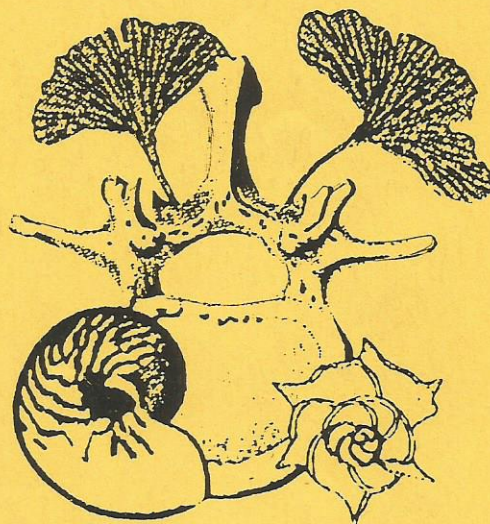


PRIRODOSLOVNO - MATEMATIČKI FAKULTET
SVEUČILIŠTA U ZAGREBU

Jasenska Sremac

OPĆA PALEONTOLOGIJA

SKRIPTA



Zagreb, 1999

SADRŽAJ

I. FOSILI I FOSILIZACIJA

1.1. UVOD	2
1.2. PROCESI FOSILIZACIJE	4
1.3. TAFONOMIJA	10
1.4. FOSILNA LEŽIŠTA	15

II. TAKSONOMIJA - PRIRODNA SISTEMATIKA

2.1. KLASIFIKACIJA U BIOLOGIJI I PALEONTOLOGIJI	22
2.2. PREGLED RAZLIČITIH FOSILNIH SKUPINA	38

PROKARYOTA: MONERA

Schyzophyta (bakterije)	38
Cyanophyta (cijanobakterije)	39

EUKARYOTA: PROTISTA

Protophyta (prabiljke)	40
Protozoa (praživotinje)	45

FUNGI	53
-------	----

PLANTAE

Thalophyta (alge)	54
Cormophyta (stablašice)	62

ANIMALIA

PARAZOA:

Porifera (spužve)	83
Archaeocyatha	85

EUMETAZOA:

Ameria (beskolutićavci)	86
Polymeria (mnogokolutićavci)	106
Oligomeria (malokolutićavci)	111
Chordata (svitkovci)	121

III. UVOD U PALEOEKOLOGIJU

3.1. UVOD	131
3.2. NAČIN ŽIVOTA VODENIH ORGANIZAMA	133
3.3. EKOLOŠKA VALENCIJA I ČIMBENICI U OKOLIŠU	136
3.4. FOSILNE ZAJEDNICE	148
3.5. FACIJES	150

IV. POVIJEST IZ ZEMLJINE KNJIŽNICE

4.1. POVIJEST ZEMLJE - NIZ SLOŽENIH DOGAĐAJA	163
4.2. EVOLUCIJA I IZUMIRANJE	166
4.3. PREGLED RAZVOJA ŽIVOG SVIJETA	170

V. PALEONTOLOG OD TERENA DO OBJAVLJENOG RADA

5.1. TERENSKI RAD	181
5.2. PREPARACIJA U LABORATORIJU	185
5.3. CRTEŽ I FOTOGRAFIJA	187
5.4. PRIKAZ REZULTATA	188

VII. POPIS LITERATURE

191

NASLOVNICE POGLAVLJA:

Naslovna stranica, autor: M. Kladnički:
LOGOTIP ODSJEKA ZA PALEONTOLOGIJU
HRVATSKOG GEOLOŠKOG DRUŠTVA

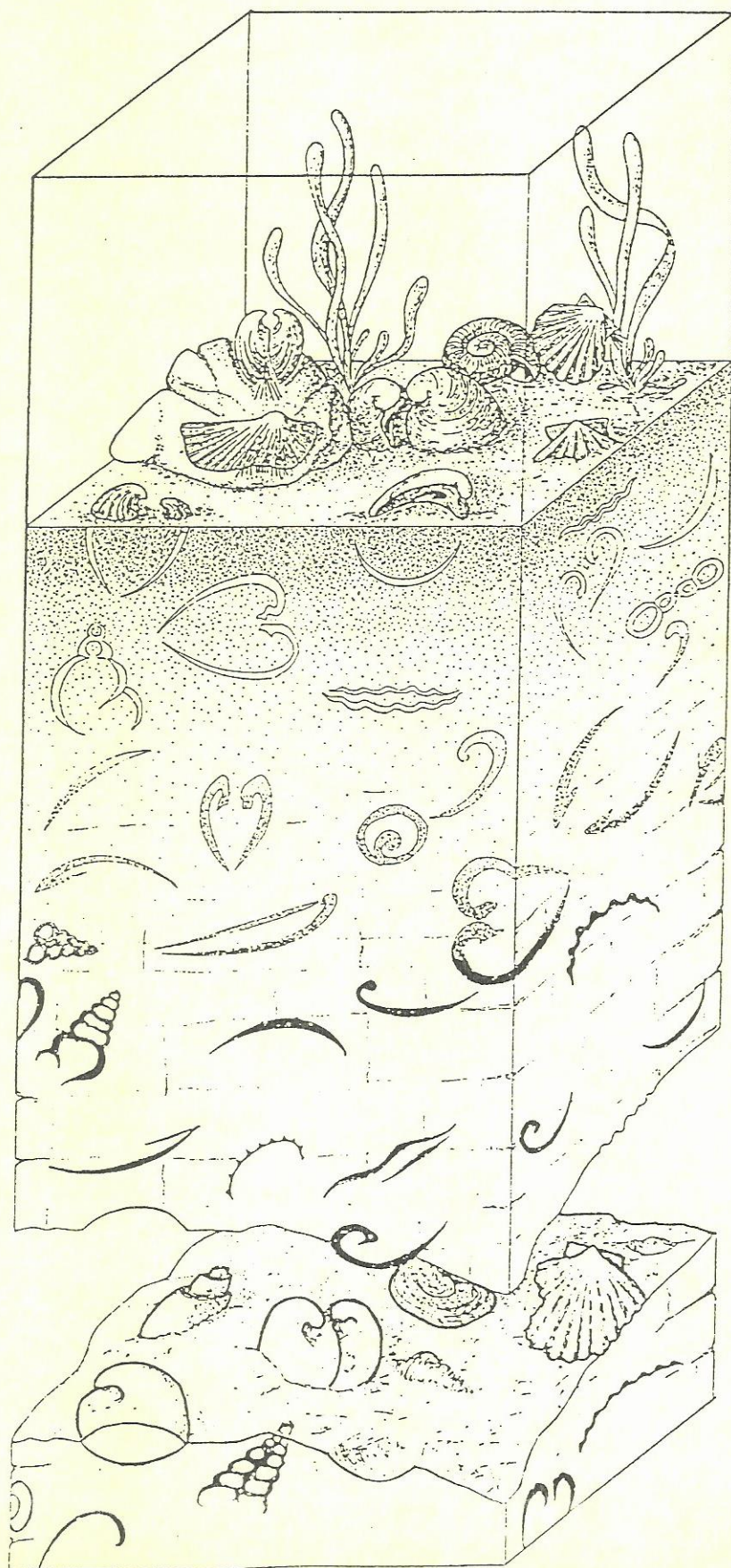
Poglavlja 1,3 i 4, autor: B. Jurkovšek.
1. BLOK-DIJAGRAM MORSKOG DNA,
3. NAČINI ŽIVOTA MORSKIH ORGANIZAMA,
4. STRATIGRAFSKA KORELACIJA.

Poglavlje 2, iz DOYLE, 1996:
RAZVOJNO STABLO.

Poglavlje 5, iz RADOVČIĆ, 1988:
OSTAVŠTINA D. GORJANOVIĆ-KRAMBERGERA
PRIRODOSLOVNOM MUZEJU.

I. poglavlje

FOSILI I FOSILIZACIJA

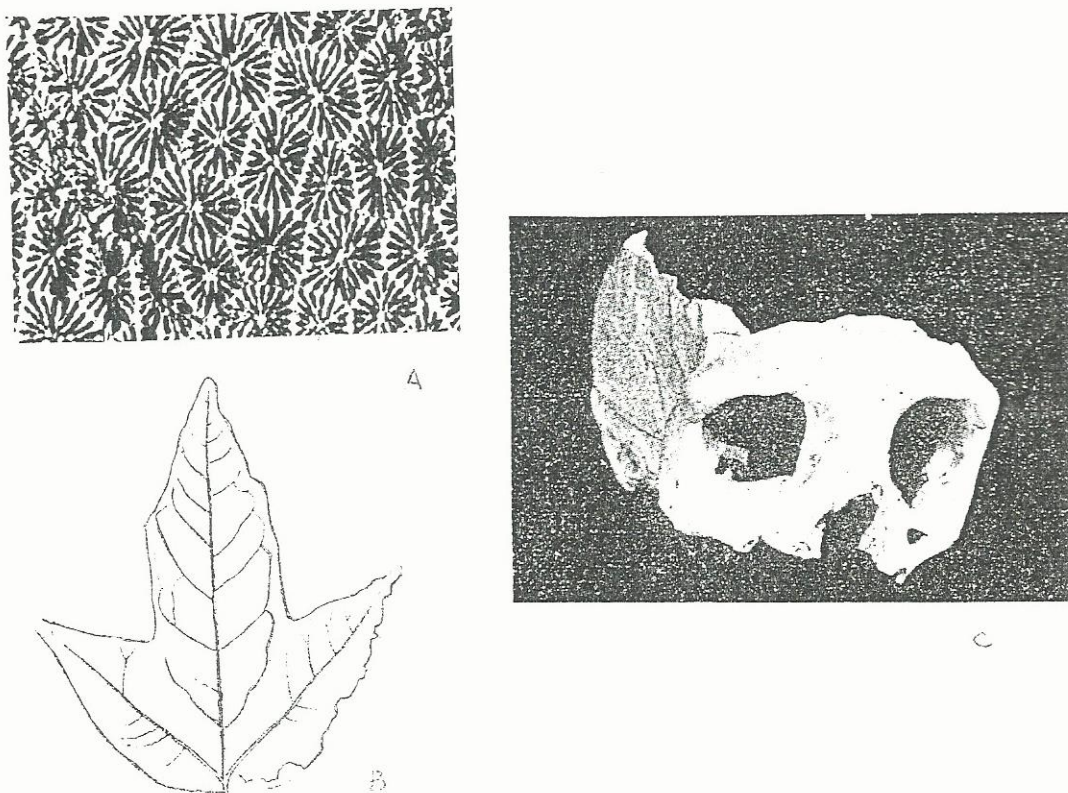


U V O D

Paleontologija je znanost o živim bićima geološke prošlosti.

Različite paleontološke discipline pomažu pri rekonstrukciji cjelokupne slike nekadašnjega života. Oblik tijela izumrlog organizma rekonstruira **paleomorfologija**, dok **paleobiologija** proučava kako je izumrli organizam funkcionirao u vrijeme života (npr. kako se kretao, hranio i razmnožavao). **Paleoekologija** istražuje međusobne odnose nekadašnjih živih bića u fosilnim zajednicama, kao i odnos izumrlih organizama i fosilnih okoliša. Geografsku rasprostranjenost pojedinih fosilnih grupa proučava **paleobiogeografija**, a vremensko trajanje pojedinih vrsta i njihov slijed kroz geološku prošlost **biostratigrafija**.

Prema predmetu istraživanja izdvajaju se tri paleontološke discipline. **Paleozoologija** izučava nekadašnje životinje, **paleobotanika** biljke, dok su fosilni ostaci praljudi predmet istraživanja **paleoantropologije** (sl.1).



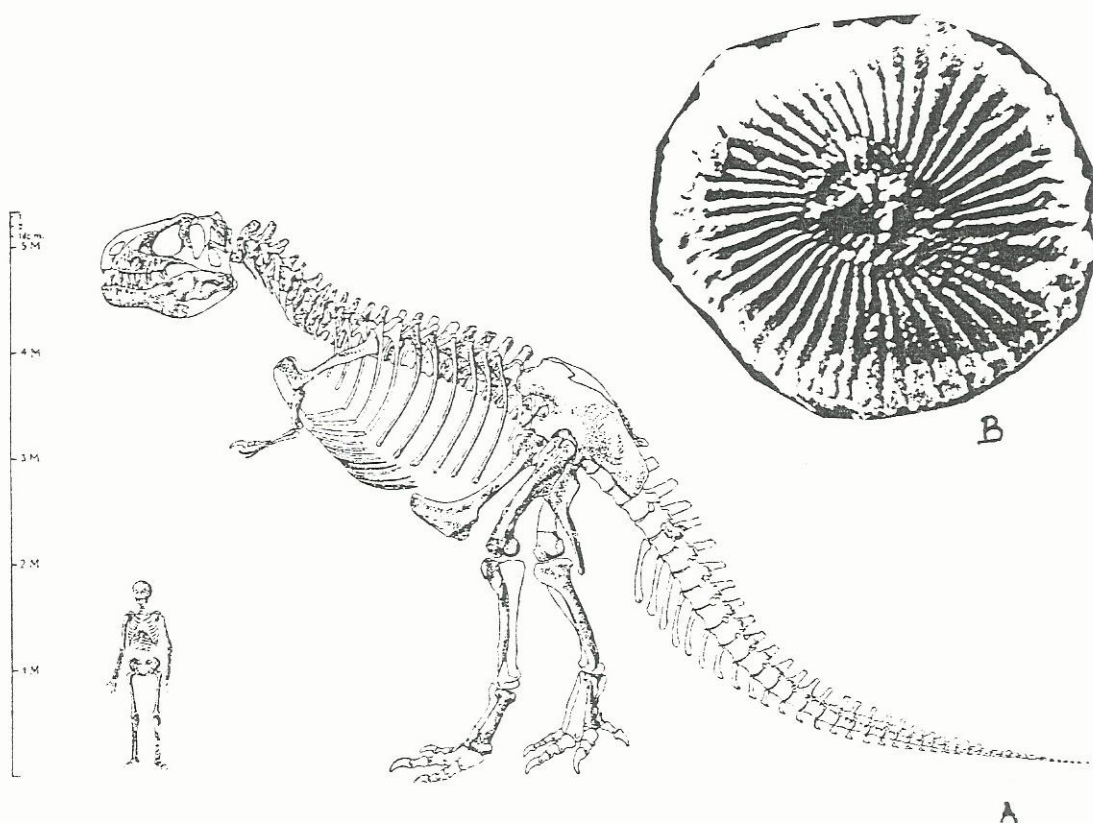
Sl. 1. Fosilne životinje, biljke i čovjekovi preci predmetom su istraživanja paleozoologije, paleobotanike i paleoantropologije.

A. Kolonijски koralj *Astrocoenia reussiana* iz eocena okolice Drniša (iz PRLJ-ŠIMIĆ, 1994), x 5.

B. List javora *Acer integrilobum* iz miocena Podsuseda (iz PILAR, 1883), x 1.

C. Lubanja "krapinskog pračovjeka" (iz KOCHANISKY-DEVIDÉ, 1964), x 1/2.

Prema tehnikama prepariranja i načinu promatranja fosila razlikujemo **makropaleontologiju**, koja izučava fosilne ostatke vidljive prostim okom i **mikropaleontologiju**, koja izučava sićušne biljke i životinje, ili finu građu većih fosila, uz pomoć različitih optičkih instrumenata (sl.2).



Sl. 2. Dok se makropaleontolozi bave istraživanjem ponekad golemih životinja, mikropaleontolozi uz pomoć elektronskog mikroskopa otkrivaju fosilne ostatke sićušnih živih bića.

- A. Rekonstrukcija skeleta tiranosaure *Tyrannosaurus rex* iz gomje krede sjeverne Amerike u usporedbi sa skeletom čovjeka (iz ABEL, 1924).
- B. Skeletna pločica (kokolit) planktonske alge *Cyclococcolithus* sp. iz eocena okolice Karlovca snimljena na elektronskom mikroskopu (iz BENIĆ, 1983), x 6000. Ovako sitne fosilne organizme još nazivamo nanofosili.

Tijekom svojih istraživanja paleontolog primjenjuje " **aktualistički princip**", što znači da koristi spoznaje iz današnjice, kako bi što bolje shvatio bića i događaje iz prošlosti.

Paleontologija je osobito vezana uz biologiju, što se očituje u čitavom nizu srodnih disciplina, te geologiju, gdje se primjenjuje pri određivanju relativne starosti stijena i slijeda zbivanja kroz geološku prošlost. U svojim rekonstrukcijama paleontolog primjenjuje i znanja drugih prirodoslovnih, pa i tehničkih disciplina (kemija, fizika, mehanika i sl.)

FOSILI I FOSILIZACIJA

Ostatke živih bića iz geološke prošlosti nazivamo **fosili** ili **okamine**, a najčešće ih nalazimo sačuvane u **taložnim (sedimentnim)** stijenama. Proces pretvorbe uginulog organizma u fosil nazivamo **fosilizacija**.

Većina procesa fosilizacije događa se u vodenim sredinama, te se vodeni organizmi, kao i oni koji su živjeli u blizini vode, sačuvaju češće od biljaka i životinja drugih područja.

Procesi fosilizacije

Petrifikacija

Najčešći proces fosilizacije je **petrifikacija**. Voda s otopljenim mineralnim tvarima ulazi u pore skeleta. Organska tvar, koja je nestala iz skeleta zamjenjuje se anorganskom, te na taj način nastaje prava okamina ili **petrefakt** (sl.3). Ovim se procesom posve sačuva oblik ostatka, a skelet postaje teži i čvršći. Ponekad novi mineral posve zamijeni prvobitni skeletni materijal, te nastaju **pseudomorfoze**. Najčešći minerali u vodenim otopinama su karbonati (kalcit i aragonit, rjeđe dolomit), zatim kremen, te željezni minerali (pirit, hematit, limonit), a petrificirani fosil poprima boju minerala kojim je impregniran.

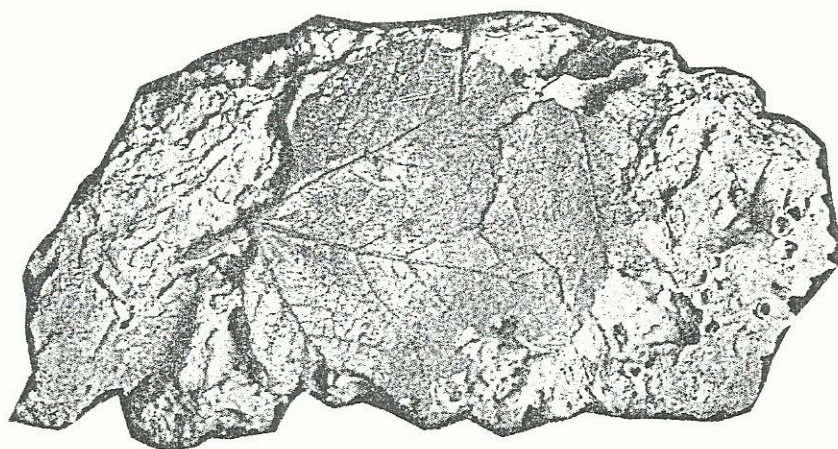


Sl.3. Okamenjeni ramenonožac *Martinia velebitica* SREMAC iz perma Velebita (s leđne strane, bočno i s trbušne strane), x 1 (iz SREMAC, 1986).

Inkrustacija

Tijekom procesa inkrustacije, na površini skeleta istaloži se mineralna kora, koja štiti skelet od daljeg razaranja (sl.4).

Minerali koji stvaraju mineralne kore su kalcit, aragonit i kremen, a proces se najčešće događa u krškim vodama, toplim izvorima i špiljama. Proces inkrustacije u vodama s visokom koncentracijom nekog minerala, najčešće aragonita, može biti tako brz, da je za stvaranje kore dovoljno dvadesetak minuta (npr Karlovy Vary u Češkoj).



Sl.4. Inkrustirani list u pleistocenskoj sedri iz Plitvičkog Ljeskovca, x 1 (iz HERAK, 1963).

Karbonizacija

Karbonizacija ili pougljenjivanje je proces fosilizacije tijekom kojeg iz organskih spojeva izlaze voda i ugljik-dioksid, a preostaju kruti ugljikovodici, te se na ovaj način sačuvaju kemijski izmijenjeni organski dijelovi uginulog organizma.

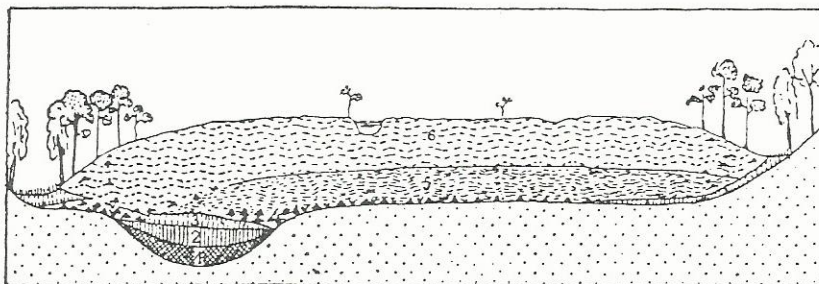
Brza karbonizacija događa se tijekom šumskih požara ili izljeva lave (sl.5).



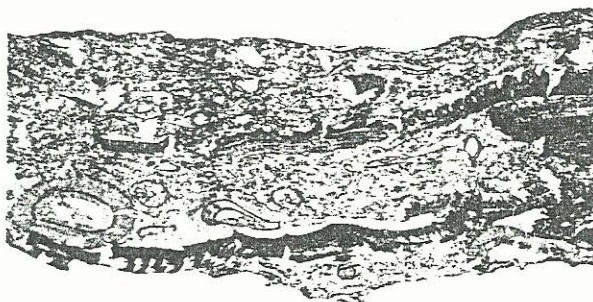
Sl.5. Pougljenjena šuma nakon erupcije vulkanskog pepela na Mount St. Helens u svibnju 1980.g. (iz TARBUCK & LUTGENS, 1988)

Spora karbonizacija odvija se najčešće u močvarama, gdje se organski ostatak izolira od pristupa zraka i bude izložen pritisku krovinskih sedimenata (sl.6). Sporom karbonizacijom nastaju postupno: treset, lignit, smeđi ugljen, mrki ugljen i kameni ugljen, te antracit. U slabije izmijenjenim sedimentima može se još prepoznati struktura

organskog ostatka (sl.7), no , s napredovanjem procesa, prvobitna struktura organskog ostatka postaje sve slabije prepoznatljiva .

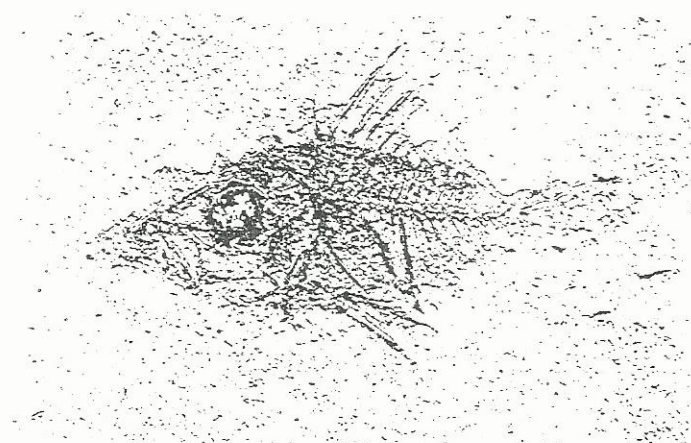


Sl.6. Tresetište je obično prva faza u postanku ugljena. Nadignuta tresetišta djelomice nastaju ispunjavanjem jezera (1-3), a djelomice poplavljivanjem šume (5-6) (Preuzeto iz Herak, 1963).

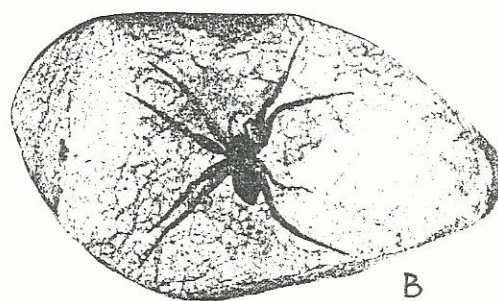


Sl.7. Preparat s površine ugljenog fragmenta iz karbona Amerike na kojem se vide presjeci grančica, listova i češera golemih fosilnih crvotočina (iz STEWART, 1990).

Ovim se procesom najčešće sačuvaju biljni ostaci, no iznimno se mogu fosilizirati i kukci, ribe, te neka druge životinje, koje nakon uginuća budu naglo izolirane od pristupa zraka (sl.8 A). Karbonizirani fosili lako se prepoznaju po karakterističnoj žućkastosmeđoj do mrkosmeđoj boji. Osobito se dobro sačuvaju fosili u fosilnoj smoli - jantaru (sl.8 B).



A

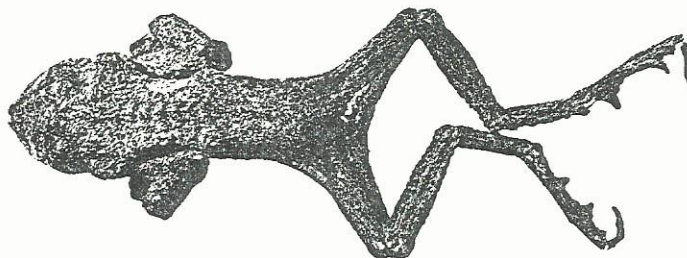


B

Sl.8. A. Karbonizirana ribica *Capros radobojanus* iz sarmata Podsusedskog Dolja. (iz fundusa Hrvatskog prirodoslovnog muzeja, snimio F. VUČEMILOVIĆ).
B. Najpotpunije sačuvani ostaci nađu se u jantaru (B) (iz WALKER & WARD, 1996).

Mumifikacija

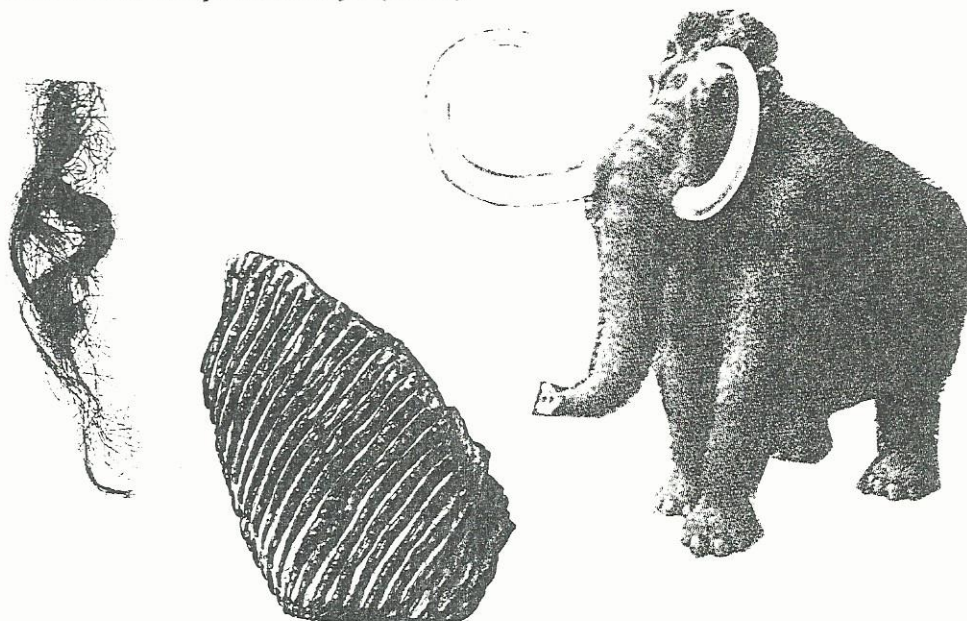
Mumifikacija je proces fosilizacije koji se zbiva u sušnim područjima, najčešće u pustinjama (sl.9). S vremenom se mumificirani leševi razore, no na njihovo se mjesto istaloži pijesak nošen vjetrom, čime nastaju tzv. mumijske pseudomorfoze.



Sl.9. Mumija žabe (recentno, Sjeverna Amerika) (iz WALKER & WARD, 1996).

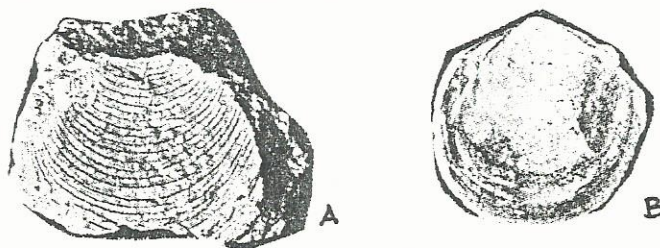
Konzervacija

Konzervacijom se sprečava truljenje mekih dijelova tijela, npr. u vječnom ledu, solima ili uljima. To je iznimno rijedak proces, no njime se meki dijelovi uginulih organizama osobito dobro sačuvaju. Tako je lešina mamuta u vječnom ledu Sibira smrznuta ležala punih 20 000 godina (sl.10). Na sličan se način fosilizirao i nomad iz ledenog doba koji je 1991g. nađen na obodu ledenjaka u Alpama blizu tromeđe Francuske, Italije i Austrije (sl. 28).



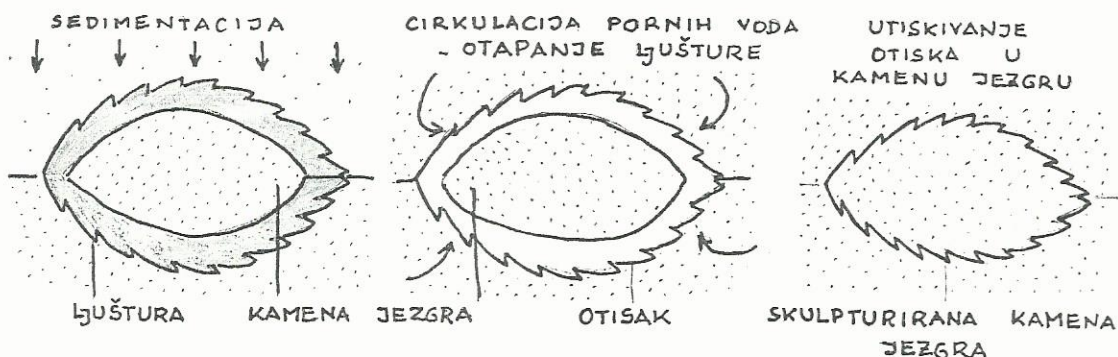
Sl.10. Fragment mamutovog krzna iz sibirskog leda, okamenjeni kutnjak i rekonstrukcija tijela mamuta (iz WALKER & WARD, 1996 i TARBUCK & LUTGENS, 1988).

Osim fosilnih ostataka, u sedimentima možemo naći i **otiske**, na kojima se odražava u negativu izgled vanjske površine skeleta (sl.11 A), te **kamene jezgre** (sl. 11 B), koje nastaju kad sediment uđe u veće šupljine skeleta i tamo se okameni.



Sl.11. Otisak (A) i kamena jezgra (B) školjke *Phacoides borealis* iz miocena Medvednice. 1/1. (Iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).

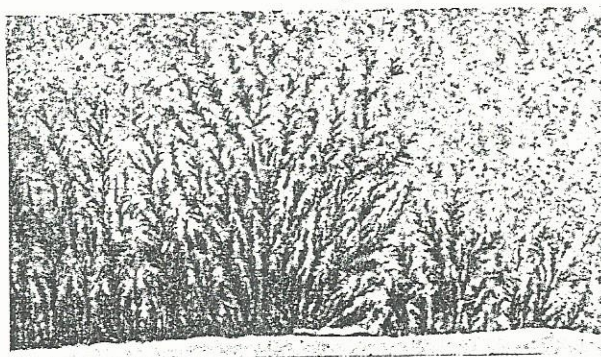
U sedimentu koji još nije posve čvrstnut, ljuštura se ponekad rastopi, a otisak se, zbog pritiska istaloženog sedimenta, utisne u kamenu jezgru. Ovakav ostatak posve oponaša vanjski izgled otopljenog fosila, a naziva se **skulpturirana kamena jezgra** (sl. 12).



Sl. 12. Postanak skulpturirane kamene jezgre (orig.)

Fosilima smatramo i bilo kakve tragove aktivnosti nekadašnjeg organizma (tragove kretanja, odmaranja, stanovanja, hranjenja), te ih nazivamo zajedničkim imenom **ihnofosili** (sl.171).

Ponekad u sedimentima uočavamo teksture koje izgledaju poput organskih ostataka, no anorganskog su podrijetla. Takve tvorevine nazivamo **pseudofosili** ili **lažni fosili** (sl.13).



Sl.13. Primjer lažnih fosila su **dendriti** - crne, mahovinama slične šare u stijeni, koje nastaju kristalizacijom minerala psilomelana (MnO_2) (preuzeto iz HERAK, 1963).

Fosili- indikatori starosti stijena i nekadašnjih okoliša

Tijekom geološke prošlosti živjeli su i izumirali brojni životinjski i biljni organizmi. Neki od njih imali su vrlo kratak vremenski raspon. Ako su pri tom bili rasprostranjeni na većem prostoru, pomoću njih možemo određivati tzv. "relativnu starost" stijena, te ih nazivamo **provodni** ili **indeks-fosili** (vidi poglavlje 4).

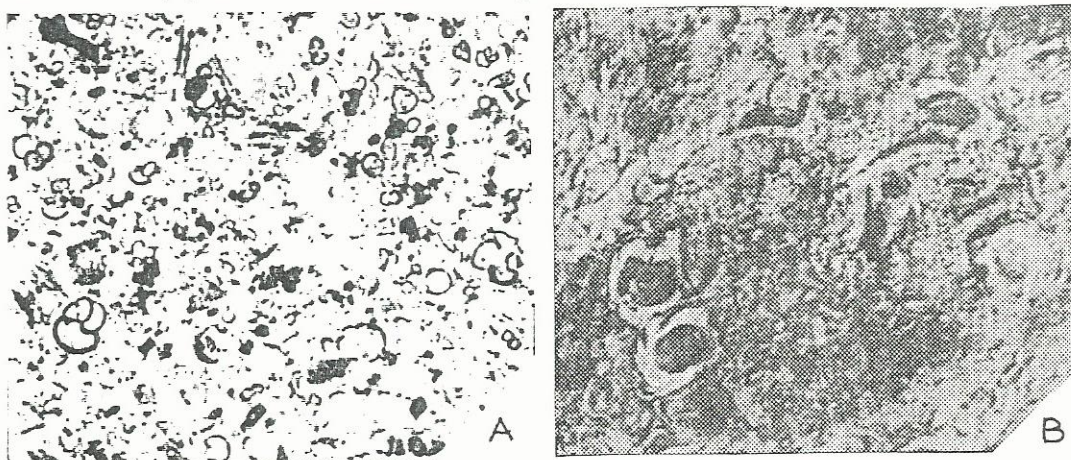
Fosilni ostaci organizama osjetljivih na uvjete u okolišu (stenovalentni organizmi) omogućuju nam rekonstrukciju nekadašnjih biotopa. Takve fosile nazivamo **facijesni fosili** (vidi poglavlje 3).

Fosile koji su toliko česti u jednoj stijeni, da sačinjavaju veći dio stijenske mase nazivamo **litogenetski fosili**, a takve se stijene zovu **biogeni sedimenti**. Ovakve stijene mogu nastati djelovanjem životnih procesa, kao npr. **sedra** ili **travertin**, koja nastaje uz pomoć algi i mahovina, tijekom procesa fotosinteze. Biljke koriste CO_2 , koji se u vodenoj otopini nalazi u sastavu kalcij-hidrokarbonata, te omogućuju precipitaciju kalcij-karbonata, prema formuli:



Nagomilavanjem skeleta uginulih organizama nastaju **bioklastični sedimenti**. Primjer ovakvih sedimenata su različiti muljevi, koji nastaju taloženjem uginulih planktonskih organizama, najčešće iz skupine prazivih (dijatomejski mulj, globigerinski mulj, radiolarijski mulj) (sl. 14 A).

Grebenotvorni organizmi, kao što su hermatipni koralji, mahovnjaci i neke spužve, izgrađuju čvrste grebenske rešetke, od kojih nastaju neuslojeni grebenski sedimenti. Ovakve se stijene zbog svoje čvrstoće i ljepote često koriste kao građevni i ukrasni kamen (sl. 14 B).



Sl.14. Primjeri biogenih sedimenata.

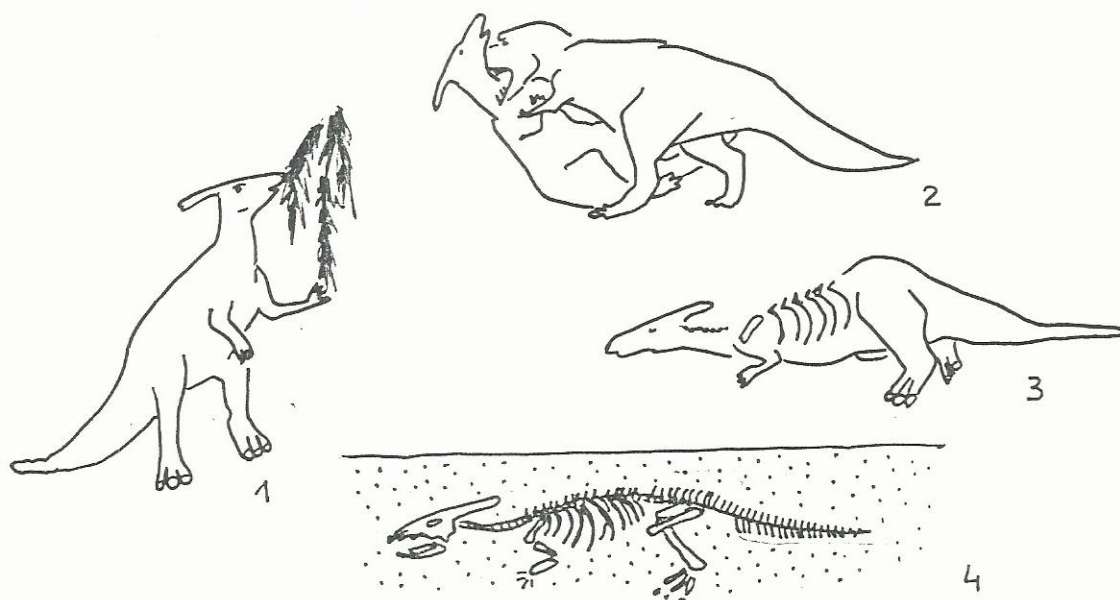
A. Taloženjem kućica uginulih planktonskih organizama nastao je globigerinski lapor. Primjer iz paleogena Istre, x 20 (iz ČOSOVIĆ, 1996).

B. Rudistni vapnenac iz krede Brača. Rudisti su bili školjkaši, koji su živjeli zajedno u plitkoj, uzburkanoj vodi mezozojskog mediterana, a posve su izumrli krajem krede. Premda nisu izgrađivali prave grebenske rešetke, stvarali su čvrste humčaste naseobine, te ovi sedimenti imaju slične osobine, kao prave grebenske strukture. U arhitekturno-građevnoj primjeni poznat je iz antičkog doba, a danas se eksploatira pod nazivom **brački "mramor"**, X 1/2 (iz GUŠIĆ & JELASKA, 1990).

Posebnu grupu biogenih sedimenata čine gorive stijene, koje se koriste kao izvor energije (npr. ugljen i nafta).

TAFONOMIJA

Tafonomija je znanost koja istražuje procese, koji se zbivaju na uginulom organizmu od časa uginuća do nastanka fosila. Ovi se procesi mogu podijeliti u tri faze (sl.15).



Sl. 15. 1. Organizam prije uginuća. Grana paleontologije, koja proučava izumrla živa bića u njihovom nekadašnjem okolišu naziva se paleoekologija. 2-4. Tri postmortalne faze, od časa uginuća do konačnog sačuvanja fosila u sedimentu, predmetom su proučavanja tafonomije. Prije zatrpavanja često dolazi do razdvajanja dijelova skeleta djelovanjem strvinara ili abiotskim čimbenicima (transport vjetrom ili vodom) (preuzeto iz DOYLE, 1996).

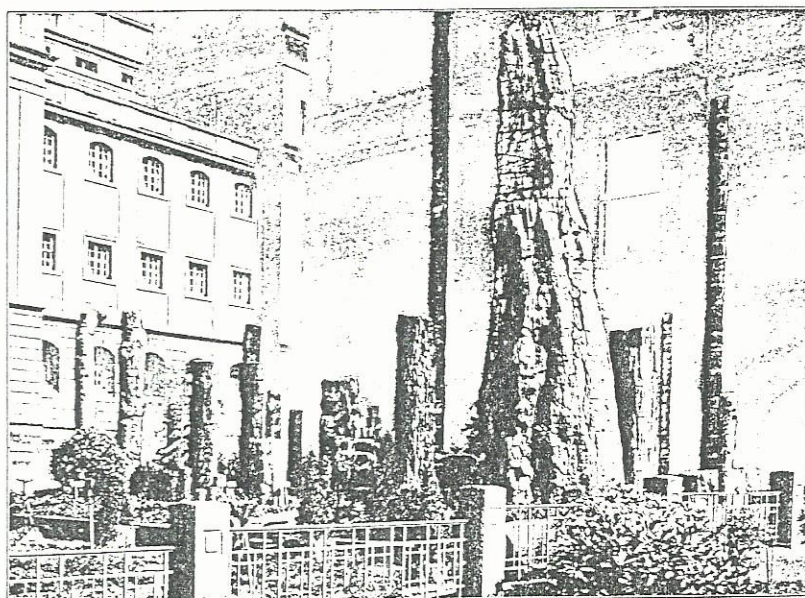
1. Nekroliza

Nekrolizom nazivamo raspadanje dijelova organizma u vrijeme smrti. Uzroci ugibanja mogu biti različiti, kao npr. napad predatora, bolest, starost ili promjene u okolišu. Predatori mogu raskidati lešinu, te će se pojedine kosti naći na udaljenim lokalitetima. Životinje uginule uslijed trovanja nekim toksinima naći će se u karakterističnom, zgrčenom položaju. Slično se grčenje zapaža i na skeletima životinja koje su upale u vrlo slanu vodu, zbog naglog gubljenja tekućine iz mekih dijelova tijela (sl.16).

2. Biostratonomija

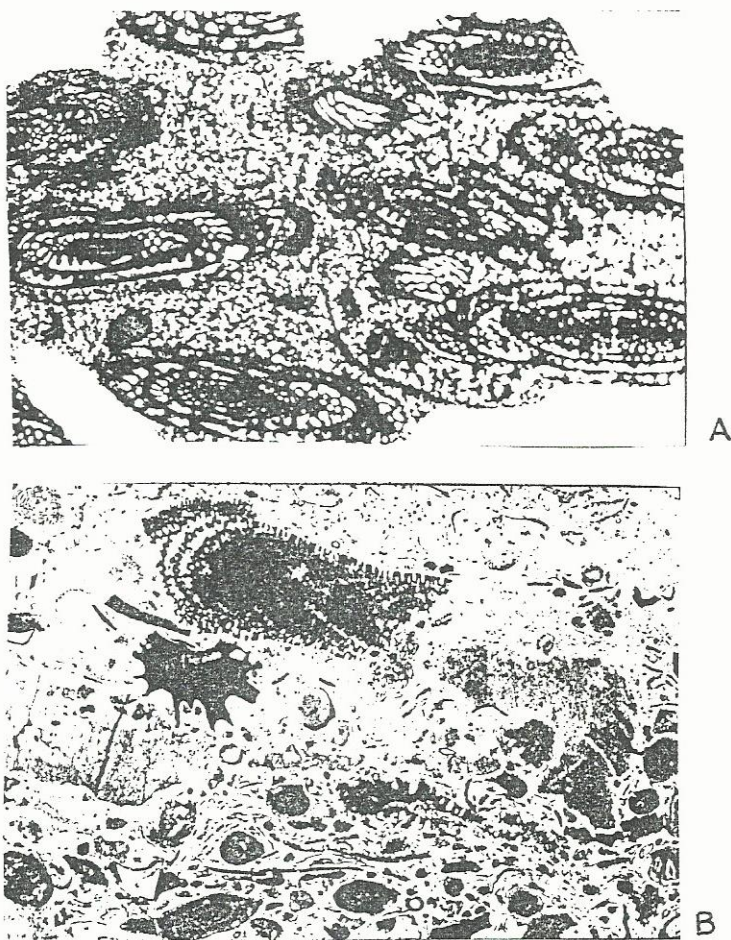
Nakon uginuća, pijesak ili mulj zatrpavaju uginuli organizam. Procese uklapanja fosila u sediment proučava biostratonomija.

Tijekom paleontoloških istraživanja osobito je važno prepoznati fosile koji su se sačuvali na samom mjestu uginuća ("in situ"). Takve fosile nazivamo **autohtoni fosili**. U "životnom položaju" najčešće se sačuvaju organizmi pričvršćeni za podlogu (sl. 16).



Sl. 16. Okamenjena šuma permske starosti sačuvana u poziciji rasta. Vrt Muzeja prirodnih znanosti u Chemnitzu (Karl-Marx-Stadt) u Njemačkoj (iz GLAS, 1986).

Nažalost, većina lešina bude poslije smrti premještena s mjesta uginuća. Takve fosile nazivamo **alohtoni fosili**. Postmortalni transport može se događati neposredno nakon uginuća (npr. transport vjetrom, vodom, strvinarima), te će se u tom slučaju u istom sedimentu naći fosili iste starosti, iz istih ili različitih okoliša (sl. 17 A,B). Zabilježeni su slučajevi u kojima postmortalni transport iznosi više desetaka, pa čak i više stotina kilometara. Tako npr. vjetar raznosi peludna zrnca anemogamnih biljaka do četrdesetak kilometara od matičnog stabla. Šuplje kućice indijske lađice (*Nautilus*), stanovnika tropskog Indopacifika, imaju unutarnji dio ispunjen plinom, te ih morske struje poslije uginuća ponekad transportiraju do sjevernih obala Japana.



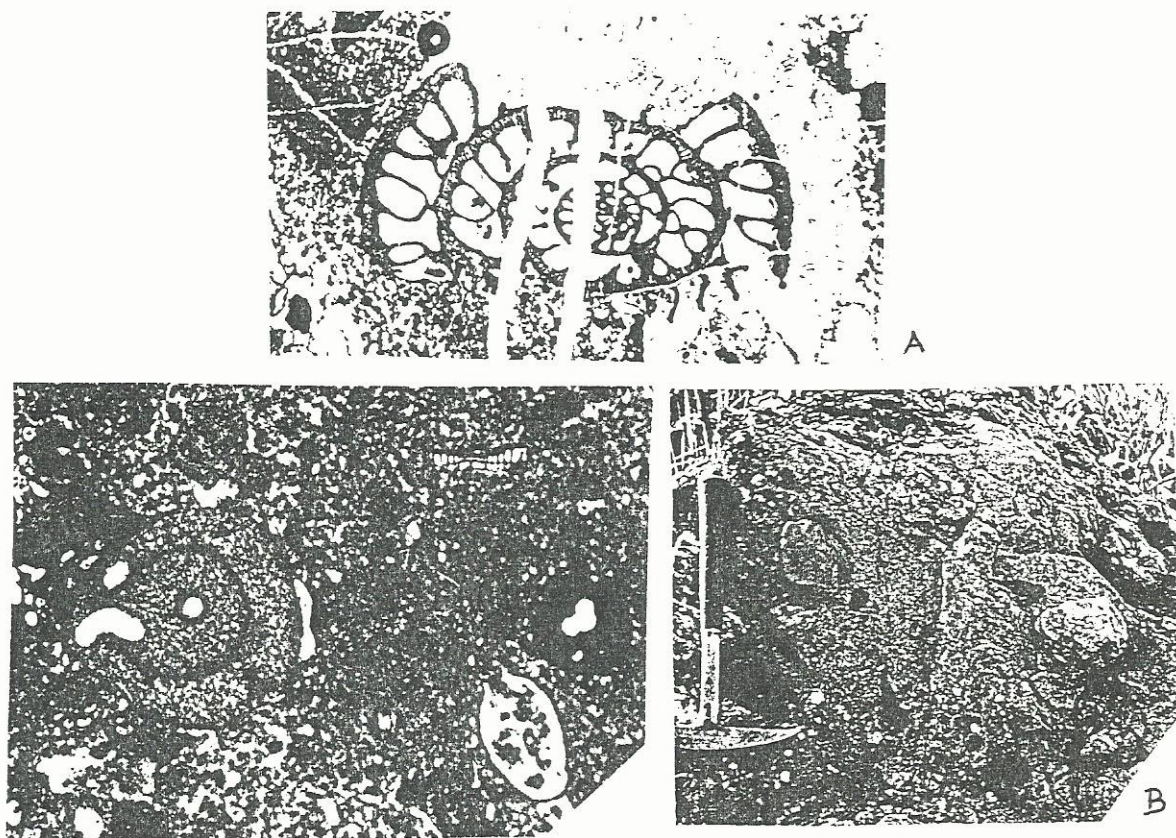
Sl.17. Alohtoni fosili premješteni neposredno nakon uginuća.

A. Kućice foraminifera roda *Triticites* presložene u smjeru struje. Karbon Velebita, x 20 (orig.).

B. Olujni sediment (**tempestit**) s nesortiranim kršjem stanovnika grebena (veliki fragmenti, najčešće spužvi) i lagune (sitni kružni presjeci algi) iz perma Velebita. Negativ, x 2 (iz SREMAC, 1991).

