkins, Mac Dougall, Popoff, Mulsow) međutim pogrešni, pošto se odnose na tvorevine, koje su bile krivo shvaćene kao hromosomi.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

znatne strukturne modifikacije. Nukleoli se mogu fuzionirati, ako budu stisnuti zajedno, zbog čega njihov broj prividno varira. T. zv. »makrohromosomi« nisu hromosomi, već nukleolarni predjeli izvjesnih hromosoma.

U svom najnovijem djelu (C h e n 1948.) autor je objavio detaljna istraživanja na pet vrsta roda *Zelleriella* (od toga su četiri novo opisane vrste) i na jednoj vrsti roda *Protoopalina*. Diploidni broj hromosoma kod svake vrste roda *Zelleriella* je 24. Feulgen-negativni nukleoli mogu biti povezani s hromosomima na tri načina, naime: izvan hromosoma, u hromosomima ili izvan hromosoma i u hromosomima. U zadnja dva slučaja hromosomni segmenti, koji su povezani s nukleolima, postaju prošireni i pokazuju strukturne promjene (»puffed regions«). U poredbi s ostalim hromosomima, vladanje je hromosoma, koji nose nukleole, normalno. U anafazi vuče svaka od njihovih hromatida sa sobom svoju polovinu nukleola.

C h e n o v a istraživanja obuhvaćaju samo jednu grupu opalinida, *Protoopalininae*, koje imaju dvije razmjerno vrlo velike jezgre. Druga skupina opalinida, *Opalininae*, ima mnogobrojne jezgre, ali te su manje od jezgara protoopalinina, pa prilike kod njih nisu tako jasne.

Istražujući opalinine među ostalim, I v a n i ć (1933. a, 1934. a, b i 1936.) smatra, da su »makrohromosomi« samo grude »plastinskog kariosoma«, koji može za vrijeme diobe djelomično nestati ili se nepravilno razdjeljuje na jezgre-kćeri. Plazmatska tjelešca I v a n i ć drži za jezgre, slično kao već prije K o n s u l o f f (1922., 1930., 1931.).

V a l k a n o v (1934.) misli, protivno K o n s u l o f f u i I v a n i ć u, da kod opalinida postoji samo jedan tip jezgara. T. zv. »makrohromosome« također drži homolognim nukleolima.

Istraživanja na jezgrama pravih cilijata *(Euciliata)* nakon B č l a ř o v o g prikaza (B č l a ř 1926.) nisu ništa bitno pridonijela, što bi omogućilo, da se tumačenje kariooloških prilika eucilijata uskladi s gledištima moderne nauke o hromosomima.

W e t z e l (1925.) je u svojoj komparativno-citološkoj studiji opisao građu jezgara cilijata samo u stanju mirovanja.

P o l j a n s k y (1926.) navodi za rod *Dogielella*, da se u mejozi raspadaju hromosomi na »zrnca«, t. j. da se »hromatinski elementi udružuju u hromosome« (str. 419.—420.). Do te nevjerojatne predodžbe dovodi autora mišljenje, da se tvorevine, koje nastaju u somatskoj mitozi mogu homologizirati s pravim hromosomima.[3]

N o l a n d (1927.) naziva »hromosomom« — pod apostrofom — čudnovatu vrpčastu tvorevinu, koju je zapazio u prvoj diobi mikronukleusa kod konjuganata vrste *Metopus sigmoides*.

[3] Sl. 3. do 6. na tab. 16. P o l j a n s k o g a vjerojatno su pogrešno serirane: sl. 4. i 5. po svoj prilici ne predstavljaju I. anafazu već stadije profaze, tako da bi slike morale ići ovim redom: 2., 5., 4., 3., 6.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Manwell (1928.) također naziva kod oksitrihide *Pleurotricha lanceolata* u zriobenim i ostalim diobama najrazličitije tvorevine hromosomima (bućicama slične sitne tvorevine, štapićaste velike tvorevine i čislu slične nakupine).

Weyer (1930.) je pokušao dokazati uzdužno cijepanje tobožnjih hromosoma u somatskoj mitozi kod hipotrihog cilijata *Gastrostyla steinii*. Figura, koja predstavlja metafazu s uzdužno rascijepljenim hromosomima, čini se, da je shematizirana. Stadiji razlaženja tih t. zv. hromosoma prikazani na slikama i izlaganja u tekstu ne dozvoljavaju, da bi tvorevine, koje nastaju u somatskoj diobi mikronukleusa, smatrali zaista hromosomima. Prema Weyerovim navodima naime hromosomi, nastali nakon uzdužnog cijepanja klize u anafazi paralelno jedan uz drugoga svaki k svojem polu sa suprotnim krajem, što čini nevjerojatnim, da bi to bili pravi hromosomi.

Turner (1930.) nalazi kod vrste *Euplotes patella* u somatskoj mitozi 8 t. zv. hromosoma, u I. mejotskoj diobi 32, a u II. mejotskoj diobi 16 tobožnjih hromosoma.

Kod *Uroleptus halseyi* navodi Calkins (1930.), da se hromosomi dijele poprijeko i da u mejozi nastaju »zrnca«, koja se udružuju u hromosome. Nakon duljeg raspravljanja Calkins je posumnjao u opravdanost usklađivanja fenomena zriobenih dioba s egzaktnim mejotskim procesima kod metazoa.

Eksemplarskaja je opisala (1931.) kod cilijata *Anoplophrya* sp. mitozu mikronukleusa, u kojoj nastaju iz prstenaste nakupine hromatina najprije dva, a zatim četiri hromosoma. Njezini crteži tome očito protuslove i dokazuju, da se tu ne može raditi o hromosomima.

Poljansky je (1934.) detaljno analizirao tok konjugacije kod vrste *Bursaria truncatella*. Prema njegovim navodima u prvoj se zriobenoj diobi nakon stadija »padobrana« hromatinska zrna sakupe u ekvatorijalnoj ravnini, gdje se pretvore u male štapićaste hromosome, kojih broj iznosi preko sto. Raspravljajući probleme promjene oblika hromosoma kod eucilijata, Poljansky se protivio dosada spomenutim navodima s prijedlogom (kao već ranije Bělař — vidi Bělař 1926., str. 408.), da bi trebalo te t. zv. hromosome shvatiti kao zbirne hromosome.

Hromosomi nisu isto tako ni tvorevine, koje je opisao Piekarski (1939.) kod vrste *Colpoda steini*. On navodi kao diploidni broj najmanje tri a vjerojatno četiri hromosoma, koji se dijele poprijeko.

Turner (1941.) u djelu Calkins and Sumers: Protozoa in Biological Research u poglavlju »Fertilization« raspravlja među ostalim i o mejozi kod cilijata. On navodi, da su u prvoj zriobenoj diobi hromosomi sastavljeni od određenog broja »odvojeno udruženih« (loosely associated) hromomera i da je druga mejotska dioba

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

redukcijska dioba. Tvorevine, koje nastaju u postmejotskim, metagamnim i somatskim diobama, smatra hromosomima.

R a a b e je (1946.) opisao kod cilijata *Urostyla grandis* somatske mitoze mikronukleusa, kod kojih ne nastaju pravi hromosomi (misli se vjerojatno na tvorevine, koje su bile dosada u literaturi opisivane kao hromosomi), već hromosomni elementi u obliku zrnaca. Ta zrnca stvaraju u profazi traku, koja se kasnije raskine na 12 segmenata. Ti segmenti poređaju se uzduž glavne osovine vretena mikronukleusa. Nakon kontrakcije tih tvorevina putuju njihova hromatinska zrnca prema polovima. Osim tog tipa diobe mikronukleusa opisana su još dva druga, od kojih se jedan smatra pojednostavljenim, a drugi degenerativnim.

III. VLASTITA OPAŽANJA

MATERIJAL I METODA

Materijal za istraživanje uglavnom sam dobavljao iz infuzija, koje sam uvijek iznova postavljao u većem broju i na različite načine. Ispočetka nisam birao materijal, nego sam istražio svaku vrstu, koja se pojavila u većem broju. Kako mi je bila kod istraživanja glavna misao istražiti promjene oblika hromosoma kroz čitav životni ciklus cilijata, naročito za vrijeme mejoze, potrebno je bilo postići konjugacione epidemije. Razrjeđenjem infuzija destiliranom vodom i povišenjem temperature (termostat, 26°—28° C), često mi je pošlo za rukom prouzrokovati depresiona stanja, a posljedica toga bile su konjugacione epidemije. Čiste kulture vrsta nisam pravio, pošto bi mi time bio vrlo smanjen izbor materijala, a mnoge vrste, za koje metoda čiste kulture ne pravi poteškoće, pokazale su se kao vrlo nepogodni objekti, na pr. *Paramaecium caudatum*. Opalinide sam dobavio iz rektuma žaba *Rana esculenta* L. *(Cepedea dimidiata Stein)* i *Rana agilis Thomas (Opalina ranarum Ehrbg.)*. Sadržaj žabljeg rektuma pomiješao sam u čašici s nekoliko kapi Ringerove otopine (modificirane za amfibije) i dobivenu kašu prenio u uske tube, odakle sam finom pipetom s dna, gdje su se opaline sakupile, vadio materijal te ga odmah fiksirao.

Kao metodom fiksiranja i bojenja služio sam se skoro isključivo metodom karmin-octene kiseline (octenog karmina). Ta danas toliko prokušana metoda pokazala se i kod istraživanja cilijata kao najpodesnija.[4]

Smjesa alkohola i octene kiseline dovoljno razara pelikularne i plazmatske strukture, a i mnoge plazmatske uklopine, čime se vanredno poboljšavaju optički uvjeti za promatranje jezgara. Na taj se način lakše izbjegne mikrotomiranju, a to je velika prednost, jer

[4] Karmin-octenu kiselinu upotrebila je s uspjehom već S t e v e n s (1910.).

©DiZbi.HAZU

time nije uštedeno samo mnogo vremena i posla, već su i dobiveni rezultati sigurniji.

U octenom karminu, koji sadrži 45% octenu kiselinu, hromosomi nešto nabubre te se mogu optički lakše razdvojiti nego u balzamskim preparatima, u kojima su zbog anhidriranja smežurani i zato dosta manji.

Uz te prednosti octeni karmin boji strukture jezgre uglavnom praralelno Feulgenovom nuklealnom bojenju te prema tome može u izvjesnim granicama poslužiti i kao indikator za timonukleinsku kiselinu (to vrijedi dakako samo za »hromatin«, t. j. za strukture jezgre).

Kao smjesu za prethodno fiksiranje kod istraživanja tehnikom octenog karmina upotrebljavao sam smjesu alkohola i ledenog octa u omjeru 3 : 1. Za nježnije cilijate, koji nisu izdržali tako visok postotak octene kiseline, morao sam modificirati omjer na 10 : 1, dapače na 20 : 1, što je, razumije se, nešto nepovoljno djelovalo na intenzitet bojenja. Fiksiranje je trajalo 1—2 minute. Zatim sam dio materijala odmah preparirao karmin-octenom kiselinom, dok sam veći dio konzervirao u alkoholu. Kod svih tih operacija služio sam se centrifugom. Mikroskopski preparati, uokvireni vazelinom, drže se u karmin-octenoj kiselini dulje vremena; na hladnom mjestu i do mjesec dana.

Osim metodom karmin-octene kiseline služio sam se i fiksacijom Fleming-Benda smjesom ili Schaudinnovim sublimatnim alkoholom (skoro uvijek s prethodnim dimljenjem parama osmijeva tetroksida) te bojenjem Feulgenovom nuklealnom reakcijom. Obično sam sve te operacije izvodio na pokrovnom stakalcu, na kojem sam objekte pričvrstio pomoću bjelanca. Ipak su mi ti preparati poslužili uglavnom samo za kontrolu. Konačno sam kontrolirao slike dobivene fiksiranim preparatima i opažanjima na živim objektima — ukoliko je to bilo moguće *(Colpidium campylum, Stylonichia sp., Chilodonella dentata)*.

Svi priloženi crteži, koji nemaju posebnih podataka o tehnici, izrađeni su po karmin-octenim preparatima.

EUCILIATA

1. *Colpidium campylum* Bresslau

(sl. 1. do 55., tab. I, II, III.)

Colpidium campylum pojavio se u jednoj infuziji od Ranunculus trichophyllus u vrlo velikoj množini u skoro čistoj kulturi. Razrjeđenjem kulturnog medija svježom vodom došlo je do konjugacione epidemije, koja je trajala dva dana.

Istraživana vrsta bila je određena pomoću Kahlovog ključa kao Colpidium campylum Bresslau. Podudarala se u svim osobinama, koje navodi Kahl za Colpidium (Tillina) campylum (Stokes 1886.) Bresslau 1922. (Glaucoma colpidium Schew. 1896.).

©DiZbi.HAZU

Mikronukleus.

Mikronukleus leži u interfazi tijesno uz makronukleus te je u tom stadiju skoro posve homogen. U gustoj, homogenoj hromatinskoj masi može se zapaziti nekoliko sitnih alveola (sl. 1.). U »profazi«[5] se izdiferenciraju sitna zrnca (sl. 2), koja se u »prometafazi« (sl. 3. i 4.) slože u nepravilne tvorevine — meridijane[6]. Jezgra je u tom stadiju vretenasto produljena, a meridijani se nešto stegnu te sačinjavaju »metafaznu ploču« (sl. 5.). Dolazi li uvijek do tog stadija ili ne, teško je odlučiti na osnovu pregledavanja fiksiranih preparata. Činjenica, da sam od nekoliko stotina istraženih stadija diobe mikronukleusa našao taj stadij svega samo tri puta, ukazuje na to, da je taj stadij kratkog trajanja (rana anafaza?), a možda je i samo specijalni slučaj stadija »prometafaze«, pa je zato tako rijedak.

U »anafazi« se (sl. 6. do 8.) meridijani poprečno prekinu, a njihove se polovice pomaknu k polovima. U kasnoj »anafazi« su obje ploče još povezane cjevastim dijelom, koji u ranoj »telofazi« (sl. 9.) nestaje.

U »telofazi« se jezgrama-kćerima vraća zrnasta struktura »profaze«, koja zatim nestaje i jezgre postaju skoro posve homogene. Tada se i makronukleus produljio, a mikronukleusi se nalaze uz njegove krajeve.

Makronukleus.

Promjene na makronukleusu za vrijeme diobe studirali su točno Kidder i Diller (1934.). Makronukleus, koji ima u stanju »mirovanja« više ili manje nepravilan oblik (sl. 2.), pri početku se diobe zaokruži i u njegovu središtu se pojavi homogena gušća hromatinska masa, koja se povećava i postepeno intenzivnije bojadiše (sl. 5.). Zatim se makronukleus produži (sl. 10.), a spomenuta hromatinska masa kod toga dobiva oblik ploče, koja u pravcu okomitom na uzdužnu osovinu dostiže rub makronukleusa (sl. 11.). Na tom mjestu se makronukleus utanjivanjem prekine u isto vrijeme s diobom životinjice (sl. 12.). U životinjicama-kćerima dođe nakon diobe do eliminiranja hromatina (sl. 13. i 14.). Vlastita opažanja podudaraju se posve s podacima Kidderovim i Dillerovim, jedino sam mogao redovno primjećivati, da dolazi paralelno sa stvaranjem »hromatinskog centra« i do »pogrubljivanja« strukture makronukleusa (usporedi sl. 5. sa sl. 2. i 14.).

---

[5] Budući da se hromosomi u diobi mikronukleusa ne pojavljuju u svom normalnom obliku, ne mogu se faze diobe točno odrediti. Iz tog razloga stavio sam izraze, koji se odnose na stadije diobe, pod navodni znak. Izrazi pod navodnim znakom se odnose dakle samo na izvanjski izgled jezgre u diobi, dok nam je stvarno stanje nepoznato.

[6] Izraz »meridijan« sam preuzeo od G. Haasa (1933.), koji se, koliko je meni poznato, prvi ustručavao nazvati te tvorevine hromosomima te je zato izabrao izraz »meridijan«.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Konjugacija.