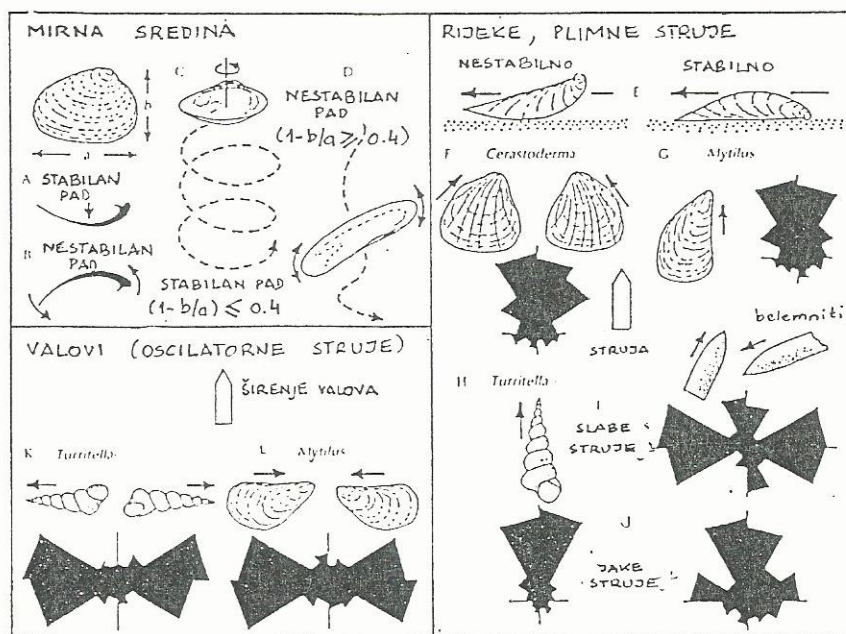
Erozijom starijih sedimenata nastaju čestice za izgradnju novih klastičnih sedimenata. Među njima mogu biti i fosili. Rijeka koja teče kroz sedimentne stijene različitih starosti, može iz njih ispirati fosile, te ih ponovno istaložiti na mjestu smanjene energije toka (sl.24). U tom se slučaju u novonastalom sedimentu mogu zateći fosili različite starosti i različitih okoliša, koje nazivamo **pretaloženi fosili**. Pretaloženi fosili mogu biti izdvojeni iz starije stijene kao samostalne čestice, **bioklasti** (sl. 18 A), ili se nađu unutar razlomljenih fragmenata starije stijene, koje nazivamo **litoklasti** (sl. 18 B).

Tijekom postmortalnog transporta, premješteni i pretaloženi fosili se često oštećuju i lome, a, ovisno o načinu transporta, mogu biti sortirani po veličini (gravitacijsko sortiranje), ili posloženi po dužoj osi (sl. 17, 18 A i 19).



SI.18. Pretaloženi fosili.

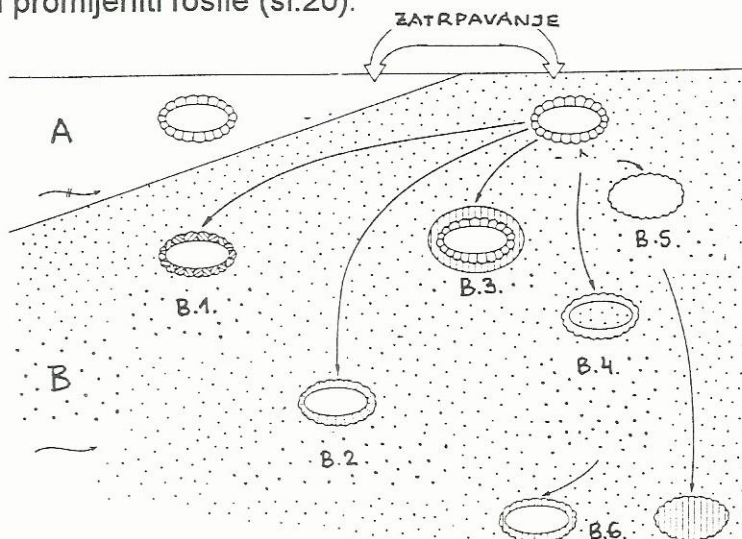
- A. Fuzulinidna foraminifera - bioklast u permskoj breči, x 20, materijal iz bušotine Zebanec u Hrvatskom Zagorju (orig.).
- B. Dobro sačuvani mikrofosili iz valutice - litoklasta, x 25 (orig.) i fotografija izdanka parakonglomerata permske starosti nastalog na padini delte. Okolica Mrzle Vodice u Gorskom kotaru (iz ALJINOVIĆ, 1997).



SI.19. Pretpostavljeno ponašanje različitih oblika skeleta u različitim uvjetima (iz BRIGGS & CROWTHER, 1990).

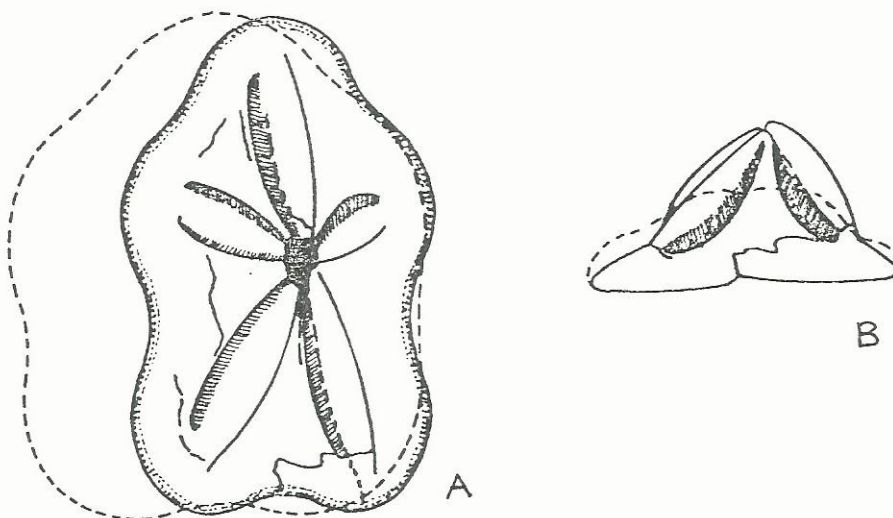
Fosilna dijageneza

Postmortalni procesi ne završavaju uklapanjem fosila u sediment, jer se unutar poroznih sedimenata odvijaju kemijski procesi, koji mogu otopiti ili promijeniti fosile (sl.20).



Sl.20. Fosilna dijageneza. Poslije smrti, čvrsti dijelovi skeleta mogu pretrpjeti brojne promjene. U nepropusnim sedimentima, s ograničenom cirkulacijom pornih voda (A) fosili će se češće sačuvati netaknuti, dok se u propusnim sedimentima s intenzivnom cirkulacijom pornih tekućina (B), ljuštore mogu rekristalizirati (B.1.), impregnirati (B.2.), inkrustirati (B.3.), otapati (B.4. i 5.). Kalupi dobiveni otapanjem fosila mogu se naknadno ispuniti, čime nastaju pseudomorfoze (B.6. i 7.). (Preuzeto iz DOYLE, 1996).

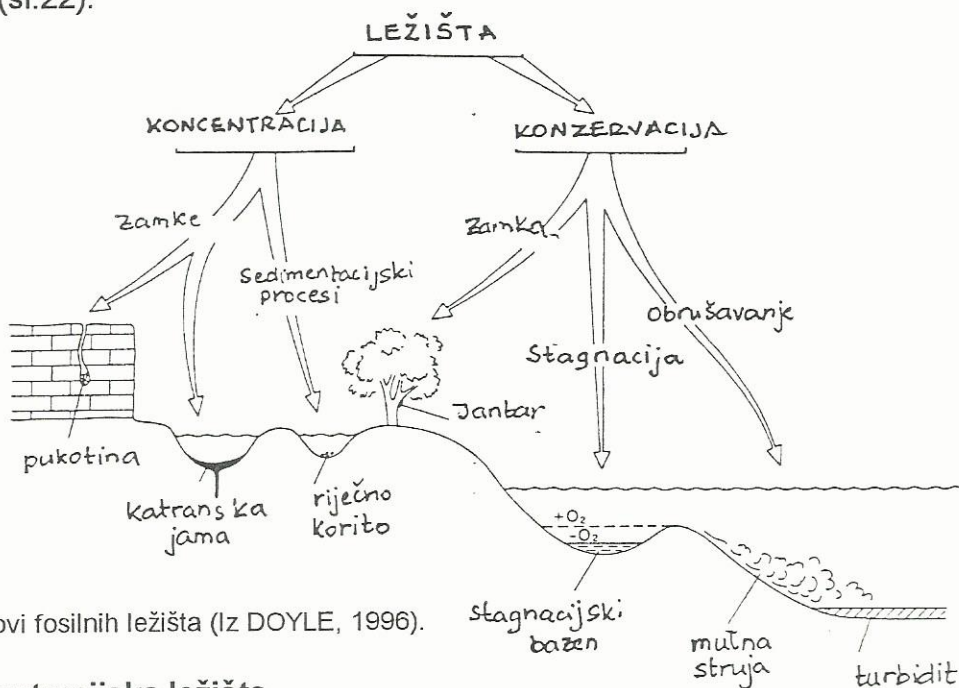
Osim kemijskih promjena, fosili mogu pretrpjeti i plastične deformacije, ako se nađu u mekim sedimentima (gline, lapori), gdje se skeletni dijelovi iskrivljuju okomito na najveći smjer pritiska (težina krovinskog sedimenta i sl.) (sl. 21).



Sl. 21. Primjer za plastičnu deformaciju fosila. Nepravilni ježinac *Clypeaster* sp. iz miocena Medvednice odozgo (A) i iz profila (B). Isprekidana crta označava izgled čahure prije deformacije, x 1/2 (iz MIKŠA, 1998).

FOSILNA LEŽIŠTA

Fosilna ležišta obuhvaćaju sve stijene i druge medije (npr. led), koje sadrže fosile. Obzirom na način sačuvanja, dijele se na **koncentracijska** ležišta u kojima redovito nalazimo veliki broj fosilnih ostataka, te **konzervacijska** ležišta, karakterizirana dobro sačuvanim fosilima (sl.22).



Sl.22. Tipovi fosilnih ležišta (Iz DOYLE, 1996).

1. Koncentracijska ležišta

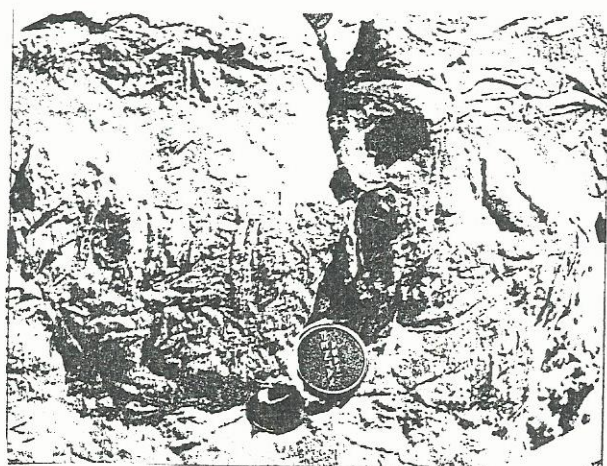
Ova ležišta obilježavaju brojni fosili, bez obzira na stupanj sačuvanosti.

Prema postanku razlikujemo:

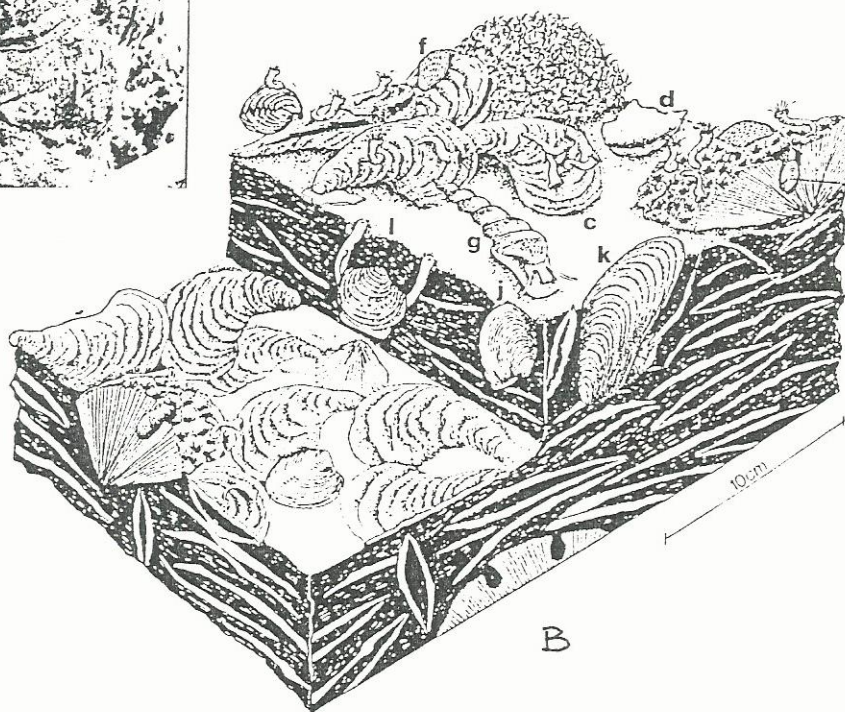
- **kondenzacijska ležišta (kokine)**

Ovaj tip ležišta karakterizira mala raznolikost zajednice, te se često nađe samo jedan takson ili mali broj taksona, koji su, međutim, zastupljeni velikim brojem primjeraka. Takva ležišta često nastaju na mjestima gdje zajednica obitava kroz nekoliko generacija, gdje se svaka nova generacija nastanjuje na ljušturama prethodne generacije.

Slaba raznolikost unutar fosilne zajednice može biti primarna, ili se pojaviti kao posljedica selektivnog otapanja nejednako otpornih skeleta tijekom dijagenetskih procesa. U ostreidnim kokinama iz miocena Medvednice aragonitne su ljuštire većine mekušaca otopljene tijekom dijageneze, dok su kalcitne, debele ljuštire oštriga ostale sačuvane. Litiotidne kokine iz doba jure bile su već od početka gotovo isključivo građene od masivnih ljuštura zadružnih školjkaša - litiotida, a zbog dobrih tehničkih osobina ponekad se koriste kao ukrasni kamen (sl.23).



A



B

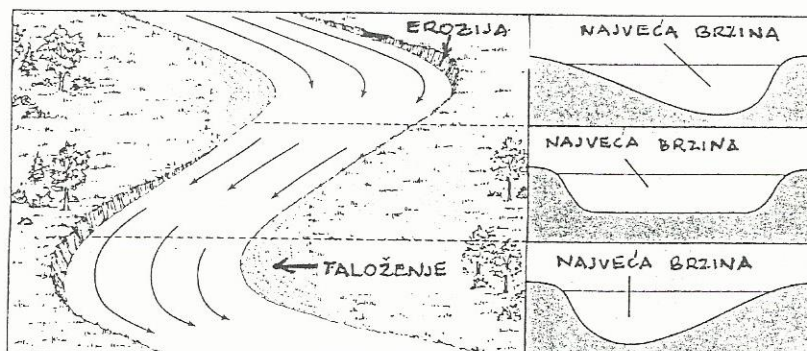
Sl.23. Primjeri kokina.

A. Vapnenci s litiotidima iz jure Velebita (iz TIŠLJAR & VELIĆ, 1991).

B. Rekonstrukcija ostrižišta iz jure Engleske (iz Mc KERROW, 1981).

• aluvijalna ležišta

Nastaju taloženjem fosila na mjestima smanjene energije u vodama tekućicama (riječni prudovi i sl.) (sl.24).



Sl.24. Nizinske rijeke često meandriraju. Pri tom voda na vanjskoj strani meandra mora prijeći veći put od vode na unutarnjoj strani zavoja. Stoga se na vanjskom obodu zbiva proces trošenja (riječna erozija), a erodirani se materijal taloži na mjestima smanjene energije vode, npr. na unutarnjoj strani meandra, ili u nizinskim područjima (iz TARBUCK & LUTGENS, 1988).

Fosili su obično fragmentirani i slabo sačuvani, no mogu biti prilično brojni. Na ovaj su način nastale i koštane breče s brojnim ostacima kostiju kralješnjaka iz vremena kvartara. Ostaci kralješnjaka česti su u riječnim sedimentima, jer veliki broj primjeraka upravo i strada od napada predatora pri dolasku na pojilo.

- **koncentracijske zamke**

Nastaju koncentracijom fosila u zaštićenim skloništima (unutrašnjost kućica i ljuštura, pukotine) (sl.25).



Sl.25. Fuzulinidne foraminifere unutar puževe kućice. Perm Velebita (orig.) $\times 25$.

2. Konzervacijska ležišta

Sadrže osobito dobro sačuvane fosile, koji, međutim, ne moraju biti osobito brojni. Zbog izrazito povoljnih uvjeta pri fosilizaciji ova su ležišta često poznata širom svijeta, a crteži i fotografije nađenih fosila pojavljuju se u brojnim udžbenicima i priručnicima.

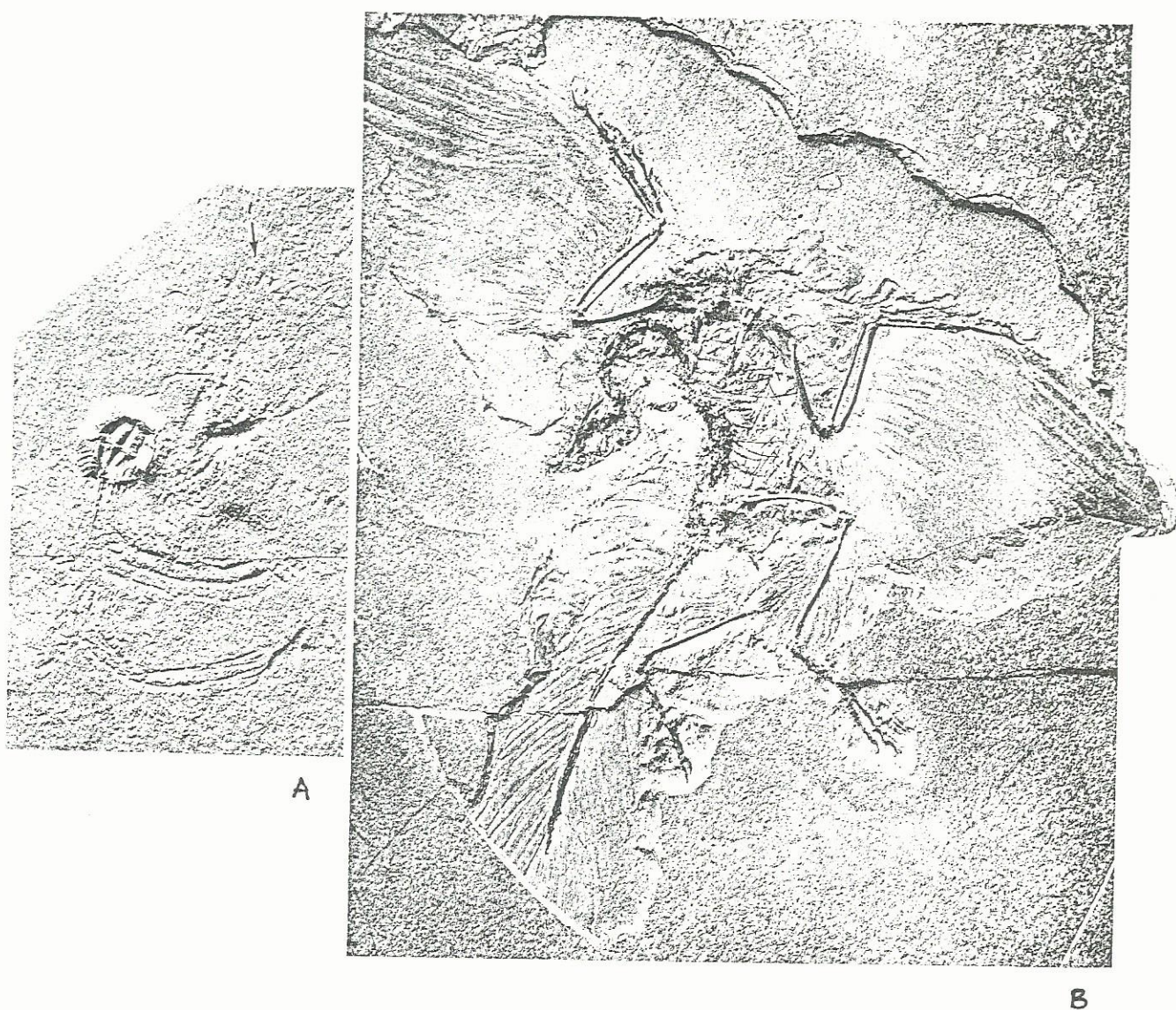
Dijele se na stagnacijska ležišta, urušena ležišta i kondenzacijske zamke.

- **stagnacijska ležišta**

Nastala su na mjestima slabe prozračenosti (anoksija), ili pak previsokog saliniteta. Najpoznatiji primjer stagnacijskog ležišta predstavljaju "litografski škrljavci" Solnhofena u Bavarskoj, koji danas obuhvaćaju prostor od 210 km^2 , te slijed sedimenta debljine 95 m. Sedimentacija u vrijeme gornje jure (prije ~~stopovrat~~ milijuna godina) odvijala se u zagrebenškoj laguni, u području sušne klime, gdje se na dnu sporo sedimentirao laporoviti sediment. U takvim uvjetima na dnu gotovo i nije bilo autohtonog bentosa. Životinje koje bi u lagunu zalutale

iz drugih okoliša, ugibale bi zbog nepovoljnih uvjeta. Njihove bi lešine ostajale nedirnute, jer nije bilo strvinara, a rijetki tragovi grabežljivaca ukazuju da su ovi u solnhofensku lagunu dolazili samo povremeno. U Solnhofenu je nađeno 600 taksona iz različitih okoliša, od kopna do otvorenog mora. Odavde potječe i izvanredno očuvan fosil praptice, čija se fotografija može naći u gotovo svim paleontološkim udžbenicima (sl.25).

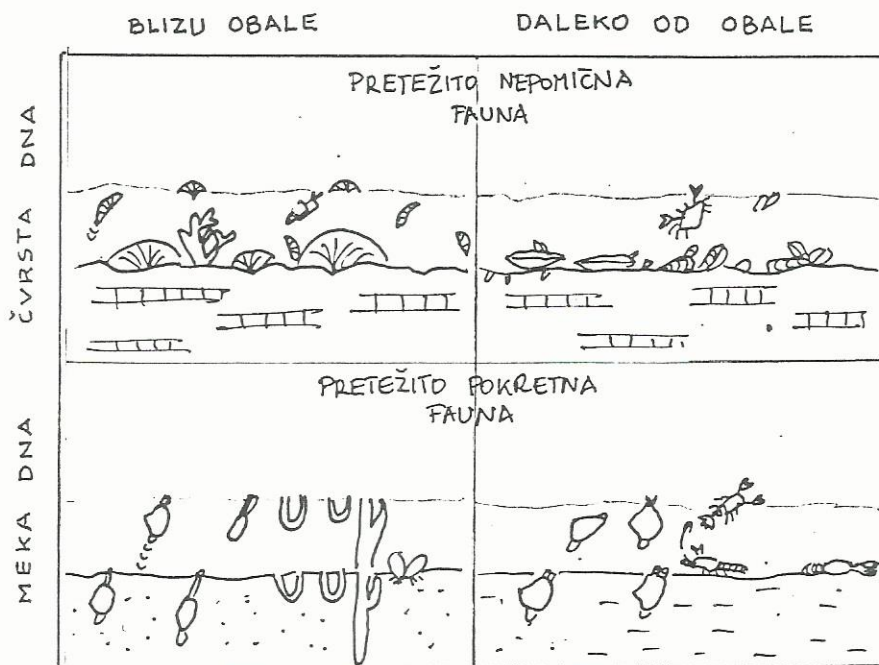
Na sličan su način nastali i tzv. "riblji škriljavci" gornjokredne starosti, koji se danas mogu naći na jadranskim otocima (npr. na Hvaru). Ostaci riba izvrsno su se sačuvali (sl.152) zbog manjka kisika i povećane koncentracije soli, a pretpostavlja se da su u nepovoljni okoliš zalutali za vrijeme oluje.



Sl.26. Fosili iz "litografskog škriljevca" Solnhofena u Bavarskoj. A. Člankonožac *Mesolimulus walchi* (1:6) sa sačuvanim tragovima kretanja. B. Praptica *Archaeopteryx lithographica* (1:2) s vidljivim otiscima perja. Vratna kralješnica je neprirodno savijena unazad zbog nagle dehidracije u hipersalinoj vodi (Preuzeto iz RAUP & STANLEY, 1971).

- **urušena ležišta**

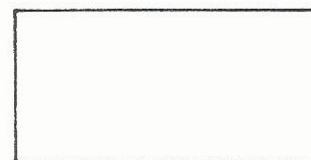
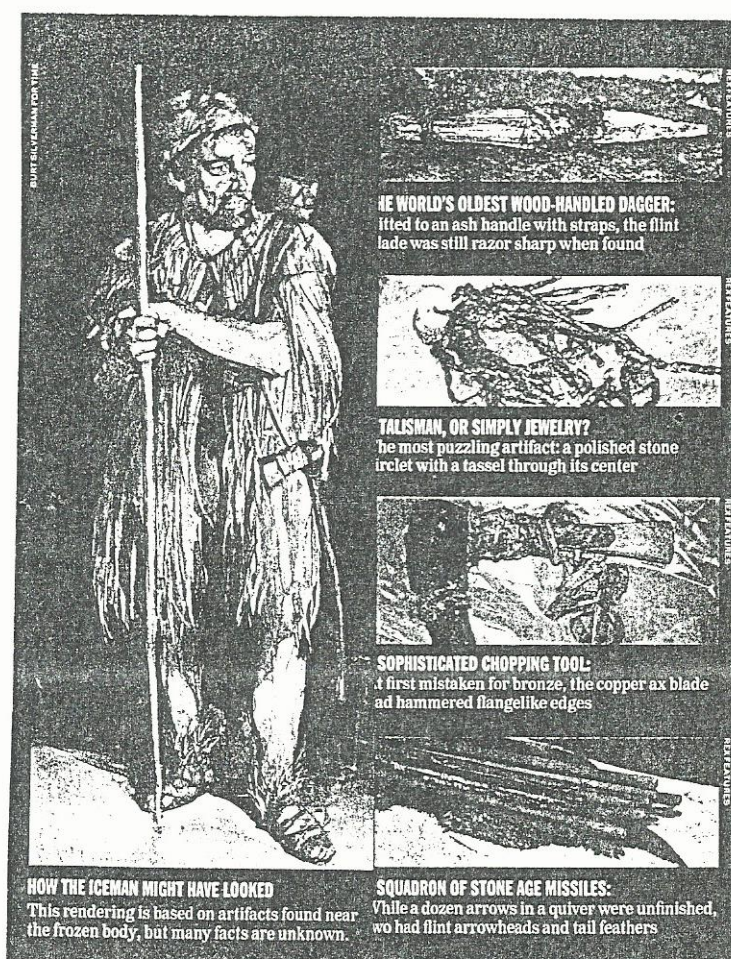
Nastaju zatrpavanjem i gušenjem organizama. Česta su na podzemskim padinama, gdje se nagomilani pijesak i mulj može obrušiti niz padinu u obliku **mutne struje**. Vulkanski pepeo također može zagušiti čitave zajednice. Prigodom urušavanja osobito stradavaju organizmi koji se ne mogu kretati (sesilni bentos), dok se pokretni organizmi (vagilni bentos), kod manjeg zatrpavanja uspijevaju spasiti (sl.27).



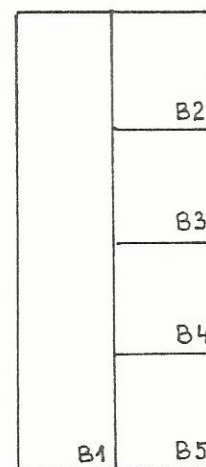
Sl.27. Različiti utjecaji zatrpavanja vulkanskim pepelom na zajednice pokretnog i nepokretnog bentosa.

- **konzervacijske zamke**

U konzervacijskim zamkama iznimno se dobro očuvaju fosili, kod kojih nije moglo doći do nekrolize (npr. mamut u ledu, kukci u jantaru) (sl 8 B, sl. 10). Takvi su nalazi, nažalost, vrlo rijetki i pretežito vezani za mlađa geološka razdoblja. Dobro se sačuvaju i meki dijelovi tijela, te su u lešinama mamuta nađeni čak ostaci neprobavljene hrane u želucu, a prvi istraživači su kušali meso, koje je nakon 20 000 godina ostalo jestivo. Na lešini nomada iz Alpa nađeni su ostaci odjeće i obuće, te je taj nalaz omogućio uvid u neke nove vještine ljudi iz kamenog doba, za koje se do tada uglavnom znalo da izrađuju kamena oruđa i oružja, a o drugim se "zanatima" moglo samo nagađati (sl. 28).



A



B

Sl. 28. Prilog iz časopisa Time od 26. listopada 1992. g.

A. Fotografija smrznutog lutanice sa skicom nalazišta.

B 1. Rekonstrukcija izgleda "ledenog čovjeka".

B 2. Najstarije nađeno oruđe s drvenim drškom

B 3. Nakit ili talisman.

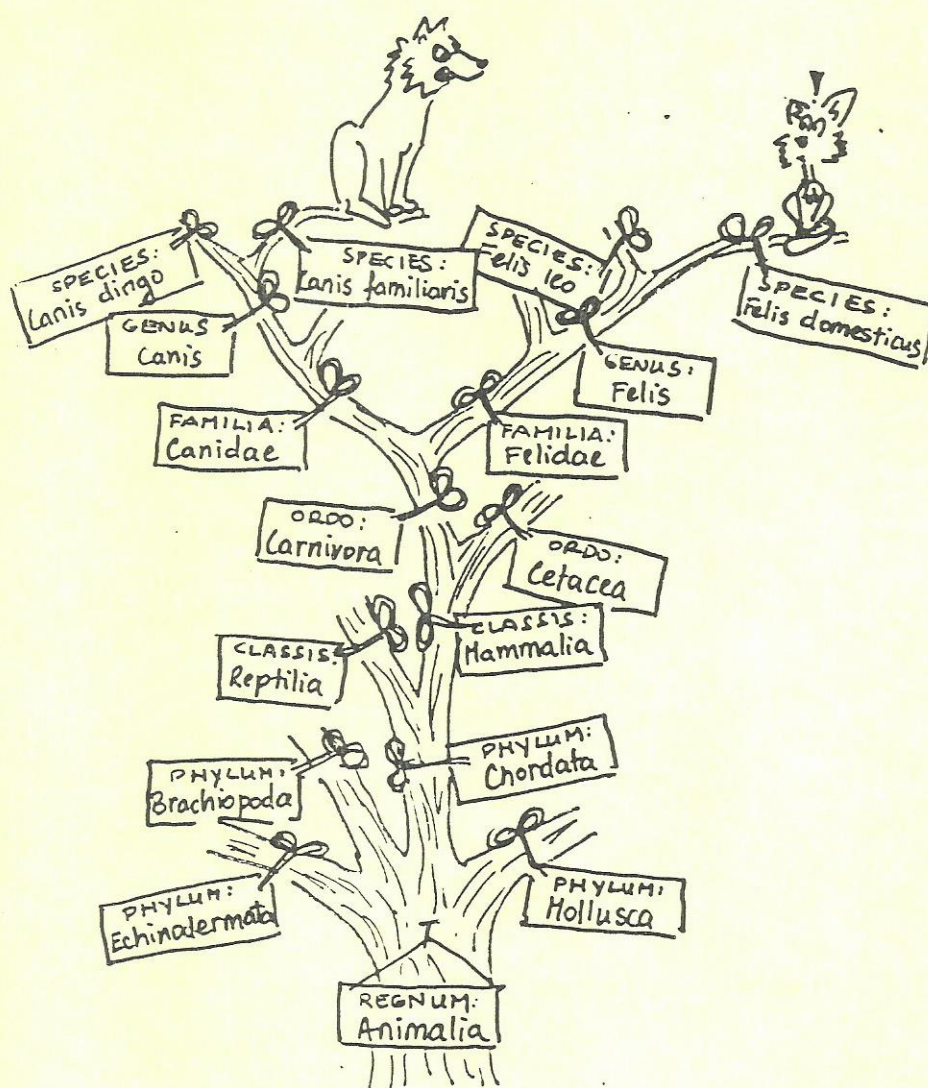
B 4. Bakrena sjekirica.

B 5. Nedovršene strelice iz tobolca s pernatim nastavcima.

II. poglavlje

TAKSONOMIJA -

PRIRODNA SISTEMATIKA



2.1. KLASIFIKACIJA U BIOLOGIJI I PALEONTOLOGIJI

Taksonomija - sistematika zasnovana na srodnosti

Od davnine je čovjek nastojao klasificirati živa bića, kako bi uveo red u nevjerojatnu raznolikost njihovih oblika, fizioloških procesa i modela ponašanja. Podjelu živih organizama možemo načiniti prema različitim kriterijima, koji se zasnivaju na sličnosti (npr. veličini, boji i sl.), no prirodoslovna se klasifikacija, **taksonomija**, zasniva na njihovoj istinskoj srodnosti.

Naši su preci već u pretpovijesti razlikovali određeni broj životinjskih i biljnih vrsta, koje su sretali u svakodnevnom životu. Najčešće su pamtili one vrste, koje su im služile za hranu, odjeću, lijekove i higijenu. Njihove su nam spoznaje ostale zapisane u prvim udžbenicima - špilljskim crtežima .

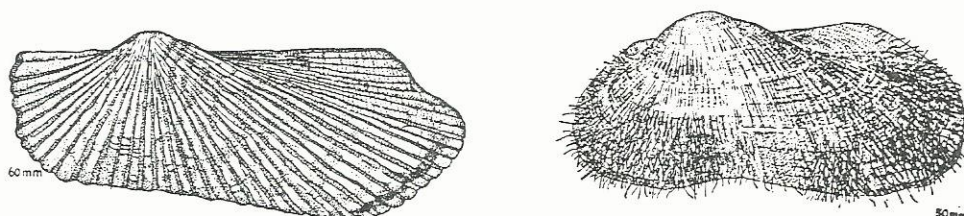
Već 345.g. prije Krista grčki je filozof Aristotel ostavio pisane dokumente o klasifikaciji životinja, u kojima razlikuje 520 vrsta. Danas znanost poznaje više od 1 200 000 životinjskih vrsta, a godišnje se otkriva i po 10 000 novih taksona. Zanimljivo je da su starogrčki filozofi točno tumačili i značenje brojnih sitnih kućica u kamenu, kao ostatke izumrlih životinja.

Tijekom srednjeg vijeka prirodoslovna su istraživanja znatno usporena, a razdoblje stagnacije trajalo je do 15. stoljeća. Veliki su umovi renesanse doveli do preporoda u znanosti i umjetnosti. Slavni Leonardo da VINCI zanimao se, uz ostalo, i za fosile, u kojima je prepoznao ostatke nekadašnjih živih bića.

U devetnaestom stoljeću pojavljuje se znameniti priručnik iz paleontologije, u kojem autor Karl A. ZITTEL klasificira dotad poznate životinjske fosile po uzoru na zoološki sustav, te ga smatramo začetnikom paleontološke sistematike.

Binarna nomenklatura

Paralelno s razvojem moderne klasifikacije, pokazala se potreba za ujednačenim načinom davanja imena pojedinim grupama organizama (**taksonima**). Švedski prirodoslovac Carl LINNÉ (LINNAEUS) u osamnaestom je stoljeću popisao 4236 do tada poznatih životinja i dao im internacionalne nazive podrijetlom iz latinskog, grčkog ili drugih jezika, no latinizirane. Osnovna taksonomska kategorija u biologiji i paleontologiji, **vrsta** , od tog se časa označava **binarnom nomenklaturom** tako, da prva riječ, imenica, označava pripadnost višoj taksonomskoj kategoriji, **rodu**, dok druga riječ, pridjev ili imenica, označava vrstu. U znanstvenim se radovima imenu vrste obavezno dodaje i ime autora, koji je vrstu prvi put opisao, npr. *Arca noae* LINNÉ, naina lađica ili kunjka. Jednom dano ime vrste ostaje vrijediti i u slučaju kasnijih promjena i dopuna (tzv. **pravilo prioriteta**), no u slučaju pribrajanja vrste novome rodu ime prvog autora se stavlja u zagradu.



Sl. 29. Dvije vrste školjkaša lađica iz Jadrana (iz RIEDL, 1983).

A. *Arca noae* LINNÉ

B. *Barbatia barbata* (LINNÉ), koju je autor prvi put opisao pod imenom *Arca barbata*.

Međunarodna pravila od 1901.g. nadalje zahtijevaju da se kod opisa nove vrste izaberu tipski primjerci, na kojima se osobito dobro vide svojstva vrste. Takvi se primjerci nazivaju **holotipovi**, a moraju se čuvati u specijaliziranim ustanovama, obično muzejima, u zaštićenim, metalnim ormarima i sigurnim prostorijama. Većina se hrvatskih holotipova nalazi u podrumskim depoima Hrvatskog prirodoslovnog muzeja u Zagrebu. Za vrste kojima autor nije izabrao holotip, određuje se naknadno **lektotip**, a u slučaju da se tipski primjerak uz sve mjere opreza uništi ili izgubi, bira se novi tip - **neotip**.

Prvobitnom pravilniku naknadno je dodana preporuka da se, pri opisu nove taksonomske kategorije, priloži fotografija holotipa (crtež u starijim radovima). Autor zatim navodi podrijetlo imena (**derivatio nominis**), nalazište tipskog primjerka (**locus typicus**), starost i osobine sloja u kojem je holotip nađen (**stratum typicum**), osnovna obilježja novog taksona (**diagnosis**), te zatim opširan opis, koji sadrži mjerenja i usporedbu sa sličnim i srodnim taksonima (sl. 31).

Nomenklatura pravila nude razne mogućnosti pri odabiru imena vrste. Neke će od tih mogućnosti vrijediti samo za biološke taksone, dok ćemo neke druge koristiti i u paleontologiji. Tako će biolog u nazivu nekih vrsta spomenuti boju (npr. crveni koralj - *Corallium rubrum* (LINNÉ)), dok se boja na fosilnim ostacima gotovo nikad ne sačuva. Međutim, svaki će prirodoslovac rado posegnuti za pridjevom koji opisuje oblik ili veličinu organizma (puž "pelikanova noga" - *Aporrhais pes-pelecani* LINNÉ, riba velika kirnja *Serranus gigas* (BRÜNN)). Biolozi mogu vrstu nazvati i po načinu života. Tako je LINNÉ ubušenog školjkaša, prstaca nazvao kamenoždercem (*Lithophaga lithophaga*). Paleontolozi će se, međutim, češće poslužiti geografskim pojmom - lokacijom nalazišta (srdelica iz Podsusedskog Dolja - *Clupea doljeana* GORJANOVIĆ-KRAMBERGER). Često se u imenima fosilnih i recentnih vrsta pojavljuju imena zaslužnih istraživača, pa su i našim poznatim geolozima i paleontolozima posvećena imena rodova i vrsta nekih fosila (školjkaš *Gorjanovicia*, posvećen D. GORJANOVIĆU-KRAMBERGERU; alga *Herakella* po akademiku, profesoru Milanu

HERAKU, *Kochanskyella* po pok. profesorici, akademkinji Vandi KOCHANSKY-DEVIDÉ, te mnogi drugi). Pravilnik dopušta i uporabu bilo kojeg slovčanog sklopa, koji se daje latinizirati, a ne mora nužno imati neko značenje. Takva se imena daju u onom slučaju, kad postoji veliki broj vrsta unutar jednog roda, te više ne možemo primijeniti ranije ponuđene mogućnosti.

Corallium rubrum (LINNÉ)

= crveni koralj



Aporrhais pes-pelecani LINNÉ

= puž "pelikanova" noga



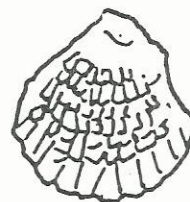
Lithophaga lithophaga (LINNÉ)

= prstac



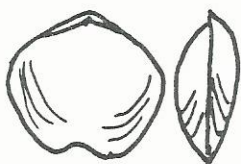
Ostrea adriatica LAMARCK

= jadranska oštriga



Phalacrocorax aristotelis LINNÉ

= kormoran



Cincta goca SUČIĆ-PROTIĆ

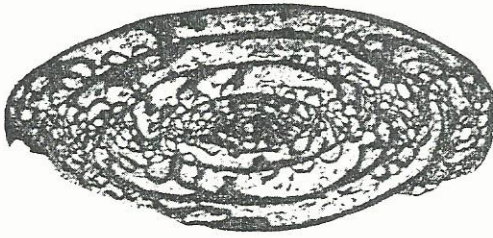
= vrsta ramenonošca

SI.30. Neki primjeri odabira imena vrsta u biologiji i paleontologiji (orig.).

Izvorno pisana imena rodova i vrsta ne smiju se sklanjati, te ih upotrebljavamo samo u nominativu. Dopušteno je sklanjati fonetski pisane nazive, koji se pišu malim početnim slovom (npr.: "Među foraminiferama roda *Nummulites* vrlo je izražena razlika u veličini između A i B generacije").

Paleontolog će ponekad upotrijebiti kraticu sp. (u starijim radovima sp. indet.) nakon imena roda. Kratica potječe od latinskog naziva *species indeterminabilis*, a primjenjujemo je u slučajevima kad ne možemo odrediti vrstu, no sigurni smo kojem rodu pripada nađeni primjerak.

U literaturi se još susreću kratice cf. i aff., koje se umeću između imena roda i imena vrste (*Conger* cf. *croatica* BRUSINA, *Chlamys* aff. *elegans* (ANDRZEJOWSKI)). Kratica cf. potječe od latinske riječi confer, te označava sličnost s naznačenom vrstom, za razliku od kratice aff. (lat. affinis), koja znači da je opisani takson srodan nekoj poznatoj vrsti.



Pseudoschwagerina velebitica n. sp.

Tab. VI, fig. 2-8.

Derivatio nominis: velebiticus = velebitski, prema planini Velebit u jugozapadnoj Hrvatskoj.

Holotypus je primjerak br. 525, tab. VI, fig. 2.

Locus typicus: Ispod Medačkog kuka, SE od Gospića u Lici u južnoj Hrvatskoj. Pojedinačno se može naći i na lokalitetu Popov Panj i na Staništu kod Malog Kraja.

Stratum typicum: Srednji ratendorfski slojevi, donji perm. Dolazi i u gornjim ratendorfskim naslagama, ali rjeđe.

Dijagnoza: Srednje velika, duguljasto elipsoidna pseudošvagerina polaganog, jednolikog prirasta zavoja i spiroteke, prilično jako boranih sepata.

Kućica je produljeno elipsoidna oblika, zaobljenih polova. Srednje je velika: duga 6,5–7, rijetko do 8 mm. Dimenzije nekoliko primjeraka su ove: $6,4 \times 3$; $6,4 \times 3,6$; $7 \times 3,5$; $7,8 \times 4$; $8 \times 4,3$ mm. L/D je 1,65–2,13, najčešće ispod 2. Broj zavoja je 5,5 do 6,5. Juvenarij se sastoji od 2,5 do 3 zavoja. Prvi je zavoj kuglast s već naglašenim polovima, iduća dva fuziformna, a ostali elipsoidni. Razmjerno je najviše produljen 3. zavoj, što se vidi iz omjera duljine i širine pojedinih zavoja. Razlika u brzini prirasta nakon 3. zavoja je prilična, prijelaz je brz, ali nije u skoku. Zavoji odraslog stadija su podjednake širine, a zadnji zavoj je samo neznatno uži. U aksijalnom presjeku se vidi, da zavoji teku paralelno, razmak u polovima je jednak kao i drugdje.

Spiroteka je osrednje debljine, postepeno odebljava. Dosta je nemirna, vrlo je krhka, sklona zaraslinama i patološkim izražajima. Najobičnija debljina stijenke predzadnje polovice zavoja je 0,09–0,11 mm.

Anteteka je dosta tanja, tek su septi juvenarija razmjerno debeli. Septi su jako borani u polovima, kao i u vanjskim zavojima malim naborima uz donji rub. U medijalnoj regiji nabori prestaju. Septalne pore su sitne i guste. Tunnel je uzak, srednje visok, prema vanjskim zavojima se širi i postaje sve niži. Home su dobro razvijene u prva tri zavoja, kržljave i isprekidane perzistiraju do zadnje polovice zavoja. Prolokulum je pravilan, kuglast i udubljen na mjestu otvora.

	L/2			D/2			L/D		
	525	526	563	525	526	563	525	526	563
0	0,065	0,065	0,09	0,065	0,065	0,09	1	1	1
1	0,2	0,17	0,35	0,14	0,13	0,16	1,42	1,3	2,18
2	0,41	0,49	0,65	0,26	0,2	0,28	1,57	2,45	2,31
3	0,92	0,88	1,29	0,45	0,33	0,5	2,04	2,66	2,58
4	1,61	1,51	2,01	0,85	0,65	1,01	1,89	2,32	1,99
5	2,31	2,1	2,97	1,23	1,06	1,42	1,87	1,98	2,09
6	3,15	2,7	3,5	1,6	1,5	1,8	1,96	1,8	1,94
7		(1/2) 3,08			1,91			1,61	

	Broj sepata		D/2		Debljina spiroteke				
	535	536	535	536	525	526	563	535	536
0	—	—	0,06	0,07	0,01	—	0,022	0,015	0,016
1	10	12	0,17	0,147	0,012	0,015	0,016	0,011	0,015
2	13	15	0,29	0,24	0,025	0,026	—	0,03	0,023
3	15	17	0,54	0,39	0,036	0,035	0,036	0,048	0,041
4	17	17	1,02	0,77	0,064	0,034	0,061	0,053	0,063
5	21	17	1,5	1,13	0,084	0,075	0,084	0,096	0,078
6	34	25	1,9	1,54	0,091	0,088	0,097	0,104	0,102
7	14	(1/2) 21		1,85		0,078		0,071	—

Produljeno elipsoidnim oblikom izdvaja se velebitska vrsta od svih srodnih eurazijskih pseudošvagerina, koji su sve više ili manje naduveno fuziformne ili su pak kuglaste.

Od američkih vrsta opisanoj je slična *P. dallmusa* THOMPSON & MILLER, osobito njezina produljena forma, koju autori stavljaju u tu vrstu uz znak pitanja (THOMPSON & MILLER 1949, tab. I, fig. 2, 3). *P. dallmusa* je dosta veća, a tipična je više fuziformna.

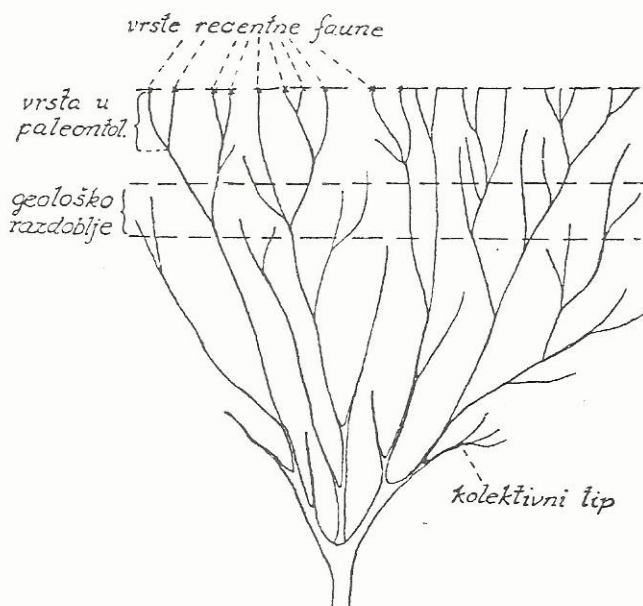
Sl. 31. Fotografija holotipa i izvorni opis nove vrste foraminifere *Pseudoschwagerina velebitica* (iz KOCHANESKY-DEVIDÉ, 1959).

Ponekad ćemo u praksi naići na tzv. trinarne nazive (npr. *Chondrodonta joannae joannae* SCHUBERT ili *Chondrodonta joannae elongata* SCHUBERT. Trodijelno se ime daje kategoriji nižoj od vrste, **podvrsti**. U starijim se knjigama redovito susreće kratica var., koja može značiti podvrstu, ali i varijetet (pr. *Chondrodonta joannae* SCHUBERT var. *elongata*).

Kod opisa vrste, ispod imena taksona redovito se navodi sinonimijska lista, s pregledom ranijih nalaza istog taksona, uz naznaku godine izdanja, broja stranice, table i slike. Paleontolog pri tom nastoji pribaviti i izvorni rad, u kojem se nalazi fotografija i originalni opis holotipa.

Vrsta u paleontologiji

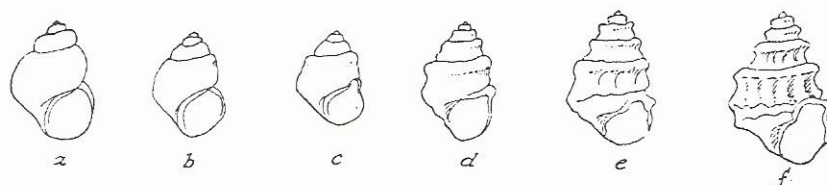
Uz brojne sličnosti, nužno je spomenuti osnovnu razliku između pojma vrste u biologiji i paleontologiji. Dok biolozi promatraju vrstu kao fiksnu kategoriju na određenom stupnju razvoja, paleontolog se ponekad u stijenama susreće s dokazima o postupnom nastanku nove vrste, kroz proces **specijacije**, te vrsta za njega ima i vremensku dimenziju (sl. 32).



Sl.32. Vrsta u biologiji i paleontologiji (preuzeto iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964).

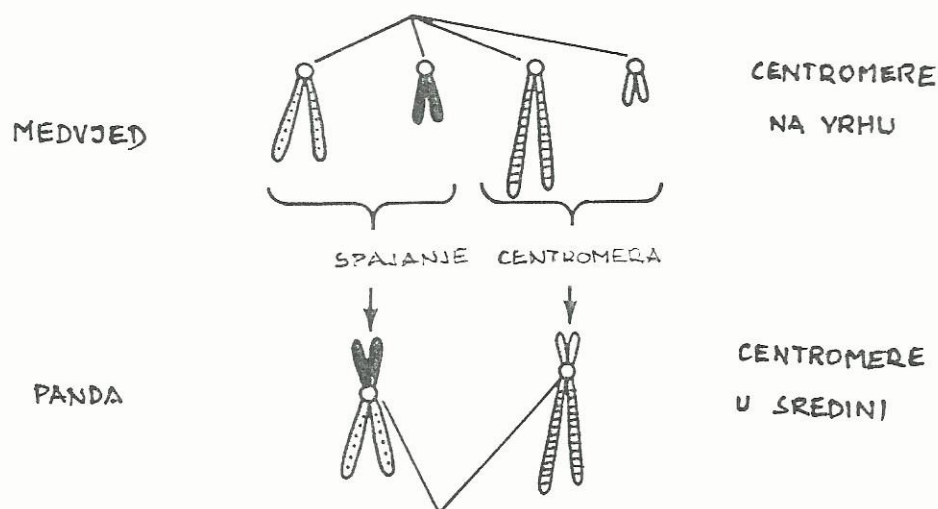
Niz fosilnih nalaza u stijeni, koji dokumentiraju postupan prijelaz iz jedne vrste u drugu, nazivamo **razvojni** ili **filogenetski niz**. Među prirodoslovcima dobro su poznati razvojni nizovi konja i rilaša (sl.182), a slični su nalazi zabilježeni i među fosilnim beskralješnjacima. Jedan od prvih razvojnih nizova u svijetu opisao je bečki profesor NEUMAYR na

zbirci fosilnih puževa roda *Viviparus* (ranije *Paludina*) iz naše Slavonije (sl.33). Danas neki paleontolozi osporavaju ovaj razvojni niz, te smatraju da je riječ o lokalnim varijacijama u različitim okolišima.



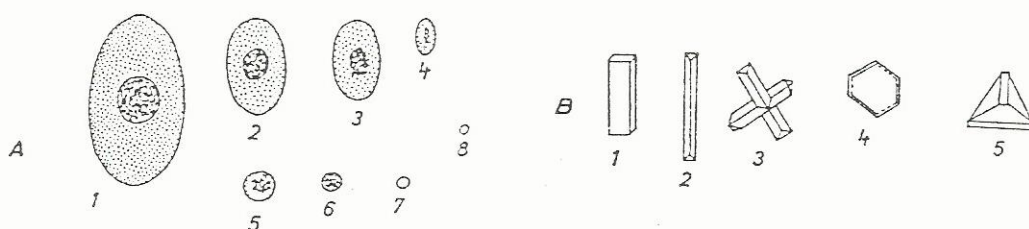
Sl. 33. Razvojni niz viviparida od vrste *V. neumayri* do *V. hoernesii* (preuzeto iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964).

Definicija vrste u biologiji zasniva se na sposobnosti jedinki da se međusobno razmnožavaju, te da imaju plodno potomstvo. Srodne se vrste (npr. konj i magarac) mogu međusobno križati, no njihovo će potomstvo biti neplodno (mazga, mula). Razvoj novih metoda i tehnika, osobito onih, koje su nam omogućile pogled u mikrosvijet, proširilo je mogućnosti definiranja vrste. Najtočniji zapis o osobinama vrste nalazi se u genima svake jedinke, a broj i građa kromosoma stalni su za pojedinu vrstu. Suvremena znanost o evoluciji, kao i moderna biološka sistematika, temelje se na razlikama u građi DNA. Što su te razlike manje, organizmi su srodniji (sl. 34).



Sl. 34. Srodnost između pande (*Ailuropoda*) i medvjeda (*Ursus*) očituje se u pojavi fuzije "medvjedih" kromosoma (iz HOPSON & WESSELS, 1990).

Broj i veličina stanice također su karakteristični za vrstu. Pri tom veličina stanice u višestaničnih organizama nema nikakve veze s veličinom cijelog tijela (sl. 35 A). Sastav izlučina i krvnog seruma, a osobito izgled crvenih krvnih stanica i kristala hemoglobina (sl. 35 A,B), karakteristični su za životinjske vrste, pa i za čovjeka. Znamo da se na analizi krvi zasniva čitav niz kriminalističkih istraživanja.



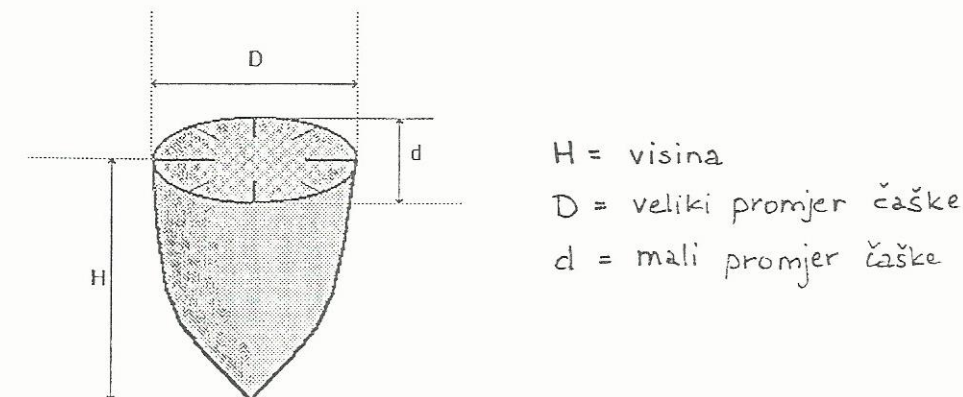
Sl.35. Crvene krvne stanice (A) i kristali hemoglobina (B) u različitim životinja (iz MATONIČKIN, 1994).

- A. 1. čovječja ribica, 2. daždvenjak, 3. žaba, 4. vrabac, 5. slon, 6. čovjek, 7. koza, 8. moškavac.
B. 1. čovjek, 2. pas, 3. govedo, 4. vjeverica, 5. zamorčić.

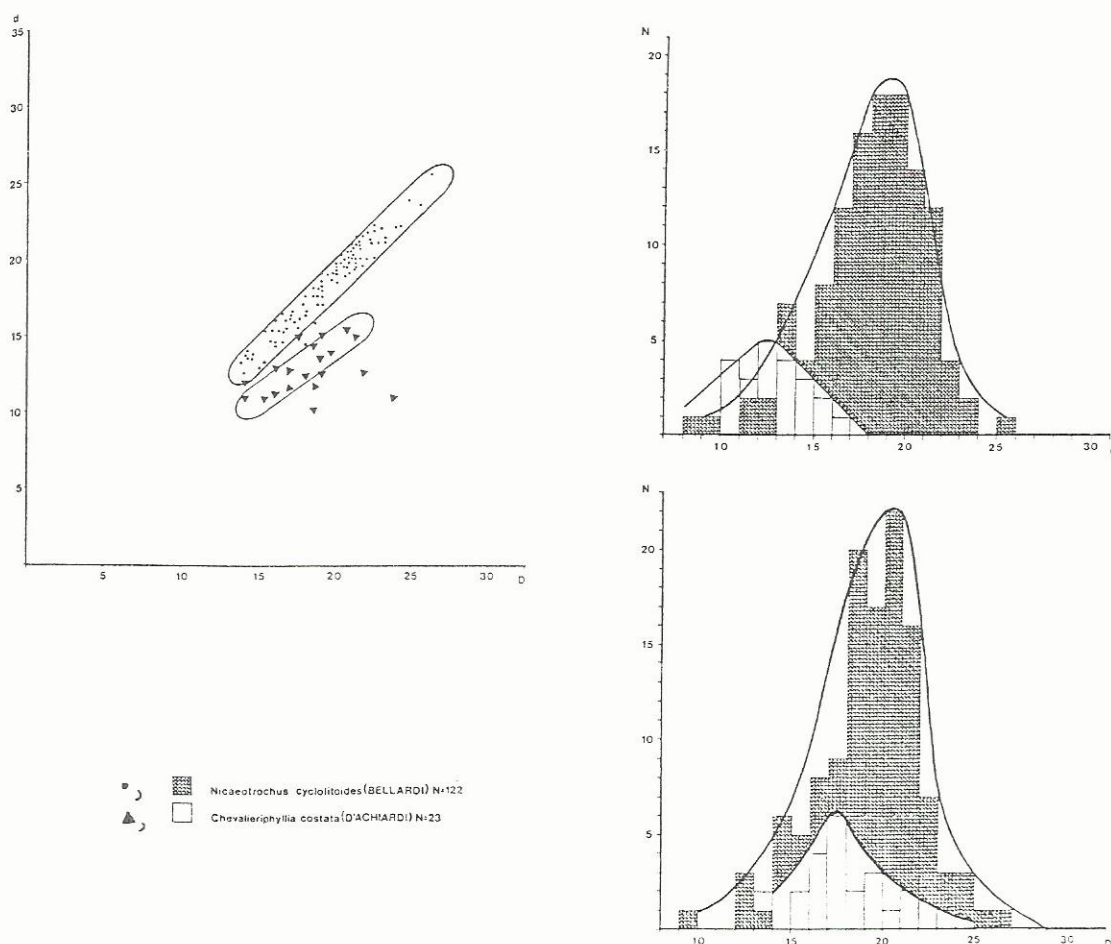
Građa bjelančevina još je jedan od dodatnih kriterija pri odredbi vrsta u biologiji.

Nažalost, u paleontologiji se vrlo rijetko sačuvaju organski dijelovi tijela (sjetimo se procesa konzervacije), te se paleontološke odredbe najčešće temelje samo na morfologiji skeleta. Nalazi mekog tkiva i krvi (npr. u zatku nekih kukaca iz jantara) omogućuju do jesne mjere i primjenu bioloških kriterija, a i fabula famoznog Jurskog parka M. Crichtona zasniva se na rekonstrukciji DNA iz dinosaurske krvi, također iz jantarnih zamki. Nažalost, fosilni ostaci organskog tkiva vezani su pretežito uz mlađa geološka razdoblja, dok su u starijim sedimentima rijetki, a genski materijal znatno oštećen i nepodesan za rekonstrukciju. Dosadašnja istraživanja srodnosti na bazi građe DNA uvelike se poklapaju s klasičnim metodama, temeljenim isključivo na morfološkoj sličnosti.

U novije se vrijeme u paleontološkoj sistematici sve češće primjenjuju tzv. **biometrijska istraživanja**. Statističkom obradom što većeg broja primjeraka jedne vrste nastoji se matematički odrediti granica među vrstama, na temelju različitih mjerljivih parametara (npr. duljina, širina, visina skeleta, vršni i drugi kutevi i slično) (sl.36,37).



Sl. 36. Mjereni parametri za koralje samce (iz PRLJ-ŠIMIĆ, 1994).



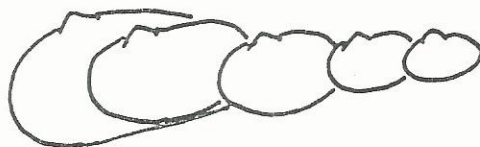
Sl. 37. Raspršeni (disperzijski) dijagram koji prikazuje odnos velikog i malog promjera čaške (A) i histogrami (B) za vrste solitarnih koralja *Nicaeotrochus cyclolitoides* i *Chevalieriphyllia costata* iz eocena Hrvatske (iz PRLJ-ŠIMIĆ, 1994). N = broj nađenih primjeraka.

Prigodom određivanja vrste, paleontolog može upasti u čitav splet zamki, koje mogu dovesti do krivih rezultata. Nabrojiti ćemo neke od najčešćih poteškoća:

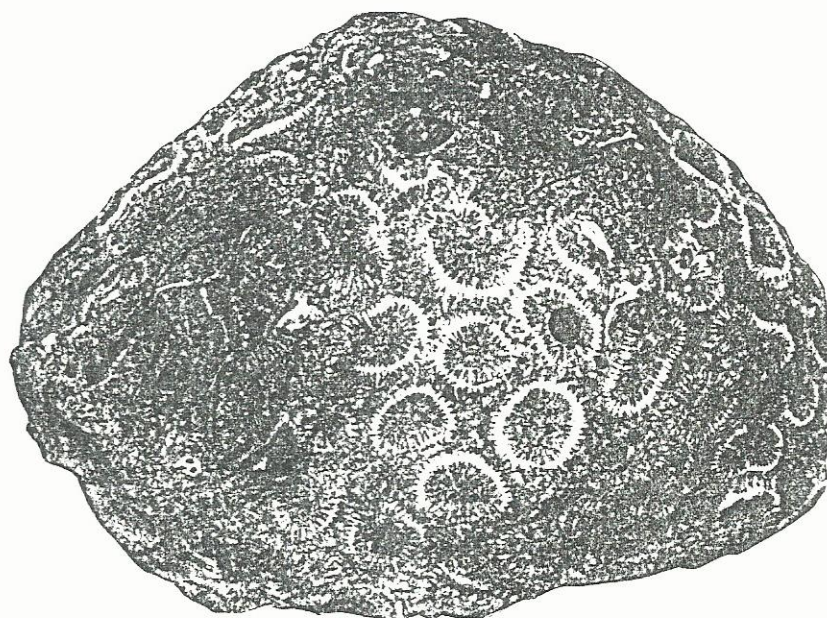
- varijabilnost oblika

Mnogi živi organizmi pokazuju izrazitu varijabilnost oblika, koji često ovisi o životnim uvjetima. Ta je pojava osobito česta u vodenih beskraljješnjaka, gdje je veličina ljuštore ili kućice ovisna o količini raspoloživog materijala za gradnju, ali i o drugim uvjetima, te će se u nepovoljnim sredinama redovito naći sitni, kržljavi primjerci (sl. 38). Jedinke u nekim koraljnim kolonijama poprimaju različit izgled, ovisno o položaju unutar kolonije, pa će primjerci jače izloženi djelovanju valova biti masivniji i s pojačanim skeletnim dijelovima, a jedinke koje nisu imale mjesta za neometani razvoj, poprimaju nepravilan oblik. 3).

kad nekih je kolonija varijabilnost jedinki obilježje vrste (sl.39).



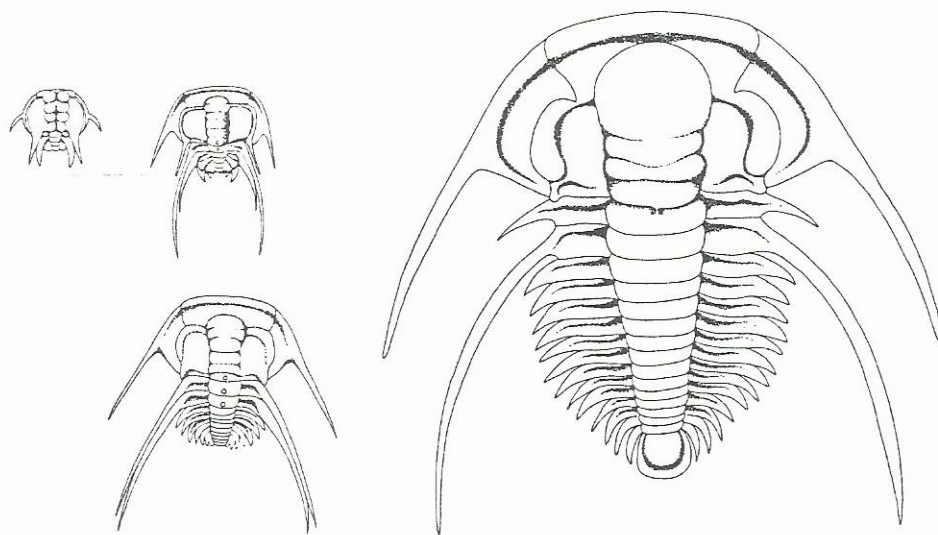
Sl.38. Različiti oblici obične bezupke (iz MATONIČKIN, 1991).



Sl. 39. Eocenski kolonijski koralj *Montastrea inaequalis* dobio je ime po nejednakim presjecima čaški jedinki unutar kolonije. Primjerak iz okolice Drniša, x 1.5 (iz PRLJ-ŠIMIĆ, 1994).

- ontogenetske varijacije

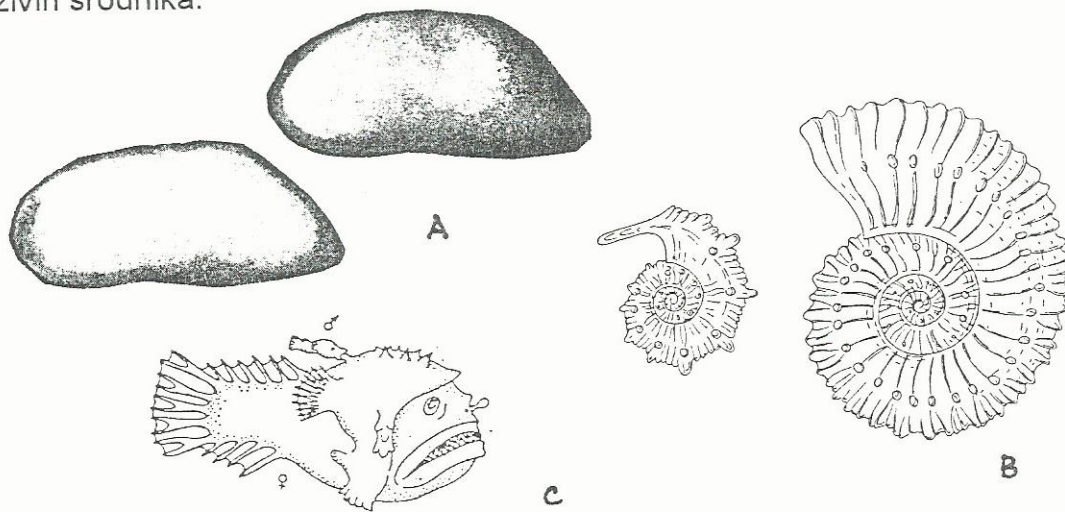
Mnoga živa bića od začetka do uginuća drastično mijenjaju svoj oblik, a ponekad i način života. Tako mnogi sjedilački morski organizmi u "ranom djetinjstvu" (juvenilna faza) imaju planktonske ili nektonske larve (sl. 40). Osobito izraženu preobrazbu imaju člankonošci, među kojima se ističu kukci, a poznata je i preobrazba vodozemaca (od punoglavca do žabe). Ponekad su morfološke razlike između juvenilnih i adultnih (odraslih) jedinki tako velike, da ih paleontolog lako može smatrati različitim vrstama.



Sl.40. Četiri stadija u razvoju jedinke trilobita *Paradoxides*. Tijekom ontogenije radikalno se mijenja izgled postojećih skeletnih dijelova, te se ugrađuju novi elementi. Ličinka trilobita (**protaspis**) razvijala se iz jaja. Prvo se formirao štit glave, zatim se repni štit, a na kraju se umeću trupni segmenti (preuzeto iz RAUP & STANLEY, 1971).

- spolni dimorfizam

Životinje i biljke često su razdvojenih spolova. Ako je razlika u izgledu između muških i ženskih jedinki dobro izražena, takvu pojavu nazivamo spolni dimorfizam. Takve su razlike vidljive u jednostavnih beskralješnjaka (sl. 41 A,B), no i u najnaprednijih kralješnjaka (sl. 41 C), a paleontologu mogu predstavljati problem ako nađeni fosili nemaju živih srodnika.

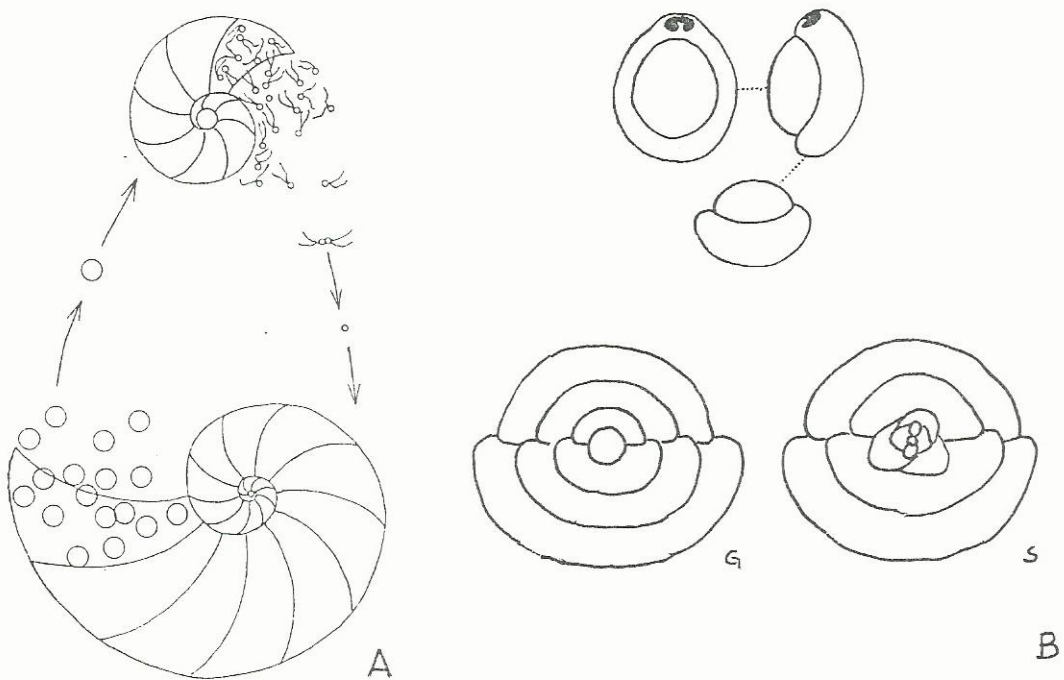


Sl.41. Primjeri spolnog dimorfizma među različitim životinjskim skupinama.
 A. Račić *Candona* (*Pontoniella*) *croatica* SOKAČ. muška (lijevo) i ženska (desno) ljušturica iz panona Medvednice, x 50 (iz SOKAČ, 1972).
 B. Muška (lijevo) i ženska (desno) kućica jurskog amonita *Kosmoceras*, x 0.5 (iz ZIEGLER, 1983).
 C. Mužjak i ženka jedne dubokomorske ribe (iz MATONIČKIN, 1991).

- izmjena generacija

U rasplodu živih bića izmjenjuju se ponekad spolna i nespolna generacija. U viših biljaka (stablašica) drvenasto stablo predstavlja nespolnu generaciju (**sporofit**), dok se spolna generacija (**gametofit**) tijekom filogenije izrazito reducira. U mahovina je gametofit samostalna zelena biljka, dok je sporofit (štapić s tobočcem u kojem nastaju spore) bez klorofila i time ovisan o gametofitu. Stabla golosjemenjača i kritosjemenjača nespolna su generacija, a gametofit prestaje biti samostalna biljka, te se razvija i oplođuje u krošnji (sl. 74, 84, 92).

Sličnu pojavu uočavamo među praživotinjama, foraminiferama. U njihovu se rasplodu izmjenjuju najmanje dvije generacije. Nespolnim rasplodom nastaju velike početne komorice (**prolokulus**) iz kojih raste kućica makrosferične (megalosferične) generacije (**gamont**). Ova pak, proizvodi muške i ženske rasplodne stanice. Nakon uspješnog stapanja (**zigota**) nastaje sitna početna komorica nove, mikrosferične generacije (**shizont**) (sl. 42 A). Jedinke nastale spolnim rasplodom katkad tijekom ontogenije pokazuju svojstva svojih predaka (sl. 42 B).

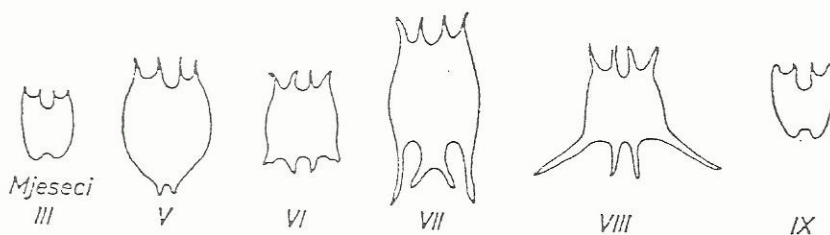


Sl. 42. A. Shema rasploda foraminifera s izmjenom generacija (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964).

B. Shematizirani prikaz gamonta (G) i shizonta (S) porculanske foraminifere *Pyrgo*, koja je česta u miocenu, a danas u velikom broju živi u Sjevernom moru. Početne klijetke mikrosferične generacije rastu isprva u pet smjerova, kao u njihovog pretka, roda *Quinqueloculina*, zatim u tri, pa u dva smjera. Makrosferična generacija od samog početka raste u dva smjera (prema KOCHANSKY-DEVIDÉ, nadopunjeno).

- sezonske promjene

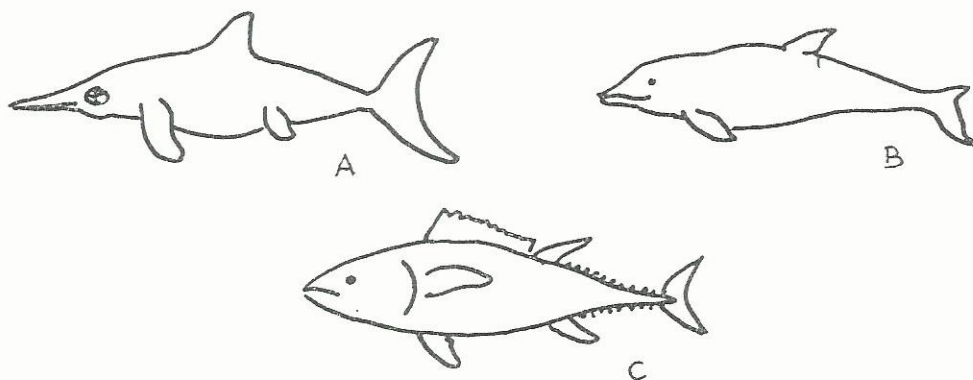
Različite skupine životinja mijenjaju se tijekom godine, ovisno o sezoni. Ptice i sisavci mijenjaju perje, odnosno dlaku, koja se razlikuje u kvaliteti, a ponekad i u boji, te nije rijedak slučaj da životinje koje žive u području dugotrajnih zima tijekom sniježnog razdoblja imaju bijelu boju perja i dlake, kako bi se što bolje stopile s krajolikom. Promjene boje neće nam ostati zapisane u fosilnim nalazima, no neki primitivni beskralješnjaci tijekom godine mijenjaju i oblik (sl.43), koji bi nam mogao ostaviti trag u sedimentima.



Sl. 43. Sezonske promjene (ciklomorfoze) na oklopu kolnjaka *Brachionus calyciflorus*. Rimskim su brojevima označeni mjeseci u godini (iz MATONIČKIN, 1991).

- konvergencija

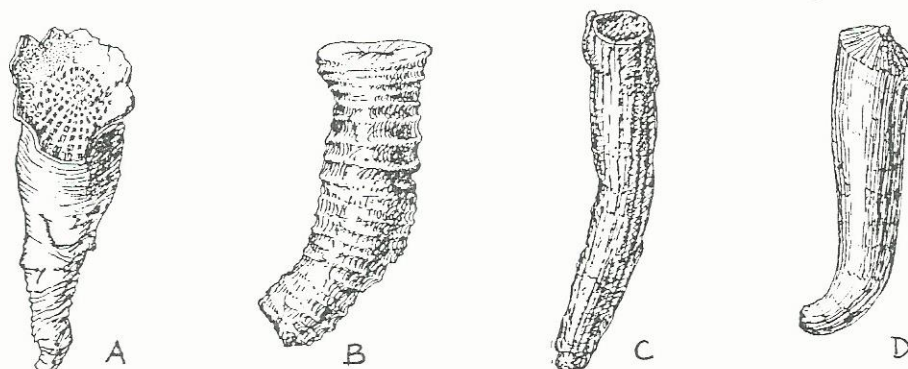
Konvergencija je pojava postizanja morfološke sličnosti u nesrodnih organizama, koji se prilagođavaju sličnim životnim uvjetima. Od davnine je poznato da torpedni oblik tijela nemaju samo ribe, već i drugi dobri plivači, vodeni sisavci (npr. dupini), te morski gmazovi ihtiosauroi iz geološke prošlosti (sl.44).



Sl. 44. Hidrodinamski oblik tijela u dobrim plivača (dijelom po KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964):

- A. morski gmaz ihtiosaur iz doba jure,
- B. riba koštunjača, tuna,
- C. morski sisavac, dupin.

Stanovnici uzburkanih, grebenskih okoliša, često imaju oblik skeleta sličan koraljnoj čaški, mada mogu pripadati različitim skupinama beskralješnjaka (sl.45).



Sl. 45. Konvergentni oblik grebenskih beskralješnjaka:

A. ramenonožac *Richthofenia*; B. koralj samac *Palaeosmilia*; C. pahiodontni školjkaš *Hippurites*; D. grebenski rak *Pyrgoma* (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964).

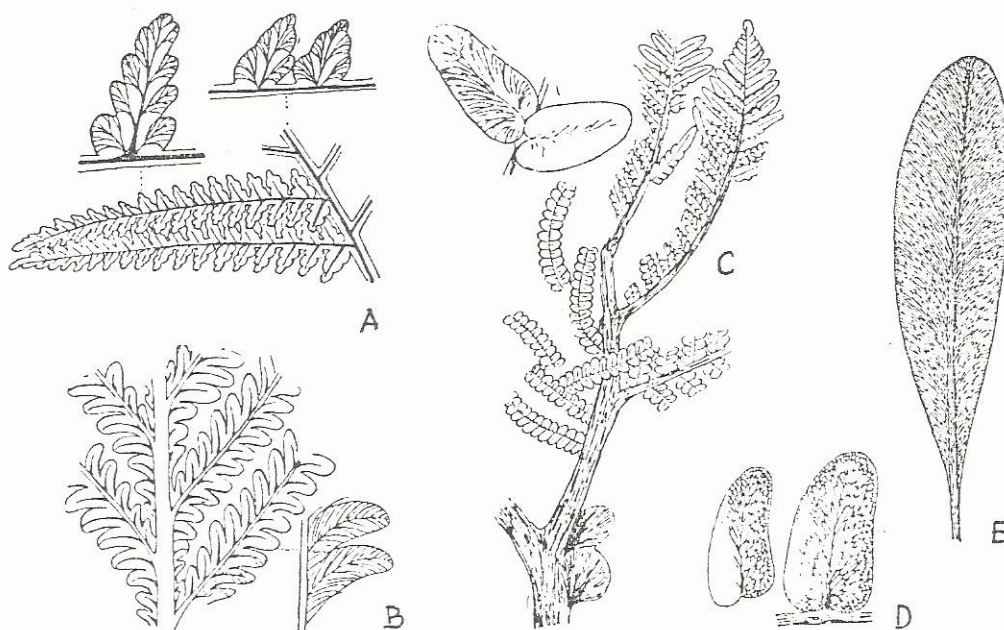
- specijacija

Napomenuli smo već da vrsta u paleontologiji uz ostale osobine ima i vremensku dimenziju. Neke se vrste u slijedu sedimenata pojavljuju iznenada, no nije rijedak slučaj da među fosilima možemo pratiti razvojni niz koji predstavlja postupni prijelaz iz jedne vrste u drugu (sl. 33). Obzirom da na fosile ne možemo primijeniti temeljnu definiciju vrste (vidi str.27), odabir stadija, koji će predstavljati novi takson u razvojnem nizu zasnovan je na slobodnoj procjeni paleontologa.

- fragmentiranost fosilnih ostataka

Jedan od najvećih problema s kojim se paleontolog susreće tijekom svog rada je fragmentiranost fosilnih ostataka. Ovaj je problem osobito prisutan u paleobotanici, te istraživanju fosilnih vertebrata.

Rasčlanjenost vertebratnih skeleta posljedica je tafonomskih procesa (djelovanje predatora, strvinara, postmortalni transport). Kopnene biljke imaju pak malu šansu da se fosiliziraju. Njihovi ostaci obično se sačuvaju u slatkim i slanim priobalnim močvarama, kamo će upasti lišće, sjemenke, polomljene grane i ponekad srušena stabla. Zbog masovnog sezonskog opadanja, te mogućeg transporta do medija pogodnog za fosilizaciju, u stijenama najčešće nalazimo fosilizirane listove. Često se događa, osobito kod vrlo starih fosila, koji nemaju živih srodnika, da paleobotaničar ne uspije rekonstruirati cijelu biljku, te se tada primjenjuje umjetna sistematika, u kojoj pojedini dijelovi biljke dobivaju binarna imena, kao da je riječ o cjelovitom fosilu (sl. 46).



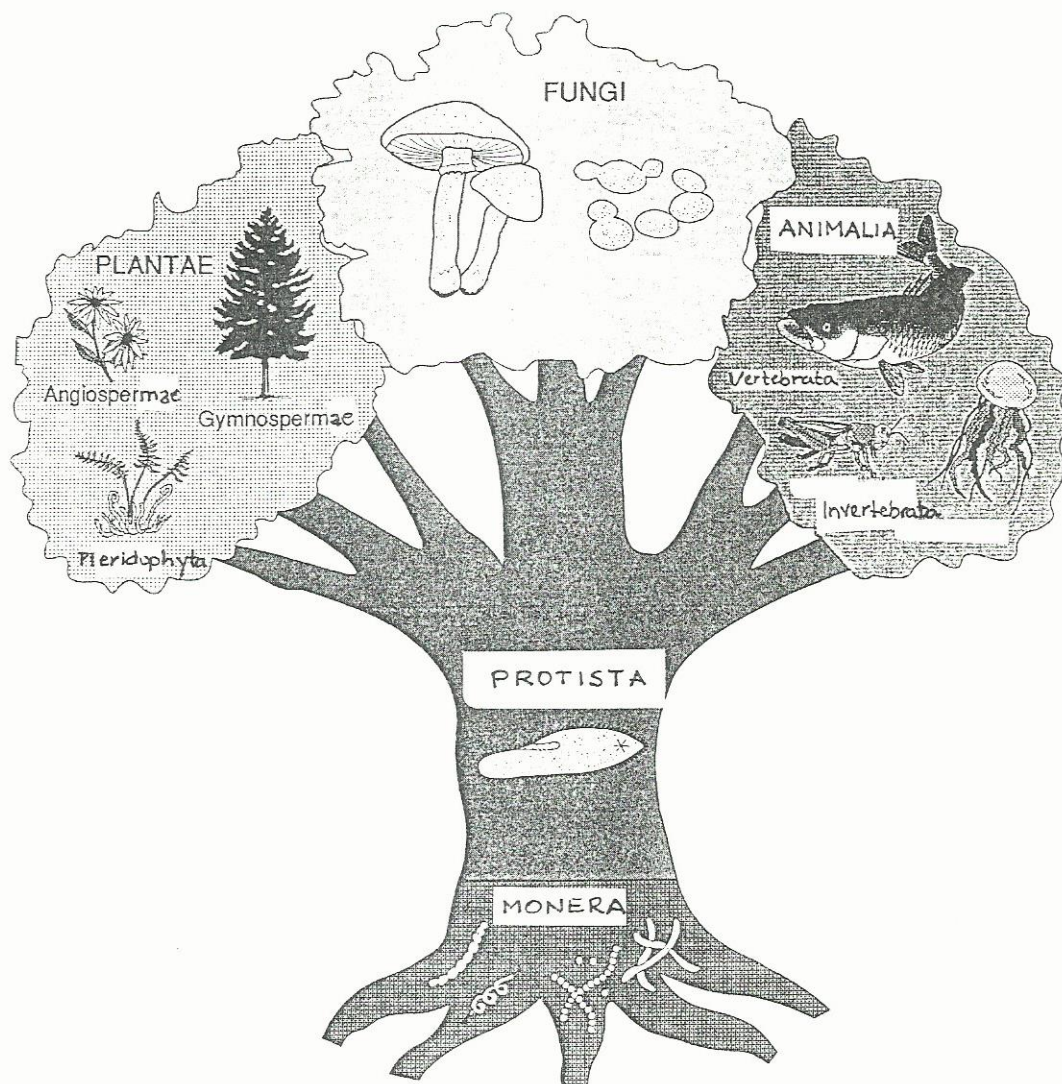
SI.46. Umjetni rodovi bazirani na obliku lista. Neki od ovih listova (*Pecopteris*) nađeni su na stablima papratnjača i sjemenjača, dok su drugi isključivo vezani uz stabla primitivnih sjemenjača (iz HERAK, 1963).
A. *Pecopteris*; B. *Neuropteris*; C. *Callipteris*; D. *Neuropteris*; E. *Linopteris*
F. *Glossopteris*.

Ovakva je sistematika dovedena gotovo do savršenstva u razmjerno mladoj paleontološkoj disciplini, **paleopalnologiji**, koja se bavi istraživanjem peludnih zrna i spora, gdje su zrna razvrstana prema morfologiji u vrlo složen sustav umjetnih taksonomskih kategorija (tablica I).

Više taksonomske kategorije

Da bi se uveo red u ogroman broj poznatih životinjskih i biljnih vrsta, organizmi se grupiraju prema srodnosti u više kategorije. Sve do sredine 20.st. u biologiji i paleontologiji koristila se dvodijelna osnovna podjela na životinjsko i biljno carstvo, temeljena na načinu pribavljanja hrane. Ovakva se podjela pokazala nespretnom, osobito za jednostavne organizme, te je biolog WHITTAKER 1969 g. predložio novu temeljnu podjelu prema građi stanice u supercarstva (**superregnum**). Pri tom razlikuje organizme u čijoj stanici nema formirane jezgre, već je jezgreni materijal raspršen u protoplazmi (**Prokaryota**), te organizme sa staničnom jezgrom (**Eukaryota**). Broj carstava (**regnum**) povećan je na pet, među kojima carstvo **Monera** obuhvaća sve organizme s prokariotnim stanicama, dok se eukariotni organizmi mogu podijeliti u četiri carstva. Carstvo **Protista**, objedinjuje jednostanične autotrofne i heterotrofne organizme, ishodišne za razvoj svih višestaničnih bića,

koja se sad dijele u tri carstva **Plantae** (više biljke), **Fungi** (gljive i lišajevi), te **Animalia** (višestanične životinje) (sl.47).



Sl.47. Razvojno stablo prema WHITTAKER-u (iz HOPSON & WESSELS, 1990).

Podjela na kategorije između carstva i vrste u paleozoologiji i paleobotanici nije posve jednaka, a u paleontologiji se pojavljuju i specijalne, umjetne podjele, tamo, gdje nije moguće primijeniti prirodnu sistematiku. Pojedine kategorije obilježavaju se i propisanim nastavcima. Tako je nastavak **-idae** obvezan za kategoriju porodice (**Familia**), npr. **Hominidae** (ljudi), **Canidae** (psi), **Felidae** (mačke) i sl. Kategorije i propisani nastavci prikazani su na tablici I.

Taksonomska kategorija:	FLORA	SPORE I POLEN	FAUNA
CARSTVO	PLANTAE	PLANTAE	ANIMALIA
POTCARSTVO	SUBREGNUM: Cormophyta	SUBREGNUM: Cormophyta	SUBREGNUM: Eumetazoa
TIP ORGANIZACIJE/ STABLO	PHYLUM: Trachaeophyta	PHYLUM: Trachaeophyta	PHYLUM: Amelia
ODJELJAK/ KOLJENO	DIVISIO: Spermatophyta	ANTETURMA: Pollenites	CLADUS: Mollusca
RAZRED	CLASSIS: Gymnospermae	TURMA: Saccites	CLASSIS: Gastropoda
RED	ORDO: Coniferales	SUBTURMA: Disaccites	ORDO: Pulmonata
PORODICA	FAMILIA: Pinidae	INFRATURMA: Podocarpoiditi	FAMILIA: Lymnaeidae
ROD	GENUS: <i>Pinus</i>	FORM-GENUS: <i>Platysaccus</i>	GENUS: <i>Radix</i>
PORODICA	SPECIES: <i>Pinus sylvestris</i>	FORM-SPECIES: <i>Platysaccus papilionis</i>	SPECIES: <i>Radix croatica</i>

Tablica I. Usporedna tablica taksonomskih kategorija u paleozoologiji, paleobotanici i paleopalinologiji. Ispod naziva taksona su obvezni nastavci, koji se upotrebljavaju za određenu kategoriju (orig.).

Superregnum: PROKARYOTA
Regnum: MONERA

Obuhvaća jednostanične organizme koji nemaju formiranu jezgru, a razmnožavaju se staničnom diobom.

I odjeljak: Schyzophyta, bakterije

Schyzophyta predstavljaju najniži oblik biljne organizacije. Njihove stanice žive pojedinačno ili povezane u cenobije, razmnožavaju se jednostavnom diobom, a pigmenti za fotosintezu raspršeni su u citoplazmi.

Danas živi oko 1600 vrsta, s neobično velikim brojem jedinki, u svim okolišima na Zemlji. Izrazito su otporne prema svim vanjskim utjecajima, a u optimalnim uvjetima im je brzina diobe tako velika, da u roku od 24 sata od jedne jedinke može nastati više milijardi potomaka. Većina bakterija živi heterotrofno, saprofitski ili parazitski, no ima i autotrofnih, koje proizvode hranu procesima fotosinteze ili kemosinteze.

Fosilne bakterije prvi put je otkrio 1879.g. van Tieghem prilikom studija korijenja karbonskih biljaka, a najstariji ostaci potječu iz Australije (3.5 milijardi godina).

Pri tvorbi sedimenata važnu ulogu imaju sljedeće bakterije:

Bakterije nafte žive u vodi naftonosnog sloja, ponekad i na dubini od 2500 m ispod površine zemlje, pa se čak vjeruje da je riječ o "živim fosilima" iz vremena postanka nafte, ponekad čak iz paleozoika. Uloga ovih bakterija sastoji se u razaranju molekula masnih kiselina, a konačni produkt ovog biokemijskog procesa su ugljikovodici.

Fosfatne bakterije pretežito pripadaju rodu *Micrococcus*, nađu se u svim fosfatima, te se vjeruje da imaju važnu ulogu u njihovoj sintezi. Poznato je da iz vode uzimaju i koncentriraju fosforu kiselinu.

Željezne bakterije otkrivene su u željeznim onkoidima prekambrija (sl.48), silura, devona i jure uz pomoć infracrvenih zraka. Danas potiču taloženje željeznog hidroksida iz otopine željeznog karbonata.



Sl.48. Filamenti slični današnjim željeznim bakterijama iz prekambrijskih stijena Kanade, starih 2 milijarde godina (iz STEWART, 1990).

Sumporne bakterije danas žive u vodama bogatim sumporovodikom, izazivaju njegovu oksidaciju, a nastali sumpor taloži se u organizmu.

Vapnenačke bakterije sudjeluju u taloženju kalcij karbonata iz vodene otopine, te pospješuju postanak sedre.

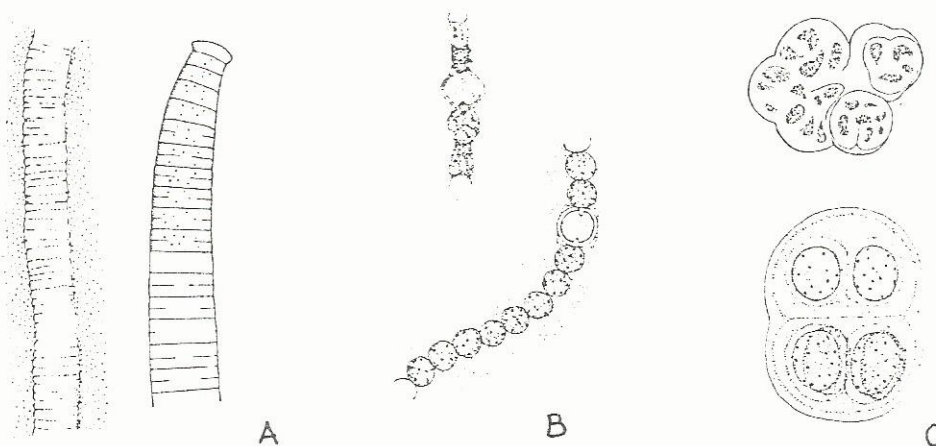
Dolomitne bakterije pojavljuju se u gnijezdima dolomitnih kristala u metamorfnim stijenama, te su vjerojatno sudjelovale u njihovu postanku.

Ugljene bakterije otkrio je Renault na fosilnom korijenju sačuvanom u ugljenima, te zaključio da su sudjelovale u tvorbi ugljena (iz HERAK, 1963).

II odjeljak: Cyanophyceae, modrozeleni alge, cijanobakterije

Cyanophyceae su pretežito modrozeleni, sitne jednostanične kuglaste ili nitaste alge primitivne organizacije stanice, bez prave jezgre i formiranih kromatofora. Razmnožavaju se isključivo vegetativno, živahnim diobom stanica, dok je spolni rasplod nepoznat. Danas živi oko 2000 vrsta na čitavoj površini Zemlje, najčešće kao galertaste mase ili fine nitaste prevlake, češće u slatkim nego u slanim vodama, a pojavljuju se i u termama, temperature do 75° C. Mogu živjeti i u vlažnom tlu, te na stijenama i kori drveća, a nađene su u svim klimatskim pojasevima, sve do Arktika i Antarktika. U slatkoj vodi sudjeluju pri stvaranju sedre (travertina), dok u međuplimnoj zoni toplih mora stvaraju laminirane prevlake - stromatolite i kuglaste koncentrične tvorevine - onkoide (sl. 50). U sistematici cijanobakterija koriste se ponekad umjetni taksoni, prema obliku laminirane prevlake, koja u nekih današnjih onkoida može nastati zajedničkim djelovanjem čak tridesetak različitih taksona. Jedna od takvih "vrsta", *Sphaerocodium bornemanni*, česta je u trijaskim naslagama Hrvatske.

Cijanobakterije su se pojavile prije tri milijarde godina, te su tijekom čitavog prekambrija bile dominantna skupina na Zemlji. Zanimljivo je da su maksimum razvoja dosegle prije dvije milijarde godina, a zatim se njihova morfologija i način života nisu mijenjali sve do danas, te se smatraju **perzistentnim** ili **konzervativnim** oblicima (sl. 49 A,B,C). Jedan od razloga stagnacije u evolutivnom procesu je nespolni rasplod, koji smanjuje mogućnost pojave novih taksona. Kao prvi fotosintetski organizmi, cijanofiti su promijenili sastav prvobitne reduktivne atmosfere i omogućili nagli procvat faune početkom fanerozoika.



Sl.49. A. Prekambrijska *Animikiea* i recentna *Oscillatoria*,
 B. Kolonijska *Archaeonema* iz prekambrija i današnja *Anabaena*
 C. Ordovicijska *Gloeocapsomorpha* i recentna *Gloeocapsa*
 (iz STEWART, 1990).

Neke su cijanobakterije odigrale važnu ulogu u tvorbi gorivih sedimenata - kaustobiolita. U Estoniji se kao gorivo koristi bituminozni sediment - kukerzit ordovicijske starosti, nastao od alge *Gloeocapsomorpha* (sl. 49 C).



Sl. 50. Tvorevine cijanobakterija (iz STEWART, 1990):
A. stromatoliti iz starijeg prekambrija Južne Afrike,
B. onkoidi iz kambrija okolice New Yorka.

Superregnum EUKARYOTA

Obuhvaća sve organizme koji imaju formiranu staničnu jezgru, a razvili su se od autotrofnih prokariotnih predaka prije milijardu godina. Pojava višestanične građe u kombinaciji sa spolnim rasplodom proizvela je cijeli niz novih oblika, koji su bili podložni prirodnom odabiru. Uz autotrofnu prehranu razvio se i heterotrofni način života, a pojavili su se i prvi eukariotni razlagači.

Regnum PROTISTA, praživi

I. Phylum: PROTOPHYTA, prabiljke

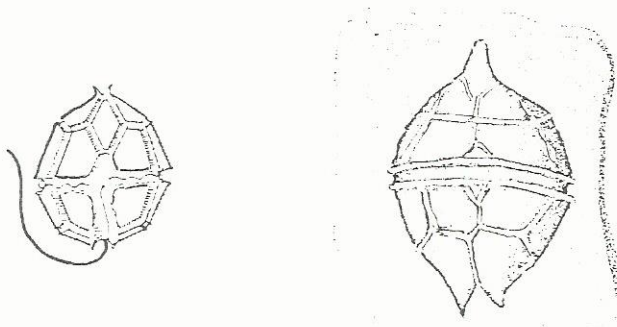
Tijekom starijeg paleozoika pojavile su se u vodama na Zemlji različite skupine jednostaničnih organizama s formiranom jezgrom. Neki među njima uz biljna posjeduju i neka životinjska svojstva, te se mogu kretati pomoću bičeva, ili čak konzumirati gotovu hranu

Pyrrophyta, dinoflagelati

Jednostanične alge, koje gotovo uvijek žive pojedinačno. Imaju dva biča, te sadrže žućkastosmeđe do crvenkaste kromatofore. Sadrže klorofil a, rjeđe c, β - karotin i razne ksantofile. Kao proizvod fotosinteze nastaju ulje, škrob i poliglukani. Većinom žive u morima kao fitoplankton, te često imaju nastavke za lebdenje (sl.51 A). U slatkoj su vodi vrlo rijetke. Neke vrste uzrokuju noćno svjetlucanje mora (*Noctiluca miliaris*, *Peridinium* i dr.). Neke peridinije izlučuju toksine, koji mogu izazvati masovni pomor riba, a čini se da je bogata zbirka oligocenskih riba iz Rumunjske primjer upravo takvog trovanja. Neke vrste žive kao simbionti u koraljima, spužvama ili školjkašima, a ima i parazitskih taksona. Oklop ovih algi načinjen je od celuloze, te se samo iznimno mogu fosilno sačuvati, najčešće u kremenim sedimentima.

Pojavili su se u siluru, a česti su u kredi i tercijaru.