Oba konjuganta zahvate se svojim prednjim dijelom, kod čega ostanu usni otvori slobodni. Uskoro nakon sjedinjenja prijeđe mikronukleus svakog partnera u profazu I. mejotske diobe, kod čega dobiva oblik slabo zavinutog srpa, koji se proteže kroz čitavu životinjicu. Prema kraju profaze se jezgra stegne i pojave se hromosomne tetrade, koje se zatim svrstaju u metafazi. Jezgra leži nakon stezanja srpastog stadija uvijek u prednjem dijelu životinje, nekako između makronukleusa i usnog otvora. Odstupanje od te pojave je rijetko. U anafazi I. mejotske diobe rastegne se jezgra, t. j. diobeno vreteno tako jako, da se proteže kroz čitavu životinjicu. Jezgra-kći, koja dođe tako u stražnji dio životinjice, mora se po svoj prilici vrlo brzo vratiti natrag u prednji dio životinjice, pošto za vrijeme interkineze leže obje jezgre opet u prednjem dijelu između makronukleusa i usnog otvora, gdje je prije ležalo vreteno I. mejotske diobe. Nakon druge mejotske diobe nastaju četiri istovjetne gonske jezgre, od kojih u pravilu samo jedna sretno prođe postmejotsku diobu, a produkt su toga stacionarna i migraciona jezgra, dok ostale gonske jezgre u postmejotsku diobu ili ne ulaze ili u njezinu toku propadnu. Ta pojava je bez sumnje posljedica hranidbeno-fizioloških uvjeta. Citoplazma je naime u tom predjelu bogata rezervnim supstancijama, naročito masnim tvarima (osmiranje). Njihova raspodjela se može dobro promatrati u živom stanju. Te su rezervne supstancije vjerojatno važne za odvijanje postmejotske mitoze, jer samo ona od četiri gonske jezgre, koja ostaje ležati u tom dijelu citoplazme, uspješno dovršava postmejotsku diobu. Od ostale tri gonske jezgre ostaje tri do šest piknotičkih ostataka, već prema tome, koliko ih je ušlo u postmejotsku diobu ili je čak prošlo. Ti ostaci nestaju obično već za vrijeme prve metagamne (sinkarijske) diobe. U telofazi postmejotske diobe se rastegne jezgra toliko daleko, da dođe stacionarna jezgra u blizinu makronukleusa, a migraciona jezgra do dodirne plohe između oba individuuma. Migraciona jezgra razlikuje se vretenastim oblikom i jednostranim debelim slojem homogene plazme[7] od stacionarne jezgre, koja je okrugla i sa svih strana jednako obavijena tankim slojem homogene plazme (sl. 43. a, b). Do kariogamije dolazi po svoj prilici dosta brzo, pošto su se njezini stadiji mogli naći samo vrlo rijetko (sl. 44.). Prva metagamna dioba zbiva se još u prednjem dijelu životinjice, druga naprotiv uvijek posve u stražnjem dijelu životinje. U telofazi druge metagamne diobe vretena se protežu od periferije stražnjeg dijela životinje do makronukleusa. Obje jezgre-kćeri, koje se nalaze uz makronukleus, postaju zamecima makronukleusa (placentama), dok jedna od jezgara-kćeri na kraju životinje postane mikronukleus. Do te diferencijacije dolazi još u telofazi te je naročito upadljiva.[8] U momentu, kada se stvore zameci novog makronukleusa, propada stari makronukleus i konjuganti se rastave. Stari makronukleus postaje kod toga manji, strogo okrugao i homogen, te se u tom stadiju vanredno intenzivno boji, a to je posljedica zgrušavanja i zgušnjavanja hromatičkih struktura.

Naskoro nakon sjedinjenja obiju konjuganata udaljuje se mikronukleus od makronukleusa te putuje u prostor između makronukleusa i »leđne« strane životinje. Tu se mikronukleus produlji i njegov sadržaj postaje rahliji te dobiva izvjesnu uzdužnu strukturu (sl. 15.), koja postaje sve finija, dok konačno ne izmakne našem zapažanju. U to vrijeme jezgra se još više produljuje (sl. 16.), dok

[7] Sličnu pojavu opisao je Calkins kod cilijata Uroleptus halseyi (Calkins 1930.) i Uroleptus mobilis (Calkins 1919.).

[8] Bez sumnje igraju i tu ulogu citoplazmatske diferencijacije u stražnjem dijelu životinjice. Analogne pojave istražio je detaljno G. Poljansky (1934.) kod Bursaria truncatella.

©DiZbi.HAZU

konačno ne poprimi oblik uskog, dugog, nešto savinutog vretena (srpasti stadij). Pred tim stadijem, za vrijeme tog stadija i poslije njega jezgra je vrlo labilna prema fiksaciji. Njen sadržaj se smežura u uski trak, a ostali prostor ostaje prazan. U živim se životinjama u srpastim stadijima ne može opaziti nikakva struktura. U fiksiranom stanju možemo zamijetiti tragove neke slabe uzdužne strukture. Naročito upadljiva je činjenica, da se smežurani sadržaj jezgara u srpastom stadiju uvijek pričvršćuje na jednom polu uz jezgrinu membranu.

Pošto je »srp« dostigao svoju maksimalnu duljinu (nakon približno 12 sati), počinje se opet stezati. Kod toga postaje jezgra duguljasto vretenasta i pokazuje uzdužno pruganje, koje postaje uvijek očitije, dok konačno ne postaju jasno vidljive niti (sl. 17.). U idućim stadijima niti se skraćuju te daju dojam dvostruke građe. U toku daljeg skraćivanja (sl. 19.) niti se nešto savinu, približe se jezgrinoj periferiji i pojave se jasne figure hromosomnih tetrada (sl. 20. do 22.), koje pokazuju u optičkim presjecima jasnu dvostruku građu. Oblici hromosomnih tetrada su vrlo dobro vidljivi (krstu slične, prstenaste hromosomne tetrade i t. d.). U tom stadiju bili su uvjeti za brojenje hromosoma još najpovoljniji, no kako je zbog bliskog položaja sitnijih tetrada postojalo svaki put bar jedno optički nejasno mjesto, to je bilo moguće haploidni broj samo ocijeniti na $n \sim 21$. U metakinezi i ranoj metafazi I. mejotske diobe postižu hromosomi maksimum svoje kontrakcije (sl. 23.). U srednjoj i kasnoj metafazi popušta opet kontrakcija i polovice hromosomnih tetrada spojene su sada samo na svojim mjestima hijazma (sl. 24. do 29.). Metafazna ploča je veoma debela; tetrade leže razmještene vrlo nejednoliko, djelomično su i koso orijentirane.

Mogu li se tezne niti vretena I. mejotske diobe kod *Colpidium campylum* zaista identificirati s normalnim teznim nitima, problematično je, pošto su vrlo debele i rijetke te su karmin-octenom metodom upadljivo dobro vidljive, što nije slučaj kod normalnih teznih niti.

Rane anafaze nisam našao, međutim sam u više slučajeva promatrao srednje i kasne anafaze (sl. 30. do 32.). U anafazi su kraci tetradnih polovica spojeni samo na mjestu okrenutom prema polu (centromer?!). Pojedini nešto zaostali elementi pokazuju jasno tu normalnu građu dijada anafaze prvog mejotskog koraka. Te slike su bile ponovo zapažane, te se tu ne može raditi o slučaju. Građa dijada u anafazi daje »V« kao i »W« figure, što znači, da postoje u hromosomnoj garnituri jednokraki i dvokraki hromosomi.

U telofazi prvog mejotskog diobenog koraka (sl. 33.) dijade doduše postaju nešto rahlije, ali se uglavnom mnogo ne promijene, kao što je to i slučaj kod normalne interkineze. U stadiju telofaze ili interkineze (sl. 34.) možemo kod *Colpidium campylum* pratiti pojedine hromosomne odsječke bilo sa strane, bilo u optičkom presjeku.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Prometafaza homojotipske diobe nalikuje vrlo »asterstadiju«, što je možda prouzrokovano time, da su dijade poređane još tako, kako su ušle u telofazu heterotipske diobe.

Vreteno homojotipske diobe mnogo je manje od onoga heterotipske. Hromosomi leže gusto i njihova građa ne može se zapažati. Homojotipskih metafaza (sl. 35.) vidio sam razmjerno malo. Kod viših organizama one se odvijaju brzo, a to će biti slučaj i ovdje.

Homojotipske anafaze (sl. 36.) bile su još rjeđe. Kako se dijade vladaju u homojotipskoj diobi nisam mogao utvrditi. Čini se, da se kraci međusobno slijepe, pošto X-figure nisam mogao vidjeti, a figuru u slici 36. u sredini tumačio bih prije kao posljedicu dodirivanja dvaju krakova (možda i slučajnog) već podijeljenih polovina dijade, nego kao dijadu, koja se zaostala nalazi još u metafazi.

Homojotipsku telofazu vidio sam samo jedamput. Gonske jezgre (sl. 37.) imaju jednoliku zrnatu strukturu, koja je sigurno u vezi s hromosomima jezgre. Zrnca su bez sumnje optički presjeci kroz savijene štapiće ili nizove zrnaca. Nerazumljiva je samo njihova debljina.

U postmejotskoj diobi, koju mogu započeti i sve četiri jezgre, u prometafazi (sl. 38.) pojavljuju se hromosomima slični elementi kao duge, tanke niti s izvjesnom hrapavošću. U stadiju metafaze ne mogu se međutim zbog gustog poređaja tih elemenata vidjeti mjesta njihovih zavoja. Iz istog razloga nisam mogao ni pratiti tok rane anafaze, koja je i onako rijetka. Samo u srednjoj anafazi (sl. 39.) bili su nađeni stadiji, koji po izvanjskom izgledu podsjećaju na anafaze normalnih mitoza.

Prva i druga metagamna dioba naročito su zanimljive, jer sačinjavaju postepeni prijelaz od mitoze normalnog izgleda (postmejotske diobe) k maskiranoj somatskoj mitozi. U prvoj i drugoj metagamnoj diobi pojavljuju se tvorevine, koje sigurno nisu pravi hromosomi, i obje diobe se po svom habitusu približuju jako somatskoj mitozi.

Ipak kod opisanog objekta ne možemo očekivati rješenje problema somatske mitoze na osnovi besprikornih dokaza, ako uzmemo u obzir, da je kod tih dioba u mnogo manjem prostoru, nego što je to u heterotipskoj diobi, smješten dvostruki broj hromosoma. Sjetimo li se, da su bili kod heterotipske diobe samo neki stadiji dovoljno jasni, onda od metagamnih dioba zaista ne možemo ništa očekivati, što bi pridonosilo rješenju problema somatske diobe mikronukleusa. Stoga se moramo zadovoljiti samo s kratkim opisom bez sigurne interpretacije.

Sinkarion po svoj prilici prelazi odmah u »prometafazu« prve metagamne diobe (sl. 45.). Čini se, kao da u produljenoj jezgri leže mnoge tanke niti i stadij podsjeća nešto na »spirem«. Mislim ipak, da se tu radi o »prometafazi« (produljenje jezgara).

Stadije metagamnih dioba, koji su nalik metafazama (sl. 46. i 51.) smatram ranim anafazama, jer su: 1. veoma rijetki, dakle kratko-

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

trajni, 2. jer su vretena produljena i šiljasta i 3. jer postoji izvjesna simetrija elemenata. U tom stadiju može se bez daljeg zapažati sljepljivanje pojedinih elemenata. Ti stadiji su bez sumnje ekvivalenti somatičke »metafaze«.

Anafaze (sl. 47., 48., 52. i 53.) i telofaze (sl. 49.) metagamnih dioba ne pružaju nam ništa, što bi moglo pridonijeti tumačenju odvijanja maskirane mitoze.

Istraživanje postanka placenti i njihova razvoja u makronukleus bez sumnje bi bilo od velike važnosti, no budući da su pitanja, koja bi trebala biti osnova tim istraživanjima, još otvorena, od toga sam odustao.

2. *Euplotes charon* Ehrbg.
(Sl. 56. do 74., tab. III. i IV.)

Euplotes charon pojavio se u jednoj infuziji suhog lišća te se otada redovito nalazio u skoro svim infuzijama. Konjugacije su bile izazvane razrjeđivanjem i povišenjem temperature, no ipak nisu nastale u epidemijama. Istraženi Euplotes podudarao se posve sa Steinovim opisom. Po Kahlovom ključu nisam mogao doći do cilja, pošto je on Euplotes charon uvrstio među isključivo morske oblike (iako tvrdi, da se s obzirom na ograničenje te vrste posve slaže sa Steinom), te ga je strogo lučio od svih slatkovodnih formi. Oznake ovdje istražene vrste slažu se posve s oznakama, koje navodi Stein za Euplotes charon.

Mikronukleus.

Mikronukleus cilijata *Euplotes charon* slabo se boji, naročito u stadijima dioba, tako da se kod promatranja moramo služiti više s razlikama u lomu negoli s razlikama u bojenju.

U interfazi mikronukleus je homogen (sl. 56.), u »profazi« se pojavi vanredno fina struktura, koja se ne da razlučiti. U »prometafazi« (sl. 57.) se pojave slabo obojene niti ili tanki štapići. Stadij »metafaze« nisam mogao naći. Kako je broj pregledanih stadija bio manji nego kod vrste *Colpidium campylum*, ne mogu zaključivati, da taj stadij ne postoji. U »anafazi« (sl. 58.) spomenuti štapići ubrzo se slijepe u homogenu, slabo strukturiranu »anafaznu« ploču. Samo u ranoj »anafazi« može se primijetiti jasna struktura.

Dioba mikronukleusa odvija se strogo sinhrono s diobom makronukleusa. Počinje nakon toga, kad su se reorganizacione ploče pojavile na krajevima makronukleusa, a završava, kada su reorganizacione ploče dospjele do sredine.

Makronukleus.

Dioba makronukleusa odvija se tako, kao što je to opisala i nacrtala Garnjobst kod *Euplotes taylori* (Garnjobst 1937.), samo što u njezinim navodima nisu opisani stadiji maksimalne kontrakcije makronukleusa i komešanja njegova sadržaja (sl. 61.).

©DiZbi.HAZU

Reorganizacijske ploče nisu uvijek posve jednake kod svih individuuma (sl. 59. i 60.). Svima je zajednički bezbojni sloj, koji distalno prelazi u vrlo sitna zrnca. Ta zrnca u centrifugalnom pravcu postaju sve veća i prelaze u velike grude. Bezbojni sloj graniči proksimalno sa slojem, koji se doimlje kao heterohromatičan i koji postaje za vrijeme putovanja prema sredini — kako se čini — sve deblji. Pošto se makronukleus prekine, dolazi i ovdje do eliminacije hromatina (sl. 62.).

Konjugacija.

Konjugacija se uglavnom odvija, kao što je to navedeno kod Euplotes taylori (Garnjobst 1937.). Ovdje ću navesti samo ukratko njezin tok: Pošto su se životinje spojile, počinje premejotska dioba mikronukleusa (bez pojavljivanja reorganizacionih ploča u makronukleusu), čije obje jezgre-kćeri stupaju u I. zriobenu diobu. Rezultat II. zriobene diobe su dakle dva puta četiri gonske jezgre, od kojih šest postaju piknotičke, a dvije uđu u postmejotsku diobu, produkt koje su migraciona i stacionarna jezgra te dva piknotska ostatka. Dok se kod vrste Euplotes taylori počinje makronukleus deformirati tek poslije izmjene jezgara, kod vrste Euplotes charon počinje deformacija makronukleusa već s I. zriobenom diobom. Za vrijeme te diobe nabreknu jako krajevi makronukleusa, dok srednji dio postaje sve tanji i tanji (sl. 71.). Za vrijeme izmjene jezgara već je tako tanak, da postoji samo još kao jedva vidljiva nit ili je dapače već prekinut. Odmah nakon izmjene jezgara životinjice se raziđu. Ekskonjuganti mogu se lako prepoznati po starom makronukleusu, koji se raspao u dvije okrugle partije, i po golemom mjehurastom zametku novog makronukleusa.

Premejotska dioba (sl. 63. do 65.) naliči uglavnom somatskoj mitozi, samo je njezino diobeno vretence mnogo veće. Pomoću premejotske diobe možda bi se moglo štogod odgonetnuti i s obzirom na somatsku diobu, ali na žalost nisam imao dovoljno stadija na raspolaganju. Anafaza i telofaza nisam nalazio i tako ne mogu ništa izreći, kako ulaze obje jezgre-kćeri u profazu I. zriobene diobe. U tom stadiju dolazi do stvaranja »sunašca« (odozgo) ili »srpa« (sa strane), koji se često nejednoliko zgruvaju, te su po svoj prilici bar djelomično, ako ne posve, fiksirni artefakti (sl. 66.). U svim tim stadijima mogu se unatoč sitnim dimenzijama prepoznati nitaste strukture. Postoje i stadiji, u kojima je čitav prostor jezgre jednoliko ispunjen tankim nitima, koje su poređane u različitim pravcima. Te niti su zapravo nizovi zrnaca te imaju nepravilnu, hrapavu strukturu.

U daljim stadijima pojave se manje ili više jasne hromosomne tetrade, koje poređane na periferiji jezgre stvaraju stadij, koji odgovara dijakinezi (sl. 67.). U metakinezi (sl. 68.) jezgra se nešto spljošti, u metafazi je sa strane gledana opet okrugla. Naravno, nema oblik kugle već rotacijskog elipsoida, kome je glavna os okomita na ravninu, u kojoj je spljoštena životinja, dakle paralelna s optičkom osi mikroskopa, dok se os vretenca podudara s promjerom glavnog kruga.

U metafazi I. zriobene diobe (sl. 69. i 70.) tetrade nisu strogo poređane u jednoj ravnini. Njihove polovine ili vise zajedno na

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

terminaliziranim hijazmama ili su se već potpuno podijelile. Simetrija elemenata može se bez daljega prepoznati. Upadljiva su odebljanja elemenata nalik pucetima. Anafaze sam vidio svega tri puta, a ležale su uvijek optički nepovoljno te su bile stoga neupotrebljive za pomniju analizu.

Već se iz metafaze jasno vidi, da će polovine tetrada, koje vise zajedno na hijazmama, ići svaka svome polu. Anafaze su to potvrdile, ali nije bilo moguće utvrditi, da li kod toga dijade raskreče hromatide. Za vrijeme anafaze je vreteno vrlo široko. Niti vretenca su za vrijeme anafaze kao i za vrijeme metafaze vrlo upadljive i činjenica, da dolaze s karmin-octenom kiselinom tako dobro do izražaja, ne odgovara pravilu te daje dojam, da se tu ne radi o normalnom i tipičnom vretencu. Srednji dio vretenca preostaje kao spojni dio, slično kako su to opisali Prandtl *(Didinium)* i Manwell *(Pleurotricha)*.

II. zriobena dioba, postmejotska dioba kao i metagamne diobe bile su samo djelomično istražene zbog nestašice materijala, t. j. pogodnih stadija.

Mogao sam jedino utvrditi, da se već u II. zriobenoj diobi hromosomi počinju sljepljivati i dioba nema više normalni karakter.

Pojedini stadiji poslije II. zriobene diobe prikazani su na sl. 71. do 74.

3. *Oxytricha sp.* i *Stylonichia sp.*

(Sl. 75.—91., tab. IV. i V.)