Neki im paleontolozi pribrajaju i tzv. **akritarhe**, ciste koje se nađu u stijenama kasnog prekambrija i starijeg paleozoika.



Sl. 51. Recentni *Peridinium*, x 600 (iz MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978) i fosilni nalaz iz doba krede (iz STEWART, 1990), x 400.

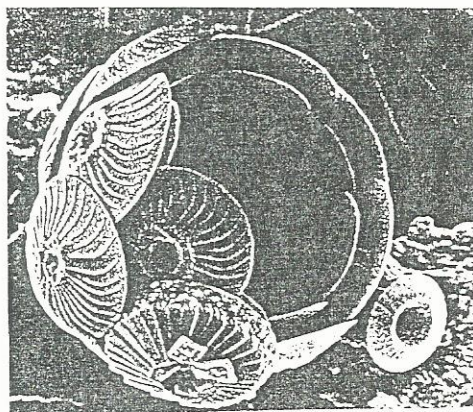
Chrysophyta, zlatnosmeđe alge

Skupina obuhvaća pretežito jednostanične zlatnosmeđe do smeđe alge koje sadrže klorofil a i c, alfa- karotin i različite ksantofile. Kao rezervni materijal taloži se hrizolaminarin i ulje. Žive pojedinačno ili u kolonijama. Neki su nepoketni, dok neki mogu plivati. Razmnožavaju se spolno i nesporno.

Familija **Coccolithophoridae** obuhvaća jednostanične organizme koji proizvode kalcificirane kuglaste skelete (kokosfere, rabdosfere), složene od pločica kokolita ili štapića rabdolita (sl. 2 B, sl. 52). Žive kao plankton, a pokreću se bičevima.

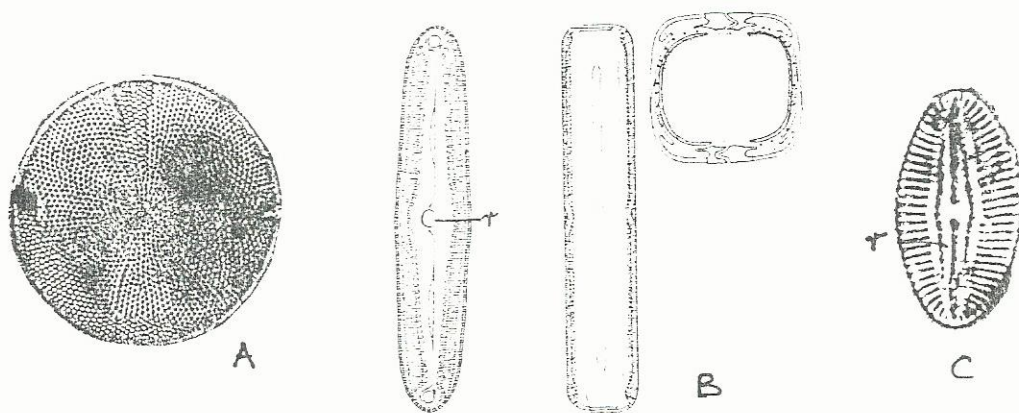
Vrlo su sitne, često manje od stotinke milimetra. Danas žive kao plankton, najviše u tropskim morima, a ima i slatkovodnih taksona. Nakon smrti oklopi se raspadnu u sastavne dijelove i padaju na dno, gdje se miješaju sa skeletima drugih uginulih planktonskih organizama, npr. globigerina. Nesigurni fosilni nalazi potječu već iz starijeg paleozoika, no sigurno su utvrđeni u jurskim sedimentima, dok su osobito česti u doba krede i tercijara. U tim se

razdobljima stratigrafska podjela dijelom zasniva na tzv. **nanozonama**, koje dobivaju ime po provodnim vrstama kokolitoforidaceja.



Sl.52. Oštećena kokosfera, x 2500 (foto J. Benić).

Skupina **Bacillariophyceae (Diatomeae)** ima silicificirane skelete načinjene iz dva dijela, koji se slažu kao kutija (**epiteka**) i poklopac (**hipoteka**) (sl.53 B). Obje polovice kućice nazivaju se frustule, a formiraju se unutar vanjske plazmatske membrane. Bočni dijelovi skeleta (**pojas**) mogu biti složene građe. U nas ih nazivaju alge kremenjašice. Jednostanične su i najčešće žive zasebno, mada ima i kolonijskih oblika. Najčešće su duge od 0.002 do 0.3 mm, mada ponekad mogu narasti do 1.5 mm. Imaju formiranu jezgru i kromatofore. Većina se hrani autotrofno, no ima i heterotrofnih. Razlikuju se kućice s radijalnom simetrijom, Centrales (sl.53 A) i kućice s bilateralnom simetrijom, Pennales (sl.53 B,C).



Sl. 53. Recentne i fosilne frustule dijatomeja:

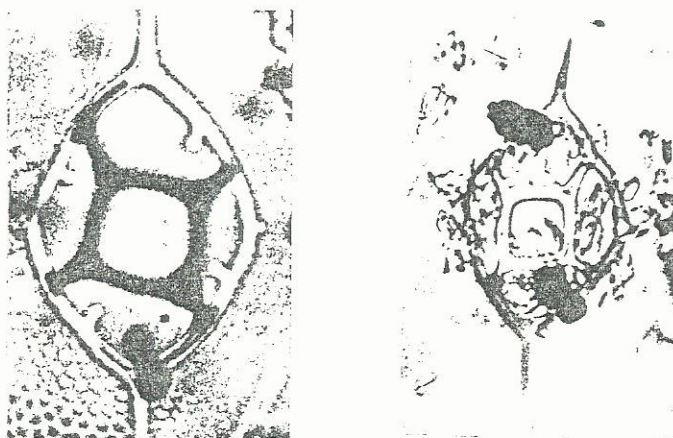
- A. Centrica *Coscinodiscus rothii* iz sarmata Markuševca, x 500 (iz GALOVIĆ, 1998).
- B. Recentna penata *Pinnularia viridis*, odozgo, u uzdužnom i poprečnom presjeku, oko 400 x (iz MÄGDEFRAU-EHRENDORFER, 1978).
- C. *Diploneis subovalis* iz sarmata Markuševca, s jasno visljivom rafom (r), x 700 (iz GALOVIĆ, 1998).

Žive u slanoj, slatkoj i brakičnoj vodi i u vlažnom tlu do 1.5 m dubine. Radijalno simetrične kućice češće su u marinskim, a bilateralno simetrične kućice u slatkovodnim okolišima. Neke dijatomeje lebde u gornjem vodenom sloju, do dubine od 40 do 80 m. Lebdenje im omogućuju ulje i plinovi, koji su produkt fotosinteze. Planktonske su vrste često eurihaline. Dijatomeje koje žive na dnu najčešće su pokretljive, no ima i sesilnih. Češće biraju muljevita dna i hladniju vodu. Pokretne vrste imaju žlijeb duž kućice, *rafu*. Većina današnjih taksona živi kao plankton na pučini hladnih mora, gdje se na dubini od 4000 do 6000 m gomilaju kućice uginulih primjeraka, tvoreći dijatomejski mulj, koji u svom sastavu ima oko 95 % kućica dijatomeja. Debljina takvih naslaga može iznositi od nekoliko metara, do tisuću metara.

Sigurni nalazi fosilnih dijatomeja potječu iz doba jure, mada se i za neke fosilne paleozojske alge vjeruje da pripadaju ovoj skupini. Nagliji razvoj doživjele su u kredi, a dijatomejski sedimenti česti su u tercijaru i kvartaru (u vrijeme interglacijala). Centrice, kod kojih postoje spermatozoidi s bičem, filogenetski su starije od penata. U sjevernoj Hrvatskoj dijatomejski sedimenti česti su u doba sarmata, te se i u Medvednici mogu naći listićavi bijeli lapori, koji često sadrže dobro sačuvane ostatke kopnene flore i bogatu faunu fosilnih ribica. Smatra se da su dijatomeje sudjelovale i u postanku nafte.

Poznato je sedamdesetak fosilnih rodova, od kojih veliki broj živi i danas. Stoga dijatomeje nisu dobri provodni fosili. U nekim današnjim slatkovodnim jezerima (npr. Ohridsko jezero) zadržale su se tercijarne vrste, kao živi fosili. Te je dijatomeje istraživao A. Jurilj.

Skupina **Silicoflagellatae** obuhvaća sitne planktonske organizme, koji imaju smeđe kromatofore, a pokreću se bičevima. Žive pojedinačno, isključivo u morskoj vodi, a skelet im je načinjen od šupljih kremenih stupića (sl.54). Poznati su od krede do danas, a česti su u tercijarnim sedimentima, zajedno s dijatomejama, od kojih se razlikuju bržom evolucijom, te su dobri provodni fosili.



Sl. 54. *Distephanus schauinslandii* iz sarmata Markuševca, x 700 (iz GALOVIĆ, 1998).

PROKARYOTA			
1. Carstvo: MONERA			
Podcarstvo: BACTERIA			
Podcarstvo: CYANOPHYTA			
EUKARYOTA			
2.Carstvo: PROTISTA			
Podcarstvo: PROTOPHYTA :	Pyrrophyta Chrysophyta		
Podcarstvo: PROTOZOA:	Flagellata Rhizopoda Ciliata		
3. Carstvo: FUNGI			
4. Carstvo: PLANTAE			
Podcarstvo: THALOPHYTA :	Rhodophyta Phaeophyta Chlorophyta		
Podcarstvo: CORMOPHYTA:	Bryophyta Pteridophyta Spermatophyta	TRACHAEO-PHYTA	
5. Carstvo: ANIMALIA			
Podcarstvo: PARAZOA:	Porifera Archaeocytha		
Podcarstvo: EUMETAZOA:	AYERTEBRATA Cnidaria Mollusca Annelida Arthropoda Bryozoa Echinodermata Stomochordata	AMERIA	COELENTERATA
		POLYMERIA	PROTOSTOMIA
		OLIGOMERIA	DEUTEROSTOMIA
	VERTebrATA Agnatha Pisces Amphibia Reptilia Aves Mammalia	CHORDONIA	

Tablica 11. Prirodni sustav organizama (po različitim autorima, pojednostavljeno).

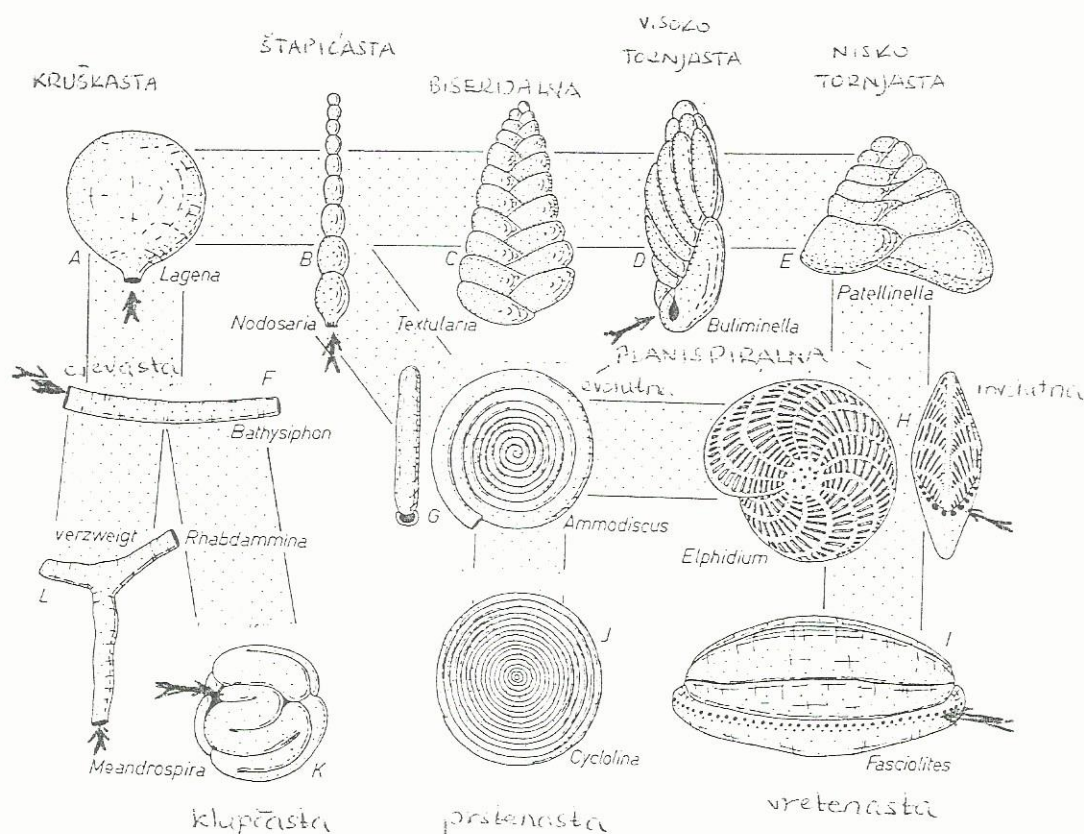
II. Phylum: PROTOZOA, praživotinje

Praživotinje su jednostanični organizmi koji konzumiraju gotovu organsku hranu. Za paleontologiju su važne skupine koje izlučuju mineralni skelet, koji može biti od kalcij-karbonata ili kremena, a to su foraminifere i radiolarije (korjenonošci), te kalpionelide (trepetljikaši).

I. clodus RHIZOPODA, Korjenonošci

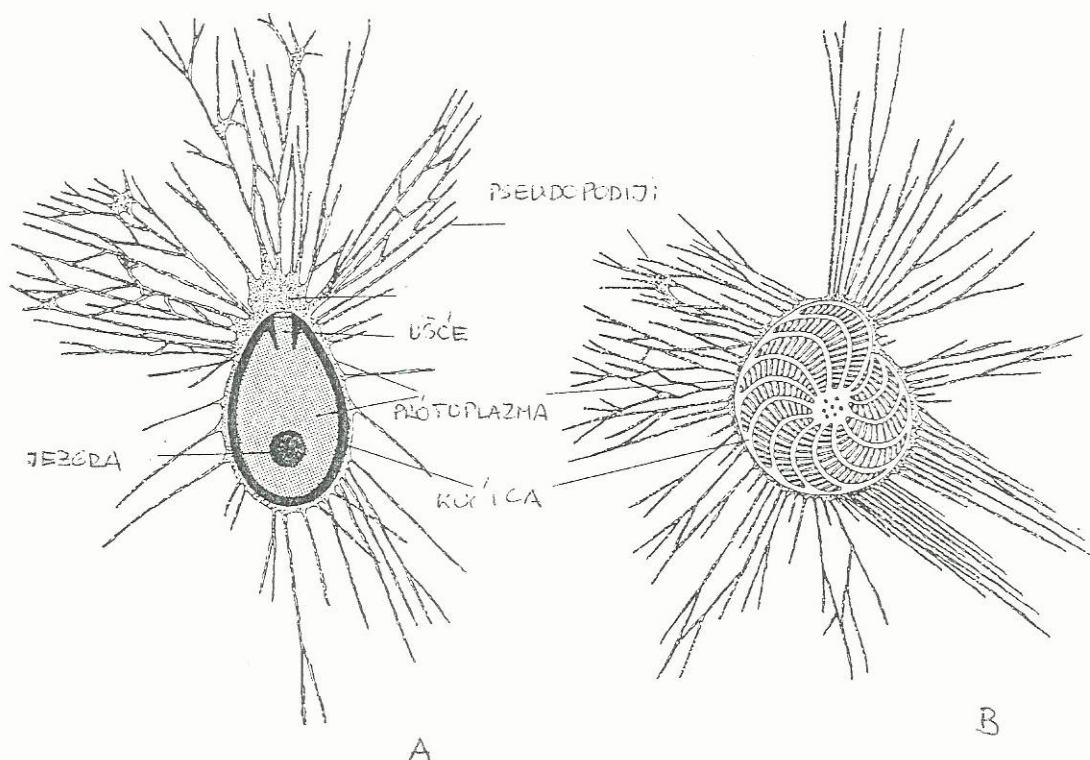
1. razred: FORAMINIFERIDA

Foraminifere obuhvaćaju veliki broj različitih heterotrofnih protista s anastomozirajućim **pseudopodijima** (lažnim nožicama). Kućice im mogu biti različitog oblika, ovisno o načinu života (kuglaste, štapičaste, planispiralne, trohospiralne), s raznolikim ušćima (sl. 55), a mogu se sastojati od jedne komorice (**monotalamične**), ili od većeg broja komorica (**politalamične**) (sl. 56). Početna komorica naziva se **prolokulus**, a komorice su međusobno odijeljene pregraticama ili septima, koji su izbušeni za prolaz protoplazme.



Sl. 55 Različiti oblici kućica foraminifera. Ušća su označena strelicom. (Iz ZIEGLER, 1983).

Promjer kućice foraminifera varira od 0.02 mm do 15 cm, te ih, zbog razlike u načinu prepariranja i promatranja, dijelimo na **mikroforaminifere** (manje od 2 mm) i **makroforaminifere** (veće od 2 mm u promjeru). Velike foraminifere redovito imaju u stanici veći broj jezgara. Mikroforaminifere se najčešće cijele vade iz sedimenta metodom muljenja ili šlemanja i promatraju u reflektiranom svjetlu na binokularnoj lupi ili stereomikroskopu, dok se makroforaminifere, zbog složene unutarnje građe, izučavaju u orijentiranim presjecima (sl. 42), koji se dobivaju različitim metodama preparacije u prolaznom (izbrusci, acetatne folije) ili reflektiranom (nabrusci) svjetlu. Protoplazma ispunjava kućicu, no izlazi i izvan skeleta kroz ušće, a ponekad i kroz dodatne otvore na skeletu (sl. 56).

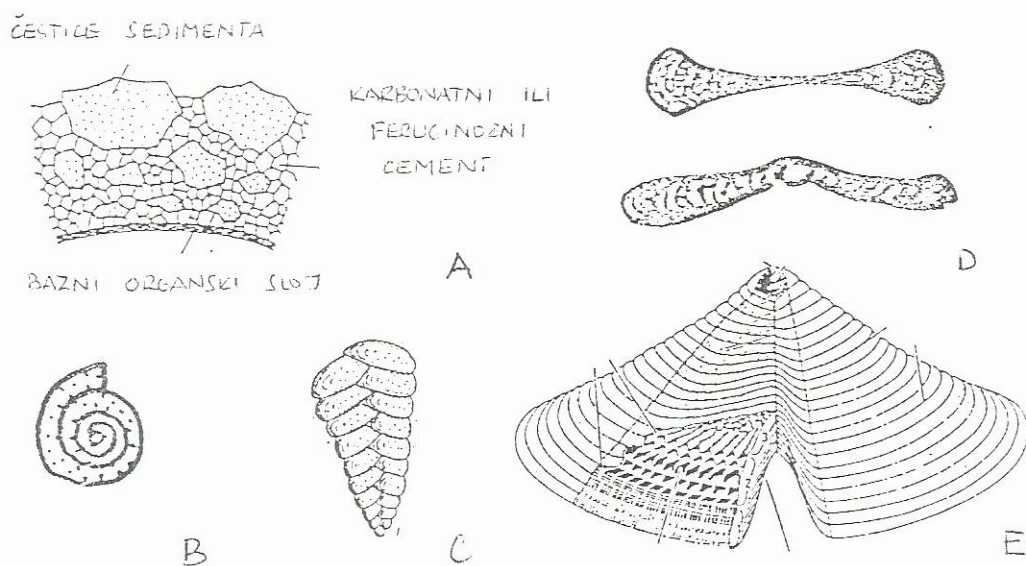


Sl. 56. Monotalamična *Allogromia* (A) i politalamični *Elphidium* (Iz ZIEGLER, 1983).

U rasplodu foraminifera izmjenjuju sa najmanje dvije generacije (sl. 42 A). Mikrosferična generacija, koja je nastala spolnim rasplodom, ponekad u juvenilnim zavojima pokazuje primitivne osobine svojih predaka (sl. 42 B).

Stijenka kućice ili **teka** može biti izgrađena od različitog materijala. Najprimitivnije foraminifere (**Allogromiina**) izgrađuju stijenke od organskog materijala, **tektina**. Poznate su od kambrija, no zbog nježne se kućice rijetko fosiliziraju. Danas žive u slatkoj vodi.

Tijekom evolucije foraminifere su isprva stekle sposobnost da sljepljuju kućice od okolnog materijala (**Textulariina**). Neke od njih pri tom redovito biraju istu vrstu materijala i veličinu zrna (npr. mogu sljepljivati kućice od frustula uginulih dijatomeja), dok druge koriste grubi, nesortirani materijal, ovisno o uvjetima u okolišu. Za ovakve stijenske kažemo da su **aglutinirane**. Oblik kućice može biti vrlo različit, ponekad s više generacija različitih pregradaka (sl. 57 E), a neke imaju i jasno izraženu razliku između generacija (sl. 57 D). Fosilno su poznate od kambrija, a danas su indikator nešto dubljih marinskih okoliša (sl. 61). Sve aglutinirane foraminifere žive kao bentos. Neke su među njima konzervativne (*Ammodiscus*, *Textularia*), no ima i provodnih fosila (*Orbitolina*, *Orbitopsella*). Aglutinirane foraminifere nađu se u Hrvatskoj u stijenama različite starosti, od paleozoika do miocena. Osobito su vrijedni nalazi jurskih i krednih provodnih vrsta (GUŠIĆ, 1975, VELIĆ & SOKAČ, 1978), a izmjenu generacija u orbitopsele (sl. 57 D) prva je uočila V. KOCHANSKY-DEVIDÉ (1956) u jurskim vapnencima s izvora potoka Plitvice.

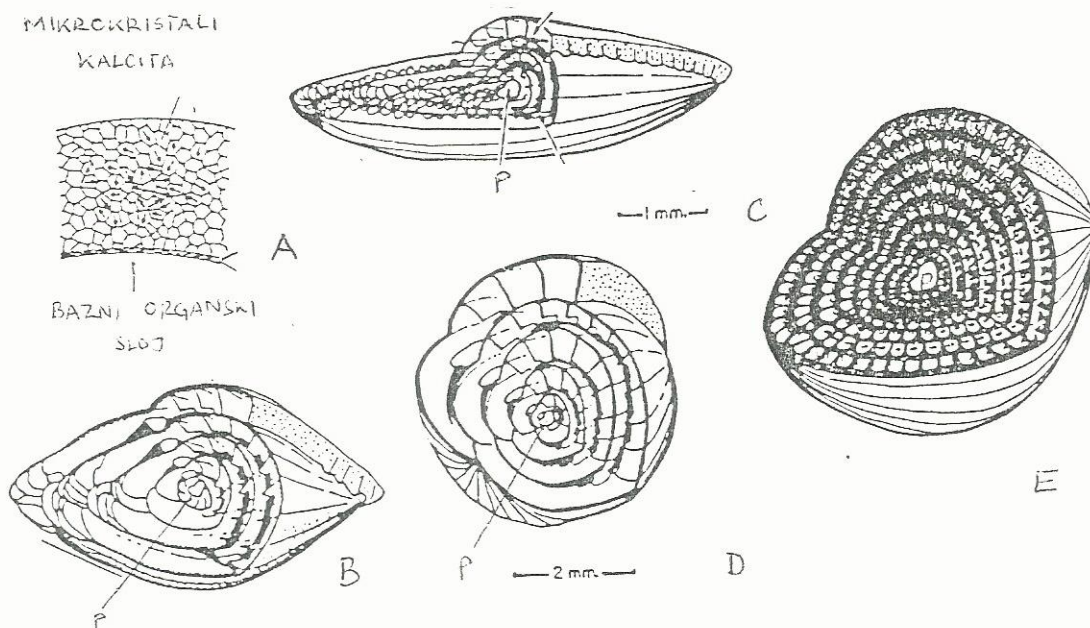


Sl. 57. Textulariina (po različitim autorima, modificirano).

- A. Građa stijenke, B. *Ammodiscus* (od silura do danas), C. *Textularia* (od perma do danas), D. Mikrosferična (gore) i megalosferična generacija vrste *Orbitopsella praecursor* (osni presjeci) iz jure Plitvice, E. Kapičasta kućica roda *Orbitolina* sa složenim sustavom unutarnjih pregradaka.

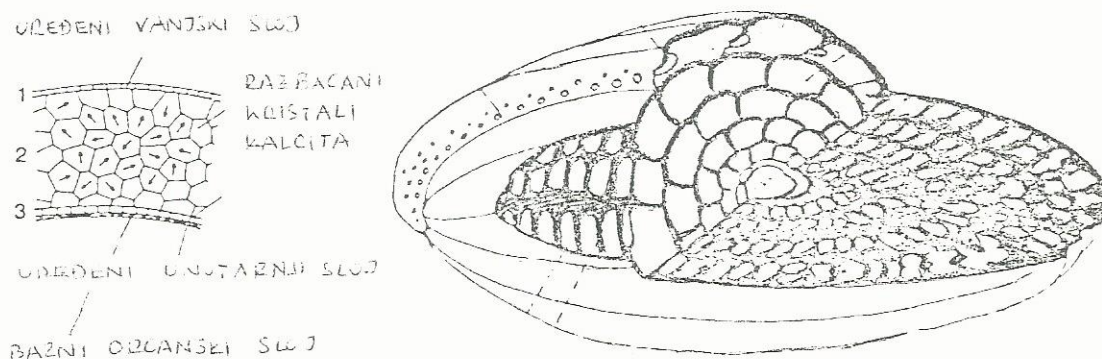
U paleozoiku se pojavila skupina **Fusulinina**, koja je izgrađivala kućice od mikrokristala kalcita (sl. 58 A). Ove su foraminifere u razdoblju od silura do kraja perma imale izrazito naglu evoluciju, koja se očitovala u kompliciranju građe stijenke. Stijenka postaje višeslojna, te se u njoj pojavljuje složeni sustav sačastih kanala (**kerioteka**). Fusulinidne foraminifere često imaju složen sustav unutarnjih pregradaka, te se izučavaju u presjecima (sl. 58 B-E). Septi su im često valovito borani, što daje osobito složenu sliku u osnim presjecima (sl. 58 B,C). U Hrvatskoj su vrlo česte u karbonskim i permskim sedimentima Velebita, Gorskoga kotara, Hrvatskog zagorja, a donekle i Medvednice.

Proučavalo ih je nekoliko hrvatskih znanstvenika, predvođenih V. KOCHANSKY-DEVIDÉ (Ž. ĐURĐANOVIĆ, M. MILANOVIĆ, J. SREMAC). Kao veliki bentos, indikator su plitkog podplimnog okoliša, a vrlo su često litogenetske, te izgrađuju fuzulinske vapnence i pješčenjake (sl. 17 A, 25). Posve su izumrle krajem perma.



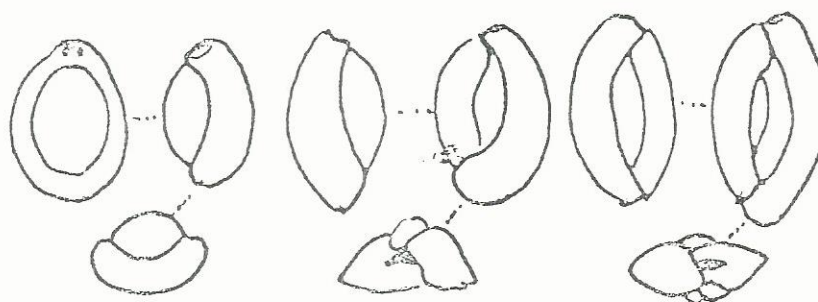
Sl. 58. Fusulinina (po različitim autorima, modificirano).
A. Građa stijenke, B. *Schubertella*, C. *Fusulina*, D. *Staffella*,
E. *Neoschwagerina*.
p - proiskulus

U razdoblju karbona pojavio se novi tip kalcitne stijenke. Riječ je o kompaktnom, neporoznom materijalu (sl. 59 A), koji u izbrusku ne propušta svjetlost, a izvana je porculanskog sjaja, te se ove kućice zovu **imperforatne** ili **porculanske**. Porculanske foraminifere (**Miliolina**) imale su maksimum razvoja u eocenu, a opstale su na Zemlji do danas. Neke su među njima konzervativne (*Miliolidae*) (sl. 42 B, 20), no ima i dobrih provodnih fosila (*Alveolina*) (sl. 59 B).



Sl. 59. *Miliolina* (iz DOYLE, 1996 i KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).
A. Građa stijenke. B. *Alveolina*; p - proloculus.

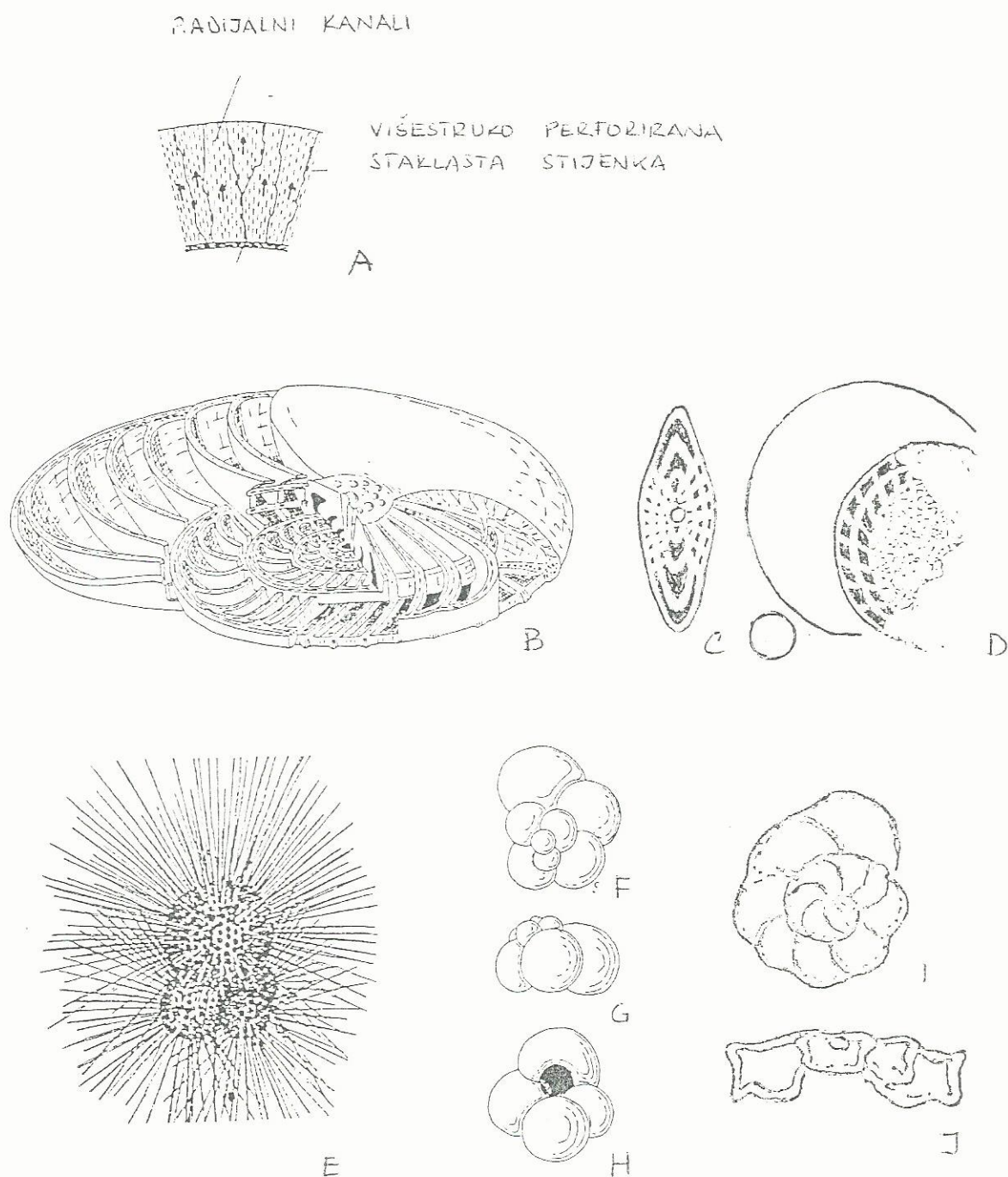
Alveoline su vrlo česte u eocenskim sedimentima našeg priobalja, gdje su dobri indikatori starosti i razmjerno plitkih marinskih okoliša, a često su i litogenetske, te izgrađuju samostalno ili u zajednici s drugim foraminiferama, alveolinske ili alveolinsko-numulitne vapnenice. Predstavnici familije *Miliolidae* nađu se u našim sedimentima od paleozoika do miocena, rijetko su provodne, no indikator su zaštićenih, npr. lagunskih okoliša. Nisu osjetljivi na salinitet, te mogu živjeti u širokom rasponu od brakičnih do hipersalinih okoliša.



Sl. 60. Miliolidae (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).
S lijeva na desno: *Pyrgo*, *Triloculina* i *Quinqueloculina*.

Najnaprednija, staklasta ili hijalina stijenka, datira iz doba perma, a danas je dominantna među foraminiferama. Staklaste foraminifere (**Rotaliina**) u prolaznom su svjetlu prozirne, zbog višestrukih perforacija u stijenci (sl. 61 A). Obuhvaćaju čitav niz raznolikih oblika, od jednostavnih jednokomoričnih (*Lagena*) (sl. 55 A) do složeno građenih kućica velikog bentosa (*Nummulites*) (sl. 61 B-D). Ove posljednje, zbog karakterističnog oblika narod zove "đavolji novčići", a poznati su od davnina (od numulitnog vapnenca građene su egipatske piramide), te ih je već ARISTOTEL tumačio kao ostatke izumrlih organizama. A i B generacija numulita razlikuje se po obliku, te osobito veličini (sl. 61 D). Staklastim foraminiferama pripadaju i lagane, grubo perforirane kuglaste kućice planktonskog roda *Globigerina*, koji je poznat od jure, a i danas živi u Jadranu (sl. 14 A, 61 E, F), te njegovog izumrlog srodnika, krednog roda *Globotruncana* (sl. 61 G). Kroz krupne, pravilne perforacije na kućici današnjih elfidija izlazi žarko obojena citoplazma (sl. 55 H, 56 B), a fosilno je *Elphidium* čest u miocenskim sedimentima sjeverne Hrvatske.

Međusobni odnos staklastih, porculanskih i aglutiniranih kućica u foraminiferskoj zajednici dobar je indikator saliniteta (sl. 62 A), a udio planktona u zajednici govori nam o dubini taložnog prostora (sl. 62 B).



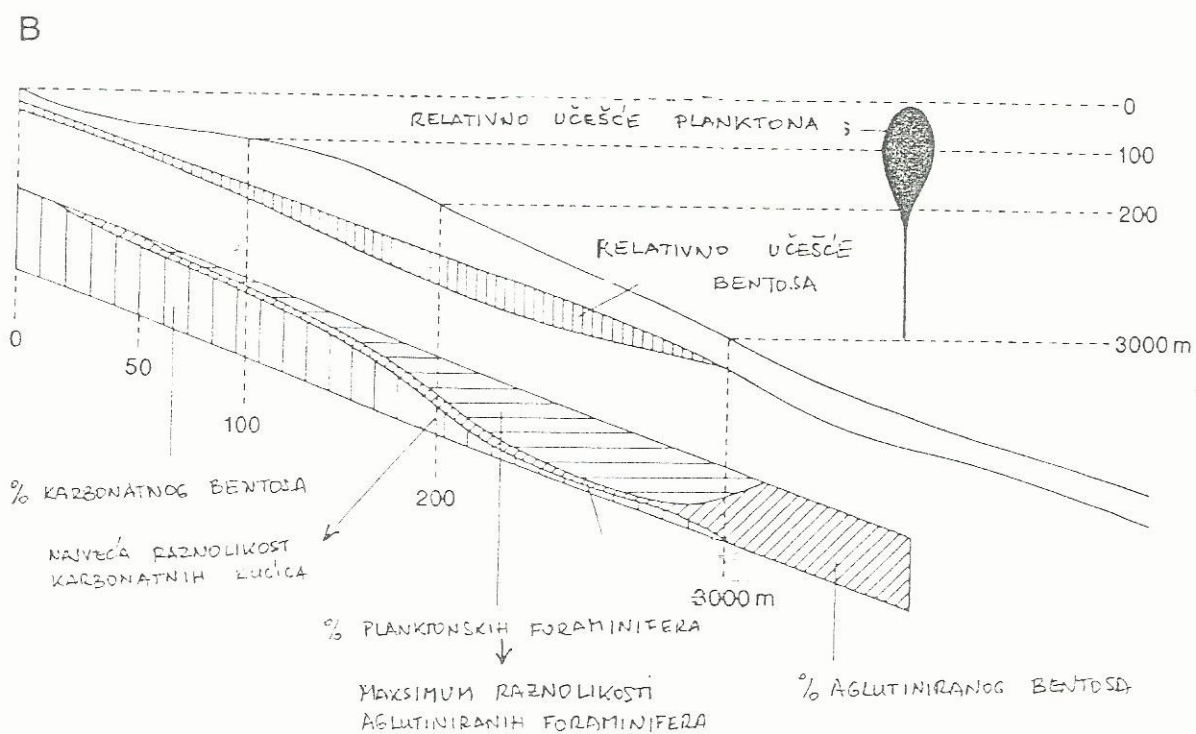
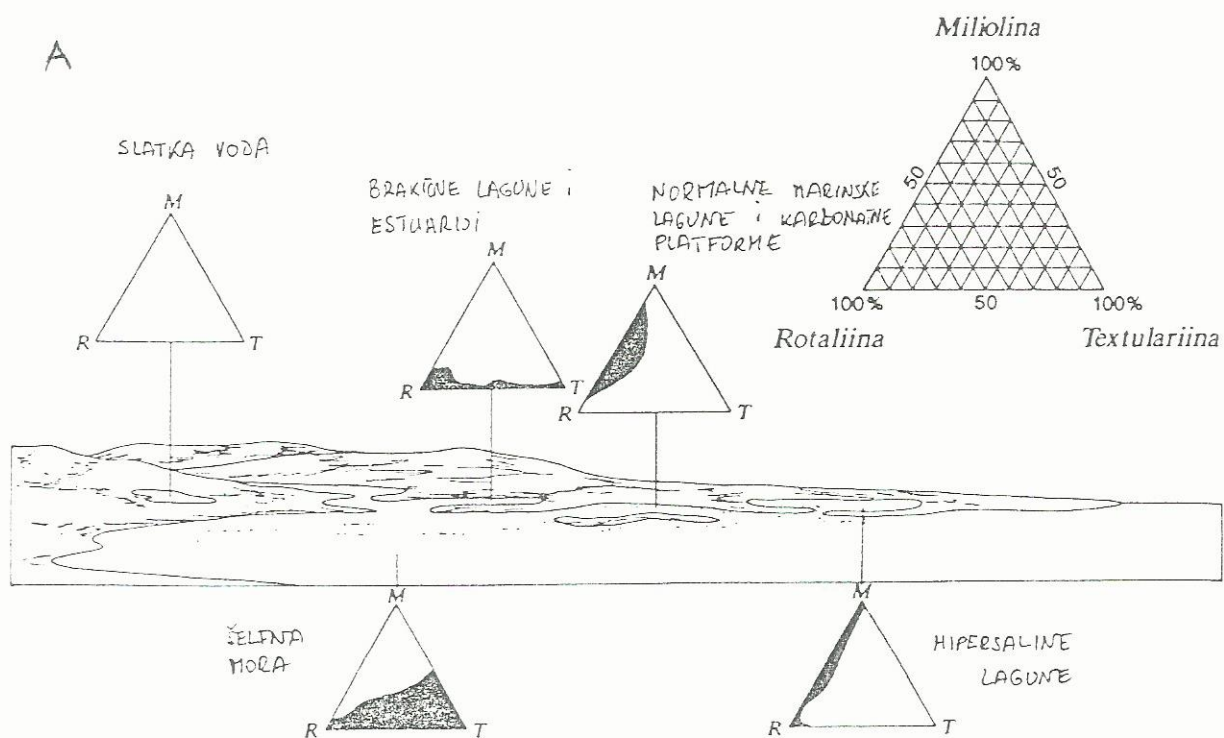
Sl. 61. Rotaliina (po raznim autorima)

A. Građa stijenke.

B-D. *Nummulites*. Shematski prikaz kućice sa septima; aksijalni i medijalni presjek. Na obrisu medijalnog presjeka prikazana je razlika u veličini između A i B generacije.

E-H. *Globigerina*. Recentni, grubo perforirani primjerak s dugačkim vapnenačkim bodljama. Fosilni primjerak na kojem se bodljice nisu sačuvale (odozgo, sa strane i pogled na ušće).

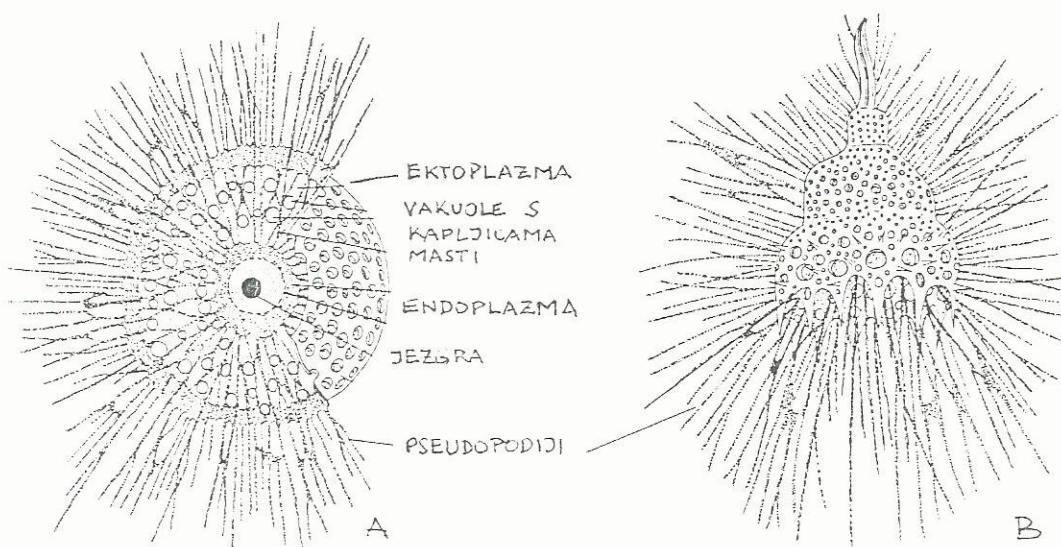
I-J. Kredna *Globotruncana*, medijalni i aksijalni presjek:



Sl. 62. Foraminifere kao indikatori saliniteta i dubine taložnog bazena (iz DOYLE, 1996).

Razred RADIOLARIA

Radiolarije su sitni planktonski protozoa sa šupljikavim skeletom od amorfnog kremena, ili, rjeđe, stroncij - sulfata (**sklerakoma**). Kućice mogu imati oblik šuplje kugle (**Spumellaria**) ili zvona (**Nassellaria**) (sl. 63). Pseudopodiji izlaze kroz brojne šupljine na skeletu, povećavaju površinu tijela i olakšavaju plutanje, čemu pomažu i kapljice masti raspršene u vakuolama u vanjskom dijelu protoplazme (**ektoplazma**). U vakuolama su često smješteni i sićušni algalni simbionti. U vakuolama su često smješteni i sićušni algalni simbionti.



Sl. 63. Dva tipa kućica radiolarija (iz LEHMANN & HILMER, 1988)

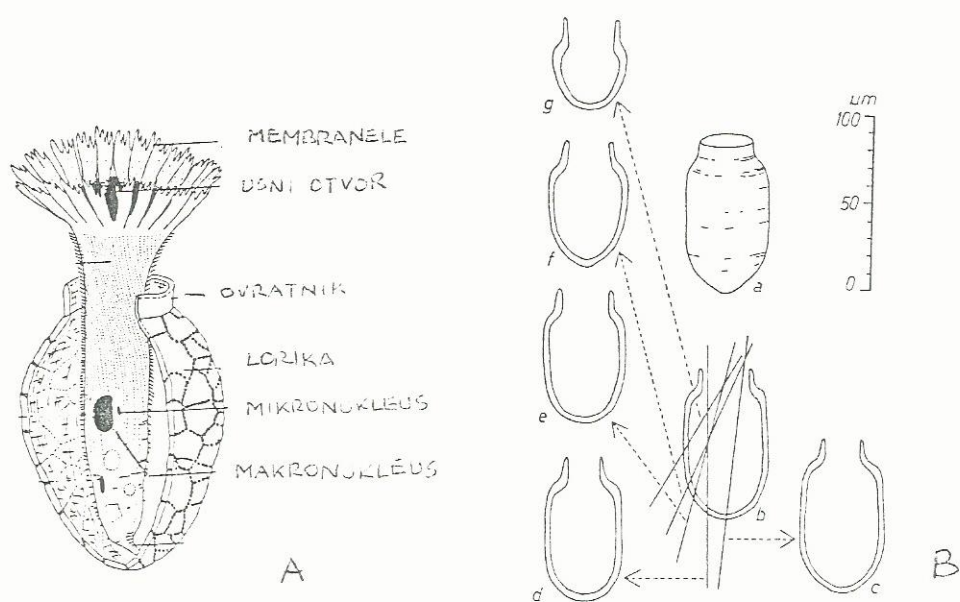
A. Spumellaria , B. Nassellaria .

Radiolarije žive na otvorenoj pučini, češće u hladnim, nego u toplim morima. Obzirom na otpornost kremena na otapanje, njihove se kućice često talože na velikim dubinama (5000 m i više), gdje izgrađuju tzv. radiolarijske muljeve (ooze). Radiolarijski sedimenti, radiolariti, poznati su na Zemlji od kambrija, te su dobri indikatori dubine taložnog bazena.

II. Cladus CILIATA , trepetljikaši

Razred CALPIONELLIDA

Kalpionelidi su sitni planktonski organizmi, koji su osobito česti u pelagičkim sedimentima gornje jure i donje krede. Imaju nježne, vrčaste kućice (**lorike**) (sl. 64 A), koje se talože na dno dubokih bazena, te su dobri facijesni i provodni fosili. Ne mogu se izvaditi iz sedimenta, već se proučavaju u presjecima (sl. 64 B)



Sl. 64. Calpionellida (iz LEHMANN & HILLMER, 1988)
 A. Presjek kroz recentnu jedinku.
 B. Različiti presjeci fosilne vrste *Calpionella elliptica*.

FUNGI, gljive

Phyllum Eumycota , prave gljive

Gljive su pretežito kopnene biljke, koje nemaju klorofil, već žive kao saprofiti i paraziti. Micelij ima hife i stijenke od hitina. Razmnožavaju se spolno i nesporno. Pojavile su se u doba silura, a smatra se da im je podrijetlo polifiletsko. Fosilno se izrazito rijetko sačuvaju.

Regnum PLANTAE, višestanične biljke

Carstvo Plantae obuhvaća višestanične biljke, koje imaju celuloznu staničnu stijenku, te klorofil a i b za fotosintezu.

Oko taksonomske pripadnosti višestaničnih algi mišljenja znanstvenika nisu jedinstvena, te neki autori crvene, zelene i smeđe alge pribrajaju carstvu PROTISTA (STEWART, 1990: 22). Taksonomija predložena u ovom radu načinjena je na temelju većeg broja botaničkih i paleobotaničkih radova, a najviše prema MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978 i STEWART, 1990.

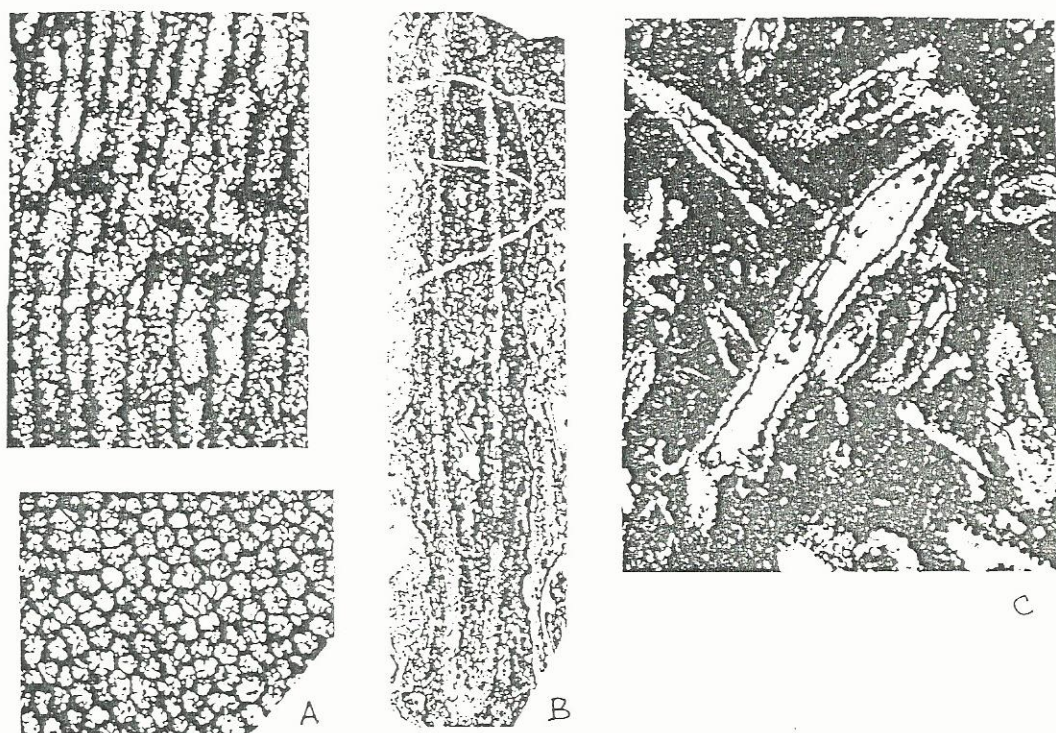
Subregnum THALOPHYTA, stielnjace

Rhodophyta, crvene alge

Imaju složeno građene višeslojne taluse, koji podsjećaju na tkivo viših biljaka. Od boja sadrže klorofil, karotin i ksantofil, te fikoeritrin. Mogu se razmnožavati spolno i nesporno. Danas žive u morima od pola do tropa, a fosilno su poznate od starijeg paleozoika. Nagliji razvoj doživjele su u doba kenozoika. Fosilno se najčešće sačuvaju oni taksoni koji proizvode karbonatne skelete, a to su pripadnici familija Corallinaceae, Solenoporaceae i Gymnocodiaceae. U građi skeleta uz kalcij-karbonat sudjeluje i magnezijski karbonat.