U infuzijama biljaka Ranunculus trichophyllus i Fontinalis sp. pojavile su se vrlo često različite oksitrihide. Konjugacije sam, međutim, našao samo dva puta i to odmah na početku svojih istraživanja, kada nisam imao još dovoljno iskustva u fiksiranju i određivanju. Zato sam se morao zadovoljiti oznakama Oxytricha sp. i Stylonichia sp., što nema utjecaja na rezultate istraživanja.

Stadiji, koje je materijal pružao, ne sačinjavaju kontinuirani niz, već su to samo fragmenti I. mejotske diobe. Budući da su kod nekih oksitrihida promjene u jezgri bile detaljno istraživane, ti su stadiji unatoč nedostajanju kontinuiteta od izvanrednog interesa. Kako se po promjenama na jezgrama obje promatrane vrste spomenutih rodova međusobno bitno ne razlikuju, navesti ću ih zajedno.

Somatska dioba *(Oxytricha sp.)*

Mikronukleus je (normalno su dva, rijetko jedan ili tri) razmjerno izvanredno velik; u stadiju »mirovanja« je homogen i dobro se boji, naročito njegov izvanjski sloj (sl. 75.). Njegova dioba započinje, pošto su se oba reorganizaciona sloja pomakla do unutrašnjih krajeva polovica makronukleusa. Tada se mikronukleus produlji i zadobije strukturu »profaze« (sl. 76.). Iza toga nastaje diferenciranje vrlo pravilnih i kompaktnih štapova (meridijana), koji se dobro bojadišu i koje su dosad smatrali hromosomima (sl. 77.). U to vrijeme

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

se stope obje polovine makronukleusa. U anafazi putuju štapovi prema polovima, pošto su se prividno uzdužno cijepali (sl. 78. i 79.).

Poslije stapanja obiju polovina makronukleusa nastaje, kako se čini, miješanje sadržaja. Nakon toga se makronukleus produlji (mikronukleus je tada u anafazi) i u sredini istanji te prekine.

Kod stilonihije somatska dioba se odvija slično kao kod oksitrihe.

Konjugacija

Oba mikronukleusa udu u profazu I. zriobene diobe; nastale četiri interkinetske jezgre stupaju dalje u II. zriobenu diobu. Od osam gonskih jezgara postaje šest piknotičkih, a preostale dvije daju migracionu i stacionarnu jezgru te dva piknotička ostatka Tok konjugacije nalikuje dakle posve na tok kod euplotesa, samo tu otpada premejotska dioba, jer postoje već otprije dvije jezgre, koje mogu ući u profazu I. mejotske diobe. Makronukleus počinje propadati odmah na početku konjugacije. Njegova se prednja polovica po sredini stegne i prekine. Sva tri sastavna dijela makronukleusa postaju vakuolizirana, njegova struktura bude raspršena i djelomično izvučena u niti.

U profazi I. mejotske diobe nastaju stadiji »sunašca« i »padobrana« (sl. 80.). O njoj se zasada ne može mnogo reći, pošto bi bilo potrebno ispitati, nisu li ti stadiji bar dijelom artefakti fiksiranja.

Pred I. metafazom (pošto se raziđe »padobran«) susretao sam stadije, u kojima se na elementima, koji su ležali pojedinačno, mogla sa sigurnošću utvrditi njihova dvostruka građa (sl. 81.) te su se mogle naslućivati hromosomne tetrade. U poredbi sa štapovima, koji nastaju u somatskoj diobi mikronukleusa, ti elementi su vrlo maleni i njihov ukupni broj iznosi daleko preko 100, vjerojatno oko 300—400.

U metafazi I. zriobene diobe ti se elementi slijepe i ugrudvaju u posve nepravilne tvorevine, no ipak su pojedini elementi, koji leže sa strane, još uvijek jasno vidljivi (sl. 82. i 84.). Te nepravilne zbirne tvorevine sačinjavaju »metafaznu ploču«, koja je, čini se, s jedne strane ravnija nego s druge. U daljim stadijima mogu se naći izvan ekvatorijalne ploče elementi u obliku bućica[9], koji su po svoj prilici dijade. Takve bućice su opisali već Gregory (1923.) i Manwell (1928.) te opažali u anafazi njihovo putovanje k polovima. To potvrđuju i moja opažanja, iako sam našao samo kasne anafaze (sl. 83. i 85. do 87.).

Hromosomne tetrade imaju po svoj prilici oblik križića i prstena. Dijade su u formi bućica ili bolje dvostrukih točaka, koje su u stvari optički presjeci kroz dvostruke kuglice ili kroz dvostruke kratke štapiće. Hromosomi će dakle imati u mejozi kuglast ili kratkoštapićast oblik.

Od II. zriobene diobe nalazio sam samo pojedine stadije, iz kojih se jasno razabire, da se diobe odvijaju maskirano, t. j. da sami hromosomi kod diobe ne učestvuju svojim normalnim načinom, nego se slijepe i slože u zbirne tvorevine (sl. 88. do 91.).

[9] Misli se na spravu za gimnastičke vježbe o—o.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Složenost tih tvorevina može se vidjeti u pojedinim stadijima II. mejotske diobe, anafazi i telofazi (sl. 89. i 90.).

4. *Chilodonella dentata* Fouqué
(Sl. 92. do 125., tab. V. i VI.)

O cilijatu Chilodonella dentata (= Chilodon uncinatus) postoje mnoga i opširna istraživanja. Enriquez je (1908.) opisao prvi točno tok konjugacije. Njegova opažanja se od svih prikaza najbolje podudaraju s mojima. Nägler je (1912.) opisao diobu makronukleusa s osobitim obzirom na njegove lokomotoričke komponente. Mac Dougall je (1925.) opisala također tok konjugacije i zriobene fenomene kod jedne diploidne i tetraploidne forme. Njezini podaci se s mojima nikako ne slažu. I u somatskoj diobi i u mejozi opisani su stadiji, koji po mome mišljenju i iskustvu sigurno ne odgovaraju stvarnosti, te se mogu tumačiti kao posljedica pogrešnog seriranja i jednostrane metode.

Chilodonella se pojavila u gotovo svim starim infuzijama, ali rijetko u dovoljnim količinama, a i stadiji konjugacije su bili malobrojni.

Ovdje istraženi objekt bio je određen po Kahlovom ključu kao Chilodonella dentata Fouqué 1876. (= Chilodon curviden(ti)s Gruber 1883. = Chilodon uncinatus Blochmann-Roux). O nomenklaturi i sistematici vidi Kahl str. 234. i 240.

Somatska dioba

Podatke o somatskoj diobi s obzirom na mikronukleus možemo naći samo kod Mac Dougallove. Ali kako se oni s mojim opažanjima nikako ne slažu, to ću ovdje somatsku diobu nešto potanje opisati.

Prije diobe se udalji mikronukleus od makronukleusa te izgubi svoju homogenu strukturu time, što se u njegovoj unutrašnjosti pojavi izrazito pravilna zrnata struktura. Ta zrnca se s karmin-octenom kiselinom dobro boje te su potpuno okrugla (sl. 92.). Pošto je izdiferencirana ta struktura, jezgra se produlji i poprimi vretenast oblik (sl. 93. do 95.). Zrnca, koja su obično bar djelomično poređana u nizove, nestanu, a pojave se 2 do 3 duguljaste nepravilne grude nalik na kobasice (sl. 96. do 101.). Dvije izvanjske sežu obično od pola do pola, a srednja je manja i doseže samo jedan pol. Ipak tu nema nikakvog pravila i u tom stadiju (»prometafazi«) sadržaj jezgre može primiti najrazličitije oblike, pa i broj spomenutih nepravilnih tvorevina (meridijana) je promjenljiv. Kod pomnijeg promatranja se može utvrditi, da su dvije kobasicama slične tvorevine često samo optički presjeci kroz jednu jedinu tvorevinu, koja ima oblik šupljeg valjka, a leži tako, da su joj otvori okrenuti prema polovima. Već prema tome, da li je šuplji valjak uzdužno prekinut ili ne, pokazuju te tvorevine, gledane s pola, oblike poput slova C ili slova O.

Taj šuplji valjak ili opisane nepravilne duguljaste grude u daljnjem toku diobe se kontrahiraju, stvarajući stadij »metafaze« (sl. 102.), koji po svoj prilici kratko traje, jer sam ga samo rijetko nalazio, dok sam »profazu« i »prometafazu« nalazio vrlo često.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

U »anafazi« (sl. 103. do 106.) prostor je jezgre (vretenca) ispunjen dvjema kalotama. Često se nalaze u svakoj »anafaznoj ploči« još po dvije duguljaste grude, što daje dojam, da su se obje grude »prometafaze« poprijeko dijelile. U kasnoj »anafazi« i ranoj »telofazi« »anafazne« se ploče veoma udalje, kod čega se njihov spojni dio izvuče u tanku nit. U »telofazi« su (sl. 107.) katkada još vidljive dvije duguljaste grude, koje je nacrtala i Mac Dougall, a kasnije se pojavi opet pravilno zrnata struktura, koju smo bili već vidjeli u »profazi«.

Promjene u makronukleusu sam samo uzgred promatrao. Ovdje upućujem samo na priložene crteže te ističem dosta sinhroni tok diobe obiju jezgara, t. j. makronukleusa i mikronukleusa. Promjena strukture makronukleusa počinje, kada se mikronukleus nalazi u »metafazi«.

Četiri bućicama slična hromosoma i tok mitoze mikronukleusa, kao što to opisuje Mac Dougall, nisam mogao nikada vidjeti. Protivno tome odgovaraju slike Enriquezove o prvoj metagamnoj diobi, za koju Enriquez sam navodi, da nalikuje posve somatskoj diobi mikronukleusa, posve mojim opažanjima. Razlika postoji samo u interpretaciji, jer je Enriquez četiri fuba dviju kobasicama sličnih gruda držao za četiri hromosoma.

Konjugacija

I konjugaciju je Enriquez neusporedivo bolje opisao nego njegovi sljedbenici (Mac Dougall, Ivanić) time, što je promjene na jezgrama i u opisu i u crtežima prikazao neusporedivo prirodnije. Međutim, ja nisam mogao naći ni u toj mjeri one pravilnosti, koje navodi Enriquez, te se osjećam primoranim ponovno opisati tok konjugacije u odnosu prema promjeni oblika hromosoma s obzirom na navode literature i vlastita zapažanja.

O »profazi« I. zriobene diobe (sl. 108. do 111.) ne mogu mnogo kazati nego samo to, da sam »srpasti« stadij rijetko našao. Moguće je, da sam materijal prekasno fiksirao ili da taj stadij uopće ne traje dugo. »Srp s karakterističnim vrškom«, kao što ga prikazuje Enriquezova slika, bez sumnje je jak artefakt fikstranja, te nema nikakve sličnosti sa strukturama »srpastog« stadija. Ivanić i Mac Dougall prikazuju ispravno taj stadij. Mnogo češće nego »srpasti stadij« nalazio sam velike okrugle jezgre sa značajnom strukturom, koju nije bilo moguće optički razlučiti (sl. 108. i 109.). Nije isključeno, da je ta struktura neposredno u vezi s hromosomima ili hromosomskim tetradama. Pojedine figure davale su često taj dojam (sl. 110. i 111.), ali su ipak te tvorevine premalene, da bi se mogle sa sigurnošću analizirati.

U »metafazi« I. zriobene diobe sva su tri autora jednako mogla utvrditi četiri hromosoma, koji se dijele poprijeko i od kojih putuju po četiri polovice k svakome polu. Međutim ja nisam mogao nikada

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

vidjeti četiri štapića (»hromosoma«) već uvijek više. Zaista u jednoj ravnini može se ponajčešće naići na četiri, ali ipak uvijek leži još po koji iznad i ispod njih, što se može motrenjem jezgre sa strane bez daljeg utvrditi.

Kod pogleda s pola našao sam najčešće 7 do 15 štapića u optičkom presjeku, ali te brojeve nije bilo moguće smatrati sigurnima, jer je iskustvo pokazalo, da katkada leže 2 do 3 nejednako velika štapića jedan iza drugoga (sl. 112. do 115.). Ta činjenica je bila bez sumnje poznata i spomenutim autorima. Da ne bi povrijedio zakon o konstantnosti hromosoma, Enríquez je pretpostavio, da su se pojedini hromosomi već podijelili, a drugi još ne, a Mac Dougall je opisala jednu »tetraploidnu« formu.

U anafazi I. mejotske diobe prema navodima u literaturi »hromosomi« se dijele poprijeko i isti broj, koji je postojao u metafazi, bude — tobože — dodijeljen svakoj jezgri-kćeri. Po mojim opažanjima, naprotiv, to su vrlo različiti brojevi; broj 4 nisam mogao nikada naći već gotovo uvijek više.

Telofazu (sl. 117. i 118.) prikazala je pravilno Mac Dougall.

U profazi II. mejotske diobe nastaju opet dugi, uski, srpu slični stadiji, koji traju vrlo dugo, kako se čini, pošto se vrlo često nađu. (To mi je sumnjivo!) Oni imaju vrlo pravilnu zrnatu strukturu (sl. 119. i 120.), koja podsjeća veoma na strukturu somatske profaze i telofaze. Četiri reda zrnaca, koje opisuju Mac Dougall i Ivanić, nisam mogao nikada vidjeti. Strogi redovi nisu ni postojali, tako da se tu uopće ništa nije ni moglo brojiti. Ivanić je sam nacrtao više od 4 reda. Mogu se doduše naći stadiji, kod kojih je osnovna supstancija, u kojoj leže zrnca, podijeljena uzdužnom pukotinom tako, da nastaju dvije distinktne tvorevine (usporedi kobasicama slične tvorevine somatske diobe), ali četiri nisam mogao nikada vidjeti.

U »metafazi« II. zriobene diobe (sl. 123.) mogu se naći samo nepravilne tvorevine, koje sastoje od osnovne supstancije, koja se slabo boji, a u njoj leže zrnca ili krupnije tvorevine, koje se jače bojadišu. Četiri skraćena niza zrnaca te hromosome, kao što ih prikazuje Mac Dougall, nisam nikada vidio. Slike od Mac Dougall mi se čine veoma shematizirane i vjerojatno su pogrešno serirane. Čini se, da je iste stadije autorica kasnije ispravno tumačila, što sam na žalost mogao razabrati samo iz referata, pošto mi originalna radnja nije bila pristupačna. Ona navodi, da su hromosomi u II. zriobenoj diobi prekriveni izvjesnim supstancijama, što se posve podudara s mojim opažanjima. »Redukcijska dioba« — misli se na II. mejotsku diobu— odvija se na osnovu podataka u literaturi po Ivaniću, Enriquezu i Mac Dougall bez pojavljivanja pravih hromosoma[10], t. j. prikriveno (Mac Dougall 1936.).

[10] Misli se naravno na nepravilne tvorevine, koje su autori smatrali hromosomima.

©DiZbi.HAZU

Sva tri autora zaključuju na zbivanje redukcije u toj diobi iz stadija treće zriobene diobe, gdje tobože nastaju jasno dva hromosoma. Međutim, ja i tu nisam mogao naći dva hromosoma, već u najboljem slučaju dvije nepravilne tvorevine (sl. 124.). Pored toga ne mogu prešutjeti, da je od dva vretena, koja bi trebala biti po polovici izmijenjena, jedno često vrlo zaostajalo (što navodi i Enriquez) ili je čak postojalo uopće samo jedno.

Metagamna dioba (I. sinkarijska dioba) nalikuje doista — kao što to i opisuje Enriquez — na posve običnu somatsku mitozu. Slike 39., 40. i 62. Mac Dougallove (1925.) odnose se po svoj prilici na otkinute konjugante.

Pošto smo utvrdili spomenute činjenice, možemo zaključiti ovo:

Tvorevine, koje su kod vrste *Chilodonella dentata (= Chilodon uncinatus)* dosada bile smatrane hromosomima, nemaju nikakve oznake hromosoma (konstantnost broja, individualitet, uzdužno cijepanje, parenje i t. d.) te ih prema tome ne možemo smatrati hromosomima. One su samo manje ili više slučajne tvorevine neke supstancije, koja sadržava timonukleinsku kiselinu (vjerojatno suvišna matriks hromosoma). Ta supstancija prekriva pravo hromosomsko zbivanje. Strukture, koje bi mogle biti prouzrokovane hromosomskom građom, pojavljuju se samo u »profazi« i »telofazi« somatske diobe te u »profazi« I. i II. zriobene diobe. Prema tome se ne može o redukcijskim fenomenima kod tog objekta uopće ništa kazati i školski primjer za konstantnost broja hromosoma — *Chilodon* — moramo smatrati zabludom uvjetovanom koje nepotpunim i premalo kritičkim opažanjima, a koje opet tendencijom »htjeti vidjeti hromosome«. Toliko dugo, dok nije dublje riješen problem promjene oblika hromosoma kod cilijata, t. j. dok je mehanizam maskiranih dioba kod cilijata samo hipotetičan, ne će se moći protumačiti ni zriobena dioba kod hilodona. Ako bi se u trećoj zriobenoj diobi redovno pojavljivalo samo jedno normalno diobeno vretence, tada se tu uopće više ne bi mogli očekivati fenomeni zriobe i oplodnje.

PROTOCILIATA (OPALINIDAE)

Kod opalinida je postojanje normalne mitoze i normalnih hromosoma dokazano i iscrpno istraženo kod roda *Zelleriella* (Chen 1932. a, b, 1936. a, b, 1948.).

Uspoređujući rezultate Chenovih istraživanja kod rodova *Zelleriella* i *Protoopalina* s istraživanjima kod rodova *Opalina* i *Cepedea* (Pfitzner 1886., Tönniges 1919. i 1927., Ivanić 1933. c, 1934. a, b i 1936.) došao sam do zaključka, da bi ponovno istraživanje mitoze kod tih rodova *(Opalina, Cepedea)* nakon stečenih iskustava kod eucilijata moglo biti od značenja. To se potkrijepilo mišljenjem, da nije vjerojatno, da bi grupe *Protociliata* i *Euciliata* bile odvojene bitnim razlikama u organizaciji jezgre. Izvršena istra-

©DiZbi.HAZU

živanja potvrdila su to mišljenje utoliko, što su pokazala, da postoje i kod opalinida maskirane diobe jezgara. Ujedno se može kod njih način maskiranja donekle bolje upoznati, nego što nam je to bilo moguće kod eucilijata. Iako nemamo strogih dokaza, da se radi kod obiju grupa (protocilijata i eucilijata) o istom načinu maskiranja, ipak postoje indicije, koje govore u prilog toj mogućnosti te je čine vrlo vjerojatnom.

5. *Opalina ranarum* Ehrbg.

(Sl. 126. do 168., tab. VII., VIII. i IX.)

Materijal je bio dobiven iz rektuma žabe Rana agilis Thomas[11] te odmah fiksiran OsO_4-parom, a zatim 1/2% hromnom kiselinom (na pokrovnom stakalcu) ili alkohol-octenom kiselinom u omjeru 3 : 1 (u tubi). Fiksirani materijal bio je obrađen Feulgenovom nuklealnom reakcijom ili karmin-octenom kiselinom.

Najprije moram upozoriti na pojavu, koju je pokazivala većina istraženih primjeraka vrste *Opalina ranarum*. Veličina jezgara — bilo u interfazi bilo u diobi — neobično jako je, naime, varirala i to ne samo u različitim individuumima već također u jednom te istom individuumu. Maksimalnu razliku u veličini između jezgara u diobi i interfazi različitih individuuma predočuju nam sl. 143., 148., 160. b i 152., a najveću i najmanju jezgru u jednom te istom individuumu pokazuju sl. 153. a, b i 160. a, b. Tu pojavu možemo protumačiti jedino Neresheimerovim navodima, iz kojih se razabire, da su manje jezgre buduće spolne jezgre, a veće t. zv. »principalne« ili »rezervne« jezgre (Neresheimer 1907.). (Postanak novih jezgara iz »hromidija« i »sporedija« naravno ne možemo potvrditi, kao ni mnoge druge navode.)

Taj »dimorfizam« jezgara za nas je od velike važnosti, pošto se te jezgre ne razlikuju među sobom samo veličinom, već i svojom strukturom ili izgledom, naročito u vrijeme diobe.

Naša opisivanja ćemo započeti na najvećim jezgrama. U interfazi (sl. 126. do 128., 148., 150. i 151.) te jezgre imaju karakterističnu strukturu, koju bi bilo zasada preuranjeno protumačiti. U difuzno raspodijeljenoj slabo Feulgen-pozitivnoj supstanciji nalaze se jače Feulgen-pozitivne točke, koje su vjerojatno optički presjeci kroz nitaste strukture (hromosome). U profazi se jezgra produlji (sl. 129.) i pojave se nitaste tvorevine (sl. 130.), koje se postepeno zgušnjavaju (sl. 131. do 133.) te po svom izgledu posve nalikuju na hromosome (»mikrohromosomi« Tönniges). Među njima se nalaze nepravilne tvorevine, koje se donekle boje octenim karminom i koje moramo prema Chenovim istraživanjima nazvati nukleolima (»makro-

[11] Mnogo zahvaljujem gđi. prof. dr. V. Fink, što je bila tako ljubezna, da mi je dobavila materijal za istraživanje

©DiZbi.HAZU

hromosomi« T ö n n i g e s).[12] U metafazi hromosomi postaju još deblji i kraći, ali se zbog gustog poređaja elemenata ne može sa sigurnošću prepoznati njihov oblik. Do stvaranja ekvatorijalne ploče ne dolazi, već se hromosomi nekoliko primaknu ekvatorijalnoj ravnini i to tek toliko, da su polovi diobenog vretenca slobodni. Nukleolarna supstanca je u tom stadiju obično smještena u ekvatorijalnoj ravnini na periferiji vretenca ili među masom hromosoma (sl. 134.). Vrlo značajna figura u stadijima profaze i metafaze je svijetli krug s točkom (sl. 134. a); možda je to izvjestan odsječak hromosoma, promijenjen utjecajem odgovarajućeg nukleola. Budući da se hromosomi zbog optički nepovoljnih uvjeta (gusti poređaj hromosoma i nukleola) nisu mogli identificirati, nije bilo ni moguće utvrditi, postoje li veze između nukleola i izvjesnih hromosoma, kao što je to kod rodova *Zelleriella* i *Protoopalina*. Isto tako nije mogao biti dokazan individualitet hromosoma te njihovo uzdužno cijepanje. Pogodni stadiji kod izvanredno velikih jezgara (sl. 143. i 144.), koji bi takva promatranja omogućili, bili su vrlo rijetki. Uspoređujući svoja zapažanja s C h e n o v i m rezultatima, smatram, da ipak nije vjerojatno, da bi unatoč sistematskoj srodnosti opaline i celeriele te vanjskoj sličnost njihovih mitoza bile prilike kod njihovih jezgara bitno različite. Rane i srednje, pa i kasne anafaze pokazuju gotovo uvijek simetrične figure (sl. 135. do 139., 144.), koje su indicija za anafazno razilaženje hromosoma. U ranoj telofazi (sl. 140.) postaju hromosomi nevidljivi, a nukleoli pokazuju značajan produljeni oblik, čemu je možda uzrok diobeno vretence. U kasnoj telofazi (sl. 141. i 142.) nukleoli postaju nepravilni, postepeno gube svoje konture i jezgri se vraća nježna struktura interfaze.

Što su manje jezgre, to se teže mogu raspoznati u srednjim stadijima diobe hromosomi i nukleoli (sl. 145. do 147.). U najmanjim jezgrama (sl. 150. do 168.) ne možemo više raspoznati hromosome i nukleole ni Feulgenovom tehnikom. Dioba tih malih spolnih jezgara odvija se dakle bez sumnje maskirano i izgled tih jezgara u diobi vrlo podsjeća na maskirane mitoze mikronukleusa eucilijata. U jezgri se izdiferenciraju neke tvorevine s izvjesnom meridionalnom strukturom (sl. 166. i 168.), koje se u metafazi nekoliko zgusnu u ekvatorijalnom predjelu jezgre, a zatim putuju u dvije grupe svaka prema svome polu. U nekim vretencima možemo u slovu V ili I sličnim nježnim strukturama naslućivati hromosome ili njihove odsječke (sl. 154. do 159.).

[12] Te tvorevine nisu u svim jezgrama jednako dobro vidljive. U nekim stadijima, naročito u anafazama se ne mogu primijetiti (sl. 135., 136., 144.), a čini se, da i u svim jezgrama ta nukleolarna supstancija nije jednako razvijena. U nekim slučajevima može posve prekriti hromosome (sl. 149.).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

6. *Cepedea dimidiata* Stein

(Sl. 169. do 181., tab. IX.)

Materijal je bio dobiven iz rektuma žabe Rana esculenta L., fiksiran OsO_4-parama i zatim Flemming-Benda smjesom ili alkohol-octenom kiselinom te obrađen Feulgenovim reagensom ili karmin-octenom kiselinom.

Cepedea dimidiata pokazuje u građi jezgara istu sliku kao i *Opalina ranarum*. Maskirane diobe bile su rijetko nađene, a to je razumljivo, ako uzmemo u obzir, da je materijal bio skoro dva mjeseca ranije dobiven i fiksiran nego li materijal opaline. Pripreme za spolno umnožavanje su dakle bile tek djelomično započele. Češće su međutim bili nađeni individuumi, čije jezgre su u veličini već znatno varirale (sl. 169. do 171.).

Normalne diobe cepedeje ne razlikuju se mnogo od onih opaline, što se vidi i iz priloženih crteža (sl. 173. do 181.). Zanimljivo je; da se i tu nukleolarna supstancija u različitim diobama vidi različito jasno (sl. 174. i 175.).

U stadijima rane anafaze možemo primijetiti simetrične hromosomne elemente. Takve sam slike viđao često, što pobuđuje sumnju, da su to doista rane anafaze mitoze (sl. 175. i 176.). U kasnim anafazama mogu se promatrati pojedini zaostali elementi; čini se, da su to dvokraki i jednokraki hromosomi (sl. 177.). Potkraj anafaze (sl. 178.) hromosomi skoro nisu više vidljivi. U ranoj telofazi poprima nukleolarna supstancija izvjesnu nepravilnu uzdužnu strukturu (sl. 179.).

Zanimljiv je izgled jezgara-kćeri u srednjoj telofazi. Tu naime dolazi do torzije struktura vretenca (sl. 180., 181.), a to ukazuje na izvjesnu sličnost s diobama mikronukleusa kod eucilijata.

IV. DISKUSIJA

Ovim istraživanjima pokušao sam riješiti neke od osnovnih problema kariologije cilijata. Kod toga mi je bila glavna misao, da se promjena oblika hromosoma može smatrati dovoljno istraženom tek onda, ako su istraživanja bila proširena na čitav životni ciklus organizma, a ne samo na njegove pojedine odsječke.

A) HROMOSOMI EUCILIJATA

Već prva istraživanja somatskih mitoza mikronukleusa najobičnijih cilijata potvrdila su mnijenje stečeno kod pregledavanja literature: tvorevine, koje su dosada bile opisivane kao hromosomi, nisu i ne mogu biti hromosomi. One kod nepristranog posmatranja ne nalikuju na hromosome, a osim toga ne pokazuju nikakve osobine značajne za prave hromosome.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Da je ta spoznaja zaista ispravna, postalo je tim jasnije i nepobitnije, kada su kod vrste *Colpidium campylum* u mejotskoj diobi prvi put kod eucilijata mogli biti dokazani pravi hromosomi, koji se tu pojavljuju u svom posve normalnom obliku, te se po svom vladanju u stadijima od kasne profaze I. mejotske diobe pa bar do telofaze II. mejotske diobe bitno nikako ne razlikuju od normalnih hromosoma višestaničnih organizama. Nastajanje hromosomnih tetrada u kasnoj profazi i metafazi I. mejotske diobe te njihov oblik nesumnjivo dokazuju, da postoje ovdje manevri i fenomeni hromosomskog parenja kao kod svih viših organizama. Oblik hromosomskih tetrada podudara se s oblikom kod normalnih hromosoma viših organizama te ukazuje na postojanje hijazmatipije. Nadalje je vanredno važno nastajanje dijada u anafazi s raskrečenim krakovima, a to nam dozvoljava da zaključujemo: 1. postojanje normalnih hromosoma, 2. oblik hromosoma (hromosomi s medijanom i terminalnom insercijom i 3. postojanje mjesta, koje odgovara centromeru hromosoma viših organizama.

Kod *Euplotes charon* možemo u srednjim stadijima I. mejotske diobe naći posve normalne hromosome. I tu nastaju hromosomske tetrade ili parovi dijada, koji u anafazi putuju svojim polovima. U II. mejotskoj diobi, međutim, hromosomi nisu više vidljivi u svom normalnom obliku. Tu pojavu smo nazvali maskiranjem hromosoma, t. j. takve diobe maskiranim diobama.

Kako takve maskirane diobe kod eucilijata nastaju, pokazuje nam donekle mejotska dioba kod oksitrihida. Tu se pojavljuju u I. mejotskoj metafazi hromosomni agregati, u kojima više ne možemo pravo prepoznati pojedine hromosome, ali nam izolirani i zaostali elementi bućicama sličnog oblika, koji leže uz rub i izvan ekvatorijalne ploče, dokazuju, da se i tu zbilo parenje hromosoma, koji su dakako neusporedivo manji od svojih agregata. Hromosomi, kao i njihovi agregati leže u diobenom vretencu poredani jedan iza drugoga. Zbog toga ne dolazi do stvaranja prave metafazne ploče i razilaženje hromosoma nije točno sinhronizirano. Kako se razilaženje hromosoma u anafazi stvarno odvija, nije moguće utvrditi zbog gustog poređaja i velikog broja elemenata. Pojava, da mogu hromosomi ležati u diobenom vretencu jedan iza drugoga, poznata je i kod kokcida (H u g h e s-S c h r a d e r 1940. i H u g h e s-S c h r a d e r and R i s 1941.). Njihovi hromosomi podsjećaju na hromosome cilijata i po svome obliku, koji je vjerojatno posljedica posebnog mehanizma diobenog vretenca (S c h r a d e r 1932.). Slične prilike poznate su i kod heteroptera (S c h r a d e r 1935., G e i t l e r 1944.). Kod cilijata postoje sva ta odstupanja u povećanoj mjeri.

Pojava maskiranja može, kako smo ranije kod istraženih eucilijata vidjeli, biti proširena i na stadije mejoze. Ekstrem takvog maskiranja postoji kod forme *Chilodonella dentata*, gdje je čitava mejoza maskirana. Jedina struktura, koja bi tu mogla biti direktno hromosomalnog porijekla, jeste pravilno zrnasta struktura, koja se

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

pojavljuje u »profazi« II. mejotske diobe te »profazi« i »telofazi« somatske diobe, a isto tako i karakteristična struktura u »profazi« I. mejotske diobe.

Ujedno mi je poslužila *Chilodonella dentata,* da kontroliram konstantnost broja tvorevina opisanih kao hromosomi. Pokazalo se, da tu nema nikakve konstantnosti broja te da je broj tih tvorevina obično mnogo veći, nego što je navedeno u literaturi.

B) HROMOSOMI PROTOCILIJATA

Činjenice, koje su dala istraživanja kod eucilijata, ne dadu se jednostavno dovesti u sklad s posve normalnim tokom mitoze opalinida *Zelleriella* i *Protoopalina.* Činilo se nevjerojatnim, da bi jezgre protocilijata bile bitno drugačije građe nego jezgre eucilijata.

Opažanja na mitozama kod opalinida *Cepedea dimidiata* i *Opalina ranarum* potpuno su potvrdila to mišljenje. Nađeni stadiji omogućili su mi, da sam našao obrazac, kojim se mogu zajedno interpretirati prilike kod jezgara opalinida i kod mikronukleusa eucilijata.

»Principalne« i »rezervne« jezgre po svojem načinu diobe i po svojoj građi posve se podudaraju s jezgrama protoopalinida *(Zelleriella, Protoopalina).* »Spolne« jezgre, međutim, koje se odvajaju od »principalnih« jezgara, zbog postepenog smanjivanja volumena postaju sve gušće po svojoj strukturi te paralelno s tim pojavama gube karakter normalne mitoze. One su po svom izgledu, a naročito po svom načinu diobe, vrlo slične mikronukleusima pravih cilijata. U tim maskiranim diobama hromosome ne možemo više prepoznati u njihovu normalnom obliku, a iz činjenica dobivenih vlastitim opažanjima nužno izlazi, da u tim diobama hromosomi ni ne mogu sudjelovati u svom normalnom obliku.

C) ZAJEDNIČKE KARAKTERISTIKE JEZGARA PROTOCILIJATA I EUCILIJATA

Usporedimo li naša opažanja na mikronukleusima eucilijata i jezgrama opalinida, onda možemo utvrditi njihove iduće zajedničke osobine:

1. U diobama, gdje je volumen jezgre dovoljno velik (zriobene diobe eucilijata, mitoze »principalnih« i »rezervnih« jezgara opalinida), pojavljuju se posve normalni hromosomi.

2. Postepenim smanjivanjem volumena jezgre (kod eucilijata: postmejotske i metagamne diobe, djelomice i mejotske diobe, kod opalinida: diobe »spolnih« jezgara) dolazi do pojava maskiranja dioba t. j. hromosoma.

3. U diobama, koje nisu maskirane, ne dolazi do stvaranja prave ekvatorijalne ploče, štoviše, hromosomi se poređaju jedan za

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

drugim. Posljedica je toga, da izostaje stvaranje anafaznih ploča i da dolazi do nesinhronog razilaženja hromatida u anafazi.

4. U maskiranim diobama ne može se utvrditi postojanje nukleolarne supstancije.

D) MASKIRANJE DIOBA

Ako usporedimo kod eucilijata volumen somatskog mikronukleusa *(v)* s volumenom mikronukleusa u I. mejotskoj diobi *(V)* ili na pr. kod opalinida volumen spolnih jezgara *(v)* s volumenom »principalnih« ili »rezervnih« jezgara *(V)*, dolazimo do vrlo zanimljivih omjera. Evo primjera:

	Volumen mikronukleusa u srednjim stadijima somatske mitoze = v:	Volumen mikronukleusa u srednjim stadijima I. mejotske diobe = **V**:	Omjer **v : V**
Colpidium campylum	23,6 μ^3	307,7 μ^3	1 : 13
Euplotes charon	91,6 μ^3	818,1 μ^3	1 : 9

	Volumen najmanjih jezgara u srednjim stadijima diobe = **V**:	Volumen najvećih jezgara u srednjim stadijima diobe = **V**:	Omjer **v : V**
Opalina ranarum	50,3 μ^3	3239 μ^3	1 : 64

Usporedimo li minimalni volumen, koji zauzimaju hromosomi u nemaskiranim diobama *(m)* s izračunatim volumenima jezgara *(V* i *v)* dolazimo do idućih omjera:

	Minimalni volumen hromosoma u srednjim stadijima I. mejotske diobe = **m**:	**V : m**	**v : m**
Colpidium campylum	5 μ^3	60 : 1	5 : 1
Euplotes charon	5,5 μ^3	148 : 1	17 : 1

©DiZbi.HAZU

	Minimalni volumen hromosoma u srednjim stadijima mitoze »rezervnih« jezgara = **m**:	**V : m**	**v : m**
Opalina ranarum	13 μ^3	249 : 1	4 : 1

Iz poredbe tih brojeva[13] možemo zaključiti, da izgled jezgre u diobi kod najmanjeg volumena ne može biti jednak izgledu kod najvećeg volumena.