Izumrla familija **Solenoporaceae** objedinjuje najčešće okrugle do polukuglaste oblike, veličine od nekoliko milimetara do nekoliko centimetara. Rod *Solenopora* (sl. 63 A) može se naći u sedimentima od kambrija do jure, dok za nalaze iz krede i tercijara nije posve sigurno da pripadaju ovoj skupini. Ima višeslojan talus i neobično je nalik nekim današnjim višestaničnim crvenim algama. Rasplodni organi nisu poznati.

Predstavnici familije **Gymnocodiaceae** imaju izdužen, ponekad člankovit talus, koji rjeđe može biti i nepravilnog oblika. Pore u stijenci su dobro vidljive, dok se središnje medularne cijevi rjeđe sačuvaju. U stijenci su smješteni ovalni sporangiji. Rodovi *Gymnocodium* i *Permocalculus* česti su u permu Hrvatske, osobito u Velebitu gdje izgrađuju gimnokodijacejske vapnence (sl. 65 B i C).

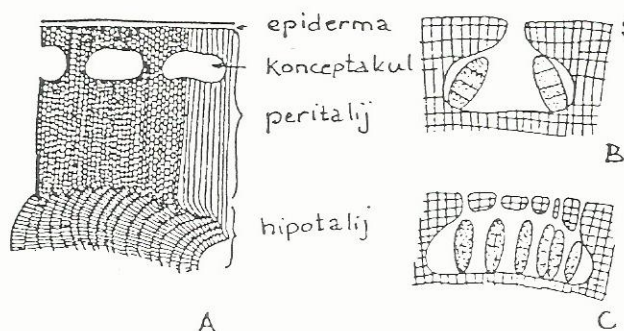


Sl. 65. Fosilne crvene alge iz paleozoika Hrvatske:

- A. *Solenopora dirantina* iz karbona Belgije, Uzdužni presjek i sačasti tangencijalni presjek, x 90 (JOHNSON & KONISHI, 1956).
- B. *Permocalculus tenellus* iz perma Velebita, uzdužni presjek x 12 (SREMAC, 1991).
- C. *Gymnocodium bellerophontis* iz perma Velebita, uzdužni presjek, x 25 (SREMAC, 1991).

Familija Corallinaceae zastupljena je korastim i grumenastim formama, koje mogu narasti i preko 30 cm. Steljka se sastoji od višeslojnog staničja s pravilno raspoređenim stanicama. Razlikujemo lepezasto raspoređeno staničje hipotalija, ciglasto raspoređen peritalij s konceptakulima u kojima se stvaraju spore, te zaštitini epitalij (sl. 66 A). Današnje koralinacejske alge *Lithothamnium* (sl. 66 B) i *Lithoporella* mogu se naći u stijenama od razdoblja jure, a *Lithophyllum* (sl. 66 A), od gornje krede.

Obzirom na njihovo rano pojavljivanje, kao i na biokemijsku i morfološku sličnost, pretpostavlja se da su se razvili od cijanobakterija.



Sl. 66. Crvene alge.

- A. *Lithophyllum* - građa
- B. *Lithophyllum* - konceptakul sa sporama
- C. *Lithothamnium* - konceptakul sa sporama (iz ERCEGOVAC, 1981).

Chlorophyta, zelene alge

Zelene alge obuhvaćaju cijeli niz taksona, od jednostavnih do vrlo složenih oblika. Sadrže a i b klorofil, karotine i ksantofile, a stanična stijenka im je od celuloze. 90 % današnjih zelenih algi živi kao plankton ili bentos u slatkoj vodi, manji dio kao plitkomorski bentos, a rijetko se nađu u marinskom planktonu. Neke čak žive na kopnu. U nepovoljnim razdobljima stvaraju ciste.

Istraživanje fosilnih zelenih algi od osobitog je značenja za evoluciju biljnog svijeta, jer se vjeruje da su se upravo od ovih algi razvile sve kopnene biljke, te neke od njih biolozi pribrajaju carstvu PLANTAE. Neki rodovi izlučuju karbonatni skelet, te se dobro fosilno sačuvaju.

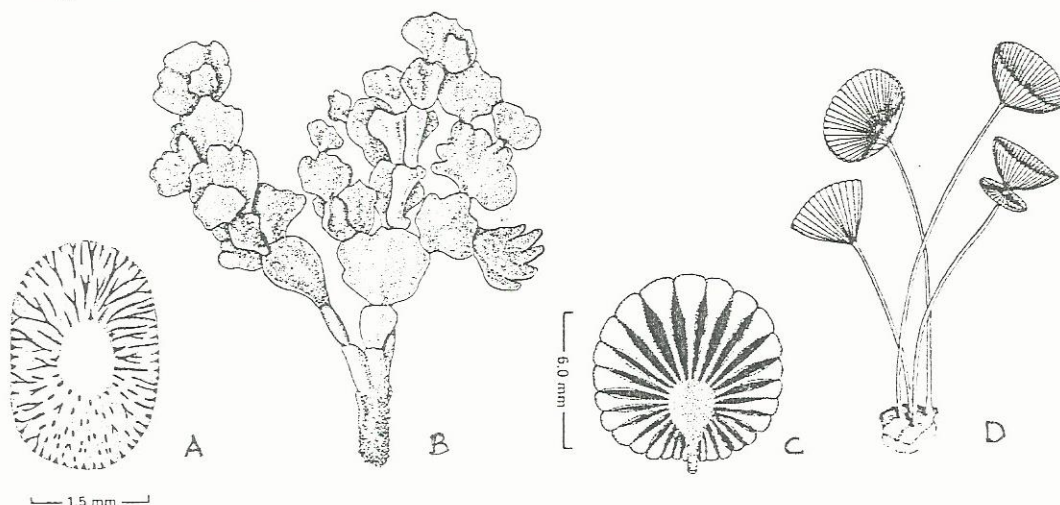
Već je Pia (1927.g.) uočio da ~~dvije osnovne skupine~~, Codiaceae i Dasycladaceae, opstaju na Zemlji od vremena kambrija, bez većih promjena u građi. Tako kambrijski rod *Palaeoporella* nalikuje recentnoj kodijaceji halimedi, a podjednako drevni *Coelosphaeridium* recentnoj dasikladaceji acetabulariji (sl. 67. A - D).

Za razliku od današnjih, veliki broj fosilnih taksona živio je u marinskim okolišima, gdje je sudjelovao u izgradnji vapnenačkih algalnih grebena. Svi marinski rodovi imaju zigote tankih stijenki. Formiranje debelih stijenki kod zigota slatkovodnih algi predstavljalo je prilagodbu na moguća razdoblja isušivanja. Smatra se da je to bio jedan od preduvjeta za naseljavanje kopnenih okoliša, te da su slatkovodne tetrasporne alge ishodišne za razvoj kopnenih biljaka. Među mogućim precima kopnenog bilja spominje se rod *Botryococcus*, nepravilno-kolonijski oblik, koji živi na Zemlji od ordovicija, a neki paleobotaničari smatraju da istom rodu pripada i ranije spominjana *Gloeocapsomorpha* (sl. 49 C), pretpostavljena cijanobakterija, koja je važan konstituent staropaleozojskih kaustobiolita. Kemijska analiza staropaleozojskih gorivih sedimenata pokazuje paralelizam u kemijskim adaptacijama na kopneni okoliš.

Familija Codiaceae obuhvaća pretežito konzervativne oblike, koji se nisu bitno mijenjali od starijeg paleozoika do danas. Prevladavaju dugačke cjevolute stanice s većim brojem jezgara. Cijevi se granaju i isprepliću, te tvore različite cilindrične i plosnate taluse. Razmnožavaju se spolno, dok nespolni rasplod nije poznat.

Familija Dasycladaceae, koju je Pia zbog člankovitosti nazvao *Siphoneae verticillatae*, obuhvaća alge, koje izlučuju cjevast, često jasno člankovit karbonatni skelet, te se lako fosiliziraju, a često su i litogenetske. Talus se sastoji od duguljaste matične stanice s većim brojem jezgara, od koje se odvajaju najčešće pršljenasti ogranci. Talusi se pričvršćuju za podlogu rizoidima. Razmnožavaju se spolno, a nespolni rasplod nije poznat. Većina fosilnih taksona ima vapnenački zaštitni ovoj, koji često ima pore za prolaz asimilatora. Ovoj služi algi kao potporanj, jer sam talus ne sadrži potporne membrane. Dasikladaceje se u preparatima proučavaju u orijentiranim presjecima, koji nam daju uvid u građu matične stanice, te oblik, broj i raspored ogranaka. Tijekom

filogenije ogranci su se dodatno granali, a gametangiji su se preselili iz matične stanice na ogranke. Dasikladaceje su isključivo marinski oblici, koji danas žive u toplim morima, pa i u priobalnim dijelovima Jadrana (*Acetabularia*). Fosilni taksoni imaju vrijednost kao facijesni, provodni i litogenetski oblici.



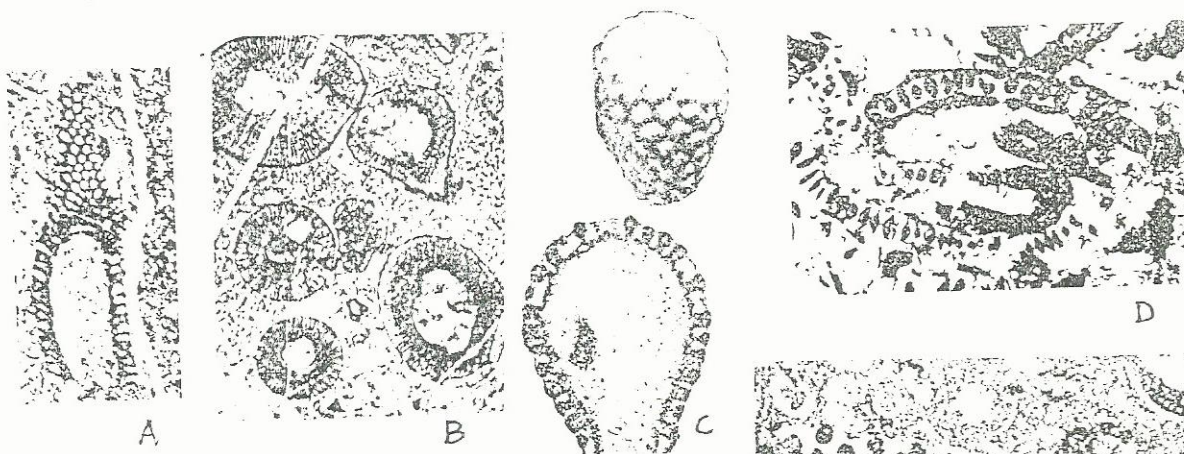
Sl. 67. Recentne i fosilne zelene alge:

A-B. Codiaceae: *Palaeoporella* iz ordovicija i recentna *Halimeda*

C-D. Dasycladaceae: kambrijski *Coelospheridium* i recentna *Acetabularia*.
(iz STEWART, 1990).

U Hrvatskoj se mogu naći u sedimentima od paleozoika, do tercijara.

U paleozoiku su osobito česti rodovi *Vermiporella* (sl. 68 A), *Anthracoporella* (sl. 68 B), *Mizzia* (sl. 68 C), *Epimastopora* (sl. 68 D), *Atractyliopsis* (sl. 68 E) i mnogi drugi. Za rod *Vermiporella* paleontolozi nisu posve sigurni da pripada ovoj familiji.



Sl. 68. Neke paleozojske dasikladaceje Hrvatske:

A. *Vermiporella nipponica* iz perma, x 30,

B. *Anthracoporella spectabilis* iz karbona, x 6,

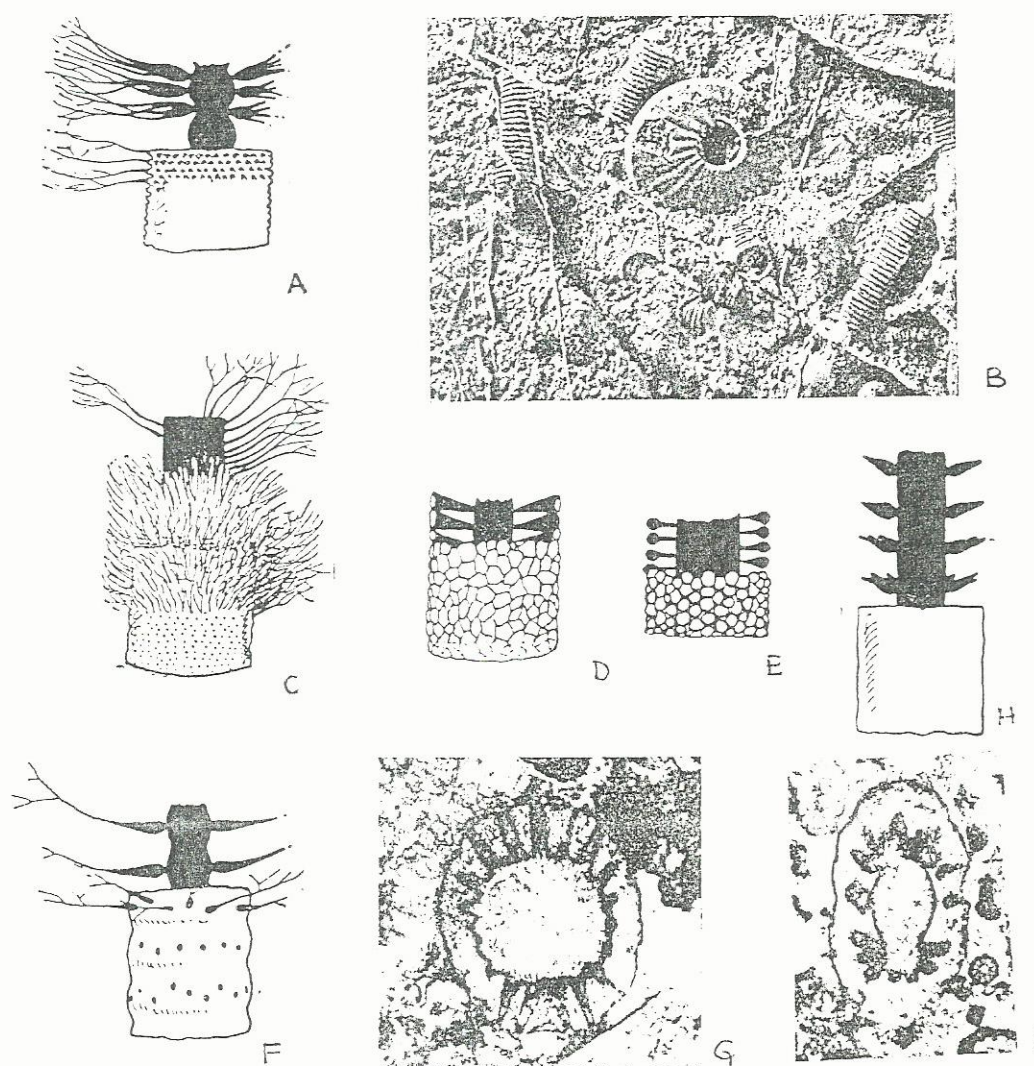
C. *Mizzia velebitana* iz perma, x 15,

D. *Epimastopora* sp. iz perma, x 15,

E. *Atractyliopsis* sp. iz perma, x 20

(iz HERAK & KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1960).

U doba trijasa dasikladaceje su dosegle maksimum razvoja, pa su trijaski taksoni česti i na području Hrvatske. Među njima se ističe krupna *Diplopora* (sl. 69 A,B), koja je osobito česta u srednjem trijasu. U krškom području Hrvatske nađu se u trijaskim naslagama i pojedine vrste rodova *Teutloporella* (sl. 69 C), *Macroporella* (sl. 69 D), *Gyroporella* (sl. 69 E), *Oligoporella* (sl. 69 F,G), *Physoporella* (sl. 69 H) i mnoge druge.

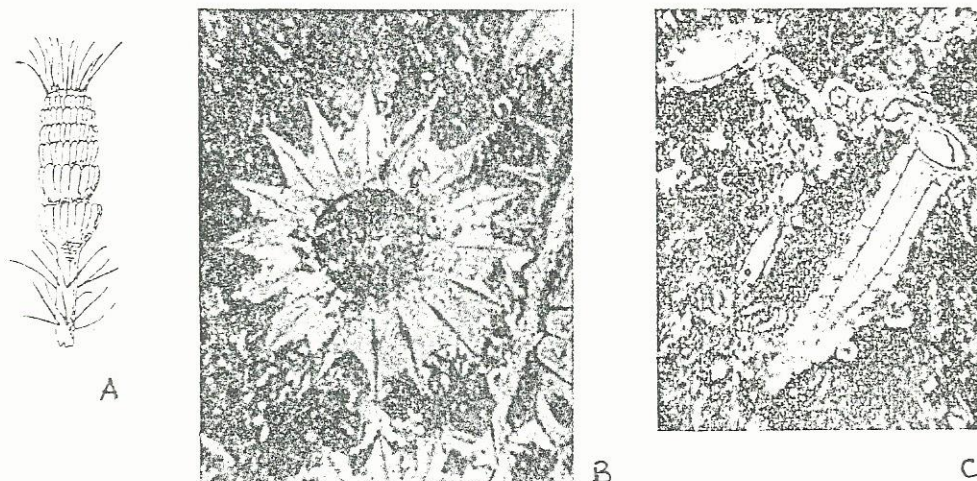


Sl. 69. Trijaskie dasikladaceje Hrvatske (iz HERAK, 1963):

- A. *Diplopora* - rekonstrukcija,
- B. *Diplopora annulatissima* iz srednjeg trijasa na površini trošenja stijene, x 0.7
- C. *Teutloporella* - rekonstrukcija,
- D. *Macroporella* - rekonstrukcija,
- E. *Gyroporella* - rekonstrukcija,
- F. *Oligoporella* - rekonstrukcija,
- G. *Oligoporella* - poprečni presjek, x 10,
- H. *Physoporella* - rekonstrukcija,
- I. *Physoporella* - kosi presjek, x 7.

Dasikladaceje su na području Hrvatske česte i u jurskim sedimentima. Među njima se ističa provodna *Clypeina* (sl. 70 A), te *Petrascula* i *Palaeodasycladus*.

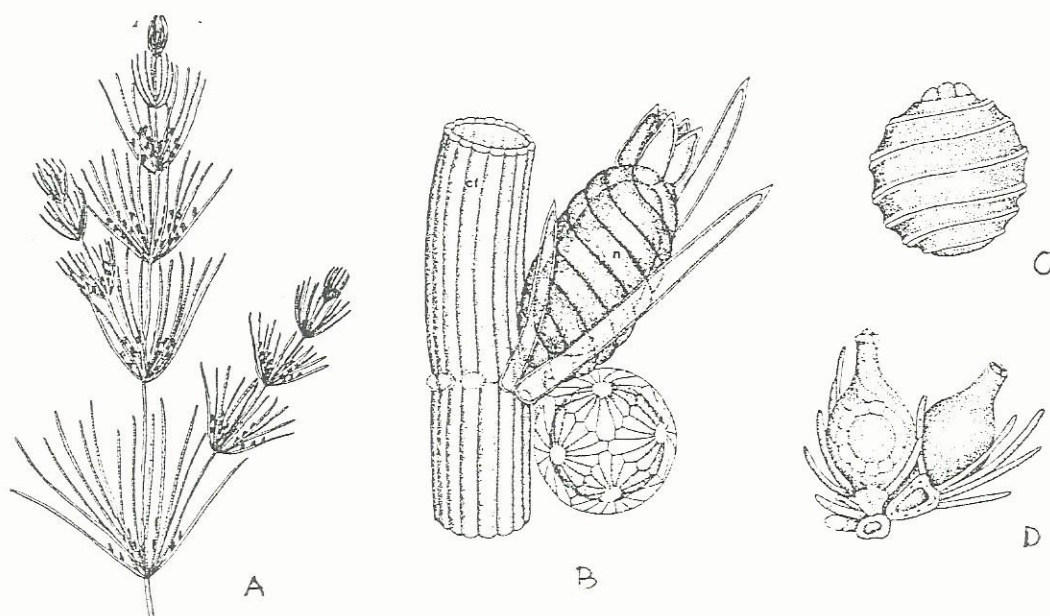
Kredni taksoni nešto su manjih dimenzija, no još uvijek dobri provodni fosili. Među njima ističu se *Salpingoporella* (sl. 70 C), *Cylindroporella* i drugi.



Sl. 70. Dasikladaceje jure i krede Hrvatske (iz HERAK, 1963):

- A. *Clypeina* - rekonstrukcija,
- B. *C. jurassica* iz gornje jure, x 20,
- C. *Salpingoporella dinarica* iz donje krede, x 30.

Charophyceae ili parožine smatraju se precima mahovina. Neki znanstvenici izdvajaju ovu skupinu u zaseban odjeljak. Danas tvore livade u jezerima i potocima. Imaju razgranjene, pršljenaste stielke (sl. 71 A,B), a mnoge izlučuju vapnenac u površinskom sloju talusa. Imaju samo spolni rasplod. Ženska rasplodna struktura, **nukula**, osobito je zanimljiva paleontolozima. Jednostanični oogonij sadrži jajašce, a a okružen je s 5 spiralno savijenih filamenata, koji mogu biti djelomice ili posve kalcificirani. Fosilne jezgre nukula harofita česte su u sedimentima i nazivaju se *Gyrogonites* (sl. 71 C). Primitivne nukule iz donjeg devona još nemaju stalan broj zaštitnih filamenata, dok se pet stalnih traka pojavljuje od sredine devona. Nalazi nukula indikatori su mirnih slatkovodnih okoliša, a u Hrvatskoj je česta *Lagynophora* u Kozina-naslagama paleogena Istre (sl. 71 D).



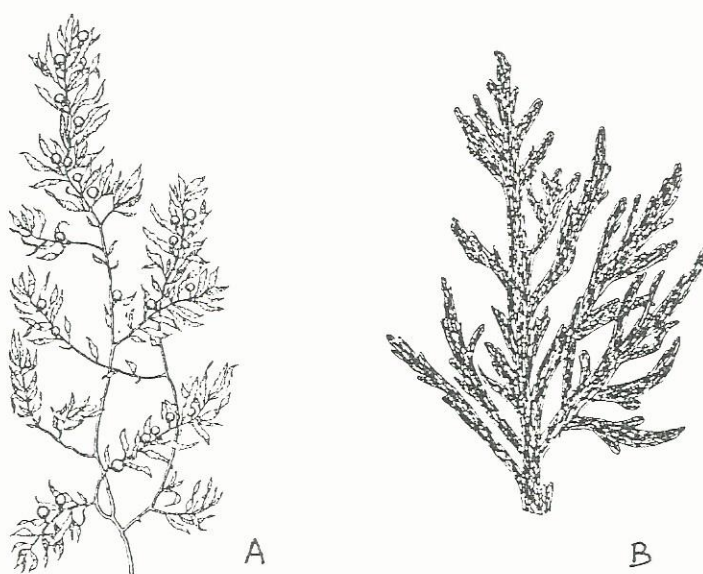
Sl. 71. Charophyceae (iz STEWART, 1990):

- A,B. Recentna *Chara* s pršljenašom stabljikom i uvećani dio talusa s nukulom,
 C. *Gyrogonites* iz eocena, X 30,
 D. *Lagynophora* iz paleocena Istre, X 15.

Phaeophyta, smeđe alge, haluge

Smeđe alge najčešće su stanovnici umjerenih do hladnih mora, a tek malobrojni taksoni žive i u brakičnoj i slatkoj vodi. Sadrže klorofil "a", β -karotin, te osobito smeđi fukoksantin, koji prekriva ostale pigmente. Višestanične su, raznolikog i često složenog oblika. Ponekad narastu do vrlo velikih dimenzija (npr. vrsta *Macrocystis pyrifera* u hladnim morima južne polutke naraste više od 100 m u dužinu). Za podlogu su prirasli rizoidima, a neke vrste plivaju pomoću mjehura, kao npr. američko-australski rod *Sargassum* (sl. 72 A), koji izgrađuje brojne vegetativne busene, koji plutaju u Sargaškom moru Atlantskog oceana. Razmnožavaju se spolno i nesporno, te imaju višestruku izmjenu generacija. Ne izlučuju mineralni skelet, te se rijetko fosilno sačuvaju. Postoje nalazi fosilnih algi nalik feofitima iz vremena devona (*Prototaxites*), no ti bi fosili mogli pripadati i crvenim algama, pa njihova taksonomska pripadnost nije posve potvrđena. U mezozoiku se javlja red **Fucales**, čiji su predstavnici *Fucus* (sl. 62 B) i *Cystoseira* nađeni u sarmatskim laporima Podsuseda, a *Fucus* i danas živi u Jadranu u priobalnoj zoni.

Postojanje trepetiljki na jednom od dvaju bičeva, pigmenti za fotosintezu, kao i rezerve hrane, upućuju na podrijetlo od hrizofita, ili nekog zajedničkog pretka.



Sl. 72. Recentne i fosilne smeđe alge:

- A. *Sargassum bacciferum* (iz MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978)
 B. *Fucus sulekianus* iz neogena Podsuseda (iz PILAR, 1899), $\times 0.7$.

2. CORMOPHYTA - stablašice

Fosili stablašica pojavljuju se najčešće u fragmentima, iz kojih je ponekad nemoguće rekonstruirati cijelu biljku, te se u paleobotanici, a osobito u paleopalinologiji primjenjuju umjetne podjele (vidi str. ³⁴/₃₅). Osim toga većina je biljnih ostataka alohtona, te stablašice nisu dobri indikatori mikrookoliša. Biljke su međutim osobito korisne pri regionalnim paleogeografskim rekonstrukcijama, pa je tvorca tektonike ploča Alfred Wegener rekonstruirao južni Gondwana pankontinent upravo na temelju rasprostiranja fosilne *Glossopteris*- flore primitivnih sjemenjača. Sastav biljnih zajednica dobar je indikator nekadašnje temperature i vlažnosti, a karakter paleoklime može se "isčitati" i iz zapisa u godovima, koji nastaju u područjima sa sezonskim klimatskim promjenama.

Većina autora unutar carstva Plantae razlikuje dva odjeljka: **Bryophyta** - mahovine, te **Tracheophyta** - vaskularne biljke, koje objedinjuju papratnjače i sjemenjače.

Tablica II

TAKSONOMIJA STABLAŠICA
(prema Mägdefrau & Ehrendorfer, 1978
i Stewart, 1990, modificirano)

1. nadodjeljak: **BRYOPHYTA (MAHOVINE)** devon - danas

2. nadodjeljak: **TRACHEOPHYTA (VASKULARNE BILJKE)**
devon - danas

* odjeljak **PTERIDOPHYTA (PAPRATNJAČE)** silur - danas

1. razred *Psilophytatae* (prapaprati) silur - devon
2. razred *Lycopodiatae* (crvotočine) devon - danas
3. razred *Equisetatae* (preslice) devon - danas
4. razred *Filicatae* (prave paprati) devon - danas

* odjeljak **SPERMATOPHYTA (SJEMENJAČE)** devon - danas

I. pododjeljak **CONIFEROPHYTINA (igličaste golosjemenjače)**

1. razred *Ginkgoatae* devon - danas
2. razred *Pinatae* devon - danas

II. pododjeljak **CYCADOPHYTINA (perastolisne golosjemenjače)**

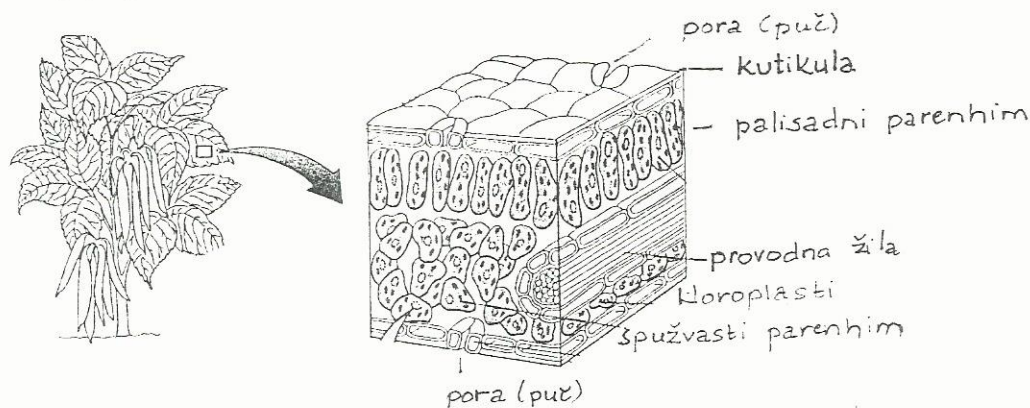
1. razred *Lyginopteridatae* devon - jura
2. razred *Cycadatae* trijas - danas
3. razred *Bennettitatae* trijas - kreda
4. razred *Gnetatae* perm - danas

III. pododjeljak **MAGNOLIOPHYTINA; ANGIOSPERMAE**
(kritosjemenjače)

1. razred *Magnoliatae; Dycotyledonae*
(dvosupnice) kreda - danas
2. razred *Monocotyledonae* (jednosupnice)
kreda - danas

Prijelaz flore na kopno (pojava carstva Plantae) zbivao se prema najnovijim spoznajama od kraja kambrija do početka silura. Smatra se da su travnatozelene alge, Chlorophyta, bile ishodišna skupina za razvoj višeg bilja, te da su se mahovine razvile iz haraceja. Da bi biljke preživjele u novim uvjetima, morale su riješiti dva bitna problema: problem isušivanja i problem pribavljanja CO_2 za fotosintezu. Pri tom su se pojavile brojne vegetativne adaptacije:

Da bi smanjile gubitak vode, kopnene su biljke u listu razvile posebno staničje, **palisadni parenhim** izgrađeno od štapićastih stanica poredanih tako da im što manja površina bude izložena evaporaciji. Na površini onih dijelova biljke koji su izloženi zraku stvara se zaštitna ovojnica od nepropusnog materijala - **kutina**, a **pore** ili **puči** smanjuju gubitak vode tijekom difuzije CO_2 iz atmosfere (sl. 73).



Sl. 63. Presjek kroz list kritosjemenjače (dvosupnice)
(iz HOPSON & WESSELLS, 1990).

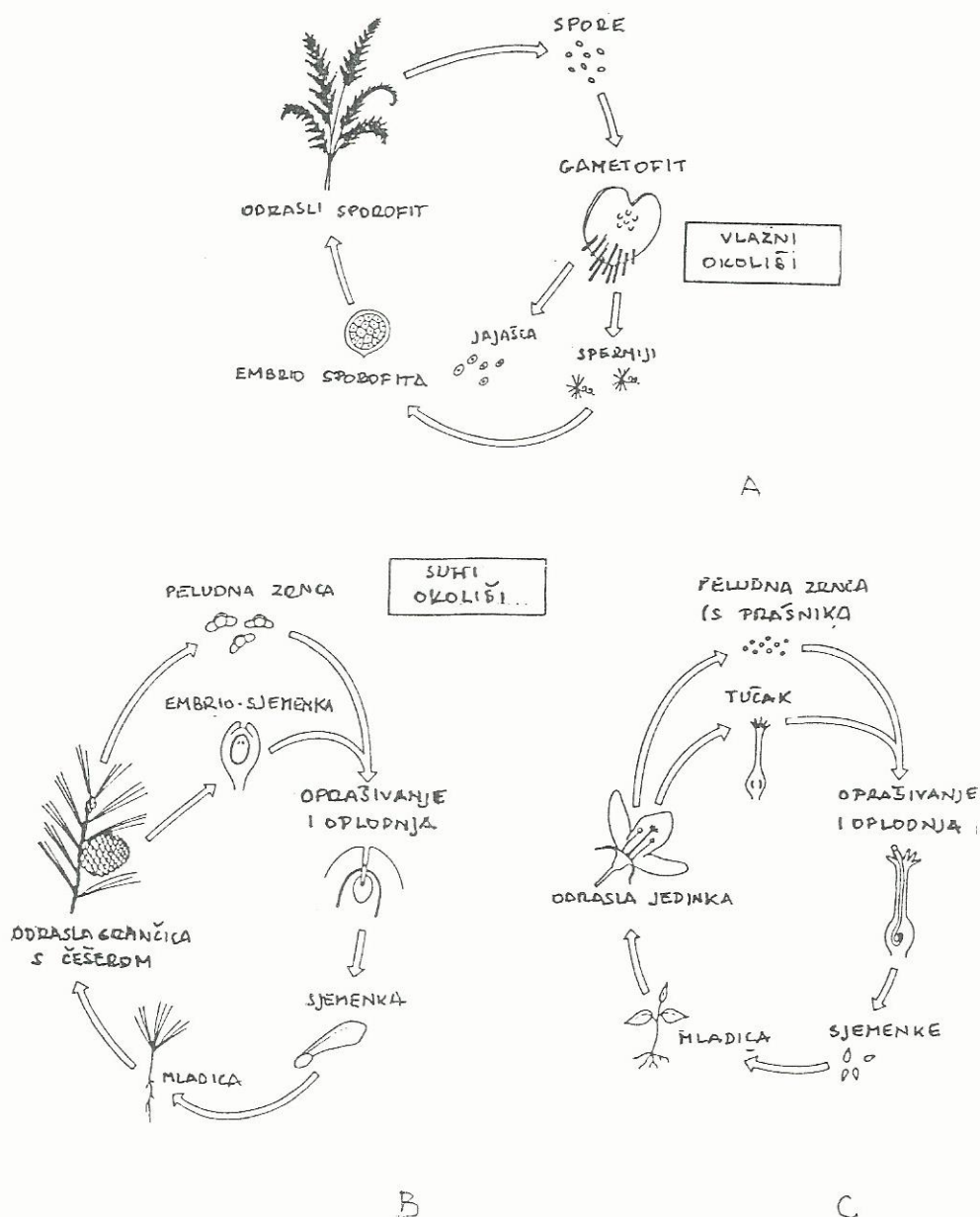
Gubitak vode smanjuje i čvrsta tvar, **suberin** u stijenkama stanica koje pokrivaju grane i, donekle, korijenje. Za nadoknadu izgubljene tekućine biljka se služi **rizoidima** ili **korijenjem**.

Istodobno su biljke morale razviti i reproduktivne adaptacije, kao što su **oogamni spolni rasplod**, **produkcija rasplodnih stanica u zaštićenim organima** (arhegoniji, anteridiji, kapsule, sporangiji), ovojnica od **sporopolenina** za zaštitu spora i peludnih zrna otpornu na kemijske i mehaničke utjecaje, te **izmjenu generacija**, koja je primijećena već kod nekih zelenih algi.

Tijekom evolucije kopnenog bilja mogu se pratiti sljedeći stadiji razvoja:

Prve su biljke raspršivale sitne jednake spore (**izosporija**) iz rasprsnutih sporangija. Broj spora s vremenom se smanjuje. Preostale se spore dijele na četiri krupne - **megaspore** i brojne sitne **mikrospore**, što nazivamo **heterosporijom** . U sljedećem evolutivnom skoku kržljaju tri megaspore, a preostaje jedna funkcionalna megaspore u megasporangiju. Oko ženske rasplodne (jajne) stanice formira se zaštitni ovoj s mikropilom - **integument** , a istodobno se iz endospornog

mikrogametofita stvara peludna cijev. Megasporangiji više ne pucaju, da bi se raspršile spore, a unutar megasporangija formira se endosporni megagametofit - nuce (tučak). Kako bi se omogućio pristup muškoj spolnoj stanici do zaštićene jajne stanice, na nucelu se stvara struktura za prihvata peludi - apekt (njuška tučka).



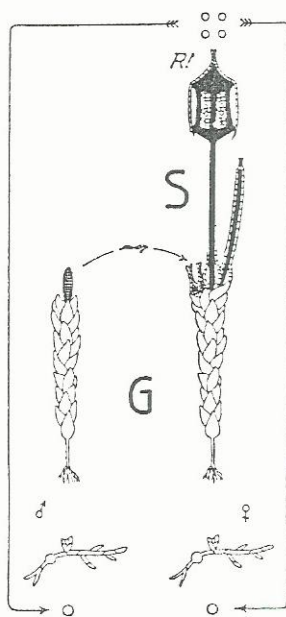
Sl. 74. Reproductivni procesi različitih biljnih skupina:

- A. Papratnjače,
 - B. Golosjemenjače
 - C. Kritosjemenjače.
- (iz DOYLE, 1996).

I Nadodjeljak BRYOPHYTA , mahovine

Obuhvaća jednostavne zelene kopnene biljke s celuloznom stijenkom, građene od rizoida, stabljike i listova. Nemaju formirane provodne žile, već hrana kola provodnim staničjem.

U rasplodu mahovina izmjenjuju se spolna generacija, **gametofit** i nespolna generacija, **sporofit**, pri čemu sporofit nije samostalna biljka, jer ne može vršiti fotosintezu (sl. 75).



Sl. 75. Izmjena generacija u mahovina.

S - sporofit, G - gametofit

R - redukcijaska dioba

(iz MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978).

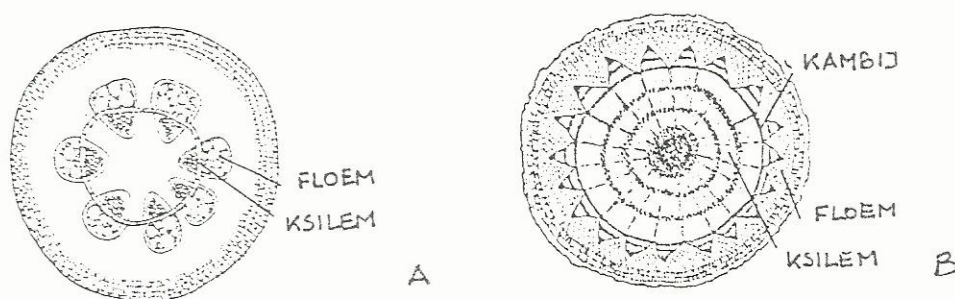
Nalazi mahovinama u stijenama su rijetki, no prave mahovine (Musci) poznate su od devona, dok se jetrenjarke (Hepaticae) pojavljuju tek od sredine karbona. Nešto češći fosili mahovina potječu iz paleogenskih jantara.

Subregnum : TRACHAEOPHYTA, vaskularne biljke

***Odjeljak PTERIDOPHYTA, papratnjače**

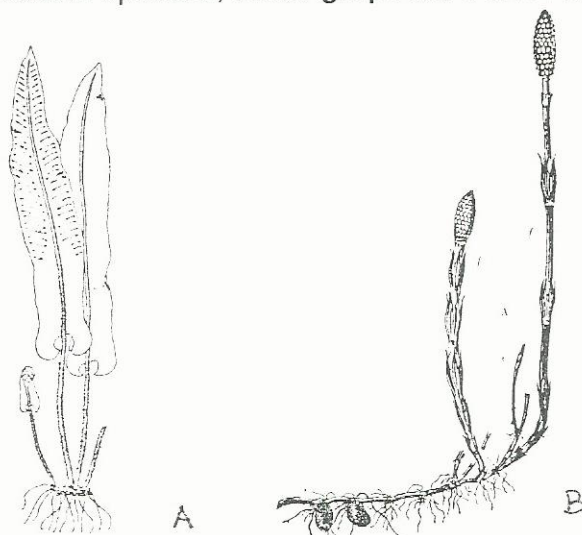
Papratnjače su prve prave stablašice, s formiranim provodnim žiljem. Pravi korijen omogućuje im bolju opskrbu vodom i razvoj većih listova. Nadzemni su dijelovi zaštićeni od isušivanja **kutikulom**. Provodni sustav naziva se **stela** (sl.76), a čine ga:

- **ksilem** - ligninske traheide, koje provode vodu i mineralne tvari od korijena prema lišću,
- **floem** - celulozno staničje, koje prenosi gotovu hranu iz lišća u sve dijelove biljke,
- **kambij** - staničje koje omogućuje sekundarni rast u debljinu.



Sl. 76. Presjek kroz zeljastu (A) i drvenastu stabljiku (B).
(iz HEIMLER, DANIEL & LOCKARD, 1984).

U nekih papratnjača trofofili (prehrambeni listovi) ujedno vrše i funkciju sporofila (rasplodnih listova), dok se u drugih skupina pojavljuju zasebni, jednostavni sporofili, često grupirani u tvorevine nalik cvijetu (SL. 77).



Sl. 77. A. Jelenski jezik *Phyllitis scolopendrium* ima sporotrofofile, sa sorusima na poleđini lista.

B. Preslica *Equisetum arvense* ima odijeljene sporofile, koji se na vrhu stabljike grupiraju u klasove.

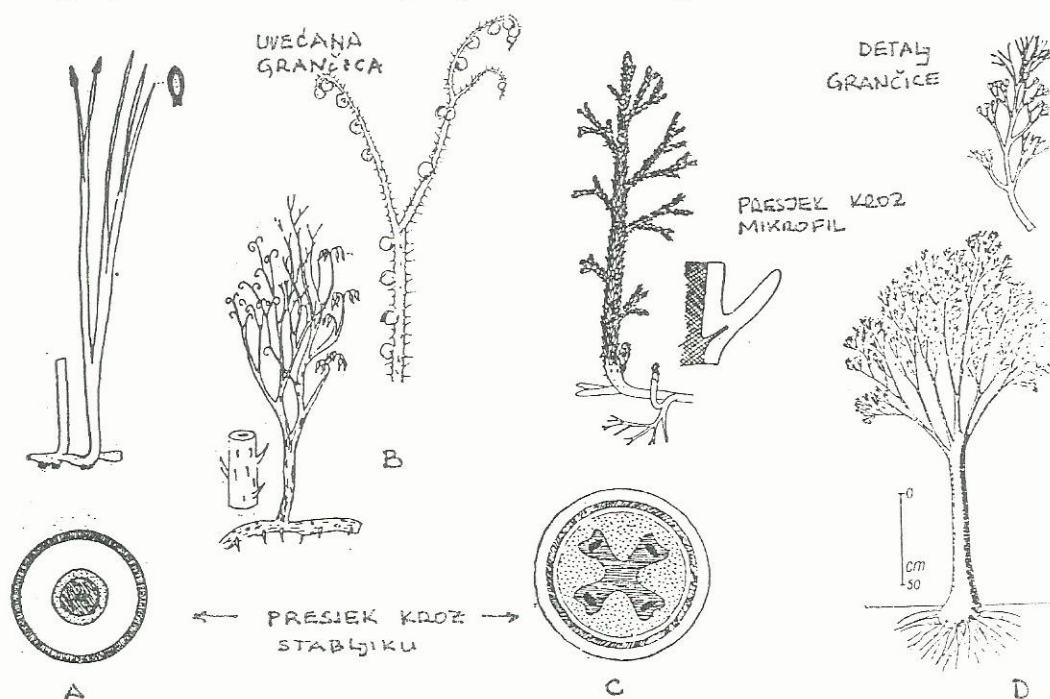
Recentno (iz MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978).

Sve papratnjače imaju heterofaznu izmjenu generacija (sl. 74 A). U njihovu rasplodu spolna generacija, **gametofit**, funkcionira kao samostalna biljka. Kad spora padne na vlažno tlo razvije se jednostavni krpasti gametofit - **protalij**. Muški protalij proizvodi sjeme koje je mobilno i treba vodeni medij da dopliva do ženskog gametofita, koji proizvodi jajašca. Iz oplođenog jajašca razvija se odrasla biljka - **sporofit**, a proces se tad ponavlja.

I razred PSILOPHYTATAE , prapaprati

Izumrla skupina koja se smatra ishodišnom za razvoj višeg bilja. Živjeli su od silura do kraja devona, a poznati su samo izosporni sporofiti.

Sastoje se od podanka s rizoidima i stabljike, dok listove nemaju, ili imaju listiće bez provodnog sustava. Neke su prapaprati živjele u vodi, dok su neke gornjim dijelom stabljike izvirivale izvan vode, te su se na tom dijelu stabljike razvile puči. Najstarija kopnena biljka *Rhynia* (sl. 78 A), mala biljka od 20 do najviše 100 cm visine nađena je u Škotskoj. Sredinom devona razvila se prva prava kopnena flora, koja je po najčešćem rodu prapaprati dobila ime *Psilophyton*-flora (sl. 78 B). Prvi listovi, isprva bez provodnog sustava, primijećeni su u srednjedevonskog roda *Asteroxylon* (sl. 78 C), koji se smatra ishodišnim za sitnolisne paprati. Listići s proširenim vršcima, preteče megafila, pripadaju također srednjedevonskom rodu *Pseudosporochnus* (sl. 78 D), čija su dihotomski razgranjena stabla mogla doseći visinu od 3 m.



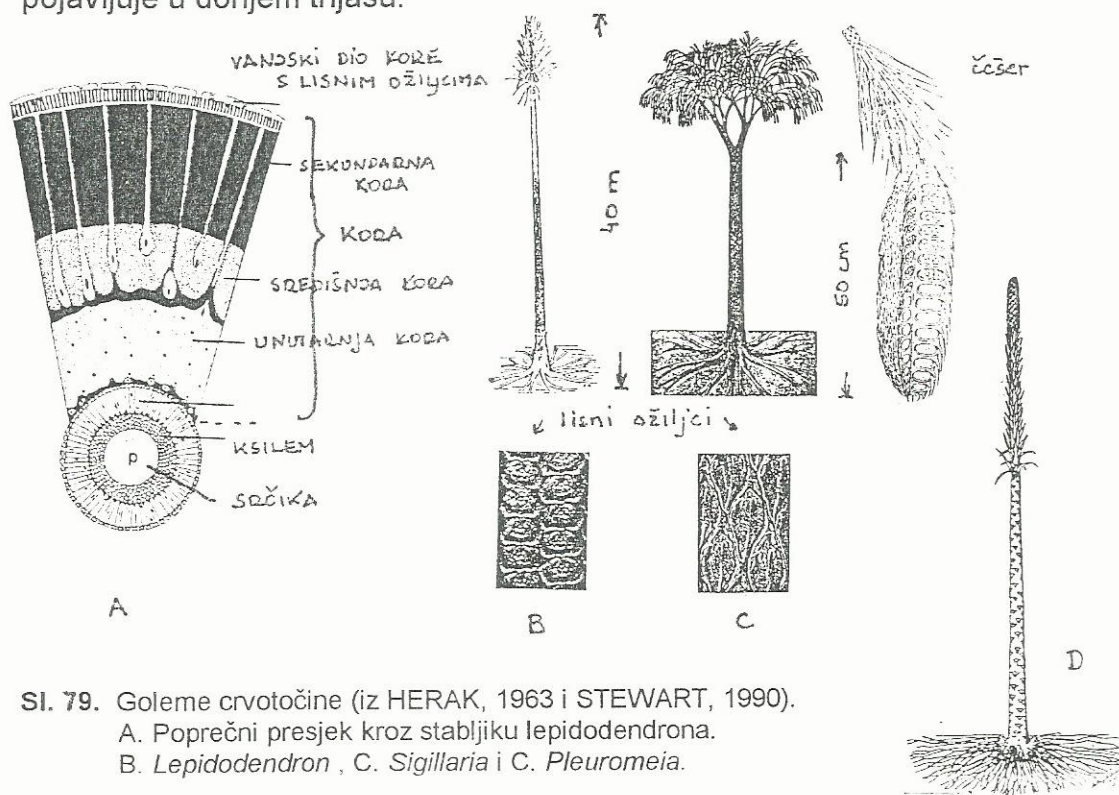
Sl. 78. Devonske prapaprati: *Rhynia* (A), *Psilophyton* (B), *Asteroxylon* (C) i *Pseudosporochnus* (D). (iz HERAK, 1963).

II razred LYCOPODIATAE, crvotočine

Imaju razvijen korijen, stabljiku i list mikrofilnog tipa. Sporofili su im slični trofofilima, smješteni u klasove. U nekih se skupina pojavljuje primitivna sjemenka.

Prve se izosporne crvotočine pojavljuju već početkom paleozoika, no česte su od sredine devona. Maksimum razvoja dosegle su u doba karbona, kad su postale heterosporne, a pojedina stabla mogla su narasti do 50 m u visinu, s promjerom do 5 m. Današnje su crvotočine pretežito zeljaste biljke vezane za vlažna staništa. Rijetke drvenaste biljke, npr. *Stylites*, smatraju se danas živim fosilima. Od karbonskih crvotočina, **lepidofita**, poznati su samo sporofiti. Široki korijenov sustav, koji se sastojao od nosioca korijena (**stigmaria**) i korijenovih nastavaka (**appendices**) omogućavao je stabilnost biljke u močvarnu tlu. U stabljici se pojavljuju različiti tipovi stela, od protostele, do eustele, a zamijećen je slab sekundarni rast u širinu, bez godova. Čvrstoću visokim stablima davala je kora, koja je mogla činiti i do 99 % presjeka odraslog stabla (sl. 79 A). Provodne žile su stepeničaste, s jažicama, nalik recentnoj araukariji. Listovi su mogli biti poredani spiralno, ili uzdužno, te nisu imali palisadno tkivo. Tijekom rasta biljke, na kori stabljike ostajali su lisni ožiljci, s listićem **ligulom**, koji je služio za prozračivanje kore i apsorpciju oborinske vode. U velikim češerima sporofila mogle su nastajati jednake ili različite spore. Najpoznatiji predstavnici golemih crvotočina su *Lepidodendron* (sl. 79 B) i *Sigillaria* (sl. 79 C).