Naročito lijepo nam to potvrđuju opažanja kod vrste *Opalina ranarum*, gdje možemo postepeno posmatrati izgled jezgara u diobi svih veličina, od najveće pa do najmanje. Imamo li na umu količinu nukleolarne supstancije i smjestimo li tu količinu u mislima uz masu hromosoma u volumen najmanje jezgre u srednjem stadiju diobe, onda nam postaje jasno, da na tom skučenom prostoru mora doći do gužve, u kojoj hromosomi i nukleoli ne mogu obaviti diobu na normalan način.

E) NERIJEŠENI I NOVI PROBLEMI

Jedan od glavnih neriješenih problema bez sumnje je način maskiranja hromosoma ili dioba. Na osnovi dosad poznatih činjenica nemamo razloga da posumnjamo u individualitet i kontinuitet hromosoma za vrijeme maskiranih dioba. U svom normalnom obliku hromosomi u maskiranim diobama svakako ne postoje, ali to ne povlači sa sobom kao nužnu posljedicu, da je time okrnjen njihov individualitet i kontinuitet. Bit hromosoma nije njegov oblik u srednjim stadijima diobe već hromonema s uzdužnom diferencijacijom, a ta postoji i u jezgri, koja se ne dijeli. Teško možemo zamisliti, da bi hromosomi u maskiranim diobama bili principijelno drugačije spiralizirani nego u normalnim diobama. To zamišljamo tim teže, što i kod eucilijata i kod opalinida svagdje postoje postepeni prelazi od normalne diobe k maskiranoj. Ukoliko bi i građa hromosoma u maskiranim diobama bila zaista bitno drugačija nego li u normalnim diobama, onda bi se ta građa morala dati ipak bar postepeno izvesti od normalne građe, jer inače ne bi mogli protumačiti postepenost prelaza od normalne diobe k maskiranoj.

[13] Ti su brojevi izračunati iz stadija, koji su prikazani na sl. 3., 24., 57., 70., 143. i 153. a. Naravno, mjerenja su samo približna, no ipak nam daju izvjestan oslonac. Minimalni volumen hromosoma **m** vjerojatno je svagdje znatno prenizak. Ako bi dakle mogli griješke u mjerenju ispraviti, rezultati bi se promijenili jedino u korist naših zaključaka.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Opažanja na opalinidama daju dojam, da su u maskiranim diobama hromosomi mnogo manji (sl. 154. do 159.) i da tu dolazi do najtješnjeg zgušnjavanja između hromatina te nukleolarne supstancije, čime i tumačim činjenicu, da se nukleolarna supstancija i u Feulgen-preparatima nije mogla razlučiti od hromosoma. Da kod opalinida postoji izvjesna tendencija »impregniranja« hromosoma s nukleolarnom supstancijom, pokazuju istraživanja kod nekih vrsta roda *Zelleriella* (C h e n 1948.), gdje dolazi do ulaganja nukleolarne supstancije čak u hromosomu (»puffed regions«). Na žalost, ti stadiji nisu još bili ispitani Feulgenovom nuklealnom reakcijom. Vrlo je vjerojatno, da će tu biti nukleoli prividno Feulgen-pozitivni, zbog Feulgen-pozitivne matriks, koja ih po svoj prilici prekriva. Takva činjenica bi još više opravdala mišljenje, da je za maskiranje hromosoma ili dioba veoma važno miješanje nukleolarne supstancije s Feulgen-pozitivnom i možda suvišnom matriks.

Takvi slučajevi, gdje dolazi do intimnog sjedinjenja hromosoma s nukleolarnom supstancijom, poznati su i kod drugih organizama, na pr. kod alge *Spirogyra,* pa se u nekim slučajevima i stadijima ni Feulgenovom nuklealnom reakcijom ne mogu razlučiti hromosomi od nuklealne tvari (G e i t l e r 1934., 1935.).

Sjetimo li se sada činjenice, da kod pravih cilijata u mikronukleusu za vrijeme somatske mitoze, t. j. za vrijeme maskiranih dioba nema traga distinktnoj nukleolarnoj supstanciji, onda nam se nameće sama od sebe ideja, da će i kod stvaranja kobasicama sličnih hromosomnih agregata vrlo vjerojatno sudjelovati nukleolarna supstancija. Indicije za pravilnost tog mišljenja su također stadiji, gdje nalazimo u hromosomnim agregatima somatske mitoze mikronukleusa jače obojene strukture veličine mejotskih hromosoma (na pr. kod nekih oksitrihida). Oblik tih hromosomnih agregata nastaje bez sumnje djelovanjem mehanizma vretena. Tordiranje u stadijima telofaze somatske diobe mikronukleusa i u stadijima telofaze diobe jezgara kod cepedeje govore također tome u prilog.

Sam mehanizam diobenog vretenca problem je za sebe. Nesinhrono razilaženje hromatida te izvanredno debele niti vretenca ukazuju na to, da taj mehanizam prilično odstupa od građe diobenog vretenca viših organizama. Vladanje diobenog vretenca t. j. njegova funkcija u maskiranim diobama, zasada je posve nepoznato.

F) DIMORFIZAM JEZGARA KOD OPALINIDA (?)

Iako to pitanje ne pristaje direktno u okvir ove radnje, ipak ću se uzgred kratko na njega osvrnuti, budući da sam kod svojih istraživanja upoznao neke činjenice, koje potvrđuju N e r e s h e i m e r o v o gledište i koje mi omogućuju da N e r e s h e i m e r o v a izlaganja nadopunim (N e r e s h e i m e r 1907.).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Činjenica, da opalinide nemaju razvijen dimorfizam jezgara, predstavlja višestruki problem. Mnogi su autori nastojali, da pronađu shodno tumačenje. Neki su htjeli pronaći komponentu makronukleusa u »makrohromosomima« (u stvari nukleolima) (T ö n n i g e s), drugi su opet zamjenjivali plazmatska tjelešca s jezgrama i shvaćali ih kao razdijeljeni makronukleus (K o n s u l o f f, I v a n i ć).

N e r e s h e i m e r je (1907.) smatrao, da makronukleusu odgovaraju t. zv. »rezervne« jezgre, koje analogno njemu i pripadaju, dok kod stvaranja gameta sudjeluju »spolne« jezgre.

Toj analogiji, koju je postavio N e r e s h e i m e r (vidi str. 15. njegove radnje), dodao bih iz vlastitih opažanja još ovo:

Osim po svojoj sudbini (tu se oslanjam na opažanja N e r e s h e i m e r o v a, koja bi svakako morala biti još potvrđena) male i velike jezgre kod vrste *Opalina ranarum* i po svom izgledu podsjećaju na mikronukleus i osnovu makronukleusa (placentu). Prema tome agamogeni individuumi opaline odgovarali bi po svom homokariotskom stanju kao i po fazi te razvojnom ciklusu jezgre donekle ekskonjugantima eucilijata, koji su za vrijeme postojanja sinkariona i njegovih dioba također homokariotski, ako uzmemo u obzir, da je tada u većini slučajeva makronukleus već zapao piknozi. Ta izvjesna analogija dimorfizma, faze i razvojnog ciklusa jezgre između eucilijata i opaline prikazana je na shemi (sl. I. u tekstu):

Razlike između opaline i eucilijata s obzirom na dimorfizam jezgara bile bi ove:

1. Opalina proživljava vegetativni ciklus života na homokariotskom stadiju, eucilijati međutim na heterokariotskom (ipak ne svi!).

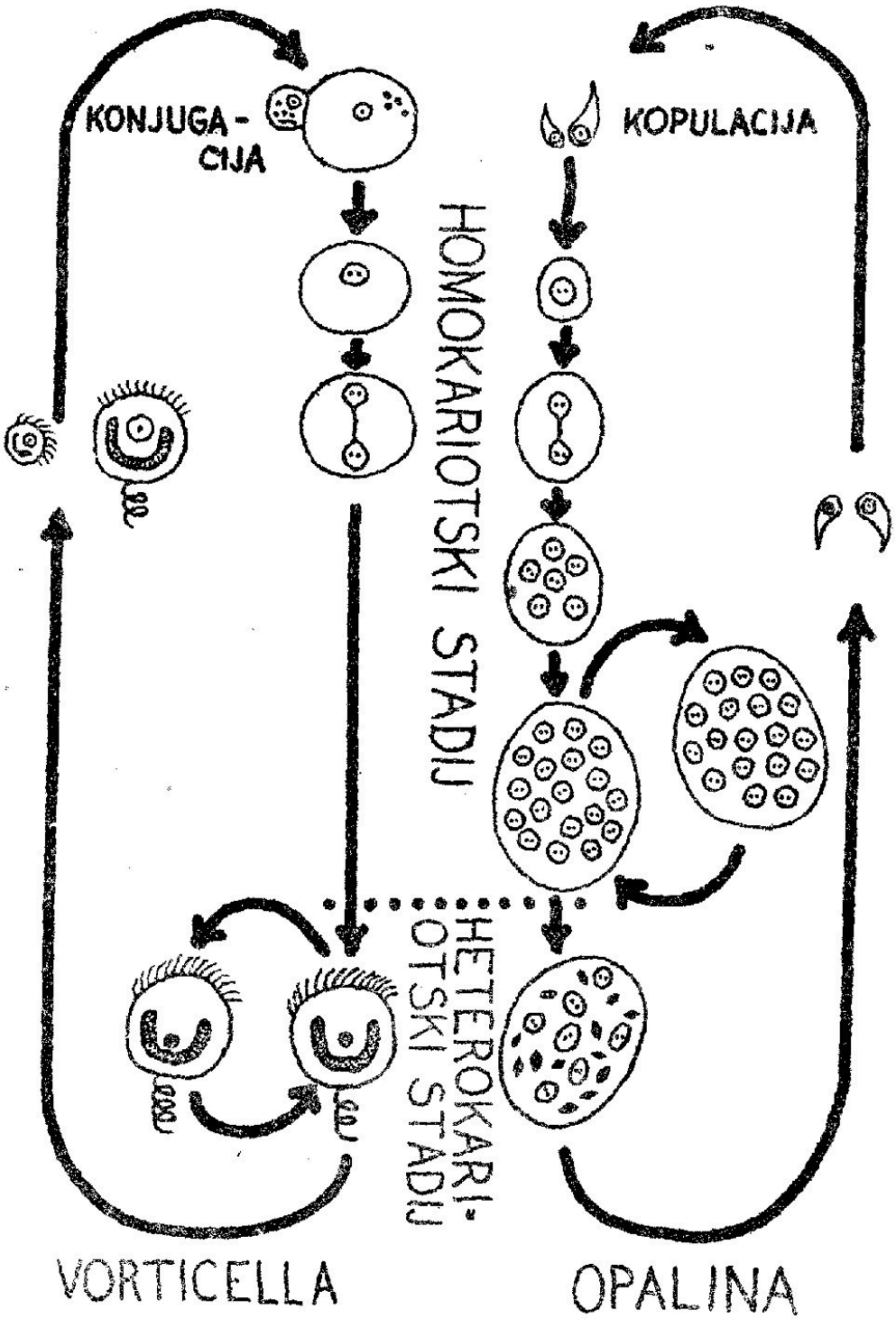
2. Kod opaline vjerojatno ne dolazi do poliploidiziranja »rezervnih« jezgara, kao što je to gotovo sigurno slučaj kod makronukleusa pravih cilijata. — Endopoliploidiju makronukleusa dokazao je nesumnjivo G r e l l kod suktorije *Ephelota gemmipara* (G r e l l 1949.).

To gledište bi učinilo razumljivom i pojavu »ekstrukcije« hromatina, koju su opisali mnogi autori (L o e w e n t h a l 1904., N e r e s h e i m e r 1907., M e t c a l f 1909.). Poznato je naime, da dolazi do slične »ekstrukcije« ili »eliminiranja« hromatina kod mnogih makronukleusa cilijata (vidi opis diobe makronukleusa kod cilijata *Colpidium campylum*), pa bi bilo razumljivo, da ona nastaje i kod opalinida kod jezgara, koje su analogne makronukleusu. Tu pojavu »ekstrukcije« hromatina kod istraženih opalinida u svom toku sâm nisam mogao primijetiti, no često sam našao u plazmi hromatinske grude, koje bi mogle stvarno biti u vezi sa spomenutom pojavom.

Naravno, sve je to samo hipoteza — možda i preslabo osnovana — ali sam je naveo iz osvjedočenja, da bi mogla biti plodna kao putokaz za buduća istraživanja. Jedino dublje poznavanje promjena jezgara u vrijeme spolnog umnožavanja kod opalinida i nekih

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



Sl. 1.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

pravih cilijata, koji nemaju razvijen dimorfizam jezgara(*Stephanopogon Mesnili, Blepharostoma sp., Euchelys sp.*) moći će nam dati zadovoljavajući odgovor.

V. SADRŽAJ I ZAKLJUČCI

Na osnovi dosadašnjih istraživanja nije bilo moguće protumačiti promjene oblika hromosoma mikronukleusa pravih cilijata (E u c i l i a t a). Čak ni na pitanje, što je zapravo kod eucilijata hromosom, nije se moglo odgovoriti. Tok mejoze i mitoze bio je također nejasan. Nikakvo parenje hromosoma nije moglo biti dokazano, nikakve hromosomne tetrade nisu bile poznate; čudne promjene brojeva hromosoma te njihova oblika i veličine kao i njihovo poprečno dijeljenje nisu se dali dovesti u sklad s gledištima moderne citologije.

Rezultati vlastitih istraživanja daju rješenju tih problema ove prinose:

Kod vrste *Colpidium campylum* dokazano je posve normalno odvijanje mejoze, kod koje dolazi u heterotipskoj diobi do parenja hromosoma, do stvaranja hromosomskih tetrada te hijazmatipije, do podjele dijada na jezgre-kćeri te do »raskrečenja« hromatida, koje ostaju udružene na mjestu analognom centromeru. Odvijanje homojotipske diobe je također normalno. Postmejotska dioba, metagamne diobe te somatske mitoze su naprotiv maskirane, t. j. hromosomi se ne mogu više prepoznati kao takvi u svom normalnom vladanju. Oblik hromosoma u mejozi je vrpčast. Dulji ili kraći vrpčasti hromosomi imaju medijanu ili terminalnu inserciju. Maskiranje hromosoma raste postepeno od postmejotske diobe te dostigne svoj maksimum u somatskoj mitozi.

Kod vrste *Euplotes charon* heterotipska dioba se odvija posve normalno: dolazi do stvaranja hromosomskih tetrada, hijazmatipije i do razilaženja dijada u anafazi. Da li dijade u anafazi raskreče krakove hromatida, nije bilo moguće utvrditi. Sve ostale diobe odvijaju se maskirano. Oblik hromosoma u I. mejotskoj diobi je dulje ili kraće štapićast.

Kod roda *Oxytricha* i *Stylonichia* odvija se heterotipska dioba samo djelomice normalno. U metafazi dolazi do sljepljivanja tetrada u grudaste tvorevine (početak maskiranja). U anafazi može se unatoč tome utvrditi prisutnost dijada (bućicama slični elementi). Oblik hromosoma u I. mejotskoj diobi: vrlo kratki štapići ili kuglice. Sve ostale diobe su posve maskirane. U somatskoj diobi pojavljuju se tvorevine poput štapova, bez sumnje hromosomski agregati.

Kod vrste *Chilodonella dentata* su pored somatske diobe maskirane i sve diobe za vrijeme konjugacije. Samo u »profazama« i »telofazama« nastaju pravilne strukture, koje su vjerojatno u direktnoj vezi s pravim hromosomima. Tvorevine, koje su u »metafazama« bile smatrane hromosomima (E n r i q u e z, M a c D o u g a l l,

©DiZbi.HAZU

Ivanić), posve su slučajne tvorevine po obliku i po broju, bilo u mejotskim, bilo u ostalim diobama. Nikada nije mogla biti utvrđena nikakva konstantnost broja tih tvorevina.

Kod protocilijata *Opalina ranarum* i *Cepedea dimidiata* nađene su mitoze, koje posve odgovaraju mitozama celeriele. Individualitet hromosoma te njihovo uzdužno cijepanje nije doduše moglo biti direktno dokazano, no usporedba s celerijelom jasno ukazuje na to, da se radi o jezgrama istog tipa. Osim tih normalnih jezgara bile su nađene kod vrste *Opalina ranarum* i jezgre, čija se dioba odvija maskirano te mnogo sliče mikronukleusu pravih cilijata. To su prema Neresheimerovim navodima spolne jezgre (Neresheimer 1907.), koje dakle i po svojoj funkciji odgovaraju mikronukleusu eucilijata.

Rezultati, koje su dala istraživanja na opalinidama *(Opalina ranarum* i *Cepedea dimidiata)* važni su zbog toga, što nam pokazuju vezu između ekstremnih tipova u grupi cilijata, t. j. između krajnje komplicirano građenih mikronukleusa eucilijata i gotovo normalno građenih jezgara protocilijata *Zelleriella* i *Protoopalina.* Kod istraživanih opalinida postoji naime kao i kod eucilijata osim maskiranja dioba još i nesinhrono razilaženje hromatida u anafazi te odsutnost metafaznih i anafaznih ploča. Inače nemaskirane diobe jezgara tih opalinida pokazuju veliku sličnost s diobama jezgara roda *Zelleriella,* pošto i tu postoje perzistentni nukleoli vezani na hromosome.

Primijenimo li dobivene rezultate na opću kariologiju eucilijata i opalinida, možemo zaključno reći ovo:

Euciliata:

»Hromosomi« eucilijata u dosadašnjoj literaturi nisu i ne mogu biti hromosomi, već su to hromosomski agregati (ali ne zbirni hromosomi!), poprečno dijeljenje kojih, ukoliko se zbiva, te nestalnost oblika i broja ne predstavljaju nikakav problem, koji bi bio u suprotnosti s gledištima suvremene kariologije.

Pravi hromosomi su vidljivi uglavnom samo za vrijeme mejoze. Tada pokazuju manje ili više normalno vladanje time, što se pare, što stvaraju tetrade s hijazmama i što vise u metafazi zajedno kao dijade samo na hijazmama, te se na njima odijele (prividno poprečno dijeljenje kod nedovoljnog promatranja). Maskiranje somatskih mitoza, metagamnih dioba te postmejotske mitoze može prijeći i na mejotske diobe.

Polazna točka za razumijevanje svih dioba je mejoza. Tek nakon ispravnog shvaćanja mejoze moguće je interpretirati somatsku mitozu mikronukleusa. Postmejotska dioba i metagamne diobe pokazuju kod nekih vrsta postepene prijelaze između manje ili više normalne mejoze te ekstremno maskirane mitoze.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Protociliata (Opalinidae):

Kod opalinida postoje osim jezgara s posve normalnim diobama i hromosomima (»principalne« i »rezervne« jezgre) i jezgre, kod kojih zbog smanjenog volumena dolazi do maskiranja dioba i hromosoma (»spolne jezgre«). Te spolne jezgre po svom načinu diobe i po svojoj sudbini (Neresheimer 1907.) odgovaraju mikronukleusu eucilijata.

Ta je činjenica važna, jer nam čini razumljivom vezu između karioloških prilika kod protoopalinida (*Zelleriella, Protoopalina* — Chen 1948.) i kod eucilijata, a ujedno ukazuje na privremeno postojanje dimorfizma jezgara kod opalinida. U tom smislu upotpunjeno Neresheimerovo gledište smatra se za važno kao smjernica u budućim istraživanjima.

POPIS LITERATURE

Bělař, K.: Der Formwechsel der Protistenkerne. Erg. u. Fortschr. Zool. 6, (1926.).

Calkins, G. N.: Uroleptus mobilis, Engelm. I. History of the nuclei during division and conjugation. J. exp. Zool. 27 (1919).

Calkins, G. N.: Uroleptus Halseyi Calkins. III. The Kinetic Elements and the Micronucleus. Arch. Protk. 72 (1930).

Calkins, G. N. and Summers, F. M.: Protozoa in biological research. Columbia University Press (1941).

Chen, T. T.: Nuclear structure and mitosis in Zelleriella (Opalinidae) The Collecting Net, vol. 7 (1932 a).

Chen, T. T.: Nuclear structure, mitosis and chromosome individuality in an opalinid (Protozoa, Ciliata). Anat. Rec., vol. 54, suppl. abstr. 98 (1932 b).

Chen, T. T.: Observations on Mitosis in Opalinids (Protozoa, Ciliata). I. Behavior and individuality of chromosomes and their significance. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 22 (1936 a).

Chen, T. T.: Observations on mitosis in opalinids. II. The association of chromosomes and nucleoli. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 22 (1936 b).

Chen, T. T.: Chromosomes in Opalinidae (Protozoa, Ciliata) with special reference to their behavior, morphology, individuality, diploidy, haploidy and association with nucleoli. J. Morph. 83 (1948).

Devidé, Z. und Geitler, L.: Die Chromosomen der Ciliaten, Chromosoma 3 (1947).

Eksemplarskaja, E. V.: Morphologie und Cytologie von Anoplophrya sp. aus dem Regenwurmdarm. Arch. Protk. 73 (1931).

Enriquez, P.: Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Arch. Protk. 12 (1908).

Garnjobst, L.: A comparative Study of Protoplasmatic Reorganisation in Two Hypotrichous Ciliates, Stylonethes sterkii and Euplotes taylori, with special reference to cystement. Arch. Protk. 89 (1937).

Geitler, L.: Neue Untersuchungen über die Mitose von Spirogyra. Arch. Protk. 85 (1934).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Geitler, L.: Untersuchungen über den Kernbau von Spirogyra mittels Feulgens Nuklealfärbung. Ber. dtsch. Bot. Ges. 53 (1935).

Geitler, L.: Die Entstehung der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma 1 (1939 a).

Geitler, L.: Das Heterochromatin der Geschlechtschromosomen bei Heteropteren. Chromosoma 1 (1939 b).

Geitler, L.: Neue Untersuchungen über Bau und Wachstum des Zellkerns in Geweben. Naturwiss. 28 (1940 a).

Geitler, L.: Neue Ergebnisse und Probleme auf dem Gebiet des Chromosomenbaus. Naturwiss. 28 (1940 b).

Geitler, L.: Zur Kenntnis des Kern- und Chromosomenbaus bei Heuschrecken und Wanzen. Chromosoma 2 (1944).

Gregory, L. H.: The conjugation of Oxytricha fallax. J. Morph. 37 (1923).

Grell, K. G.: Die Entwicklung der Makronucleusanlage im Exkonjuganten von Ephelota gemmipara R. Hertwig. Biol. Zbl. 68 (1949).

Haas, G.: Beiträge zur Kenntnis der Cytologie von Ichthyophthirius multifiliis Fouq. Arch. Protk. 81 (1933).

Hughes-Schrader, Sally: The meiotic Chromosomes of the male Llaveiella taenechina Morrison (Coccidae) and the question of the tertiary split. J. exper. Zool. 78 (1940).

Hughes-Schrader and H. Ris.: The diffuse spindle attachment of Coccids, verified by the mitotic behavior of induced chromosome fragments. J. exper. Zool. 87 (1941).

Ivanić, M.: Über die promitotische Teilung des Synkarions der Exkonjuganten von Chilodon cucullus. Arch. Protk. 49 (1924).

Ivanić, M.: Über die mit den parthenogenetischen Reorganisationsprozessen des Kerapparates verbundenen Vermehrungscysten von Chilodon uncinatus Ehrbg. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der promitotischen Kernteilung bei Infusorien. Arch. Protk. 61 (1928).

Ivanić, M.: Die Konjugation von Chilodon cucullulus. Arch. Protk. 79 (1933 a).

Ivanić, M.: Neue Beiträge zur Kenntnis der mit Reorganisationsprozessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungsruhestadien von Chilodon uncinatus Ehrbg., nebst einem neuen Beitrag zur Kenntnis der promitotischen Teilung des Grosskernes bei Infusorien. Arch. Protk. 79 (1933 b).

Ivanić, M.: Zur Aufklärung der Kernverhältnisse und der Kernteilung bei der im Enddarme der gemeinen Erdkröte (Bufo vulgaris) lebenden Opaline, Cepedea dimidiata. Arch. Protk. 80 (1933 c).

Ivanić, M.: Ein neuer Beweis für die Kernnatur der sog. »scheibenförmigen Körperchen« bei Opalinen. Zool. Anz., vol. 107 (1934 a).

Ivanić, M.: Ein Beitrag zur Kenntnis der im Enddarme des Laubfrosches (Hyla arborea L.) lebenden Opalina, Opalina obtrigona Stein. Zool. Anz., vol. 107 (1934 b).

Ivanić, M.: Über das Vorkommen des »Sichelstadiums« bei den mit den parthenogenetischen Reorganisationsprozessen des Kernapparates verbundenen Vermehrungsruhestadien von Chilodon uncinatus Ehrbg. und dessen Bedeutung. Arch. Protk. 85 (1935).

Ivanić, M.: Die Kernteilung bei Opalina ranarum Stein und Opalina obtrigona Stein. Arch. Protk. 87 (1936 a).

Ivanić, M.: Zur Kenntnis der Vermehrungsruhestadien bei Chilodon uncinatus Ehrbg. Arch. Protk. 87 (1936 b).

Ivanić, M.: Über die mit der Chromosomenbildung verbundene promitotische Grosskernteilung bei den Vermehrungsruhestadien von Chilodon uncinatus Ehrbg. Arch. Protk. 91 (1938).

Kahl, A.: Wimpertiere oder Ciliata. In Dahl »Die Tierwelt Deutschlands« Jena (1930—35).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Kidder, G. W. and W. F. Diller: Observation on the binary fission of four species of common free-living ciliates, with special reference to the macronuclear chromatin. Biol. Bull. 67 (1934).

Konsuloff, S.: Untersuchungen über Opalina. Arch. Protk. 44 (1922).

Konsuloff, S.: Haben die Opaliniden zwei Kernarten wie die anderen Infusorien? Arch. Protk. 71 (1930).

Konsuloff, S.: Über die Färbbarkeit der Kerne der Infusoriem aus der Familie der Opalinen in Zusammenhang mit der Bedeutung der Feulgen's mikrochemischen Reaktion. Arch. Protk. 73 (1931).

Loewenthal, W.: Das Auftreten eines Mikronukleus-artigen Gebildes bei Opalina ranarum. Arch. Protk. 3 (1904).

Mac Dougall, Mary, St.: Cytological Observations on Gymnostomatous Ciliates with a Description of the Maturation Phenomena in Diploid and Tetraploid Forms of Chilodon uncinatus. Quart. J. Micr. Sci. 69 Part III (1925).

Mac Dougall, Mary, St.: Cytological studies of the genus Chilodonella Strand, 1926 (Chilodon Ehrbg. 1838). The conjugation of Chilodonella sp. Arch. Protk. 84 (1935).

Mac Dougall, Mary, St.: Étude cytologique de trois espèces du genre Chilodonella Strand. Morphologie, conjugaison, reorganisation. Bull. biol. 70 (1936).

Manwell, R. D.: Conjugation, Division and Encystement in Pleurotricha lanceolata. Biol. Bull. 54 (1928).

Metcalf, M. M.: Opalina, its anatomy and reproduction, with a description of infection experiments, and a chromological rewiew of the literature. Arch. Protk. 13 (1909).

Metcalf, M. M.: The opalinid ciliate infusorians. U. S. Nat. Mus. Bull. 120 (1923).

Metcalf, M. M.: Further studies on the opalinid ciliate infusorians and their hosts. Proceedings of the United States National Museum 87, Washington (1940).

Mulsow, W.: Die Conjugation von Stentor coeruleus und Stentor polymorphus. Arch. Protk. 28 (1913).

Nägler, K.: Caryosom u. Centriol beim Teilungsvorgang von Chilodon uncinatus. Arch. Protk. 24 (1912).

Neresheimer, E.: Die Fortpflanzung der Opalinen. Arch. Protk. Suppl. 1 (1907 a).

Noland, L. E.: Conjugation in the ciliate Metopus sigmoides C. and L. J. Morph. Phys. 44 (1927).

Pfitzner, W.: Zur Kenntnis der Kernteilung bei den Protozoen. Morph. Jahrb. 11 (1886).

Piekarski, G.: Cytologische Untersuchungen an einem normalen und einem mikronukleuslosen Stamm von Colpoda steini Maupas. Arch. Protk. 92 (1939).

Piekarski, G.: Endomitose beim Grosskern der Ziliaten? Biol. Zbl. 61 (1941).

Poljansky, G.: Die Conjugation von Dogielella sphaerii. Arch. Protk. 53 (1926).

Poljansky, G.: Geschlechtsprozesse bei Bursaria truncatella O. F. Müll. Arch. Protk. 81 (1934).

Prandtl, H.: Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. Protk. 7 (1906).

Raabe, H.: Aparat jadrowy Urostyla grandis Ehrbg. I. Aparat jadra małego. Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska Sect. C. Biol. 1 (1) — (1946).

Schrader, F.: Recent hypotheses on the structure of spindles in the light of certain observations in Hemiptera. Z. wiss. Zool. 142 (1932).

Schrader, F.: Notes on the Mitotic Behavior of long Chromosomes. Cytologia 6 (1935).

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

Stein, F.: Der Organismus der Infusionsthiere. I. Abtheilung. Allgemeiner Theil und Naturgeschichte der hypotrichen Infusionsthiere. Leipzig, 1859.

Stevens, N. M.: The Chromosomes and Conjugation in Boveria subcylindrica, var concharum. Arch. Protk. 20 (1910).

Tönniges C.: Weitere Mitteilungen über die feineren Bauverhältnisse und über die Fortpflanzung von Opalina ranarum. Sitz. Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw., Marburg, 6, 1919.

Tönniges, C.: Die Karyokinese von Opalina ranarum. Sitz. Ber. Ges. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg, 62 (1927).

Turner, J. P.: Division and conjugation in Euplotes patella Ehrbg. with special reference to the nucleus phenomena. Univ. Cal. Publ. Zool. 33 (1930).

Valkanov, A.: Die Kernverhältnisse der Opaliniden. Arch. Protk. 83 (1934).

Wetzel, A.: Vergleichend cytologische Untersuchungen an Ciliaten. Arch. Protk. 51 (1925).

Weyer, G.: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels von Gastrostyla steinii. Arch. Protk. 71 (1930).

TUMAČ TABLAMA

Napomene: Za slike, kojima je uz broj zvjezdica, vrijedi (veće) mjerilo označeno zvjezdicom. Sve slike, koje nemaju posebne podatke o tehnici, izrađene su po karmin- octenim preparatima.

TABLA I.

Sl. 1.—14. Colpidium campylum, mikronukleus i makronukleus u somatskoj diobi.

1. Mikronukleus u interfazi.
2. Početak »profaze« mikronukleusa. Makronukleus pokazuje jednoliku finu strukturu.
3.—4. Mikronukleus u »prometafazi«.
5. Mikronukleus u »metafazi«. Struktura makronukleusa postala je grublja i u sredini se pojavila homogena hromatinska masa.
6. Srednja »anafaza« mikronukleusa.
7.—8. Kasna »anafaza«.
9. »Telofaza«.
10. Makronukleus se nakon završene diobe mikronukleusa počinje produljivati.
11. Produljivanje makronukleusa je završeno; hromatinska masa u sredini oblikovala je ploču.
12. Makronukleus se istanjuje. U blizini istanjenog mjesta pojavilo se sa svake strane kuglasto odebljanje.
13. Nakon diobe životinjice kuglasto odebljanje je odbačeno u plazmu (»eliminiranje« hromatina).
14. Makronukleus nakon diobe poprima opet okrugao nepravilan oblik. Eliminirani hromatin se zgrušao u tvorevinu sličnu mikronukleusu (leži u slici iznad mikronukleusa).

TABLA II.

Sl. 15.—42. Colpidium campylum; zriobene diobe mikronukleusa.

15. Početak I. mejotske profaze.
16. Srpasti stadij prije maksimalnog rastezanja.
17. Stadij nakon stezanja srpa. Pojavile su se nitaste tvorevine.
18. Dalje stezanje mikronukleusa. Nitaste tvorevine u jezgri postaju kraće i deblje.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

19. Stadij prije dijakineze. Niti se raspadaju na manje tvorevine.
20.—22. Stadij dijakineze. Jasno vidljive hromosomne tetrade poređane su na periferiji jezgre.
23. Metakineza. Hromosomi su maksimalno kontrahirani.
24.—27. Metafaza I. mejotske diobe (sa strane). Dvostruka građa hromosomnih elemenata ili oblici tetrada jasno se raspoznaju.
28.—29. Metafaza I. mejotske diobe gledana s pola.
30. Srednja anafaza. Dijade su raskrečile krakove hromatida (»W« i »V« figure).
31.—32. Kasna anafaza. I tu se mogu vidjeti još »W« i »V« figure.
33. Telofaza I. mejotske diobe.
34. Jezgre u interkinezi. Točke su optički presjeci kroz pojedine dijelove hromosoma.
35. Metafaza II. mejotske diobe.
36. Anafaza II. mejotske diobe.
37. Četiri gonske jezgre iz jednog konjuganta.
38. »Prometafaza« postmejotske diobe. Hromosomi se pojavljuju već kao agregati u obliku dugih hrapavih niti.
39. »Srednja anafaza« postmejotske diobe.
40. »Kasna anafaza« postmejotske diobe.
41.—42. Rana i kasna »telofaza« postmejotske diobe mikronukleusa.

TABLA III.

43.—55. Colpidium campylum. Izmjena jezgara i metagamne (sinkarijske) diobe.
43. a. Stacionarna jezgra ovijena tankim slojem homogene plazme.
43. b. Migraciona jezgra s jednostranim debelim slojem homogene plazme.
44. Kariogamija.
45. »Prometafaza« I. metagamne diobe.
46. »Metafaza« (vjerojatno rana anafaza) I. metagamne diobe.
47. »Srednja anafaza« I. metagamne diobe.
48. »Kasna anafaza« I. metagamne diobe.
49. Jezgre-kćeri u »kasnoj telofazi«.
50. »Prometafaza« II. metagamne diobe.
51. »Metafaza« II. metagamne diobe.
52. »Anafaza« II. metagamne diobe.
53. »Kasna anafaza« II. metagamne diobe.
54. Postanak placenti (osnova novog makronukleusa).
55. Jezgre ekskonjuganta. Tamno bojeno homogeno tijelo desno ostatak je makronukleusa.
56.—62. Euplotes charon. Mikronukleus i makronukleus u somatskoj diobi.
56. Mikronukleus u interfazi (uz makronukleus).
57. Mikronukleus u »prometafazi«.
58. »Kasna anafaza« mikronukleusa.
59. Reorganizacijske ploče u makronukleusu prispjele su do sredine.
60. Reorganizacijske ploče se stapaju.
61. Kontrakcija makronukleusa i uzvitlanje njegova sadržaja.
62. Nakon diobe nakronukleusa dolazi u životinjici-kćeri do eliminiranja hromatina.