Fosili gornjopaleozojskih crvotočina nađeni su u Hrvatskoj u Lici i u Rudama kraj Samobora. Većina ovih golemih stabala nestala je tijekom perma zbog globalne suše, dok se sukulenta *Pleuromeia* (sl. 79 D) pojavljuje u donjem trijasu.



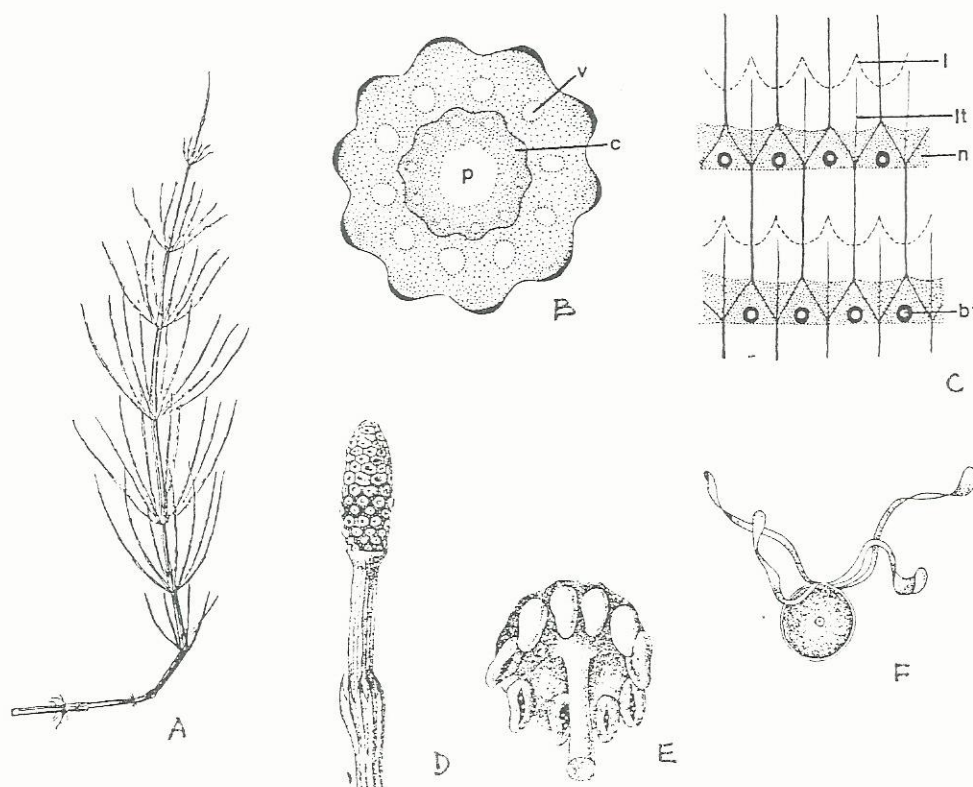
Sl. 79. Goleme crvotočine (iz HERAK, 1963 i STEWART, 1990).

A. Poprečni presjek kroz stabljiku lepidodendrona.

B. *Lepidodendron*, C. *Sigillaria* i C. *Pleuromeia*.

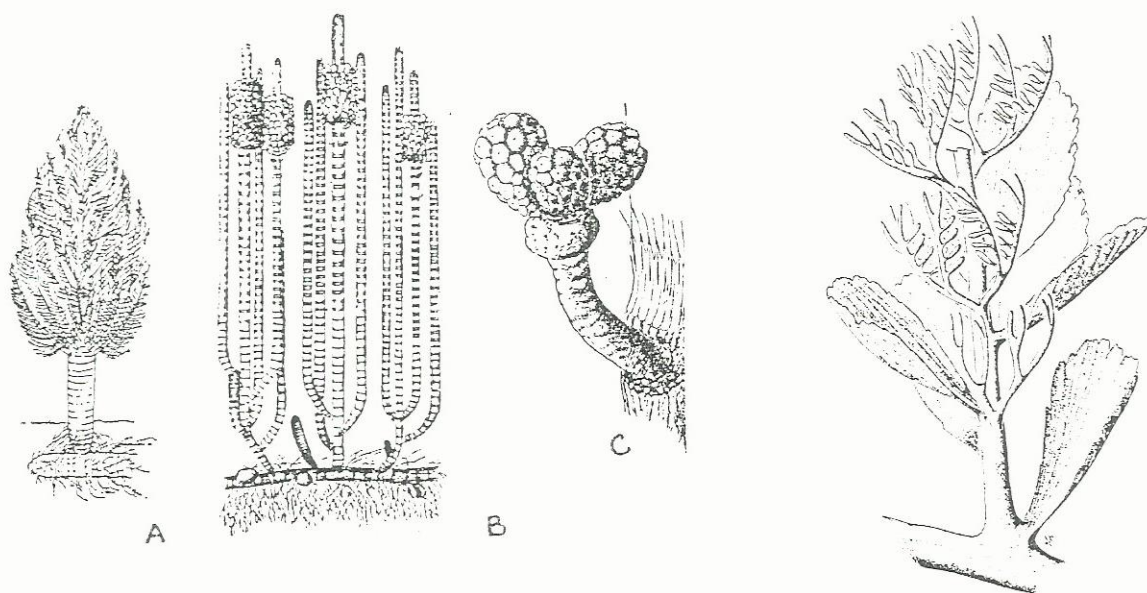
III razred EUISETATAE , preslice

Preslice su kopnene biljke, koje imaju člankovitu stabljiku podijeljenu u nodije i internodije, podzemnu stabljiku (rizom) , te pršljenasto raspoređene mikrofilne listove (sl. 80 A). Sporofili imaju oblik stolića s jednom nogom (sl. 80 C), a grupirani su u cvatove slične češerima (sl. 80 D). Češeri s izosporama smješteni su s donje strane sporofila . Krpasti protalij (gametofit) razvija se izvan spora. Odrasla preslica ima šuplju stabljiku, u čijem se centru nalazi središnji kanal, okružen prstenom karinalnih i valekularnih kanala (sl. 80 B). U naprednijih preslica susjedne se žile u nodijima spajaju, kako bi se unaprijedio provodni sustav (sl. 80 E) Pojavile su se u devonu, a smatra se da su se razvile iz prapaprati.



Sl. 80. Recentni *Equisetum*: A. Pršljenasta stabljika, B. Sustav unutarnjih kanala: p-kanal srčike; c-karinalni kanali; v-valekularni kanali. C. Uzdužni presjek kroz nodije i internodije: n-nodij; bt-tragovi ogranaka; lt-tragovi listova; l-list. D. Sporangiofora u obliku stolića. Spore su smještene s donje strane. E. Fertilni ogranak sa češerom, koji sadrži veći broj spiralno poredanih sporofila (sporangiofora). F. Spora s razmotanim trakama za lakše rasprostiranje. (Iz MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978 i STEWART, 1990).

Najveće preslice živjele su u doba karbona, kad su bile česte u tropskim prašumama, zajedno s golemim crvotočinama. Pojedina stabla karbonsko - permskog rod *Calamites* (sl. 81 A) bila su visoka od 15 do 30 m, s promjerom do 1 m. Ostaci gornjopaleozojskih preslica nađeni su u Hrvatskoj na području Banovine i Like. Dio golemih preslica preživio je globalnu sušu tijekom perma i trijasa, te se nekoliko metara visoka stabla roda *Equisetites* (sl. 81 B,C) nađu čak i u stijenama kredne starosti. Današnja preslica, *Equisetum* (sl. 77~~a~~,80) zeljasta je biljka, a najstariji primjerci datiraju iz doba krede. U pokrivenim terenima polja preslice upućuju na kiselu podlogu, jer preslice talože kremen u epidermi, pa mogu pomoći u izradi geološke karte.



Sl. 81. A. *Calamites multiramis* - rekonstrukcija,
B. *Equisetites arenaceus* - rekonstrukcija, 1/50;
C. *E. arenaceus* - ogranak se sporofilima, 1/5.
(iz HERAK, 1963).

Sl. 82. *Archaeopteris halliana*
iz gornjeg devona.
Rekonstrukcija.
(iz STEWART, 1990).

IV razred FILICATAE , paprati

Skupinu paprati karakteriziraju veliki listovi, megafili, s bogatom nervaturom i peteljkom, koji su u mladosti smotani u pupove. Razvile su se iz psilofitata, a na zemlji su poznate od gornjeg devona, kad je osobito čest bio rod *Archaeopteris* (sl. 82), prva paprat s formiranim makrofilom. Neke su filikate izumrle, no oko devet tisuća vrsta, od kojih su većina zeljaste biljke, živi i danas, pretežito u toplim i vlažnim predjelima, na kiselj podlozi.

*Odjeljak SPERMATOPHYTA (ANTHOPHYTA), sjemenjače

Skupina sjemenjača, kao i sve druge vaskularne biljke, vuče podrijetlo od prapirati, a pojavila se paralelno s papratnjačama već u gornjem devonu. Od sredine perma do danas dominantna je skupina na Zemlji. Stablo sjemenjače je sporofit, dok neotenični gametofit nije više samostalna biljka, već je posve reduciran (sl. 84, 92), te je njegovo postojanje otkriveno tek 1851.g. Time je reproduktivni ciklus postao neovisan o vodenom mediju, a biljkama je omogućeno da osvoje nova staništa (sl. 74 B,C).

Sporofit je građen od korijena, stabljike i lista, a kao novi dijelovi biljke pojavljuju se cvijet, sjemenka i plod (sl. 83).



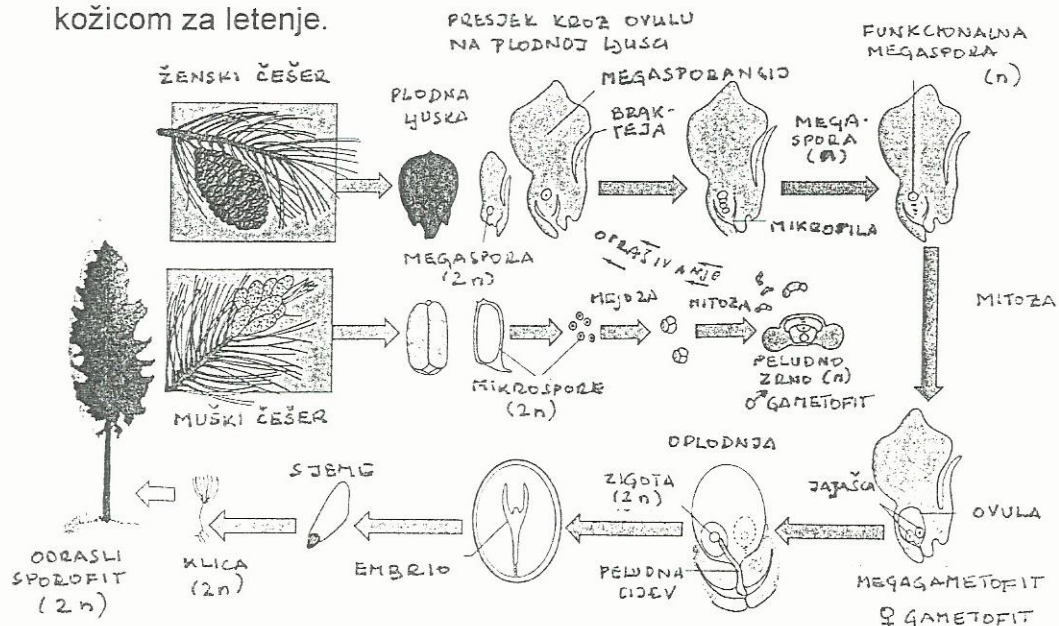
Sl. 83. Dijelovi sjemenjače (jabuka) : A. stablo (sporofit); B. Cvijet. C. Jestivi plod sa sjemenkama (iz COOMBES, 1992).

Gametofit je odijeljenih spolova. Muški gametofit čine četiri višestanična peludna zrnca, koja nastaju najmanje jednom staničnom diobom (sl. 84, 92). Ženski gametofit, jajna stanica, nastaje u arhegoniju (ovuli) (sl. 84, 92).

Peludno zrnce štiti sjeme od isušivanja. Nošeno vjetrom ili životinjama, sjeme dolazi do neoplođene embrionske sjemenke ženskog cvijeta. U golosjemenjača ženski češer izlučuje kapljicu tekućine dovoljnu da spermij dopliva do jezgre embrionske vreće i oplodi je (sl. 84), dok je u kritosjemenjača spermalna stanica nepokretna, a prenosi se do jajašca peludnom cijevi (sl. 92). Oplođeno sjeme odnosi vjetar, voda ili životinje. Koristeći se vlastitom rezervom hrane, sjeme klije i na pogodnom tlu nastaje novi sporofit (sl. 84, 92.).

1. pododjeljak CONIFEROPHYTINA , igličaste golosjemenjače

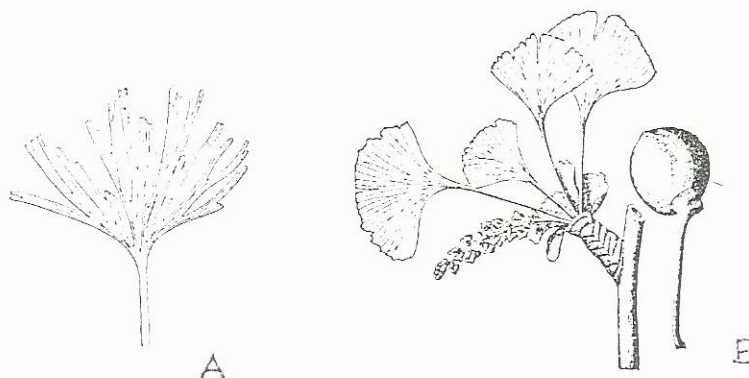
Imaju viličaste ili ljuskaste trofofile. Mikrosporofili nose peludnice, a megasporofili po jedan sjemeni zametak. Peludna zrnca imaju zračne kesice, te se prenose vjetrom. Sjemenke imaju sočne, ljuskave listove s kožicom za letenje.



SI. 84. Životni ciklus tipične golosjemenjače (iz HOPSON & WESSELLS, 1990).

I. razred GINKGOATAE

Poznate su od gornjeg devona, maksimum razvoja imale su u juri i kredi, a današnji rod *Ginkgo* (sl. 85) živi je fosil. Oplodnja je zoidiogamna (vrši se pokretnim spermatozoidom), a događa se i po nekoliko mjeseci nakon oprašivanja, ponekad i nakon što sjemeni zametak otpadne sa stabla.

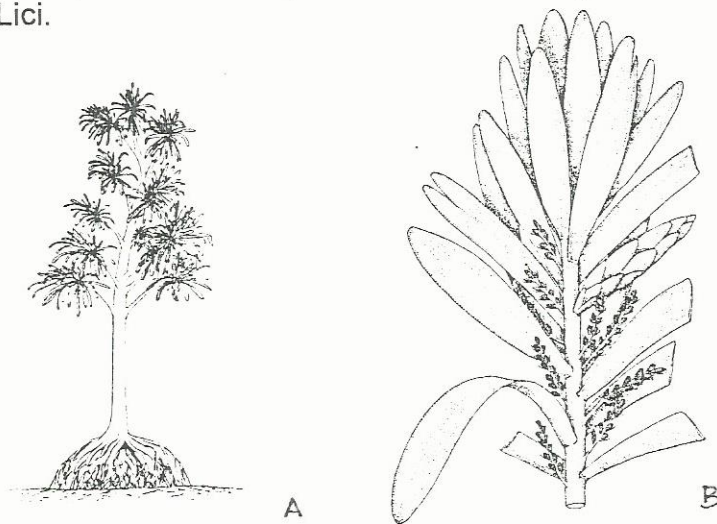


SI. 85. A. Mezozojska *Baiera muensterana* :list, x 2.
B. *Ginkgo biloba* (recentan): grančica s muškim cvijetom, x 1 i plod.
(iz MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978).

II. razred PINATAE

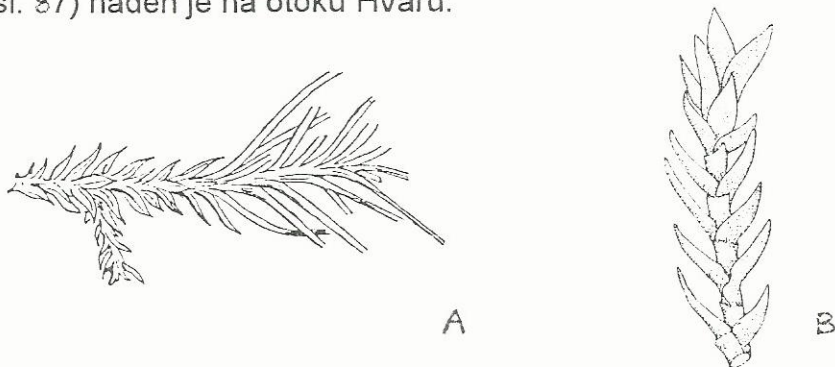
Poznati su od devona do danas, kad još živi oko 600 vrsta. Muški i ženski cvjetovi imaju sterilne listiće - **brakteje**, a grupirani su u cvatove u obliku rese ili češera.

Izumrla skupina **Cordaitidae** (sl. 86) bila je osobito značajna za karbon i donji perm. Tridesetak metara visoka stabla s razgranjenom krošnjom, velikim kopljastim listovima i sekundarnim rastom u širinu bila su važan sastojak močvarnih prašuma. U Hrvatskoj su ostaci kordaita nađeni u Lici.



Sl. 86. A. Rekonstrukcija kordaita sa zračnim korijenjem,
B. Grančica kordaita s fertilnim ograncima (preuzeto iz STEWART, 1990)

Skupina pravih četinjača (**Coniferae**) poznata je od gornjeg karbona, a česta je i danas. Igličasti listovi s paralelnom nervaturom naješće su višegodišnji. Ženski gametofit je višestanični protalij, koji može nositi veći broj arhegonija, dok je muški gametofit peludno zrno s dvije nepokretne spermalne stanice. Najstarije konifere iz reda **Voltziales** živjele su od gornjeg karbona do krede, a rod *Pagiophyllum* (sl. 87) nađen je na otoku Hvaru.

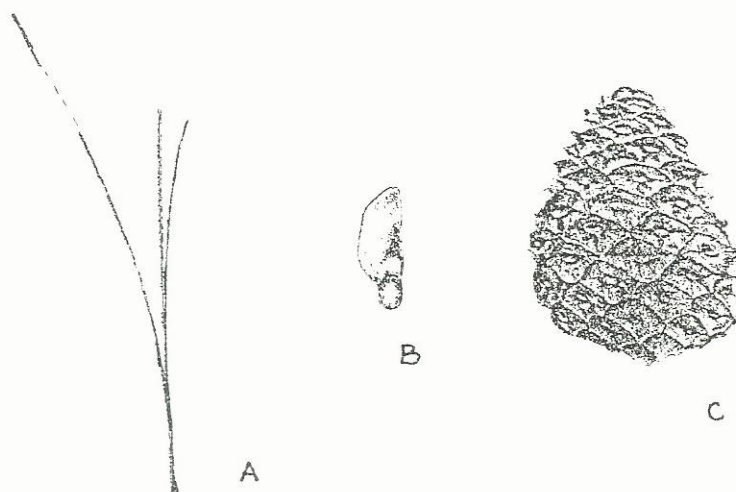


Sl. 87. Najstarije četinjače (iz HERAK, 1963 i MÄGDEFRAU & EHRENDORFER, 1978):

A. *Voltzia heterophylla* grančica s dvije vrste listova, trijas .

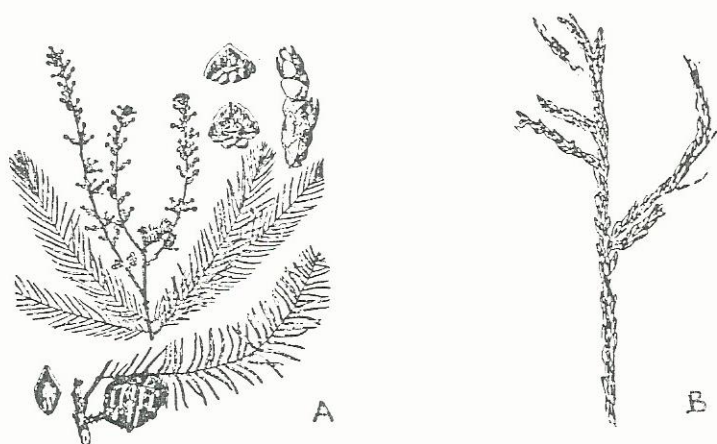
B. *Pagiophyllum* sp., Kreda .

Red **Pinales** obuhvaća današnje i neke izumrle četinjače, geografski vezane za sjevernu hemisferu. Stabla su dugovječna, pa neki borovi mogu živjeti dulje od 4 500 godina. Jantarni bor *Pinus succinifera* izlučivao je tijekom eocena smolu od koje su nastali jantari, osobito u pribaltičkom području. Brojni ostaci borovih iglica, češera i sjemenki nađeni su u sarmatu Podsuseda (sl. 88).



Sl. 88. A. *Pinus taedaiformis* - iglica; B. *P. praesilvestris* - sjemenka i C. *P. saturni* - češer, x 0.7, sve iz sarmata Podsuseda (iz PILAR, 1883).

Za tvorbu terciarnih ugljena značajne su goleme sekvoje i močvarni čempresi familije **Taxodiaceae**. Ova golemo stabla mogu živjeti do tri tisuće godina i narasti preko 110 m u visinu. U tercijaru Medvednice nađeni su rodovi *Taxodium* i *Glyptostrobus* (sl. 89 A,B), dok su *Cunninghamia* i *Sphenolepidium* nađeni u gornjokrednim sedimentima otoka Hvara.

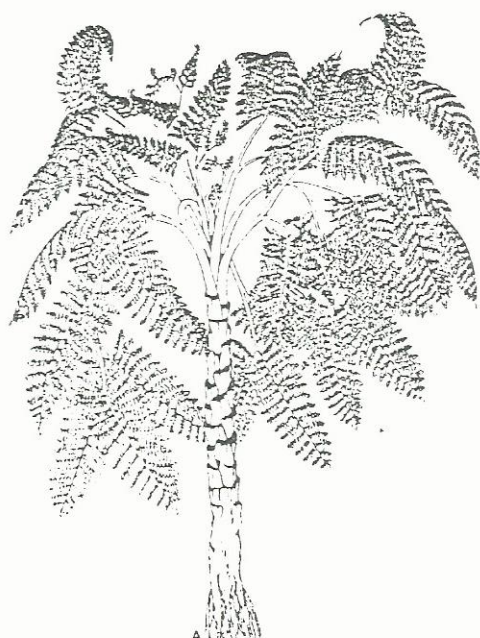


Sl. 89. Recentni *Taxodium distichum* i sarmatski *Glyptostrobus europaeus* iz okolice Podsuseda, x 0.7 (preuzeto iz HERAK, 1963).

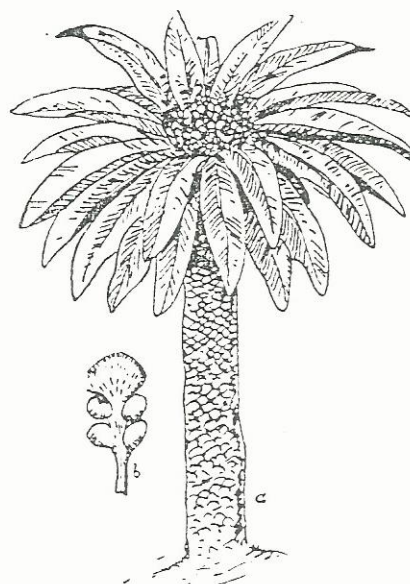
2. pododjeljak CYCADOPHYTINA , perastolisne golosjemenjače

Poznate su od gornjeg devona do danas. Imaju trofofile nalik palmama, te anomalan rast u debljinu pomoću kambijskih prstenova. Danas su to živi fosili.

Izumrli razred **Pteridospermae** imao je maksimum razvoja u karbonu. Nisu imali formiran cvijet. Listovi nalik papratima često su klasificirani u umjetne rodove, dok su posve rekonstruirana stabla rijetka (sl. 90). U Hrvatskoj su nađeni listovi tipa *Alethopteris*, *Callipteridium*, *Neuropteris*, *Linopteris*, *Odontopteris*, *Sphenopteris* i *Taeniopteris* (sl.46 B,D,E). Najbogatija su nalazišta u Lici, no pojedini primjerci nađu se i u Gorskom kotaru i Baniji.



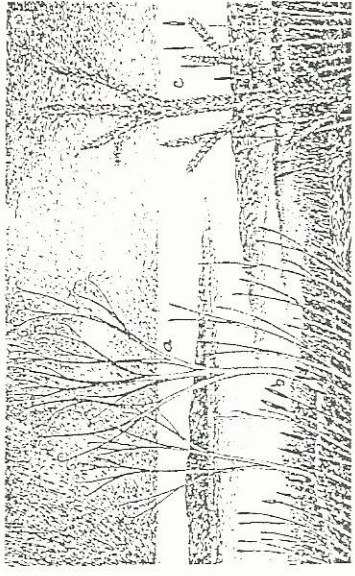
Sl. 90. *Medullosa noei* - rekonstrukcija stabla iz karbona. Visina stabla je iznosila 3.5. m (iz STEWART, 1990).



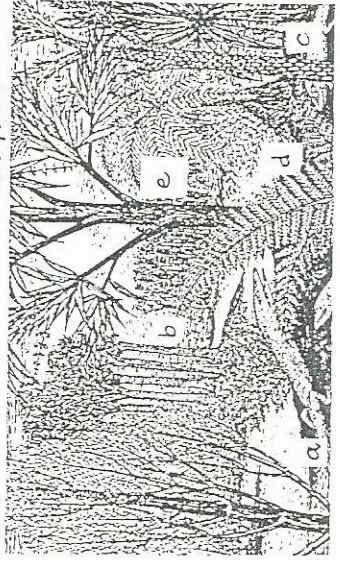
Sl. 91. *Palaeocycas* iz gornjeg trijasa - rekonstrukcija (iz HERAK, 1963).

Predstavnici razreda **Cycadatae** poznate su od trijasa do danas (sl.94). Maksimum razvoja imali su u juri, a danas su živi fosili. Današnji rod *Cycas* uzgaja se kao ukrasno stablo i u nas u južnoj Dalmaciji. Žućkastosmeđi dlakavi plodni listovi smješteni su na vrhu stabla, a tijekom života dobivaju klorofil i preuzimaju funkciju trofofila. Zoidiogamna oplodnja vrši se najvećim poznatim spermatozoidom u živom svijetu (0.3 mm). Od oprašivanja do oplodnje prođe i po nekoliko mjeseci.

PALEOFITIK

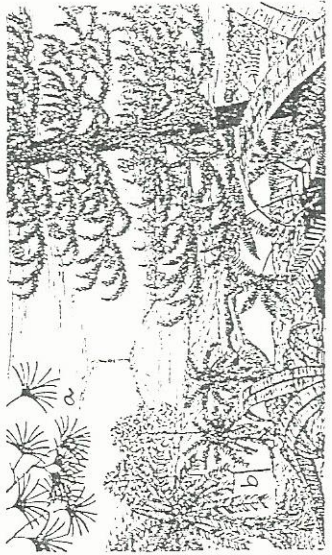


STARAJI PALEOZOIK - PRIJELAZ FLORE NA
KOPNO
Prevlast praproti: a) Psilophyton; b) Rhynia;
c) Asteroxylon.



KARBON - DOBA MOČVARNIH PRAŠUMA
Preslice (a), chrotožine (b, c) i primitive
golosjemenjace (d, e)

MEZOFITIK



TRIJAS - DOBA POREVLASTI IGLIČASTIH
GOLOSJEMENJACA



JURA - VREDA - VLADAVINA PERASTO-
LISNIH GOLOSJEMENJACA

KENOFITIK



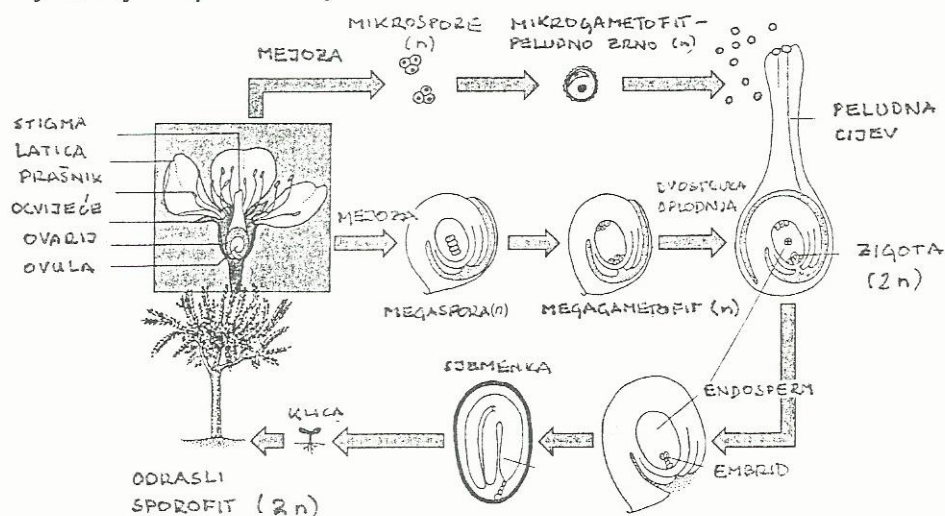
TERCIJAR - DOBA KRATOSJEMENJACA
Oligocenska močvara



KVARTAR - DOBA HLAONE KLIME.
Breze se sele prema jugu.

3. pododjeljak MAGNOLIOPHYTINA (ANGIOSPERMAE), kritosjemenjače

Najnaprednije stablašice koje karakterizira krajnja redukcija gametofita i napredujuća neotenija. Muški gametofit nastaje u peludnicama, gdje iz generativne stanice, koja je jedini ostatak anteridija mitozom nastaju dvije spermalne stanice. Ženski gametofit-embrionska vreća s jednom jezgrom višestrukom diobom stvara jajni aparat, antipode i sekundarnu jezgru embrionske vreće. Životni ciklus kritosjemenjača prikazan je na sl.90.

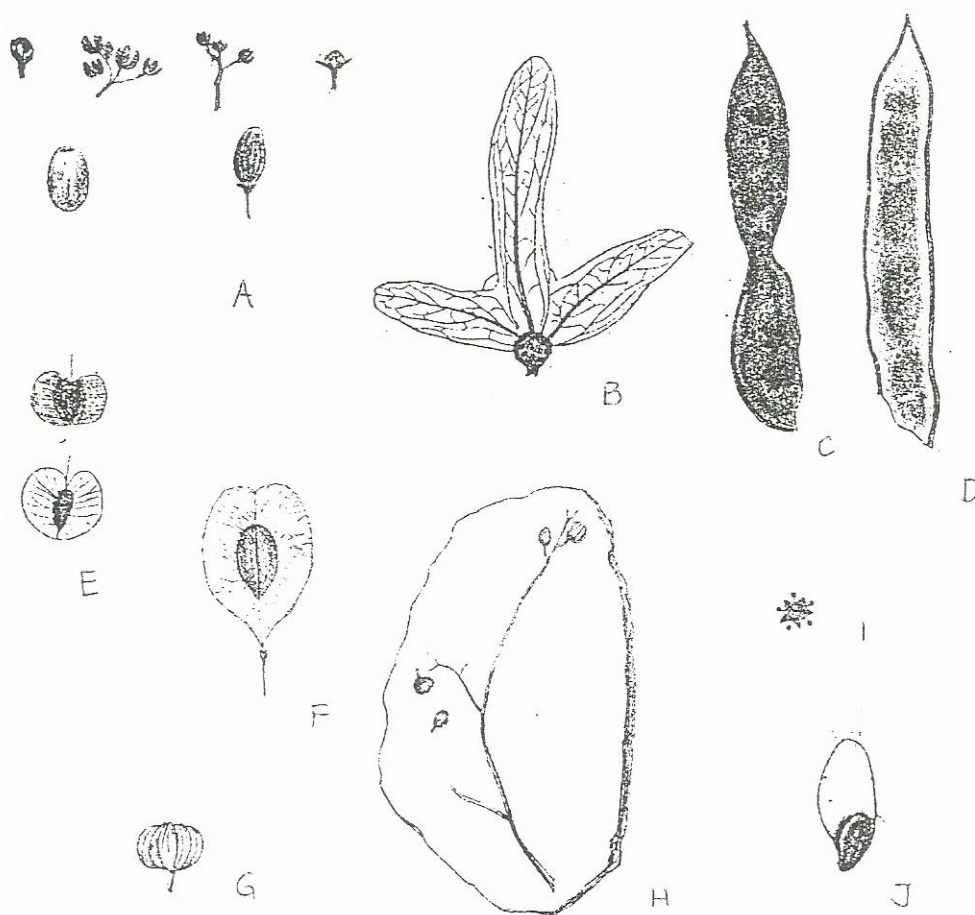


Sl. 90. Životni ciklus kritosjemenjače (iz HOPSON & WESSELLS, 1990).

Cvijet, reproduktivna struktura u kojoj nastaje sjeme i pelud često je okružen živo obojenim laticama (ocvijeće ili periant) (sl. 91), koje privlače pažnju kukaca i drugih životinja. Stoga je evolucija angiospermi usko vezana uz evoluciju oparašivača, a pojedine su se vrste kukaca usko specijalizirale za prenošenje peludi određene biljne vrste.

Sjemeni zameci zatvoreni su u plodnici. Peludna zrnca prenose se na stigm (njuška tučka), a peludna mješina dovodi pelud do sjemenog zametka i embrionske vreće (sl. 90). Hranjivo staniće, sekundarni endosperm nastaje samo nakon uspjele oplodnje. Sjemenke se prenose različitim mehanizmima. Neke angiosperme stvaraju mesnate jestive plodove (sl. 81), dok druge imaju različite kukice za pričvršćivanje na tijelo životinja, ili pak krilca za prenošenje vjetrom (sl.92). Sve su ove prilagodbe omogućile angiospermama da nasele različita područja, od smrznute tundre do ekvatorijalnih prašuma.

Kritosjemenjače su od sredine krede dominantna skupina na Zemlji. Danas na Zemlji živi oko 150 000 vrsta, što čini oko 96 % današnje kopnene flore.



Sl. 93. Različiti tipovi sjemenki i plodova kritosjemenjača iz eocena Promine (iz ETTINGSHAUSEN, 1872, 1877, 1885).

A. *Cinnamomum polymorphum*, B. *Engelhardtia brongniarti*,
C. *Robinia druidum*, D. *Acacia sotskiana*, E. *Terminalia fenzliana*,
F. *Ptelea intermedia*, G. *Rhus sagoriana*, H. *R. stygia*,
I. *Celastrus protogaeus*, J. *Hakea macroptera*.

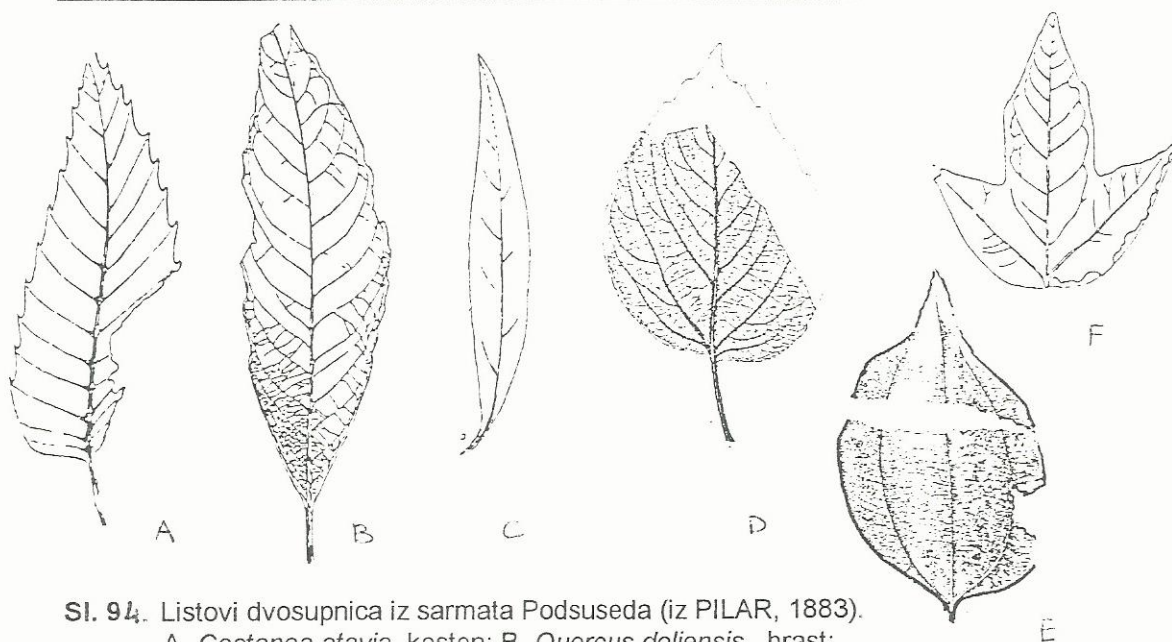
Većina stabala pripada razredu dvosupnica (**Magnoliatae, Dicotyledonae**). Skupinu karakterizira sekundarni rast u širinu pomoću kambija, a češća je od donje krede . Mnoge su dvosupnice dobri indikatori paleoklime, a obzirom na relativno velik broj fosila u mlađim kenozojskim sedimentima moguće je pratiti promjenu vegetacijskog pokrova, kao posljedicu postupnog zahlađivanja i povremenih oledbi u doba kvartara. Ove klimatske promjene mogu se uočiti i u sastavu paleoflore s nekoliko kenozojskih nalazišta u Hrvatskoj, među kojima se ističu planina Promina kraj Drniša (eocenske starosti), selo Planina u istočnoj Medvednici (oligocenske starosti), te okolica Susedgrada u zapadnoj Medvednici i Radoboj u Hrvatskom zagorju (sarmatske starosti).

Zbirka iz planine Promine skupljena je u prošlom stoljeću, a detaljno ju je obradio austrijski liječnik i paleobotaničar ETTINGSHAUSEN (1853, 1855). Određena je sedamdesetjedna biljna vrsta, a veći dio zbirke čuva se u muzeju u Grazu. Tropski karakter prominske flore potvrđuju nađeni listovi lauraceja (*Laurus*, "*Cinnamomum*"), eukaliptusa i smokvi (*Ficus*), te palmi (sl. 93). Zbirka flore s jugoistočnih obronaka Medvednice (Planina) dijelom je prikupljena već u prošlom stoljeću, no nadopunio ju je i detaljno obradio A. POLIĆ (1935). Zbirci je isprva pripisivana oligocenska starost, no kasnije je utvrđeno da pripada donjem miocenu (otnangu) (ŠIKIĆ, 1968, KOCHANSKY-DEVIDÉ & SLIŠKOVIĆ, 1978). Određene su 34 vrste, među kojima još uvijek prevladavaju tropsko-suptropske forme (*Myrica*, *Cinnamomum*, *Engelhardtia*, *Banksia*, *Laurus* i dr.), no ima i predstavnika umjereno tople klime, borova i hrastova. Prema dosadašnjim istraživanjima najbogatije zbirke makroflora sabrane su u sarmatskim naslagama okolice Zagreba.

Sedamdesetih godina devetnaestog stoljeća prikupljeno je u okolici Podsuseda, te u Sv. Nedelji čak 1500 otisaka fosilnog bilja, koje je iscrpno obradio Đ. PILAR (1883). Među 232 određena taksona ima i veći broj novih vrsta, a po karakteru se mogu naći predstavnici tropske, suptropske, pa i umjerene klime, što autor tumači visokim reljefom. Na obali ondašnjeg otoka Medvednice rasle su smokve, lovor, cimetovci i avokado (*Ficus*, *Laurus*, *Cinnamomum*, *Persea*), na hladnijem i vjetrovitijem staništu anemogamne amentifere - likvidambar, kesten, bukva i hrast (*Liquidambar*, *Castanea*, *Fagus*, *Quercus*), javori (*Acer*) i breze (*Betula*), božikovina (*Ilex*), te borovi (*Pinus*) (sl. 86). Vrba (*Salix*) i topola (*Populus*), koje su često prvi kolonizatori mladog nestabilnog tla u porječjima, također su česte u sarmatu Zagrebačke gore, no nađu se i biljke sušnijih staništa - mahunarke (*Acacia*, *Cassia*). Miocensko fosilno bilje nađeno je i na nekoliko drugih nalazišta, najčešće po obodu Zagrebačke gore, no radi se o manjem broju primjeraka. Na sl. 92 prikazani su neki primjerci listova iz Podsuseda.

Iznimno bogata paleoflora nađena u sarmatskim sedimentima Radoboja u Hrvatskom Zagorju, čuva se dijelom u Hrvatskom prirodoslovnom muzeju, a dijelom u muzejima Beča, Budimpešte i Graza. Određene su 193 vrste, među kojima su opet najčešće tropsko-suptropske vrste - palme, lovor, smokve i cimetovci (podaci T. ĐEREK).

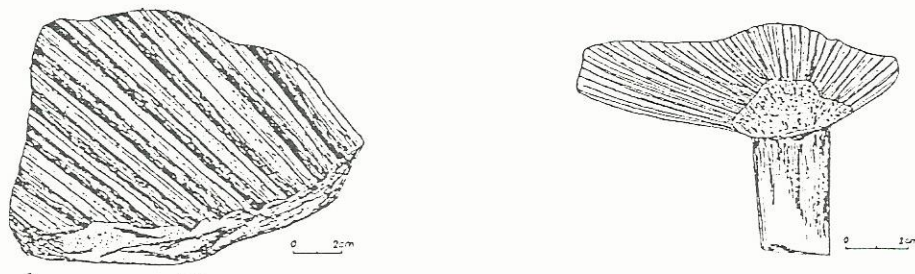
Klima je tijekom tercijara postajala sve hladnija, te se u mlađim pliokvartarnim sedimentima Virovitice nađu predstavnici betulaceja (*Carpinus* - grab) i javora (*Acer*), a nađen je i list ginka, koji se danas u Europi uzgaja samo kao ukrasno stablo u parkovima, a u prirodi živi tek u istočnoj Aziji (podaci J. SREMAC).



Sl. 94. Listovi dvosupnica iz sarmata Podsuseda (iz PILAR, 1883).

- A. *Castanea atavia*, kesten; B. *Quercus doljensis*, hrast;
C. *Salix tenera*, vrba; D. *Populus mutabilis*, topola;
E. *Zizyphus integrifolius*, srednik cimetovca; F. *Acer trilobatum*, javor.

Skupina jednosupnica (*Monocotyledones*) obuhvaća pretežito zeljasto bilje, koje se rijetko fosilizira, osim familije palmi (*Arecidae*), koje imaju osobito velik značaj u paleoklimatologiji, jer su vezane za suptropsko-tropska područja. Palme su se na Zemlji pojavile u doba krede, a u Hrvatskoj su nađene u eocenskim sedimentima Promine (*Phoenicites*, *Sabal*, *Palmophyllum*) (sl. 93), te u sarmatu Radoboja.



Sl. 95. Listovi palmi iz eocena Promine (iz ŠTOK, 1993).
A. *Sabal major*, B. *Palmophyllum raphifolia*.

Carstvo ANIMALIA

VIŠI A V E R T E B R A T A, viši beskranješnjaci

Beskranješnjaci su fosilno najznačajnija skupina u paleontologiji. Obzirom na veliki broj primjeraka pojedine vrste, kao i razmjerno velik broj taksona sa čvrstim skeletom, njihovi su nalazi u stijenama česti, pa se ponekad u malom uzorku sedimentne stijene može naći na tisuće primjeraka fosila sitnih beskranješnjaka. Njihove su potencijalne mogućnosti za određivanje paleobiologije, okoliša ili starosti stijena daleko veće nego u drugih skupina.

U avertebrata se još ubrajaju i jednostanični Protozoa (MATONIČKIN, 1978).

Evolucija beskranješnjaka

Evolucija beskranješnjaka odvijala se u tri različite etape (sl. 94).

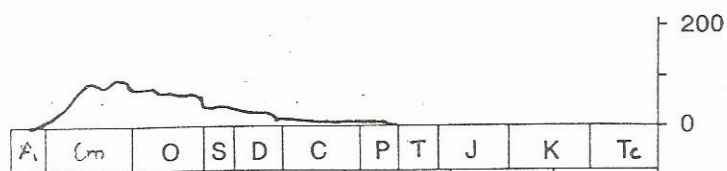
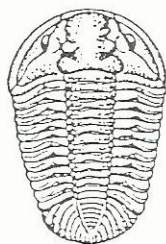
Prva se evolucijska stepenica zbivala od kraja proterozoika, te osobito tijekom kambrija, a karakterizira je pojava skeletnih dijelova u različitim skupina beskranješnjaka. Mnogi znanstvenici smatraju ovaj prvi evolutivni skok najeksplozivnijom adaptivnom radiacijom u povijesti živog svijeta. Smatra se da se uzroci ovako nagle eksplozije i ekspanzije života mogu povezati s posljedicama kasno proterozojske glacijacije. Zbog razlike u temperaturi vodenih slojeva došlo je do pojačane vertikalne cirkulacije ("upwelling"), čime su sa dna u površinske vode doneseni fosfati potrebni za prehranu, te karbonati za izgradnju skeleta. Po završetku oledbe došlo je do otapanja ledenih kapa, te je plitko more poplavilo veliki dio kontinenta, čime se znatno povećala površina okoliša pogodnih za život. Kambrijske su zajednice vezane isključivo za marinske sredine, a karakterizira ih dominacija člankonožaca - trilobita i prvih grebenotvoraca, spužvama sličnih arheocijatida. Karakteristični organizmi kambrija bili su kratkog vijeka, te je većina izumrla krajem kambrija ili u ordoviciju, a zadnji su reliktni oblici nestali krajem perma.

Druga se etapa evolucije beskranješnjaka odvijala od ordovicija do kraja perma. Ove su zajednice obilježene dominacijom ramenonožaca, rugoznih i tabulatnih koralja, vapnenačkih algi, briozoa i krinoida. Otvoreno su more nastanjivali planktonski graptoliti. S krajem su perma ovi organizmi izgubili na značenju, no neki su reliktni taksoni opstali do danas.

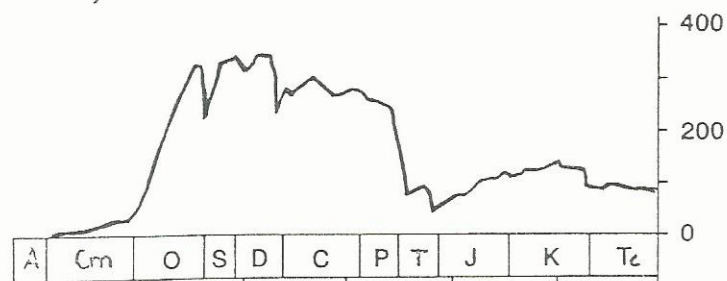
Moderna fauna, koja i danas dominira svim okolišima na Zemlji također vuče svoje podrijetlo iz kambrijske eksplozije, no za razliku od kambrijskih zajednica imala je sporu evoluciju, a postala je dominantna

tijekom mezozoika. Među modernim beskralješnjacima najbrojniji su mekušci, osobito školjkaši i puževi .

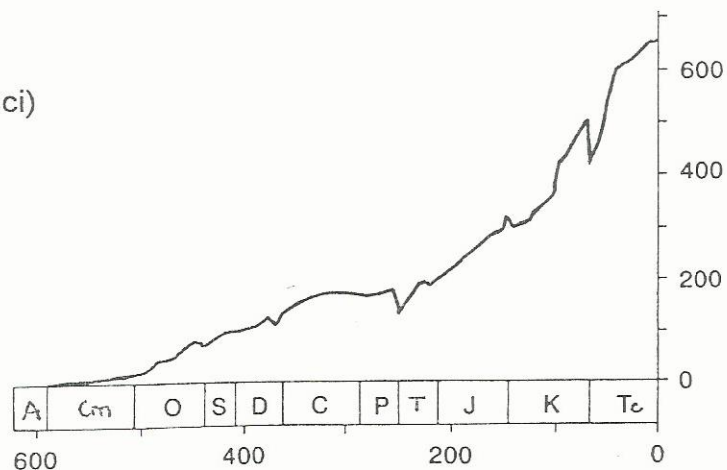
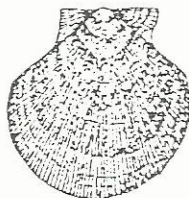
KAMBRIJSKA FAUNA (dominiraju trilobiti)



PALEOZOJSKA FAUNA (dominiraju ramenonošci)



MODERNA FAUNA (dominiraju mekušci)



Geološko vrijeme u milijunima godina

Sl. 96. Evolucijske faune fanerozoika. Na ordinatu je nanesen broj familija.
(iz DOYLE, 1995).

Taksonomija beskralješnjaka može se zasnivati na različitim kriterijima, kao što je npr. člankovitost tijela, oblik centralne šupljine ili položaj usnog otvora (tabl. II), no svi se autori slažu oko najgrublje podjele na tri grupe (podcarstva): **MESOZOA** (endoparazitske vrste, koje nisu poznate fosilno), **PARAZOA**, koji nemaju jasno formirana tkiva i organe, te prave višestanične organizme, **EUMETAZOA**.

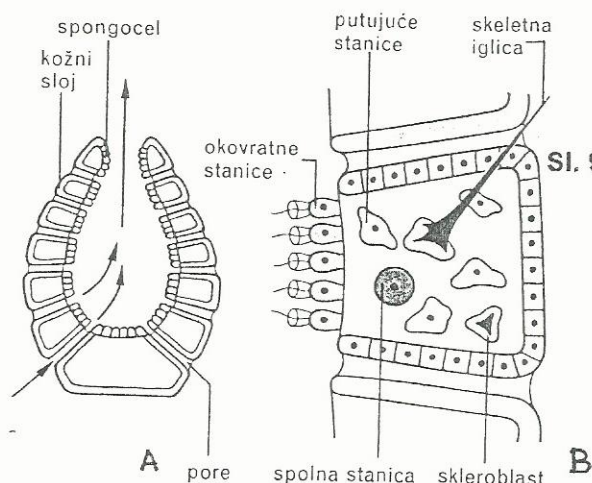
Podcarstvo: PARAZOA

Skupina Parazoa obuhvaća višestanične organizme vrećastog tijela, s brojnim bočnim ulazima u centralnu tjelesnu šupljinu (**coelenteron**), te jednim glavnim otvorom na vrhu tijela, koji služi za izbacivanje otpadnih tvari.

Stanice ovih organizama grupirane su u tri sloja, te često više podsjećaju na koloniju protozoa, nego na tkiva ili organe. Vanjski sloj, **ektoderm** ima zaštitnu ulogu, u središnjem sloju - **mezodermu** izgrađuje se skelet, dok se unutarnji sloj, **endoderm**, sastoji od bičastih stanica, koje stvaraju struju vode i time pomažu cirkulaciji svježje vode i otpadnih tvari u tjelesnoj šupljini (sl. 97).

Parazoa su starodrevna skupina, koja je na Zemlji živjela već u doba kambrija, dok su danas razmjerno rijetke i smatramo ih konzervativnim oblicima.

Ovoj skupini pripadaju izumrli kambrijski grebenotvorci, **arheocijatidi**, te spužve, koje su opstale na Zemlji od kambrija do danas.

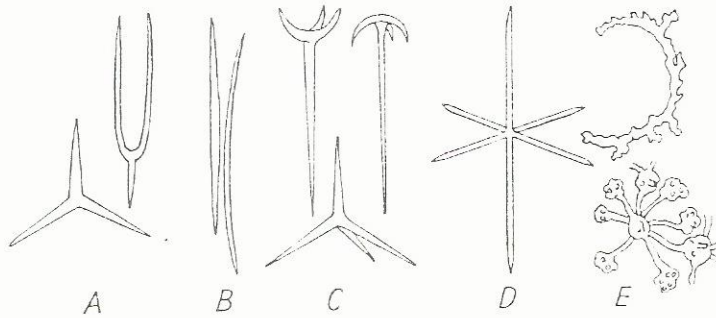


Sl. 97. Organizacija tijela spužve (iz GARMS & BORM, 1981, nadopunjeno).
A. plan građe,
B. presjek kroz stijenku.

1. stablo SPONGIAE (PORIFERA), spužve

Spužve su višestanične životinje vrećastog tijela, s centralnom tjelesnom šupljinom i troslojnom stijenkom. Kod naprednijih spužvi uz središnju šupljinu pojavljuju se i brojne sekundarne šupljine u stijenci,

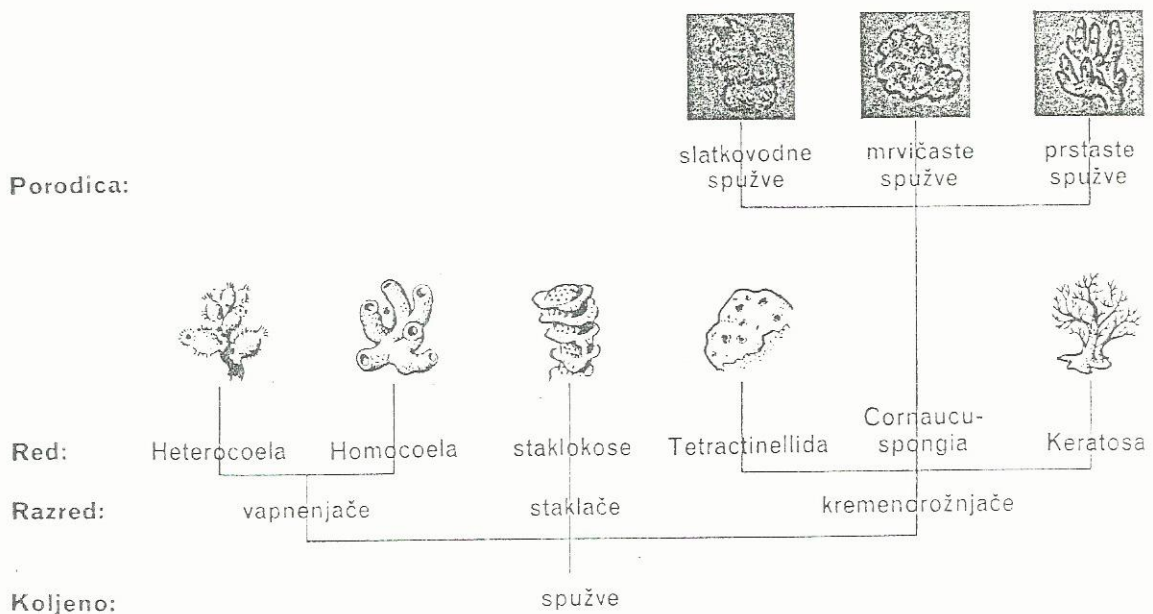
povezane složenim sustavom kanala, te obložene bičastim stanicama. Voda ulazi u tijelo spužve kroz brojne bočne otvore **ostia**, a otpadne se tvari izbacuju kroz glavni otvor na vrhu tijela, **oskulum** (sl. 97 A). Skelet spužve stvara se u središnjem tjelesnom sloju, mezodermu, a sastoji se od iglica, koje nazivamo **spikule** (sl. 97 B). Spikule sužvi mogu biti različita oblika, te od različita materijala (sl. 98).



Tipovi spikula. A Troosne iglice (*Calcispongiae*), B monaksone iglice, C tetraksone iglice, D heksaksona (triaksona) iglica, E iglice litistida.

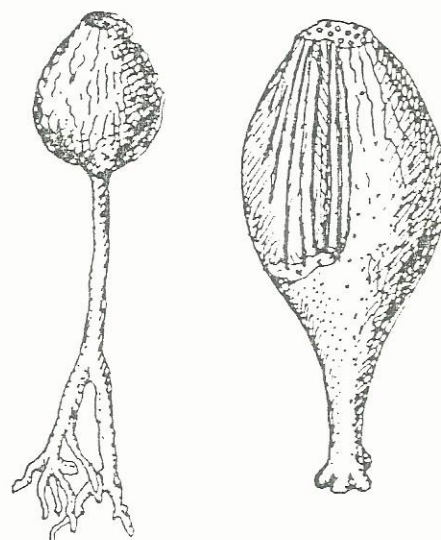
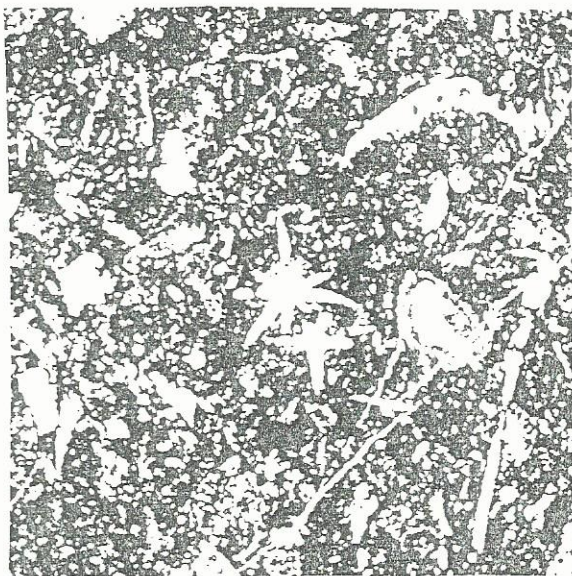
Sl. 98. Različiti oblici spikula (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).

Spužve koje su se nekoć koristile za brisanje školske ploče, a danas se još ponekad koriste u kozmetici, imaju **skelet** od isprepletenih niti **spongina**, rožnate tvari slične po sastavu našim noktima (**kremenorožnjače**). Prije uporabe ove se spužve omekšavaju posebnim postupkom. Osim spongina, spužve mogu izgrađivati spikule od kalcij karbonata (**vapnenjače**), ili od kremena (**staklače**) (sl. 99).



Sl. 99. Sistematski pregled spužava (iz GARMS & BORM, 1981).

Spikule mogu ležati slobodno u mezodermu, ili se mogu ispreplitati u čvrste rešetke. Nakon ugibanja, u prvom ćemo slučaju naći u sedimentu samo razasute iglice (sl. 100 A), dok se spužve s rešetkastim skeletom, mogu fosilizirati tako da vidimo njihov prvobitni oblik (sl. 100 B). Premda su spužve pretežito konzervativne, vapnenjače su nešto veći procvat doživjele krajem paleozoika i u trijasu, kad su izgrađivale grebene. U Hrvatskoj su nađeni krpasti spongiti grebeni u permskim naslagama srednjeg Velebita . U doba krede nalazimo više provodnih oblika kremenih spužvi, kao što su *Siphonia* i *Jerea* (sl. 100 B).



Sl. 100. A. Dubokomorski sediment s razasutim spikulama iz perma Velebita, x 80 (orig.),
B. Provodne kredne spužve sa stopljenim iglicama: *Jerea pyriformis* (1) i *Siphonia tulipa* (2) (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).

Spužve mogu živjeti u slatkoj, slanoj i brakičnoj vodi, na različitoj dubini. U nas su rožnjače bile godinama vađene s područja Zlarina u srednjem Jadranu, te su danas gotovo istrijebljene. Paleoeкологи su zanimljivi fosilni nalazi kamotočne spužve (*Vioa* ili *Cliona*), koja se ubušuje u stijene međuplimne zone, te je dobar indikator okoliša.

2. stablo ARCHAEOCYATHA

Sesilni plitkomorski organizmi koji su živjeli isključivo u donjem kambriju i početkom srednjeg kambrija. Imali su čaškaste karbonatne skelete, s brojnim bočnim otvorima i glavnim vršnim otvorom, slično spužvama. Izgrađivali su prve grebene. Danas je od arheocijatidnog vapnenca izgrađena jezgra gorja Atlas u sjevernoj Africi.

CARSTVO: ANIMALIA					
PODCARSTVO (GRUPA): PARAZOA					
STABLO: PORIFERA (SPONGIA), Cm-rec.					
RAZRED	RASPON	RED	RASPON	ROD	RASPON
1. Demospongea (spikule od spongina)	Cm-rec.	Lithistida kamene spužve)	O-rec.	<i>Siphonia</i> <i>Jerea</i>	K-Tc K ₂
		Hadromerida	O-rec.	<i>Cliona</i>	D-rec.
		Keratosida	Rec.	<i>Euspongia</i>	Rec.
		Astrophorida	T-rec.	<i>Geodia</i>	Rec.
2. Hyalospongea (Hexactinellida) - staklače	Cm-rec.	Lyssakida	Pz		
		Dictyida	Pz-?rec.		
		Lychniskida	J-rec.		
3. Calcispongea - vapnenjače	Cm-rec.	Pharetronida	P-rec.	<i>Peronidella</i>	T-K
		Thalamida (Sphinctozoa)	C-K	<i>Gyrtiocoelia</i>	P
4. Sclerospongea	D-rec.	Ceratoporellida	J-rec.		
		Tabulospongida	K-rec.		
		Chaetetida	O-Tc		
		Muranida	K		

STABLO: ARCHAEOCYATHA, Cm	
RAZRED	
1. Regulares	
2. Irregulares	

Potcarstvo: EUMETAZOA

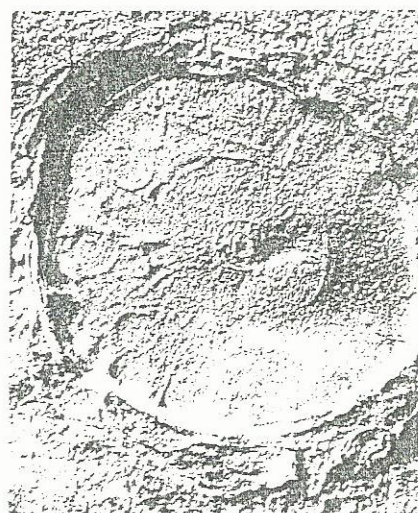
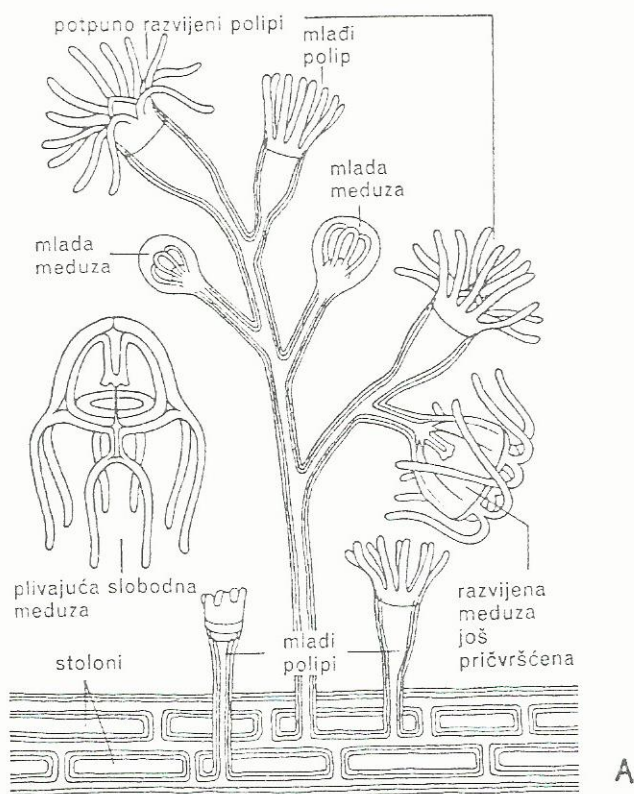
Prave višestanične životinje naći ćemo u nekim udžbenicima podijeljene u mješince (**Coelenterata**), prednjouste (**Protostomia**) i stražnjouste (**Deuterostomia**). U nas se, međutim uvriježila podjela prema organizaciji tijela na nečlankovite beskolutičavce (**Ameria**), člankovite mnogokolutičavce (**Polymeria**) i malokolutičavce (**Oligomeria**) (tabl. II).

Tip organizacije: AMERIA, nečlankovite životinje

U nečlankovite životinje ubrajamo koljena žarnjaka (**Cnidaria**) i mekušaca (**Mollusca**) (tabl. II).

1. koljeno CNIDARIA, žarnjaci

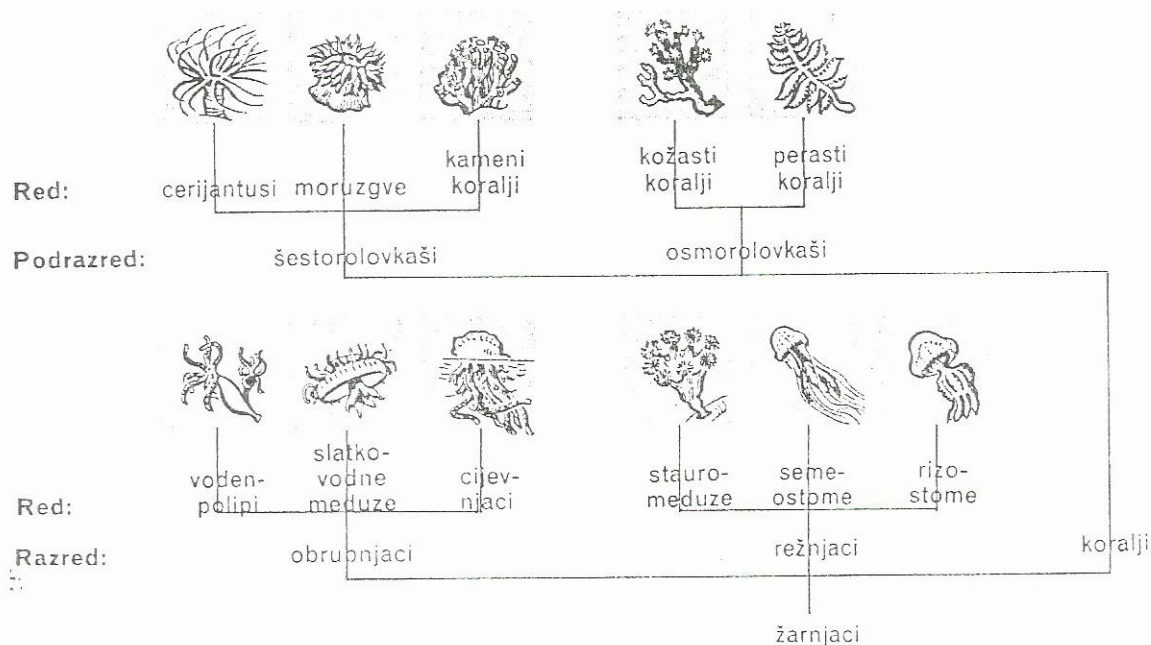
Žarnjaci su višestanični organizmi s razvijenim živčanim sustavom. Na lovkama (tentakulima) imaju žarne stanice. Razlikujemo sesilne **polipe**, koji se razmnožavaju pupanjem, te planktonske **meduze**, koje se razmnožavaju spolno (sl. 101 A).



Sl. 101. A. Zadruga polipa s još pričvršćenim meduzama, koje su na različitom stupnju razvoja, i s jednom slobodnom meduzom (iz GARMS & BORM, 1981).
B. Otisak meduze *Beltanella* iz prækambrija Australije, x 0.5 (preuzeto iz RAUP & STANLEY, 1971).

Meduze nemaju mineralni skelet, dok polipi imaju čaške od magnezijuskog kalcita. Unutar radijalno simetrične čaške postoje dodatni potporni skeletni elementi. Zanimljivo je, međutim, da najstariji nalazi žarnjaka na Zemlji, iz doba prekambrija, pripadaju upravo meduzama (sl. 101 B).

Žarnjaci se dijele se na obrubnjake, režnjake i koralje (sl. 102). Fosilno se najčešće sačuvaju koralji.



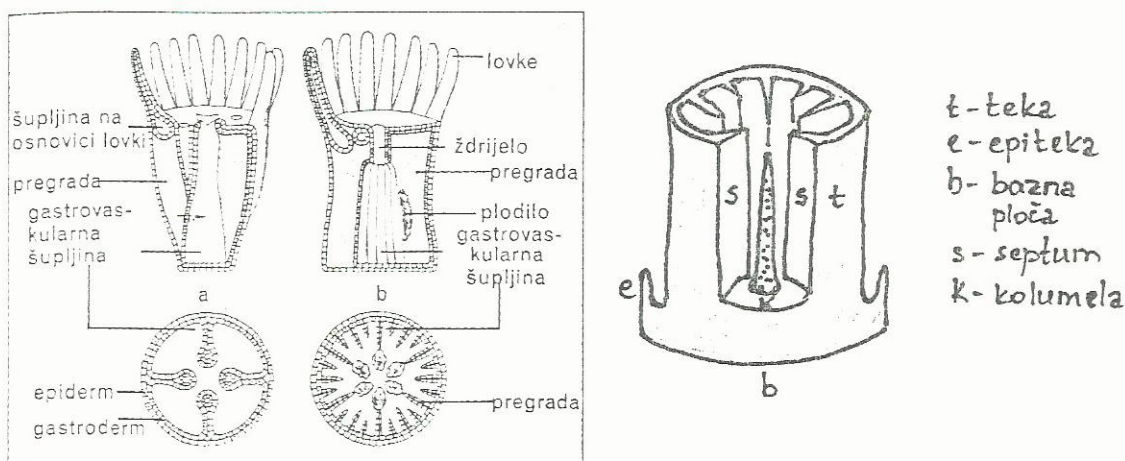
Sl. 102. Sistematski pregled žarnjaka (iz GARMS & BORM, 1981).

Razred ANTHOZOA, koralji

Koralji su sesilni žarnjaci, bez planktonskih meduza, s vijencem lovki oko usnog otvora.

Osnovni skelet koralja naziva se **čaška** ili **teka**, a u većine je koralja prirastao za podlogu **baznom pločom**. Unutrašnjost čaške podijeljena je pregradama, **septima**, među koje ulaze nabori mekog tkiva (sl. 104 A). Broj i način prirasta radijalnih pregradaka osnovni je kriterij za odredbu koralja je, te razlikujemo dvije velike skupine: **Zoantharia** i **Octocorallia** (sl. 104 B). Oktokoralji imaju osam sepata u čaški, dok fosilni zoantarija obuhvaćaju tri različite skupine: tetrakoralje (**Tetracorallia**), heksakoralje (**Scleractinia**) i tabulatne koralje (**Tabulata**).

Jedinke koralja (**koraliti**) mogu živjeti zasebno (**solitarni koralji**) ili u kolonijama i zadrugama (sl. 105 A-C). Neki **kolonijski koralji** izgrađuju grebenske rešetke, pa ih nazivamo **hermatipni koralji**. Oni su osobito dobri indikatori okoliša, jer žive u strogo određenim uvjetima (temperatura tijekom cijele godine prelazi 18°C , plitko more normalnog saliniteta oko 38 ‰, čista i uzburkana voda, bez donosa slatke vode i klastičnog materijala s kopna). Hermatipni koralji redovito imaju simbiote, sitne alge, koje koriste CO_2 za proces fotosinteze i time pospješuju iskorištenje CaCO_3 iz morske vode za izgradnju koraljnog skeleta.



Sl. 104. A. Shema građe tijela osmorolovkaša (lijevo) i šestorolovkaša (iz GARMS & BORM, 1981).

B. Elementi građe koraljnog skeleta (orig.).

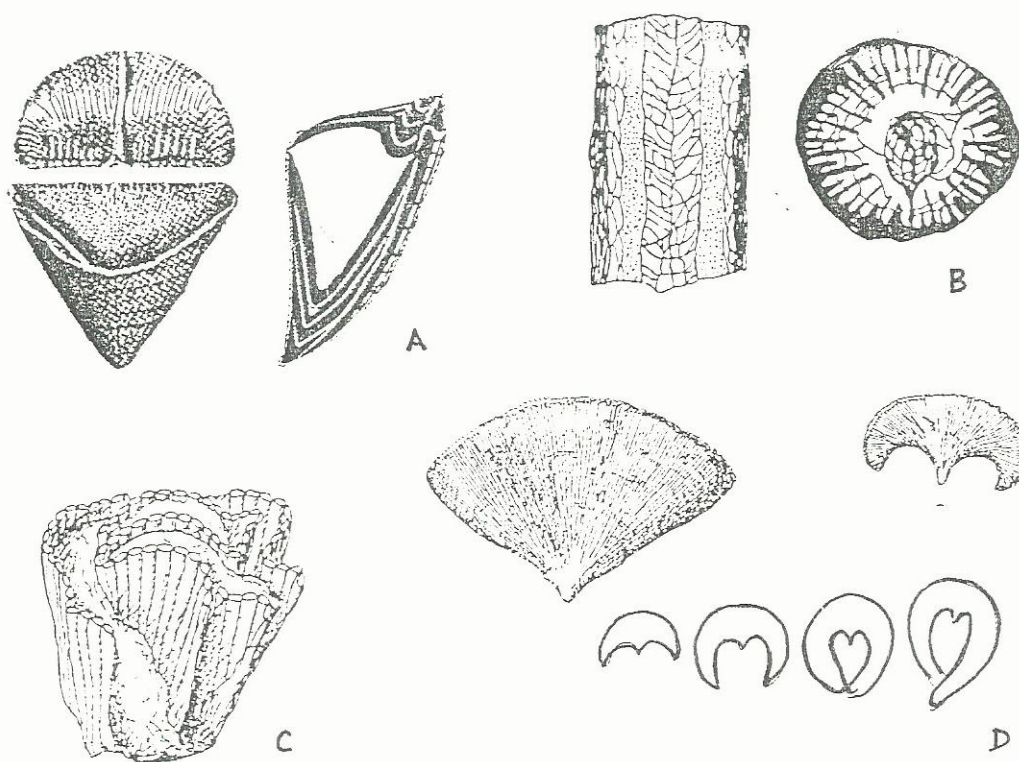
Solitarni i ponekad zadružni tetrakoralji (četvorolovkaši) i kolonijski tabulatni koralji živjeli su isključivo u paleozojskoj eri, dok su šestorolovkaši poznati od jure do danas. Tetrakoralje karakterizira primarno bilateralna simetrija (sl. 105 A), heksakoralje prirast sepata u ciklusima po šest, od kojih je svaki sljedeći ciklus sve kraći (sl. 104 A), dok su tabulatni koralji dobili ime po poprečnim pločastim ojačanjima u čaški - **tabulama** (sl. 105 C).

U Hrvatskoj su zadružni paleozojski koralji roda *Waagenophyllum* nađeni u permu Velebita (sl. 105 B), a paleozojskih koralja ima i u Banovini. Mezozojski solitarni koralji iz razvojnog niza *Trochosmilia* - *Diploctenium* nađu se u kredi Medvednice (sl. 105 D), a najljepši primjerci kenozojskih koralja nađeni su u eocenu otoka Krka i okolice Drniša (sl. 37). Nakon razdoblja badena u sjevernoj Hrvatskoj prestaje marinski režim sedimentacije, te ovdje više nećemo naći koralje.

CARSTVO: ANIMALIA
PODCARSTVO (GRUPA): EUMETAZOA
PODGRUPA COELENTERATA – MJEŠINCI

KOLJENO: CNIDARIA – ŽARNJACI

RAZRED	RASPON	PODRAZRED	RASPON	RED	RASPON	ROD
1. Scyphozoa	Cm-rec.	Scyphomedusae	J-rec.			<i>Aurelia</i>
		Conulata	Cm-T(rec?)			
2. Hydrozoa	Cm-rec.			Hydroida	Cm-rec.	<i>Sphaeractinia</i> J ₃ <i>Ellipsactinia</i> J ₃ <i>Cladocoropsis</i> J ₃
				Milleporida	K ₂ -rec.	<i>Millepora</i> , Rec.
3. Anthozoa	A-rec.	Ceriantipatharia	M	Antipatharia	Rec.	
				Ceriantharia		
		Octocorallia	K-rec.			<i>Isis</i> K ₂ <i>Pennatulida</i> Rec. <i>Corallinum rubrum</i> Rec.
		Zoantharia		Rugosa (Pterocorallia, Tetracorallia)	O-P	<i>Calceola</i> D <i>Waagenophyllum</i> P <i>Hexagonaria</i> D-C <i>Cyatophyllum</i> D
				Scleractinia (Cyclocorallia, Hexacorallia)	T-rec.	<i>Cinnolites</i> (– <i>Cyclolites</i>) K-E <i>Trochomilia</i> K-Tc <i>Diploctenium</i> K-Tc <i>Thamnasteria</i> K-Tc <i>Fungia</i> Rec. <i>Madrepora</i> K-rec. <i>Balanophyllia</i> Rec.
				Heterocorallia	D-C	
				Tabulata	O-P	<i>Favosites</i> O-D <i>Pleurodictyum</i> D <i>Halysites</i> O-S
				Heliolithina	C-D	<i>Heliolites</i> S-D
4. Cubozoa	C-rec.					



Sl. 105. Solitarni, zadržni i kolonijski koralji geološke prošlosti (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).

- A. Solitarni tetrakoralj s bilateralnom simetrijom *Calceola sandalina* iz devona,
- B. Zadržni tetrakoralj *Waagenophyllum* iz perma,
- C. Kolonijski tabulatni koralj *Halysites catenularia*.
- D. Razvojni niz solitarnih koralja: *Trochosmia* - *Diploctenium* iz krede.

Razred HYDROZOA, obrubnjaci

Skupina hidrozoe obuhvaća kolonijske organizme, koji imaju izmjenu generacija - polipe i meduze. Smatra se da prekambrijski otisci meduza (sl. 101 B) pripadaju upravo ovom razredu. Polipi su osobito česti u gornjoj juri, kad su nađeni i u Hrvatskoj.

Kolonije polipa nastaju pupanjem, a mogu imati skelet u obliku kuglastih ili elipsoidnih lamina, ili prstolikih grančica.

Razred SCYPHOZOA

Obuhvaćaju pretežito pelagičke meduze s četverostrakastom simetrijom, te skupinu **Conulariida** (kambrij - trijas), koja je imala piramidalni hitinofosfatni skelet.

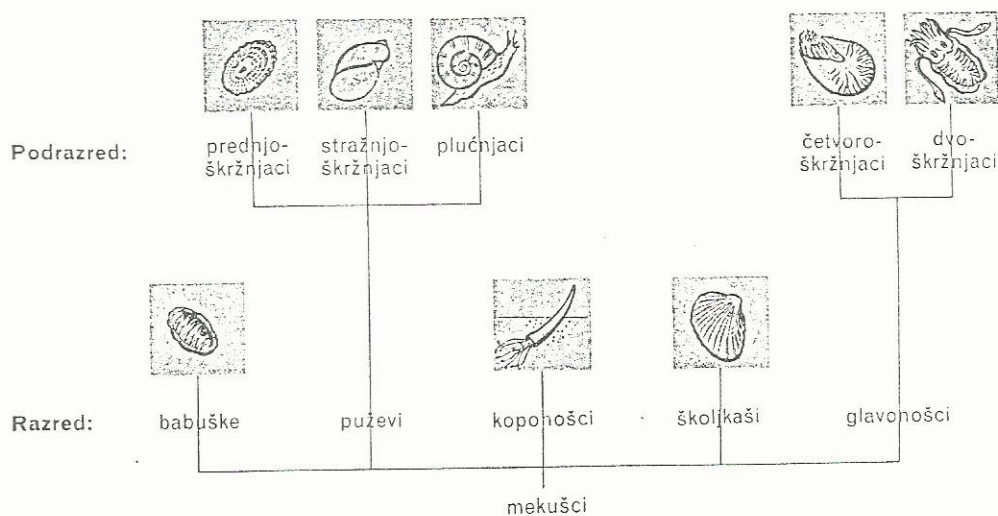
2. koljeno: MOLLUSCA, mekušci

Predstavnici skupine mekušaca danas su dominantna skupina beskralješnjaka na Zemlji (sl. 97), a zahvaljujući postojanju masivnog skeleta ostavili su nam i razmjerno najveći broj fosila.

Meko tijelo im se sastoji od utrobne vreće s probavnim organima, stopala, koje služi za pokretanje i plašta, koji može izlučivati kućicu. Prostor između plašta i utrobne vreće služi kao respiratorna komora, te u njemu najčešće vise škrge.

Smatra se da su se svi današnji mekušci razvili iz jednostavnih pramekušaca, koji nisu imali skeleta. Od ove je skupine razvoj tekao u dvije grane. Jedna je grupa mekušaca počela izgrađivati skelet od većeg broja pomičnih hitinskih pločica (**Polyplacophora**), dok je druga proizvodila cjeloviti karbonatni skelet (**Monoplacophora**).

Poliplakofora su do danas opstali kao slijepa i konzervativna grana, čiji predstavnik *Chiton* ili babuška živi i danas u Jadranu. Skupina monoplakofora postala je, međutim ishodišna za razvoj svih drugih mekušaca - školjkaša, puževa, glavonožaca i koponožaca (sl. 106). Ishodišni monoplakofora su u paleozoiku živjeli kao plitkomorski bentos, a danas se kao živi fosili nađu samo u abisalnim dubinama.

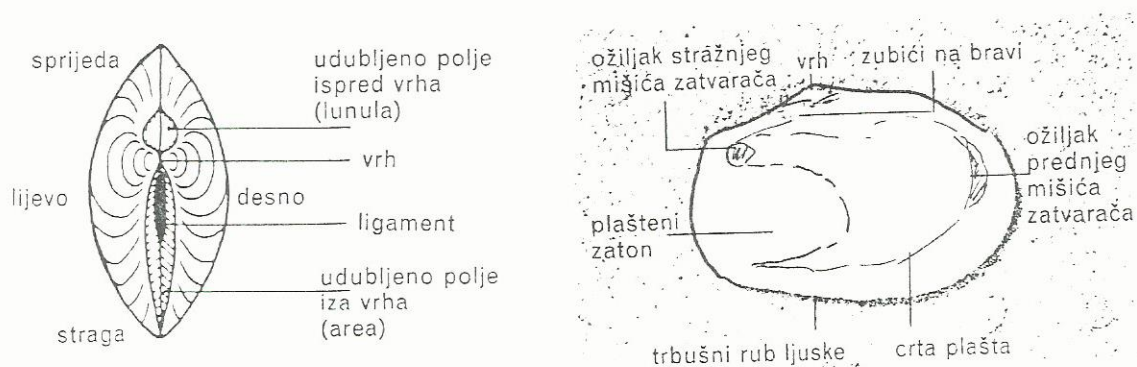


Sl. 106. Pregled sistematike mekušaca (iz GARMS & BORM, 1991).

Mekušci s karbonatnim skeletom tijekom života nadograđuju svoj skelet, pa se na površini ljuštura i kućica vide prirasne linije (sl. 108). Skelet im se sastoji iz tri sloja, od kojih vanjski **konhiolinski** sloj sarži boju i gotovo se nikad ne sačuva fosilno. Središnji sloj najčešće je izgrađen od **aragonitnih prizmi**, a samo pojedini mekušci, npr. oštrige, grade ga od kalcita. Unutarnji je sloj načinjen od aragonitnih lamela, koje zbog loma svjetlosti mogu imati **sedefasti** sjaj. Mekušci sa spiralnim kućicama mogu izlučivati rožnate ili kalcitne poklopce, kojima zatvaraju ušće.

1. razred LAMELLIBRANCHIATA, BIVALVIA, PELECYPODA, školjkaši

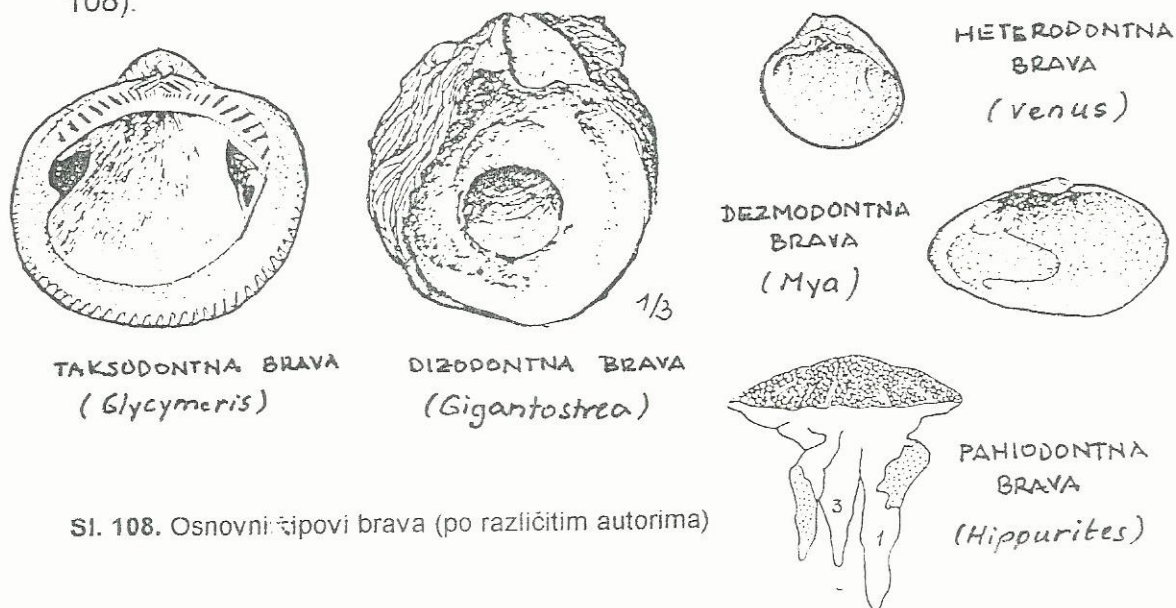
Školjkaši su najprimitivnija grupa mekušaca, s vrećastim tijelom koje nema diferenciranu glavu. Žive u slanoj, slatkoj i bočatoj vodi. Tijelo je zaštićeno dvjema vanjskim ljušturama, za koje je priraslo plaštem. Ljušture se otvaraju pomoću vanjskog ligamenta, koji je pričvršćen na arei, a zatvaraju mišićima zatvaračima, čiji se otisci vide na unutarnjoj strani ljušture. Ljušture se međusobno uzglobljuju sustavom izbočenja i udubljenja koje zovemo **brava**. Ravnina simetrije u većine školjkaša prolazi između ljuštura, a vrh je svake ljušture malo povijen u stranu, te razlikujemo lijevu i desnu ljušturu (sl. 107). Izvana se na ljušturi vide prirasne linije, a mogu se pojaviti i radijalna i/ili koncentrična rebra, bodlje, čvorići i dr. (sl. 109).



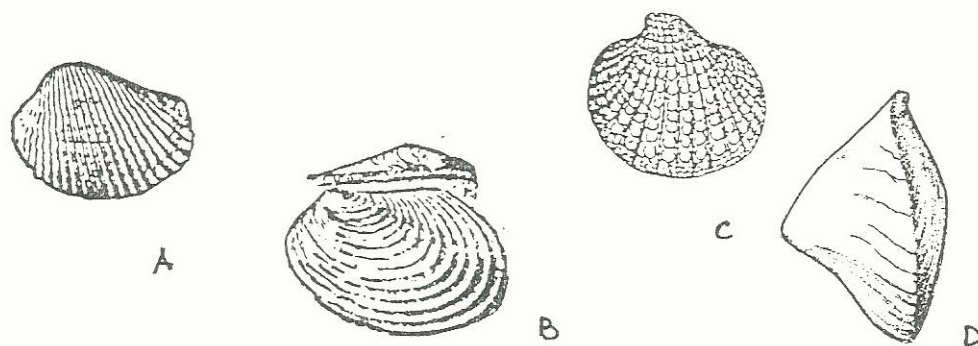
Sl. 107. Građa ljušture školjkaša.

A. Pogled na ljušturu s vrha, B. Ljuštura iznutra (iz GARMS & BORM, 1981).

Oblik brave smatra se glavnim kriterijem za podjelu u skupine, te razlikujemo **kriptodontne**, **taksodontne**, **izodontne**, **shizodontne**, **heterodontne**, **dizodontne**, **dezmodontne** i **pahiodontne** brave (sl. 108).



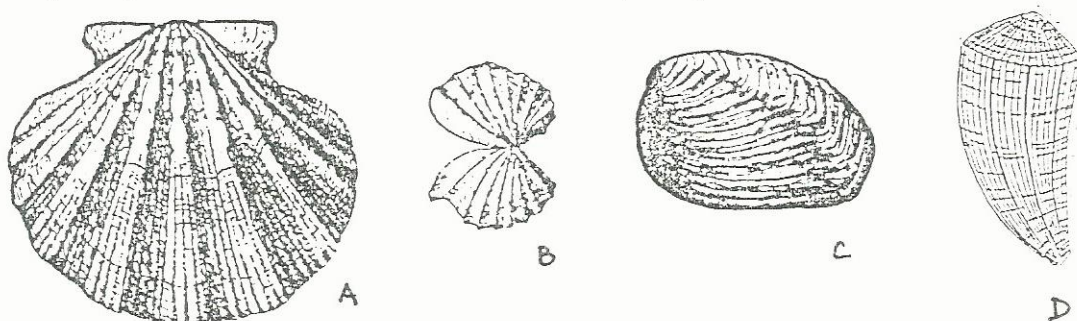
Sl. 108. Osnovni tipovi brave (po različitim autorima)



Sl. 109. Ljušture školjkaša izvana (po različitim autorima):

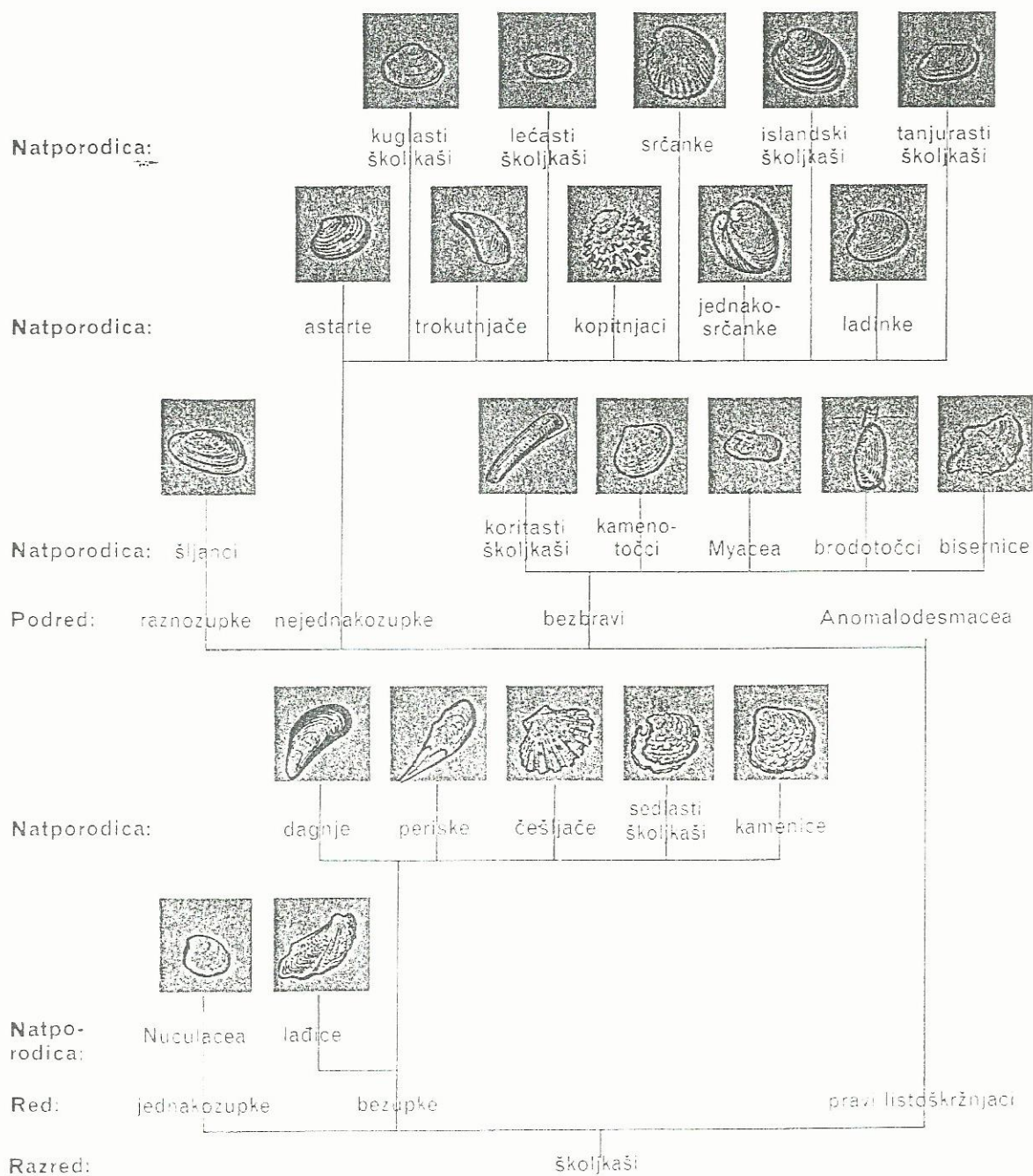
- A. Radijalna rebra (*Arca*),
- B. Koncentrična rebra (*Inoceramus*),
- C. Kombinacija radijalnih i koncentričnih rebara (*Cardiola*),
- D. Glatka ljuštura, samo s linijama priraštaja (*Congeria*).

Svi su školjkaši vodene životinje, a mogu živjeti u slanoj, slatkoj i brakičnoj vodi. Većina ruje stopalom po muljevitom i pjeskovitom dnu, no ima i fiksosésilnih oblika. Drugi se ukopavaju u meki ili čvrsti supstrat. Vrste ukopane u mekom sedimentu komuniciraju s površinom putem dvostruke mesnate cijevi - sifa. Postoje i iznimno pokretljivi školjkaši, koji mogu malo plivati naglim otvaranjem i zatvaranjem ljuštura. Jedna od takvih vrsta je i lepeza sv. Jakova (*Pecten*), koja ima lagane, simetrične ljušture s ušima pored vrha (sl. 110 A), a po obodu plašta razvila su joj se osjetilna tjelešca za svjetlost. Školjkaši se hrane lebdećim česticama iz vodene otopine ili organskim česticama iz mulja. Mnogi su jestivi (lepeza sv. Jakova, dagnja, oštriga i dr.), pa imaju i ekonomski značaj. U geologiji se pojedine vrste koriste za određivanje relativne starosti stijena. Jedna od takvih je i slatkovodna srčanka *Paradacna abichi* (sl. 110 B), po kojoj se prepoznaje naftonosni Abichi-horizont u sjevernoj Hrvatskoj. Među školjkašima ima i facijesnih fosila, pa je poznato npr. da se prstac *Lithophaga* ubušuje u stijene međuplimne zone, dezmodontne školjke najčešće su stanovnici muljevite ili pjeskovite plaže, dok su slatkovodne unionide indikator riječnog (*Unio*) (sl. 110 C) ili barskog okoliša (*Anodonta*). Zadržni školjkaši uzburkanih plitkovodnih okoliša izgrađuju kokine ili lumakele ili biostrome (sl. 23).



Sl. 110. Školjkaši iz različitih okoliša (po raznim autorima):

- A. *Pecten*, B. *Paradacna*, C. *Unio*, D. *Hippurites*.



Sl. 111. Sistematski pregled školjkaša (po GARMS & BORM, 1991).

Najstariji školjkaši u Hrvatskoj potječu iz gornjopaleozojskih sedimenata Velebita. U donjem su trijasu čitavog Alpsko-mediteranskog prostora, pa i u nas česti facijesi pjeskovite plaže sa zajedničkim u koparim školjkašima *Anodontophora* i *Claraia*. Početkom jure u ovim se prostorima nađu ostržišta izgrađena od neobičnih ljuštura litiotida (sl.

PREGLED TAKSONOMIJE ŠKOLJKAŠA

(Prema Ziegler 1983, pojednostavljeno)

SKUPINA	BRAVA	STRATIGRAFSKI RASPON	ROD	RASPON
A. PALEOTAKSODONTA	taksodontna (ktenodontna)	O-rec.	<i>Nucula</i>	S-rec.
B. "CRYPTODONTA"	nije razvijena	O-rec.	<i>Cardiola</i>	S
C. ACTINODONTA		O-P		
D. PTERIOMORPHA		O-rec.		
D.1. Arcina	pseudoktenodontna	O-rec.	<i>Arca</i> (Noina ladica) <i>Glycymeris</i> (Čaška)	T-rec. K-rec.
D.2. Mytilina	dizodontna ili bez zuba	D-rec.	<i>Lithophaga</i> (Prstac) <i>Mytilus</i> (Dagnja) <i>Pinna</i> (Periska)	C-rec. T-rec. C-rec.
D.3. Pteriina	dizodontna, izodontna ili bez zuba	O-rec.	<i>Inoceramus</i> <i>Daonella</i> <i>Pseudomonotis</i> (= <i>Claraia</i>) <i>Halobia</i> <i>Posidonia</i> <i>Pecten</i> (lepeza Sv. Jakova) <i>Chlamys</i> <i>Amussium</i> <i>Lithotis</i> <i>Spondylus</i> (Kopitnjak) <i>Lima</i> <i>Chonrodonta</i> <i>Crassostrea</i> <i>Ostrea</i> (Kamenica) <i>Gryphaea</i>	K T T T S-J Tc-rec. T-rec. M-rec. J P-rec. J-rec. K2 M J-rec. J
E. SCHIZODONTA (PRAEHETERODONTA)	shizodontna	O-rec.	<i>Myophoria</i> <i>Trigonia</i> <i>Anodonta</i> (Bezupka) <i>Unio</i> (Lisanka) <i>Unionites</i> (<i>Anodontophora</i>)	D-T J-K E-rec. K-rec. T
F. HETERODONTA	heterodontna	O-rec.		
F.1. Lucinina		O-rec.	<i>Lucina</i>	J-rec.
F.2. Astartodontina		O-rec.	<i>Cardium</i> (Srčanka) <i>Limnocardium</i> <i>Paradacna</i> <i>Mactra</i> (Kopanjica) <i>Isocardia</i> (Volovsko srce)	T-rec. M M K-rec. J-rec.
F.3. Venerina		D-rec.	<i>Congerina</i> <i>Venus</i> (Ladinka)	E-rec. J-rec.
F.4. Myina	desmodontna	P-rec.	<i>Panopea</i> (= <i>Panope</i>) <i>Corbula</i> (= <i>Aloidis</i>) <i>Mya</i> <i>Solenomya</i> (= <i>Solemya</i>)	M-rec. T-rec. Tc-rec. K-rec.
F.5. Pholadina		J-rec.	<i>Pholas</i> (Kamenotočac)	J-rec.
G. PACHYDONTA	pahiodontna	S-K		
G.1. Megalodontacea		S-J	<i>Megalodon</i> <i>Neomegalodon</i>	D T
G.2. Hippuritacea (= Rudisti)		J-K	<i>Diceras</i> <i>Caprina</i> <i>Plagioptychus</i> <i>Requienia</i> <i>Toucasia</i> <i>Hippurites</i> <i>Pironaea</i> <i>Radiolites</i>	J K K2 K1 K1 K2 K2 K2
H. ANOMALODESMATA	desmodontna	O-rec.	<i>Pholadomya</i>	J-rec.