TABLA IV.

Sl. 63.—74. Euplotes charon, I. zriobena dioba i pojedini kasniji stadiji.
63. Mikronukleus nakon stvaranja sizigija.
64. Početak »profaze« premejotske diobe.
65. »Profaza« premejotske diobe.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

66. »Profaza« I. mejotske diobe. Stadij »sunašca«.
67. Hromosomne tetrade poređane na periferiji jezgre. Stadij, koji bi odgovarao dijakinezi.
68. Prelaz k metakinezi.
69.—70. Metafaza I. mejotske diobe. Oblik tetrada može se jasno prepoznati.
71. Jezgre u »prometafazi« postmejotske diobe. Uz njih 6 piknotičkih ostataka (jedan ispod donje jezgre!) i dio makronukleusa.
72. a. Migracione jezgre u susretu.
72. b. Jedna od dviju stacionarnih jezgara. Sve tri jezgre su iz istog sizigija.
73. »Metafaza« metagamne diobe.

Sl. 75.—79. Oxytricha sp. Somatska mitoza mikronukleusa.

75. Mikronukleus u interfazi.
76. »Profaza«.
77. »Metafaza«.
78. »Rana anafaza«.
79. »Kasna anafaza«.

TABLA V.

Sl. 80.—83. Oxytricha sp. I. mejotska dioba.

80. Profaza I. mejotske diobe. Stadij »padobrana«.
81. Kasnija profaza I. mejotske diobe. Elementi, koji leže izolirano, jasno pokazuju dvostruku građu.
82. Metafaza I. mejotske diobe. Donja jezgra gledana s pola, a gornja koso sa strane.
83. Kasna anafaza. Na štapićastim tvorevinama može se zapaziti, da su složene od sitnih hromosomskih elemenata.

Sl. 84.—91. Stylonichia sp. Zriobene diobe.

84. Metafaza I. mejotske diobe. Pojedini izolirani elementi pokazuju jasnu dvostruku građu, dok u metafaznoj ploči dolazi do stvaranja hromosomnih agregata.
85.—86. Anafaza I. mejotske diobe.
87. Telofaza I. mejotske diobe.
88. »Prometafaza« II. zriobene diobe.
89. »Anafaza« II. zriobene diobe.
90. »Telofaza« II. zriobene diobe.
91. »Prometafaza« postmejotske diobe.

Sl. 92.—99. Chilodonella dentata — somatska mitoza mikronukleusa.

92. Početak »profaze«.
93. »Profaza«.
94.—99. Razni stadiji »prometafaze«. Vidi se nepravilan izgled i različit broj hromosomnih agregata (»hromosoma«).

TABLA VI.

Sl. 100.—107. Chilodonella dentata; somatska mitoza mikronukleusa (nastavak) i pojedini stadiji diobe makronukleusa.

100.—101. »Prometafaza s 4 odnosno 2 hromosomna agregata.
102. »Metafaza«. Dvije kobasicama slične tvorevine su optički presjeci kroz agregat u obliku šupljeg valjka. Početak promjene strukture makronukleusa.
103.—106. »Anafaze«. U sl. 105. struktura makronukleusa se dalje znatno promijenila te stvara prsten, koji se u sl. 106. vidi sa strane.
107. »Telofaza«.

Sl. 108.—125. Chilodonella dentatata; zriobene diobe.

108.—111. Stadiji profaze I. zriobene diobe.
112.—115. »Metafaza« I. zriobene diobe. 112. a i 113. a gledane s pola, 112 b i 113 b gledane sa strane.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

116. a. »Anafaza« I. zriobene diobe.
116. b. »Telofaza« iz istog sizigija, djelomično prekrivena makronukleusom.
117. »Telofaza« I. zriobene diobe.
118. Jezgre nakon I. zriobene diobe.
119.—120. Profaza II. zriobene diobe (119. sa strane, 120. koso s pola i s pola).
121.—123. Razni stadiji II. zriobene diobe.
124. III. zriobena dioba; izmjena jezgara.
125. Stari makronukleus, uz njega placenta i novi mikronukleus.

TABLA VII.

Sl. 126.—140. Opalina ranarum, dioba »principalnih« jezgara.
126.—129. Četiri različito velike jezgre iz istog individuuma. 129. Početak profaze.
130.—132. Profaza.
133. Prometafaza.
134. Metafaza, a — odozgo, b — u optičkom presjeku, c — najniži optički presjek.
135. Rana anafaza.
136.—137. Srednja anafaza.
138.—139. Kasna anafaza.
140. Rana telofaza. Hromosomi nisu više vidljivi, ali se jasno razabiru nukleoli, koji postaju duguljasti.

TABLA VIII.

Sl. 141.—142. Opalina ranarum. Dioba »principalnih« jezgara — nastavak.
141. Srednja telofaza.
142. Kasna telofaza.
Sl. 143.—159. Opalina ranarum — prelaz od nemaskiranih dioba »rezervnih jezgara« k maskiranim diobama »spolnih« jezgara.
143. Metafaza rezervne jezgre. Vide se jasno hromosomi i nukleoli.
144. Anafaza »rezervne« jezgre. Vide se samo hromosomi.
145.—147. Prijelazni stadij k maskiranim diobama. Hromosomi se u svom pravom obliku ne mogu više prepoznati.
148. »Rezervna« jezgra u interfazi.
149. Jezgra s upadljivo mnogo nuklearne supstancije. Hromosomi se ne mogu vidjeti.
150.—152. Razlika u veličini jezgara kod različitih individuuma. Usporedi i jezgru br. 148.
153. Razlika u veličini jezgara u istom individuumu. Jezgre a i b crtane su onako, kako su se nalazile u životinjici, dakle jedna uz drugu.
154.—159. Stadiji maskiranih dioba, kod kojih se ni Feulgenovom tehnikom ne mogu razlučiti hromosomi od nukleolarne supstancije. Nježne strukture pokazuju izvjesnu sličnost s hromosomima, ali su manje.

Sl. 150.—159. po Feulgen-preparatima.

TABLA IX.

Sl. 160.—168. Opalina ranarum — razni stadiji maskiranih dioba.
160. a — najveća, b — najmanja jezgra s maskiranom diobom u istom individuumu.
161. Srednja anafaza.

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

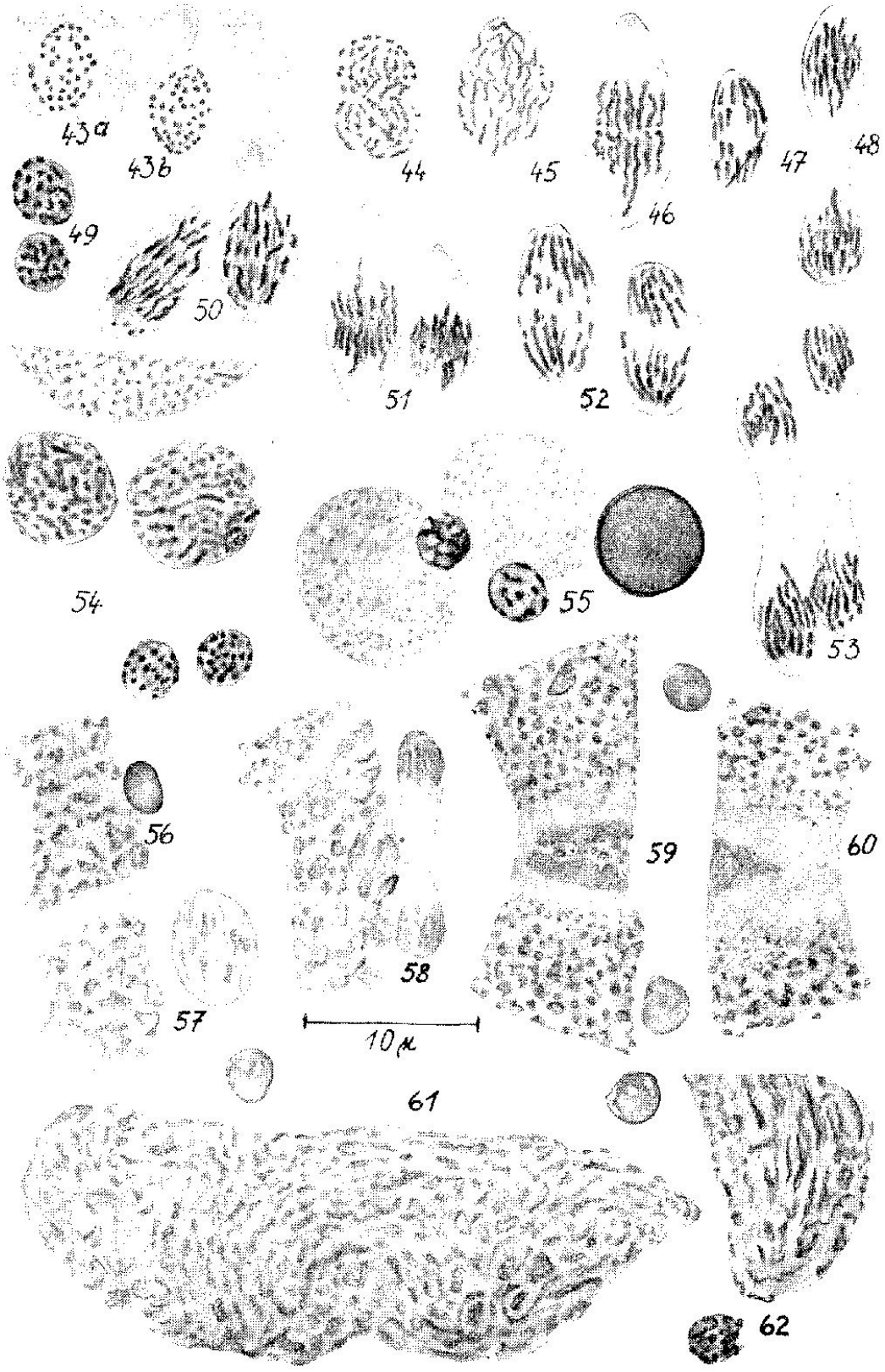


dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

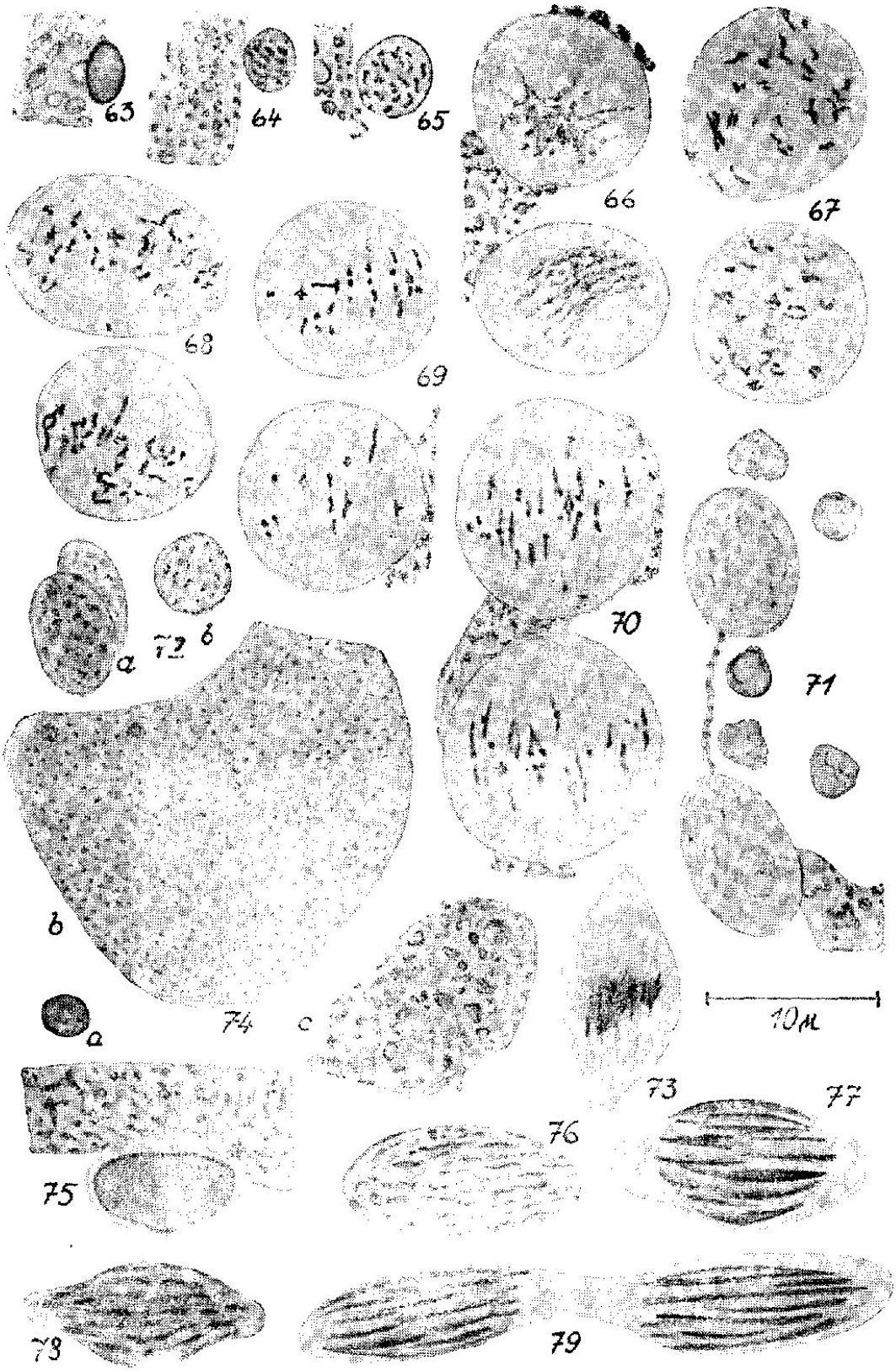
©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr



©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

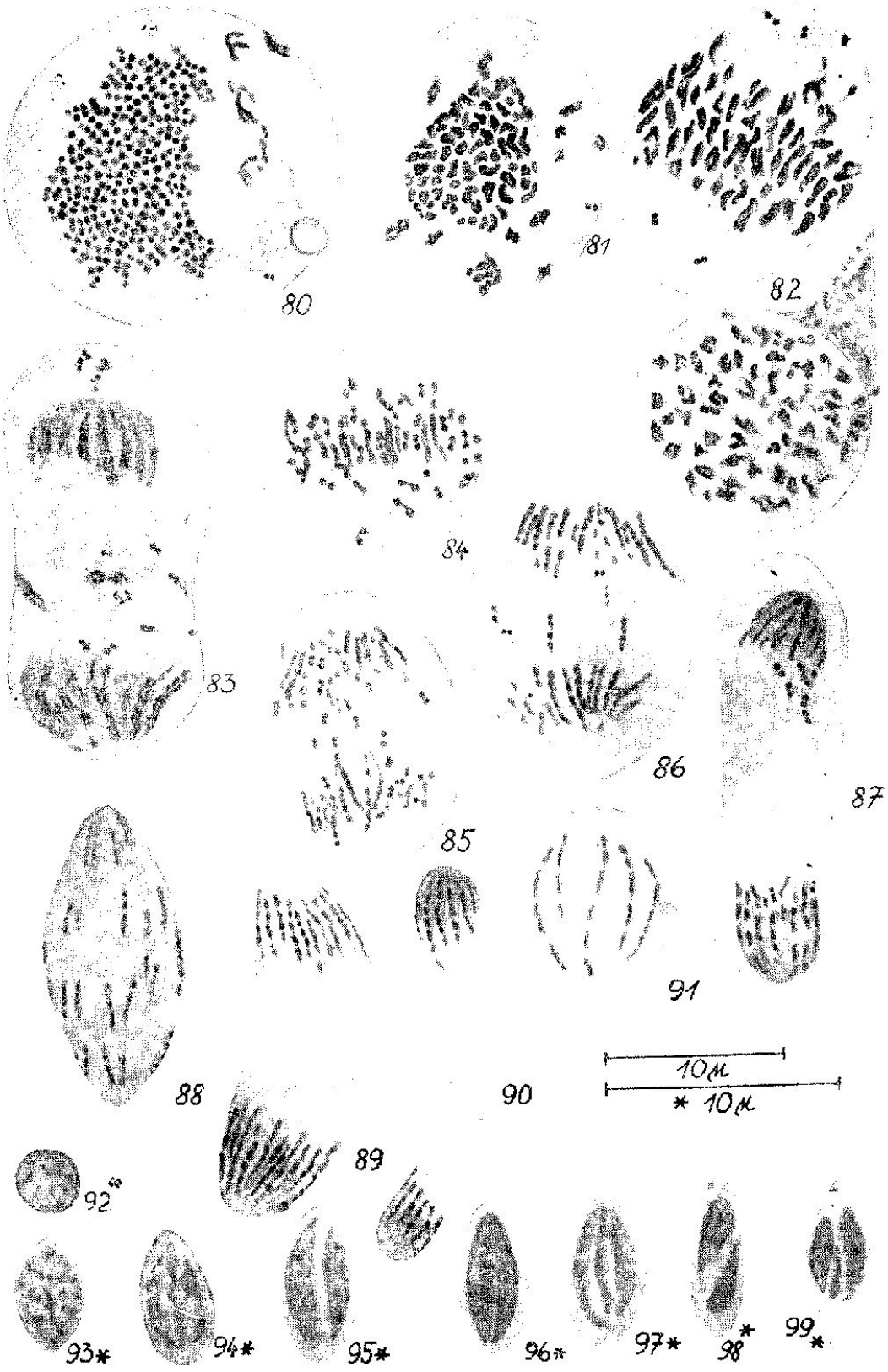
©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr



©DiZbi.HAZU

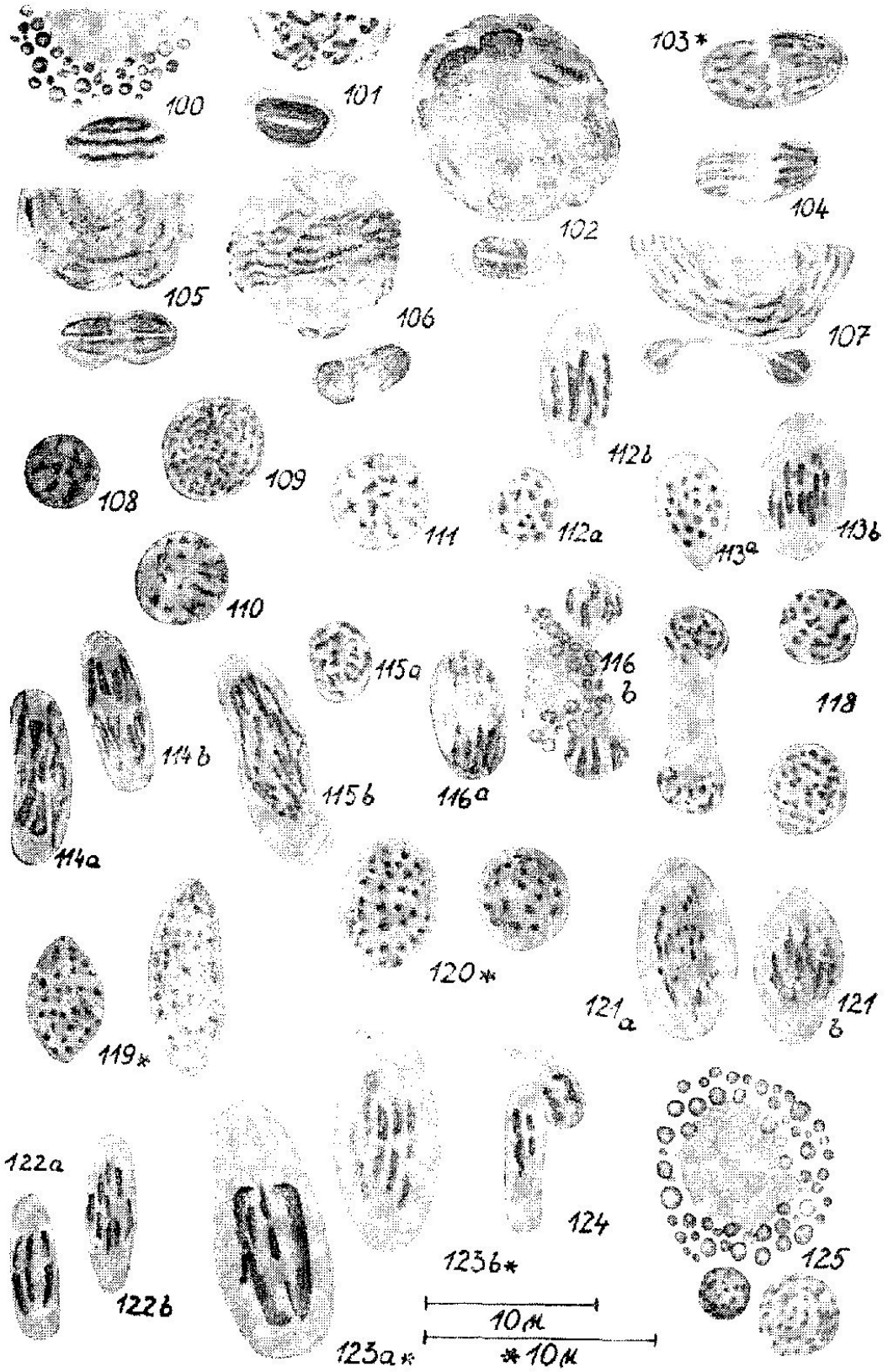


dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

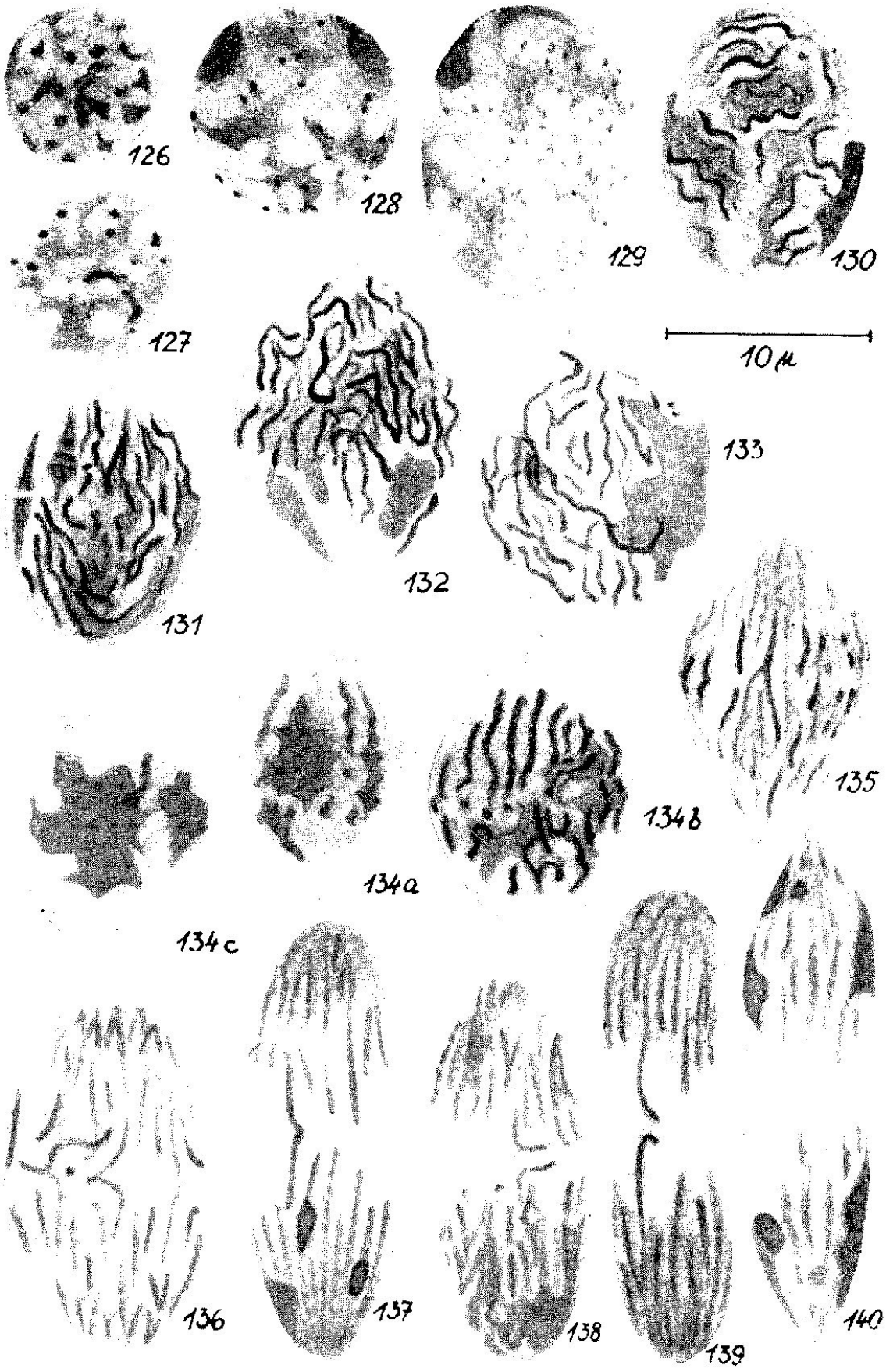


dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

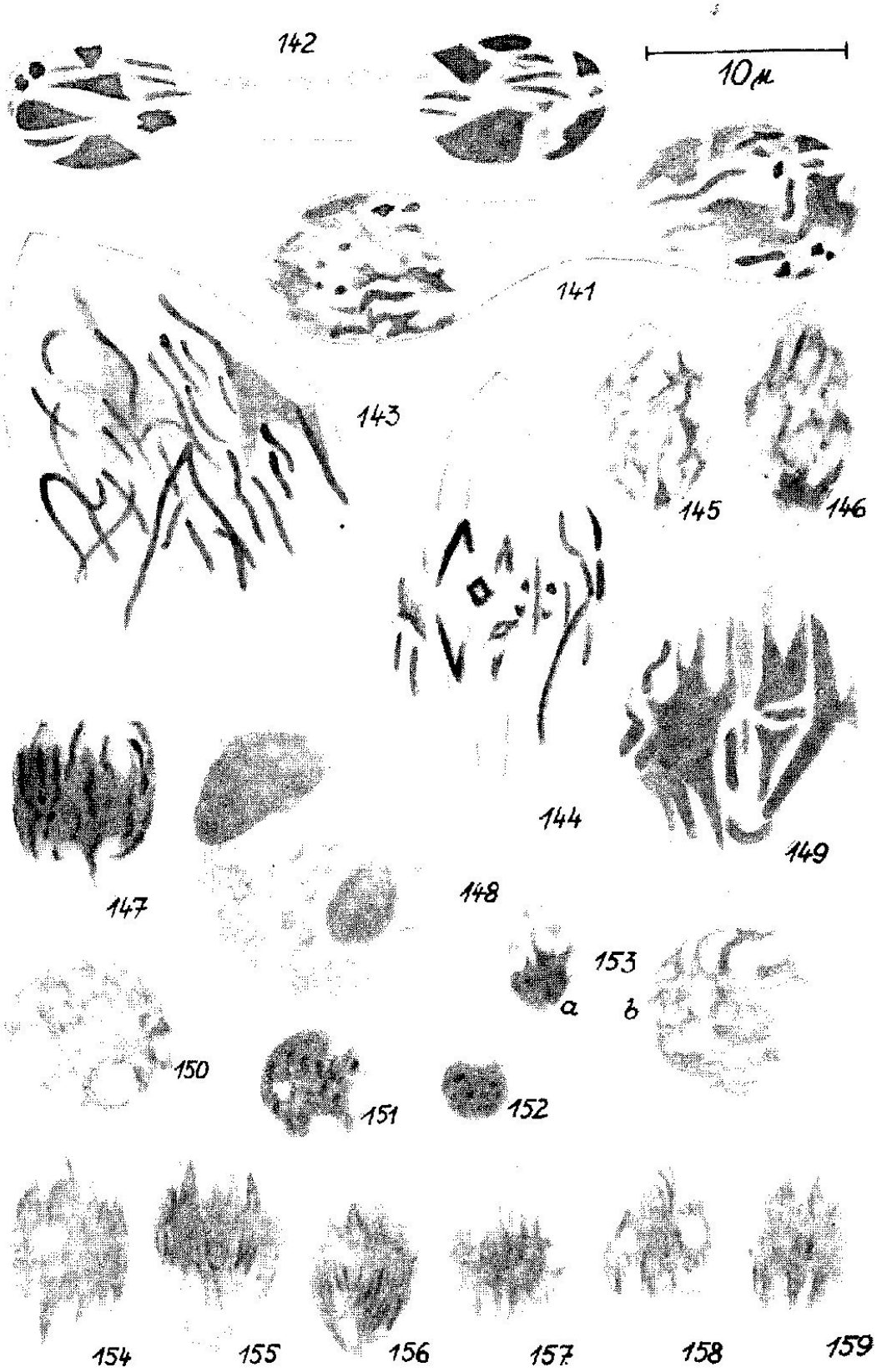


dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

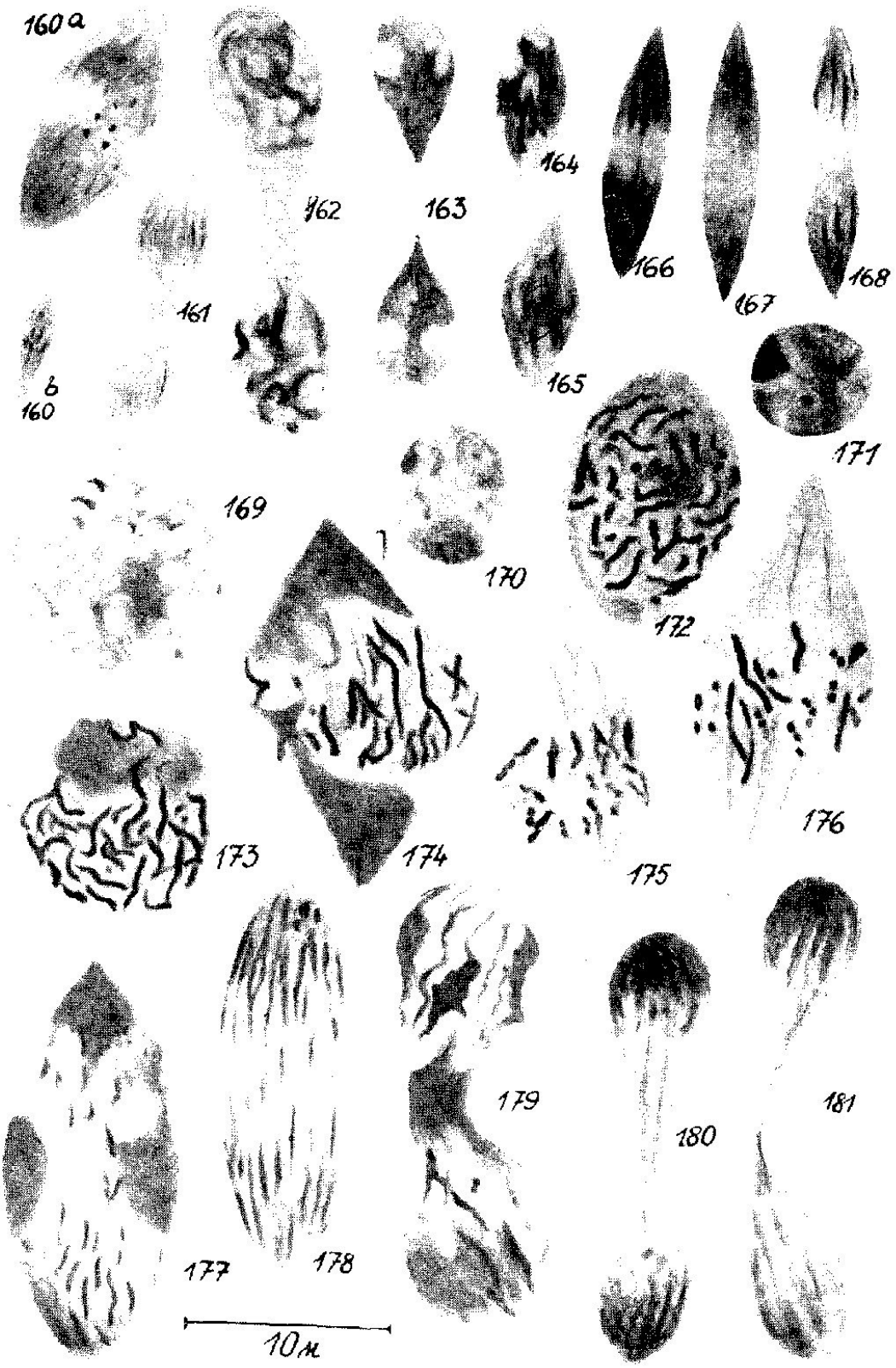


dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU



dizbi.hazu.hr



©DiZbi.HAZU

162.—163. Telofaza.
164.—165. »Prometafaza«.
166.—167. Kasna anafaza.
168. Telofaza.
Sl. 169.—187. Cepedea dimidiata — dioba »principalne« jezgre.
169.—171. Tri različito velike jezgre u interfazi iz iste životinje.
172. Profaza.
173. Prometafaza.
174. Metafaza.
175.—176. Rana anafaza.
177. Srednja anafaza.
178. Kasna anafaza.
179. Telofaza — hromosomi više nisu vidljivi.
180.—181. Srednja telofaza.

Sl. 160.—168. po Feulgen preparatima.

(Izrađeno u Botaničkom zavodu Prirodoslovno-matematičkog fakulteta.)

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

SADRŽAJ

ZORA KLAS
Thiophysa gigantea, nova tiobakterija sa Jadranske obale 5

Akademik ALOIS TAVČAR
Dominantna sterilnost polena kod kukuruza 17

Akademik JOVAN HADŽI
Uporedivanje spolne faze infuzorija sa spolnim plođenjem kod turbelarija 31

DAVOR MILIČIĆ
Antocijanofori u epikarpu sremze Prunus Virginiana L. 55

Akademik ALOIS TAVČAR
Otpadanje osja kod nekih makedonskih mekih pšenica (Trititum turgidum) i način nasljeđivanja 77

STANKO L. KARAMAN
Novi amfipodi podzemne faune Grčke 106

MILAN HERAK
Ladiničke Dasycladaceae Jugoslavije i njihovo stratigrafsko značenje . 115

BORIVOJE Ž. MILOJEVIĆ
O kanjonskoj dolini Durmitorske Sušice 143

MIHOVIL GRAČANIN
Prilog genetskoj klasifikaciji tala 153

ZVONIMIR DEVIDÉ
Hromosomi cilijata 179

dizbi.hazu.hr

©DiZbi.HAZU

dizbi.hazu.hr