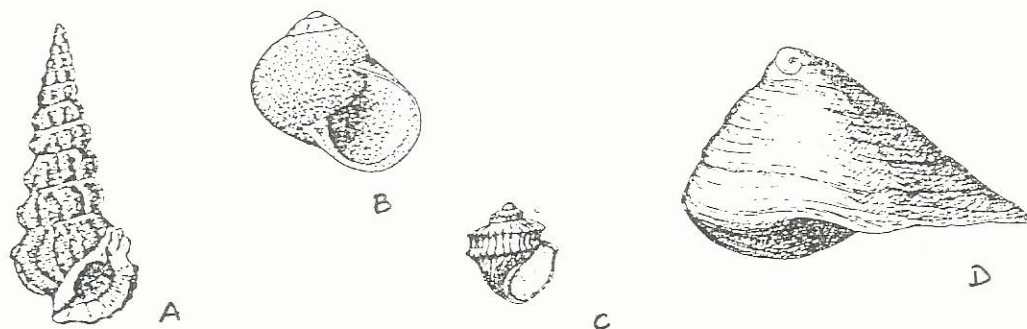
23 A). Od gornje jure, pa sve do kraja krede, plitke dijelove Sredozemnog mora karakteriziraju neobični školjkaši skupine rudista. Većina rudista bila je prirasla za podlogu ljušturu, koja nalikuje čaški koralja (sl. 110 D), dok se druga ljuštura transformirala u poklopac, s dva velika klinasta zuba (sl. 108), te se otvarala vertikalnim pokretima ligamenta. Rudisti su živjeli zasebno, ili u zadrugama, te mjestimice izgrađuju atraktivni i kvalitetni građevni kamen, rudistni vapnenac (sl. 14 B). Maksimum razvoja školjkaši doživljavaju tijekom tercijara, pa su i u Hrvatskoj nalazi tercijarnih školjakašâ brojni i razmjerno dobro istraženi. Osobito je bogata i raznovrsna miocenska malakofauna sjeverne Hrvatske, koja odražava višestruke oscilacije saliniteta Paratethys mora, kao i posljedice njegovog konačnog oslađivanja. Među tercijarnim školjkašima u marinskim su sedimentima česti nalazi kalcitnih oštriga, koje su ponekad upravo golemih ljuštura, češljača, srčanki i ubušenih mioida. Srčanke su se prilagodile i oslađenoj vodi Paratetisa, te familiju *Limnocardiidae* nalazimo redovito u brakičnim do slatkovodnim sedimentima panona i pontâ (sl. 110 B). S oslađivanjem, u novonastala jezera naselila se i nova skupina klinastih školjakaša, kongerija (sl. 109 D), koje su tijekom panona i pontâ, zbog nagle evolucije, dale cijeli niz provodnih oblika. U vodama tekućicama živjeli su unionidi debelih ljuštura (sl. 110 C).

2. razred GASTROPODA, puževi

Puževi su mekušci s diferenciranom glavom, čije meko tijelo može biti posve bez skeleta (npr. kopneni "golaći", morski plaševi i "zekani"), no vrlo često izlučuju vanjski skelet u obliku asimetrične spirale, koji nazivamo kućica. Nastanjuju slane, slatke i brakične vode, a žive i na kopnu.

Kućica je, slično kao ljuštura školjakaša, izgrađena od tri sloja, od kojih se vanjski, konhiolinski sloj ne sačuva fosilno, dok se dva unutarnja, karbonatna (najčešće aragonitna) sloja mogu fosilizirati. Kao i u školjakaša, tijelo je za kućicu priraslo plaštem, koji ujedno i proizvodi kućicu, a može se uvući pomoću mišića. Ima puževa, čije su kućice premale da se u njih uvuče čitavo tijelo. Stopalo služi najčešće za puzanje, no neki puževi se njime ukopavaju (pelikanova noga), poskakuju (bodljivavi volak), pričvršćuju za podlogu (priljepak), plivaju (morski plašt) ili čak plutaju kao plankton (skupina pteropoda).

Ovisno o načinu kretanja, kućica puža može biti različitoga oblika, od visoko tornjaste (trohospiralne), preko vretenaste, nisko tornjaste, kuglaste do kapičaste (sl. 112).

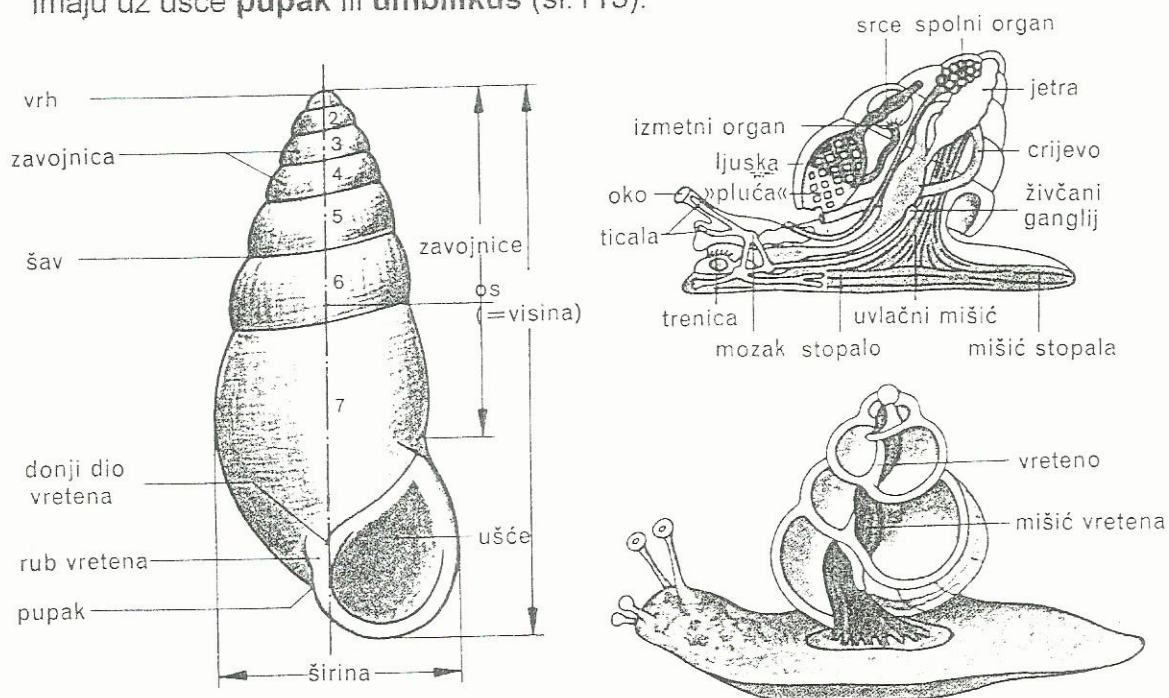


Sl.112. Različiti oblici puževe kućice:

- A. Visoko tornjasta vretenjača (*Cerithium*),
- B. Kuglasti vinogradnjak (*Helix*),
- C. Nisko tornjasti turban (*Turbo*) iz donjeg trijasa.
- D. kapičasti *Velates* iz eocena.

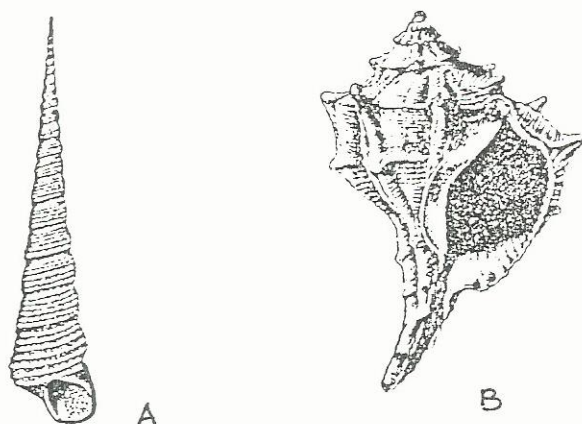
(po raznim autorima)

Na kućici razlikujemo **zavojnicu**, koja se može sastojati od različitog broja zavoja odvojenih **šavovima**, među kojima se izdvaja zadnji zavoj s **ušćem (apertura)** (sl. 113). Ušće može biti različitog oblika, od okruglog, ovalnog (tornjaši, vretenjače), do pukotinastog (stošci), produženog, s nastavkom za sifo (*Fusus*), prstastog (pelikanova noga) i sl. Vršni zavoji (**vrh** ili **apeks**) zatvaraju tzv. **apikalni** ili **vršni kut**, koji se ne mijenja tijekom čitavog života puža, te je karakterističan za pojedinu vrstu. Na mjestu spajanja zavoja unutar zavojnice, stvara se uzdužna čvrsta os - **kolumela** ili **vreteno**. Pri tom zavoji mogu biti posve srasli (masivna kolumela), ili se samo dodiruju, te u sredini ostaje šupljina (šuplja kolumela). Puževi sa šupljom kolumelom imaju uz ušće **pupak** ili **umbilikus** (sl.113).



Sl. 113. Građa puževe kućice (iz GARMS & BORM, 1981).

Površina kućice može biti glatka, samo s prirasnim linijama, ili ukrašena rebrima, bodljama, čvorićima i sl. Razlikujemo **spiralna rebra**, koja slijede šavove zavoja, te **aksijalna rebra**, paralelna osi zavojnice (sl.114).



Sl. 114. Tornjaš *Turritella* sa spiralnim rebrima i volak *Murex* sa spiralnim i aksijalnim rebrima (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).

Osim kućice, neki morski puževi (npr. turbani) na stopalu trajno nose karbonatni poklopac **operkulum**, koji ima prirasne linije, jer se nadograđuje, kao i kućica. Kopneni puževi (vinogradnjak) imaju tanke, lagane kućice, a poklopce izlučuju samo u nepovoljnim uvjetima. Takve privremene poklopce nazivamo **epifragma**.

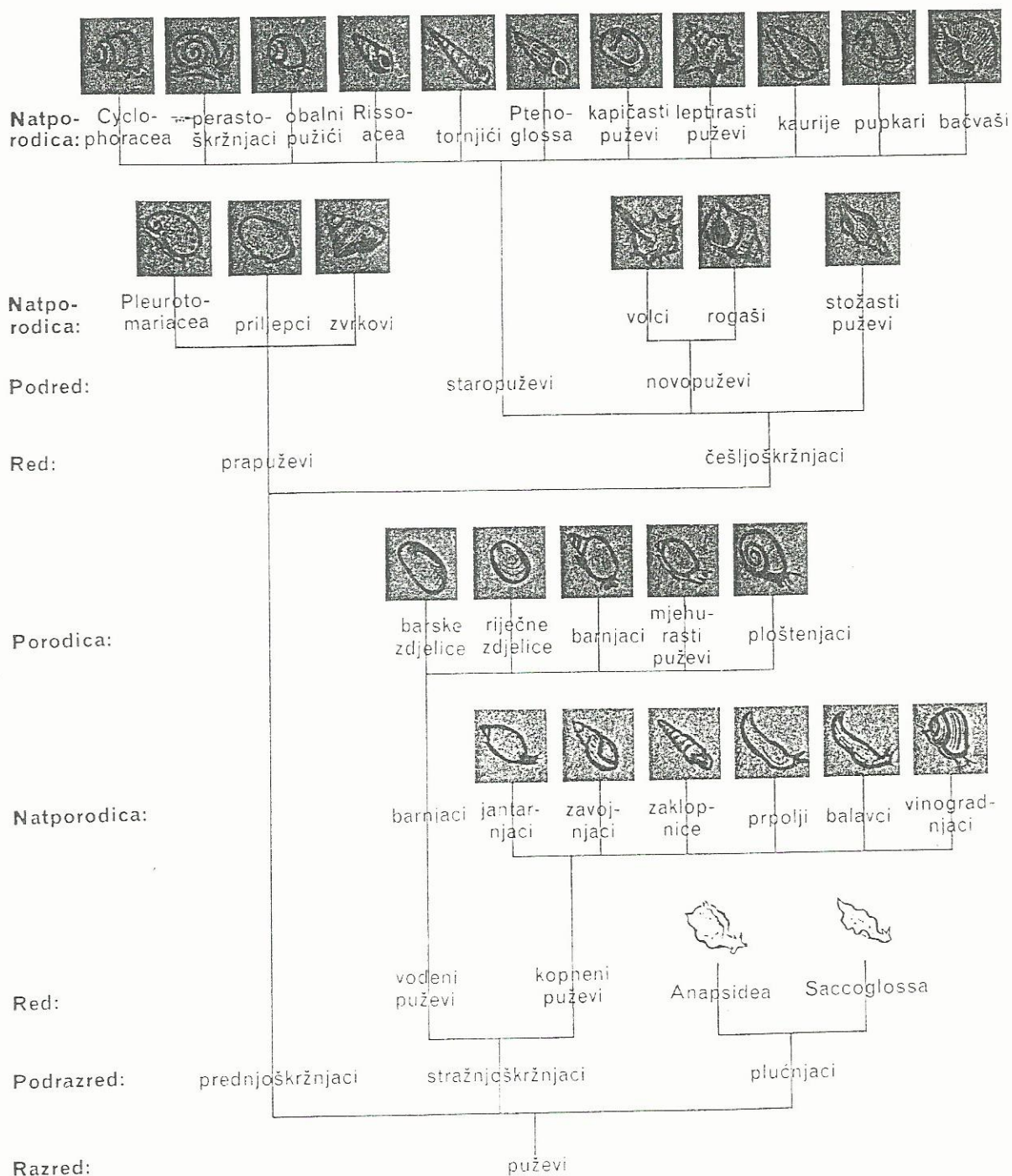
Puževi imaju u ustima rožnato strugalo, koje zovemo **radula** ili **trenica** (sl. 113). Neki su među njima biljojedi (priljepak, petrovo uho), no razmjerno je velik broj predatora, koji radulom buše skelet drugih mekušaca i sišu meki sadržaj (pupkari). Drugi ubijaju plijen otrovnom radulom (stožac), ili se hrane strvinama (neke vretenjače). Neki se ukopani puževi hrane organskim česticama iz mulja (pelikanova noga).

Mnogi su puževi odvojena spola, ali ima i hermafrodita. U nekih je puževa primijećeno da tijekom života mijenjaju spol, te su u mladosti obično mužjaci, a kasnije postaju ženke.

Vodeni se puževi dijele prema položaju škrga u odnosu na srce na **prednjoškrgaše** i **stražnjoškrgaše**, dok kopneni i veći dio slatkovodnih puževa pripadaju skupini **plućaša** (sl. 115). Pri tom valja naglasiti da kopneni puževi nemaju pluća, već dišu plaštenom šupljinom.

Fosili puževa nađu se u stijenama Hrvatske od razdoblja karbona, a osobito su česti u tercijaru. Paleozojskih puževa nađe se u Hrvatskoj najviše u Velebitu. Jedan je od njih i *Bellerophon* (sl. 116 A), koji je u perimediteranskom prostoru znakovit za gornji perm, kad je po njemu nazvan belerofonski horizont. Tijekom mezozoika nalazi puževa su česti u donjem trijasu (*Turbo*, 112 C) i kredi, kad su za perimediteranska mora važne krupne visokotornjaste *Nerineidae* (sl. 116 B), puževi zadebljelih stijenki, koji se izučavaju u presjecima, a nađu se u našem priobalju, te stožaste akteonelide s pukotinastim ušćem, koje su nađene i u Medvednici (sl.116 C). Pravi razvoj puževi doživljavaju u

kenozoiku, kad naseljavaju različita staništa od kopna (*Helix*, sl. 112 B), preko slatkih voda (*Melanopsis*, *Neritodonta*, familije *Limnaeidae* i *Valenciennesiidae* i dr.), brakičnih sredina (neki ceritiji, sl. 112 A), do različitih dijelova morskih bazena (*Velates*, sl. 112 D, *Conus* i mnogi drugi). U eolskim kvartarnim sedimentima sjeverne Hrvatske (prapor ili les) brojni su nalazi sitnih kopnenih i slatkovodnih pužića (sl. 116 D).

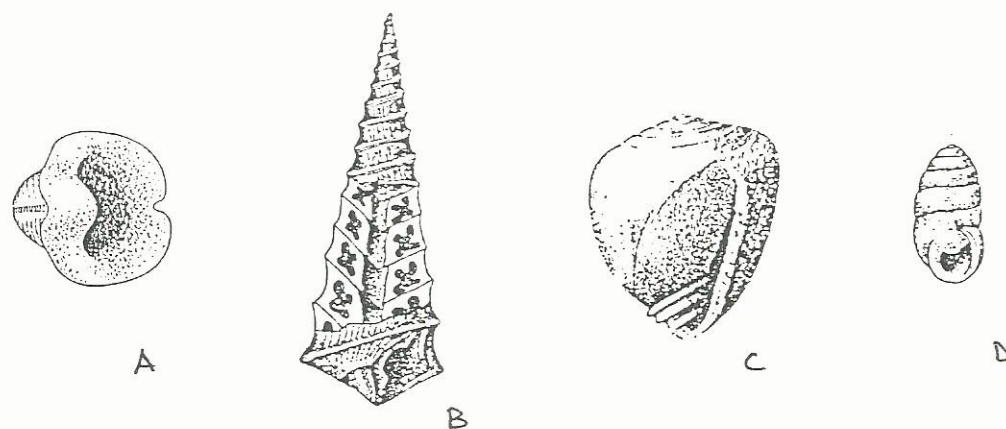


Sl. 115. Sistematski pregled puževa (iz GARMS & BORM, 1981).

PREGLED TAKSONOMIJE PUŽEVA (Prema Ziegler 1983, pojednostavljeno)			
SKUPINA	STRATIGRAFSKI RASPON	ROD	STAROST
A.PROSOBRANCHIA (Prednjoškržnjaci)			
A.1.ARCHAEOGASTROPODA	Cm-rec.	<i>Bellerophon</i> <i>Haliotis</i> (Puzlatka, Petrovo uho) <i>Trochus</i> <i>Turbo</i> (oko Sv. Lucije) <i>Theodoxus</i> (<i>Neritodonta</i>) <i>Patella</i> (Priljepak) <i>Velates</i> <i>Fusus</i> <i>Capulus</i>	S-P rec. S-rec. T-rec. P-Tc-rec. E-rec. E-M K-rec. T-rec.
A.2.MESOGASTROPODA	D-rec.	<i>Melanopsis</i> (= <i>Lyrcaea</i>) <i>Nerinea</i> <i>Cerithium</i> (Vretenjača) <i>Turritella</i> (Tornjić) <i>Vermetus</i> (Crvaš) <i>Viviparus</i> (= <i>Paludina</i>) <i>Littorina</i> <i>Natica</i> (= <i>Polynices</i>) <i>Strombus</i> <i>Cypraea</i>	K-rec. J-K P-rec. T-rec. C-rec. Pl-rec. rec. K-rec. K-rec. J-rec.
A.3.NEOGASTROPODA	K-rec.	<i>Pereiraia</i> <i>Murex</i> (Volak) <i>Conus</i> (Stožac)	M K-rec. Tc-rec.
B.OPISTOBRANCHIA (Stražnjoškržnjaci)	C-rec.	<i>Actaeonella</i> <i>Actaeonina</i> PTEROPODA	K2 K2 M-rec.
C.PULMONATA (Plućaši)	J-rec.	<i>Gyraulus</i> <i>Planorbis</i> <i>Lymnaea</i> <i>Radix</i> (Barnjak) <i>Velutinopsis</i> <i>Unduliotheca</i> <i>Provalenciennensia</i> <i>Valenciennius</i>	J-rec. J-rec. M-Pl
Basomatophora			
Stylomatophora		<i>Helix</i> (Vinogradnjak) <i>Pupilla</i>	K-rec. Tc-rec.

Razred: SCAPHOPODA (KOPONOŠCI)

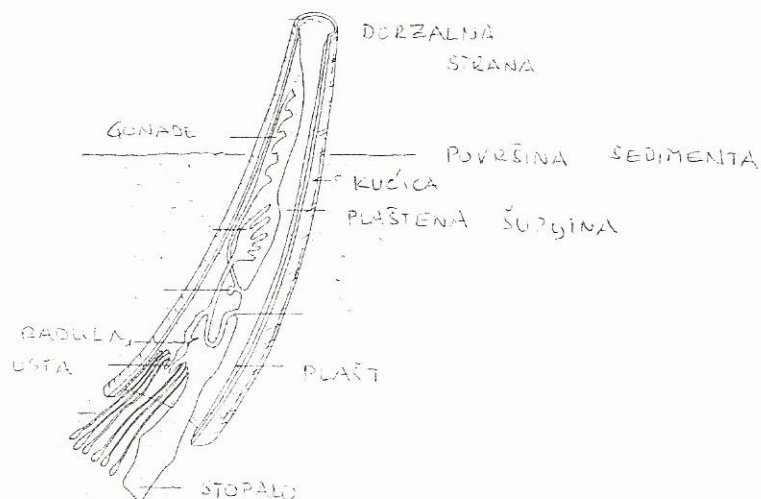
D



Sl. 116. *Bellerophon* (A), *Nerinea* (B), *Actaeonella* (C), i *Pupilla* (D) (po različitim autorima).

3. razred: SCAPHOPODA, koponošci

Koponošci su marinski bentički mekušci s vanjskim cjevastim skeletom, koji je otvoren na obje strane (sl.117). Žive dijelom ukopani u meki sediment, a hrane se mikroorganizmima i organskim detritusom. Fosilno su poznati od devona, no njihovi su nalazi razmjerno rijetki.



Sl. 117. Građa koponožaca (iz ZIEGLER, 1983).

4. razred: CEPHALOPODA, glavonošci

Glavonošci su marinski, najčešće nektonski mekušci, koji su poznati od kambrija do danas, a neki su od njih, osobito tijekom mezozoika, bili izvrsni provodni fosili (amoniti). Svi recentni glavonošci su mesožderi. Zbog aktivnog načina života imaju dobro razvijenu glavu i živčani sustav, osobito osjetilo vida. Stopalo glavonožaca prilagodilo se plivanju, te se transformiralo u **lijevak**.

Među glavonošcima razlikujemo skupinu **četeroškružnjaka (Ectocochlia)** s vanjskim skeletom, koja danas ima još samo jednog živog predstavnika - indijsku lađicu (*Nautilus*), te **dvoškružnjake (Endocochlia)**, glavonošce s unutarnjim skeletom, koji su danas još u napredovanju (sl. 118).



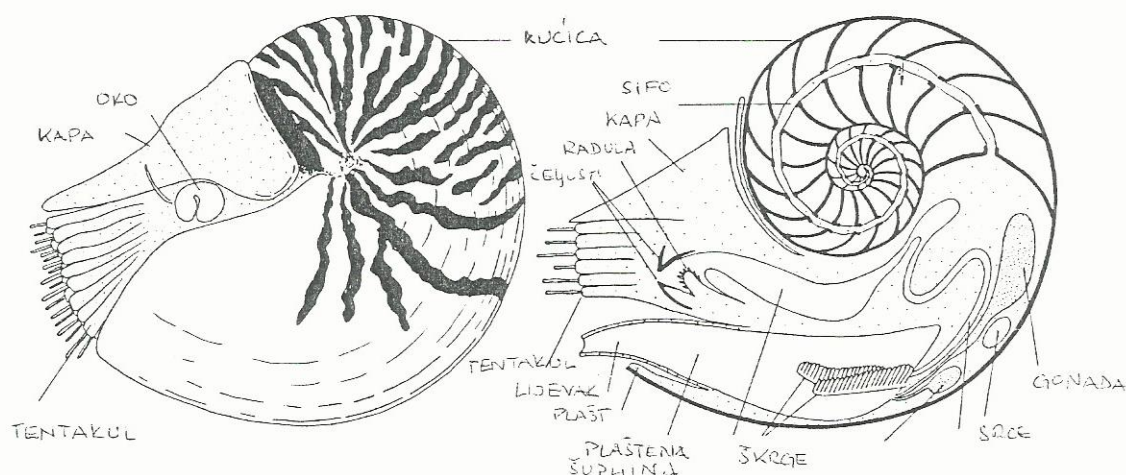
Sl. 118. Sistematski preled glavonožaca (iz GARMS & BORM 1981)

ECTOCOCHLIA (TETRABRANCHIATA), četeroškružnjaci

Glavonošci s vanjskim skeletom poznati su od kambrija, znatno napredovali sredinom paleozoika, dok je današnji nautilus (sl. 119) tek živi fosil. Tijelo ovih životinja zaštićeno je dvoslojnom aragonitnom kućicom, s vanjskim organskim slojem, koji sadrži pigment, slično ostalim mekušcima. Kućica se tijekom života nadograđuje, a životinja je proizvodi plaštem. Iznutra je kućica podijeljena na nastanjeni dio, te septima pregrađene zračna komorice, u koje se izlučuje plin (sl. 119). Plin čini kućicu lakšom, te izjednačava vanjski i unutarnji tlak. Kad životinja uquine, kućica još neko vrijeme pluta, pa može biti strujama odnesena i daleko od prvobitnog staništa (str. 11).

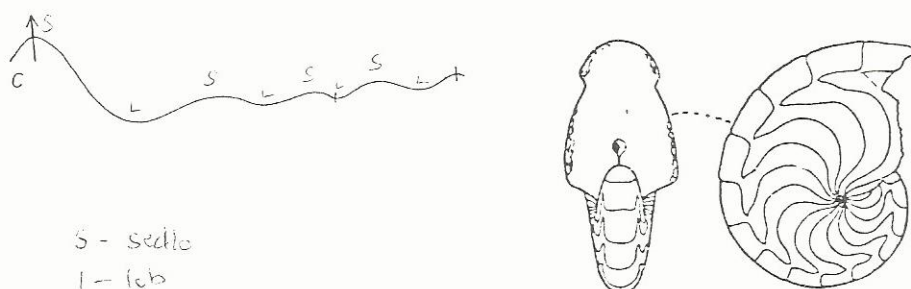
Podrazred NAUTILOIDEA, nautilidi

Današnja indijska lađica (*Nautilus*) ima planispiralnu, involutnu kućicu, na kojoj se vidi samo zadnji zavoј (sl.119 A). Kućica se iznutra sastoji iz dva dijela. Meko tijelo ne ispunjava čitav skelet, već se nalazi u zasebnoj komorici uz ušće, koju nazivamo **nastanjena komorica**. Preostali dio kućice pregrađen je **septima**, te ispunjem plinom, a nazivamo ga **zračne komorice** ili **fragmokon**. Septi su izbušeni, te je meko tijelo povezano s početnom komoricom mesnatom cijevi - **sifom**. Uz otvor za prolaz sifa na septima se nalaze prstenasta odebljanja - **sifonske ogrlice** ili **sifonski rošci** (sl.119 B).



Sl. 119. Recentni *Nautilus* izvana (A) i ekvatorijalni i presjek (B) (iz ZIEGLER, 1983).

Punjenjem i pražnjenjem zračnih komorica životinja izjednačava unutarnji tlak s vanjskim, te može plivati na većoj ili manjoj dubini. *Nautilus* nije osobit plivač, a zadržava se uglavnom uz morsko dno. Septi su prirasli za unutarnji, sedefasti sloj kućice valovitim šavom, koji se naziva **lobna linija** ili **sutura**. Izbočeni dijelovi suture nazivaju se **sedla**, a dijelovi konkavni u odnosu na ušće **lobovi** ili **lobi** (sl.120).

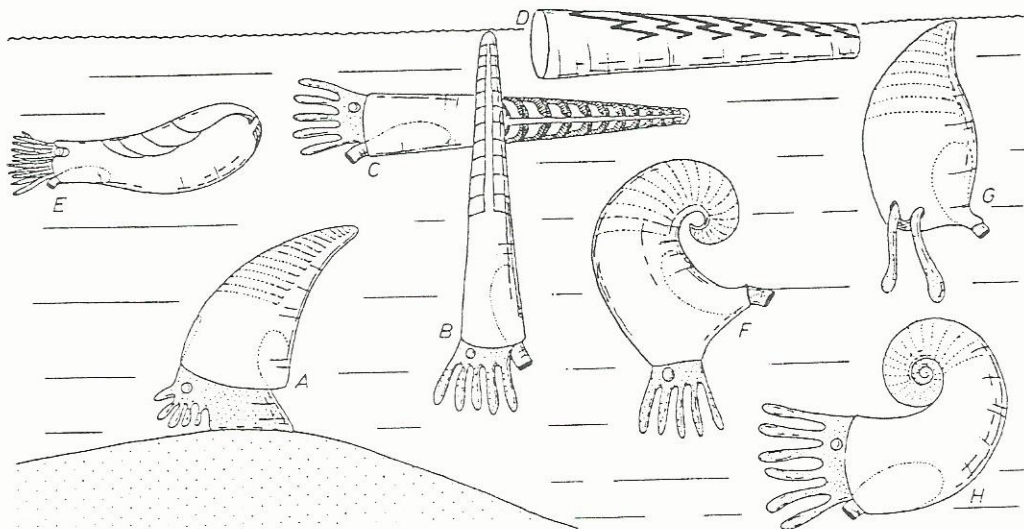


Sl. 120. Lobna linija nautilida (iz ZIEGLER, 1983).

Sl. 121. *Aturia* iz miocena Medvednice (iz KOCHANISKY-DEVIDÉ, 1963).

Na mekom je tijelu jasno izdiferencirana glava s velikim očima. Oko usnog otvora nalazi se vijenac pipaka ili **tentakula**, koji se na vršcima granaju u veliki broj tankih ogranaka (**ciri**). Na glavi se nalazi kožna kapa. Tijelo je plaštem priraslo za stijenke nastanjene komorice. Stopalo se preoblikovalo u lijevak. U plaštenoj šupljini vise škrge za disanje (sl. 119 B). Nautilidi su razdvojena spola, te pokazuju spolni dimorfizam.

Prvi su ektokohlija imali štapičaste kućice, a kasnije tijekom evolucije prevladava planispiralni skelet (sl. 122).



Sl. 122. Pretpostavljeni načini života nautilida iz geološke prošlosti (iz LEHMANN & HILMER, 1988).

A. *Plectronoceras*, B. *Orthoceras*, C. D. *Michelinoceras*, E. *Ascoceras*, F. *Phragmoceras*, G. *Tetrameroceras*, H. *Uranoceras*.

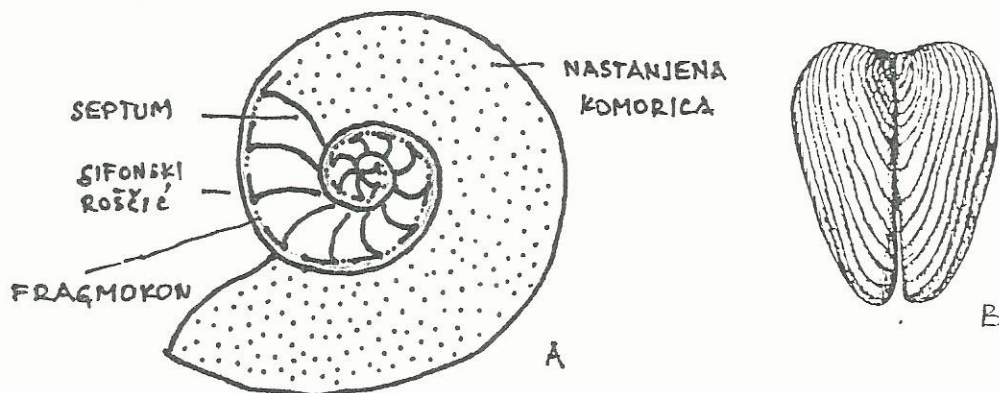
U Hrvatskoj se nađu ostaci štapičastih nautilida u permu Velebita. Fosilni *Nautilus* nađen je u eocenskim sedimentima Istre, a u Medvednici se u miocenskim klastitima sačuvala *Aturia* (sl. 121).

Podrazred: AMMONOIDEA, amoniti

Amoniti su izumrli glavonošci s boranim septima i složenim septalnim suturama, a živjeli su od devona do kraja krede. Tijekom mezozoika imali su izrazito brzu evoluciju, te ih smatramo najboljim provodnim fosilima unutar carstva ANIMALIA.

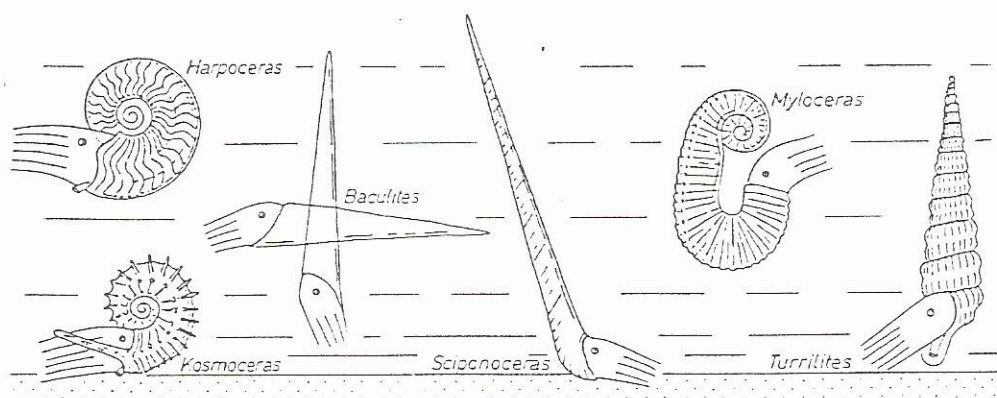
Među amonitima prevladava planispiralni oblik kućice, unutar koje se izdvaja nastanjena komorica i fragmokon. Nastanjena je komorica redovito znatno dulja, nego u nautilida, pa je tijelo amonita očito bilo izduženo, cjevoliko. Pregratci u fragmokonu su izrazitije borani nego u nautilida, a prolaz za sifo gotovo nikad nije smješten centralno,

već obično uz vanjski (ventralni) rub zavoja, a iznimno uz unutarnji (dorzalni rub). Septi su izbočeni u odnosu na ušće, a sifonski rošči okrenuti prema ušću (sl. 123 A). Kućica amonita je aragonitna. Na glavi su amoniti imali poklopac (**aptihus**) (sl. 123 B), koji je mogao biti rožnat, ili od kalcita.

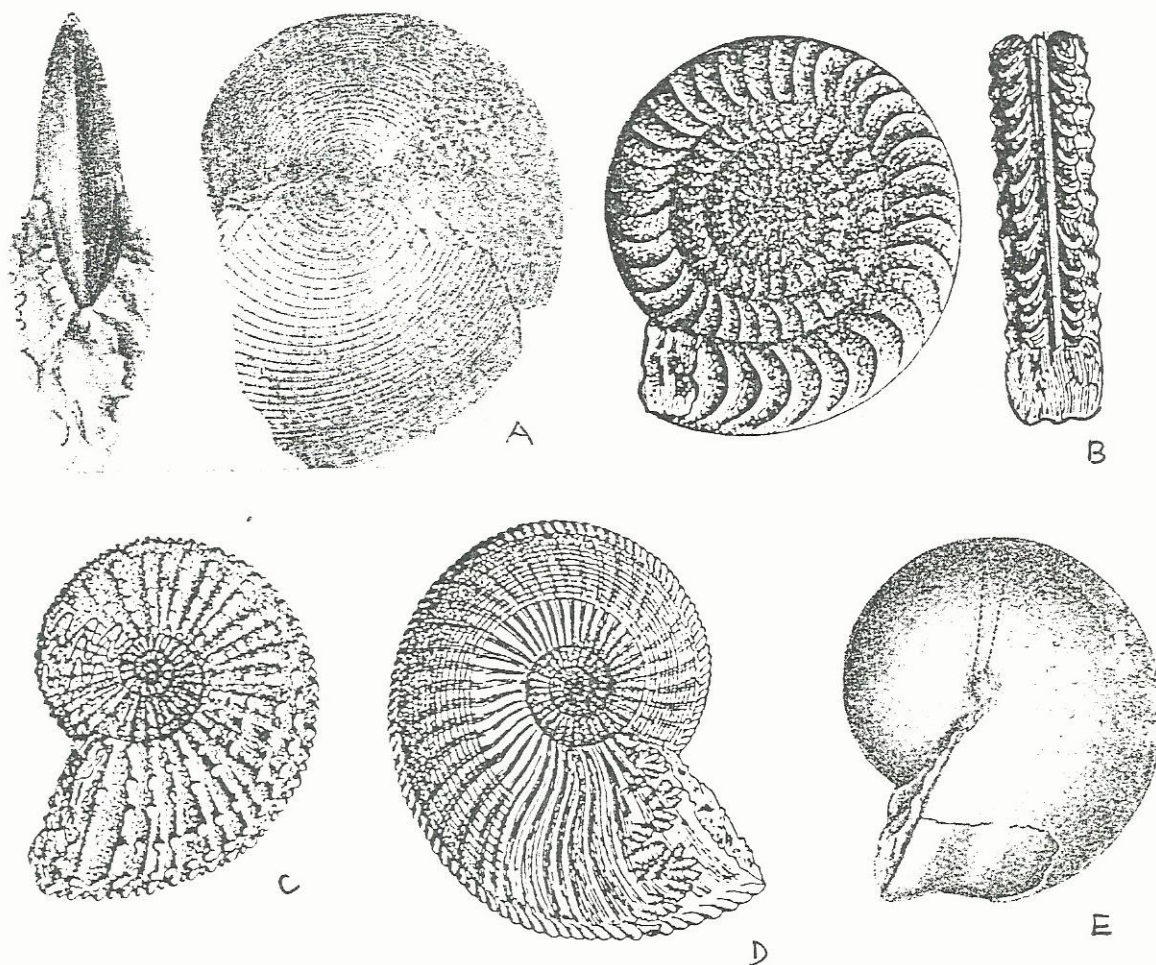


Sl. 123. A. Ekvatorijalni presjek kroz kućicu amonita (orig.),
B. Amonitni poklopac - aptihus (iz KOCHANISKY-DEVIDÉ, 1963).

Kućice mogu biti planispiralne (evolutne ili involutne), ili trohospiralne. Vanjska strana kućice može biti glatka, samo s linijama priraštaja, ili ukrašena rebrima (sl. 125). Rebra su rijetko spiralna (*Sturia*), a daleko češće radijalna (*Protrachyceras*, *Arietites*). Radijalna rebra mogu se granati prema vanjskom rubu, a na kućici se mogu pojaviti i dodatni ukrasi: pletenice (*Amaltheus*), kvržice i čvorići (*Protrachyceras*). Smatra se da ovakvo povećanje površine kućice smanjuje hidrostatski tlak, te su ukrašeni primjerci vjerojatno živjeli na većoj dubini (sl. 124). Osim rebara, na nekim se kućicama uočavaju radijalna udubljenja, **variksi**, koja su tragovi suženja ranijih ušća (sl. 125). Kod nekih drugih kućica, ušća su dodatno ornamentirana raznim izbočinama.



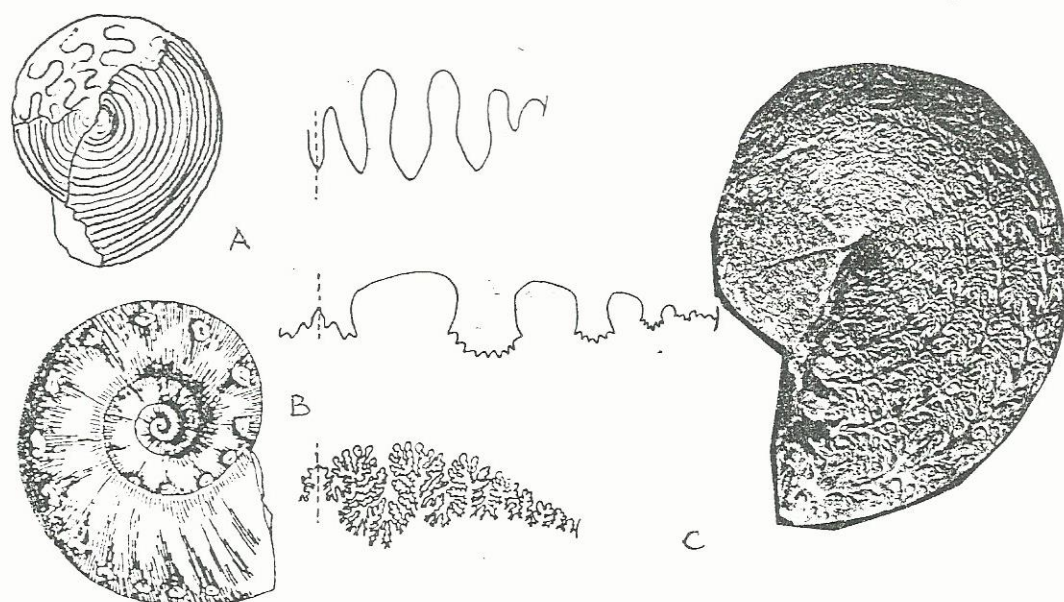
Sl. 124. Različiti načini života amonita (iz ZIEGLER, 1933).



Sl. 125. Različita ornamentacija na kućici amonita (iz KOCHANSKY- DEVIDÉ, 1963).

- A. Spiralna rebra na involutnoj kućici - *Sturia* (trijas),
- B. Aksijalna (radijalna) rebra na evolutnoj kućici - *Arietites* (jura),
- C. Račvasta rebra sa čvorićima - *Protrachyceras* (trijas),
- D. Ukrasna pletenica po obodu kućice - *Amaltheus* (jura),
- E. Variksi na glatkoj, involutnoj kućici - *Proarcestes* (trijas).

Pri determinaciji amonita od osobite je važnosti izgled lobne linije ili suture, koja se vidi na kamenoj jezgri. Kod sačuvanih kućica paleontolog mora ponekad dijamantnim prahom izbrusiti površinu fosila, kako bi skinuo materijal kućice i razotkrio lobnu liniju. Tijekom evolucije amonita, septi su se sve više borali, te razlikujemo tri tipa sutura (sl. 126). Paleozojski amoniti imali su blago borane septe, a lobna linija ima oblik sinusoide (**gonijatitina sutura**). Zatim se počinju dodatno borati konkavni dijelovi (lobi), te od kraja perma, a osobito u trijasu, nastaje novi tip - **ceratitna sutura**. Sredinom mezozoika počinju se istodobno borati konkavni i konveksni dijelovi pregradaka, te nastaje **filoidna** ili **amonitna sutura**. Zanimljivo je da jedinka amonita tijekom ontogenije pokazuje filogenetski razvoj lobne linije, te su početne suture uvijek jednostavnije borane od kasnijih.



Sl. 126. Tri tipa suture amonita (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963) :

- A. Gonijatitna sutura - *Agathiceras* (perm Gorskoga kotara),
- B. Ceratitna sutura - *Tirolites* (donji trijas Dalmatinske zagore),
- C. Filoidna sutura - *Phylloceras* (jura).

U Hrvatskoj su primitivni gonijatitini amoniti (*Agathiceras*) nađeni u Gorskom kotaru. Osobito su bogata nalazišta donjotrijaskih (Muć u Dalmatinskoj zagori) i srednjotrijaskih amonita (okolica Samobora). Jurski amoniti nađeni su na Svilaji, a kredni u južnoj Istri i drugdje.

ENDOCOCHLIA (DIBRANCHIATA), dvoškržnjaci

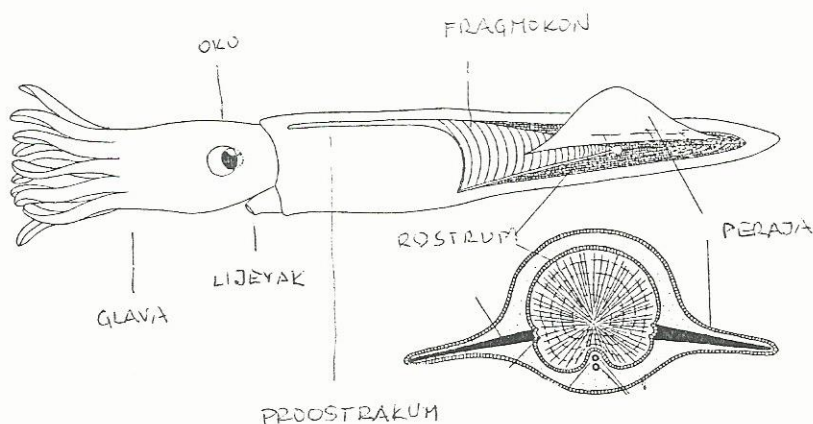
Decapoda

Razred BELEMNOIDEA

Skupina belemnita živjela je u juri i kredi. Skelet belemnita bio je unutarnji i sastojao se iz tri dijela (sl. 127 A) Najmasivniji dio skeleta, **rostrum**, načinjen je od krupnih kristala kalcita. U njega je utaknut lijevkast **fragmokon**, pregrađen septima. Početna se komorica **prolokulus** nalazi u vrhu fragmokona. Na rostrum se nastavljao dugački perasti nastavak, načinjen od aragonita, **proostrakum**. Obzirom na težinu skeleta, pretpostavlja se da su se belemniti zadržavali uz dno, te možda čak rovali po mulju (sl. 127 B).

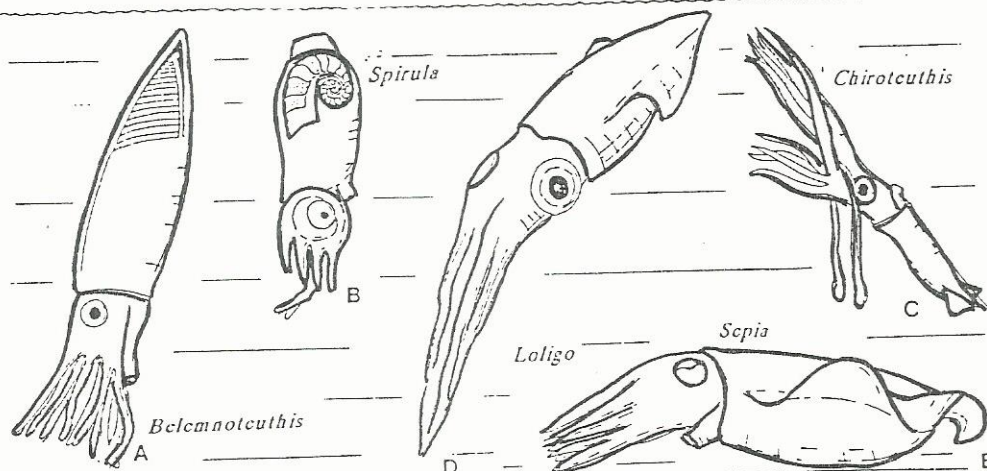
Razred TEUTHOIDEA

Današnji glavonošci, koji imaju posve reducirani skelet (samo perasti proostracum), te su dobri plivači (sl. 128).



SI. 127. Građa belemnita

i (iz ZIEGLER, 1983).



SI. 128. Različiti načini života glavonožaca s unutarnjim skeletom (preuzeto iz ZIEGLER, 1983).

Razred SEPIOIDEA

Današnji spori plivači, koji se zadržavaju uz dno (sl. 127). Imaju ovapnjeli proostrakum (sipina kost) sa sitnim šiljkom, rudimentom fragmokona.

Octopoda

Nemaju skeleta, osim ovapnjelih prstenova na krakovima i rožnatih čeljusti u obliku papagajskog kljuna.

Jedino ženka roda *Argonauta* (jedrilac) izlučuje nježnu spiralnu kućicu za zaštitu potomstva, pa je još zovu "papirnati nautilus".

PREGLED TAKSONOMIJE GLAVONOŽACA
(djelomično prema Ziegler-u 1983)

ECTOCHILIA, D-K (TETRABRANCHIATA)

SKUPINA	STRATIGRAFSKI RASPON	ROD	STAROST
I. NAUULOIDEA		<i>Endoceras</i> <i>Orthoceras</i> <i>Nautilus</i> (Indijska ladica) <i>Aturia</i> <i>Phragmoceras</i>	O-S O-T C-rec. Pc-M
II. AMMONOIDEA			
A. ANARCESTINA	D	<i>Anarcestes</i>	D ₂
B. CLYMENIINA		<i>Clymenia</i>	D ₃
C. GONIATITINA	D-P	<i>Goniatites</i> <i>Agathiceras</i>	C ₁ P
D. PROLOCERATINA	D-T	<i>Prolecanites</i>	P
E. CERATITINA		<i>Ceratites</i> <i>Dinarites</i> <i>Tirolites</i> <i>Proarcestes</i> <i>Pinacoceras</i> <i>Ptychites</i> <i>Protrachyceras</i> <i>Sturia</i> <i>Arcestes</i> <i>Gymnites</i> <i>Trachyceras</i>	T T ₁ T ₁ T _{2,3} T _{2,3} T ₂ T ₂ T ₂ T T ₂ T _{2,3}
F. PHYLLOCERATITINA	T-K	<i>Monophyllites</i>	T ₂
G. LYTOCERATINA	J-K	<i>Phylloceras</i>	J
H. AMMONITINA	J-K	<i>Lytoceras</i> <i>Arietites</i> <i>Stephanoceras</i> <i>Hoplites</i> <i>Harpoceras</i> <i>Psiloceras</i> <i>Amaltheus</i>	J J J J J ₁
I. LANCYLOCERATINA	J-K	<i>Perisphinctes</i> <i>Crioceratites (Crioceras)</i> <i>Turrilites</i> <i>Nipponites</i> <i>Douvilleiceras</i>	J ₃ K ₁ K K K

ENDOCCHILIA, D-rec (DIBRANCHIATA)

SKUPINA	STRATIGRAFSKI RASPON	ROD	STAROST
I. DECAPODA			
A. AULACOCERATIDA	D-J	<i>Aulacoceras</i>	T
B. BELEMNOIDEA	J-K	<i>Megatheutis</i> <i>Belemnitella</i> <i>Duvalia</i>	J _{1,2} K ₂ J ₃ -K ₁
C. TEUTHOIDEA	J-rec.	<i>Loligo</i> (Liganj)	rec.
D. SEPIOIDEA	K-rec.	<i>Sepia</i> (Sipa) <i>Sepiola</i> (Sipica)	rec. rec.
II. OCTOPODA	K-rec.	<i>Octopus</i> (Hobotnica) <i>Argonauta</i> (Jedrilac)	rec. M-rec.

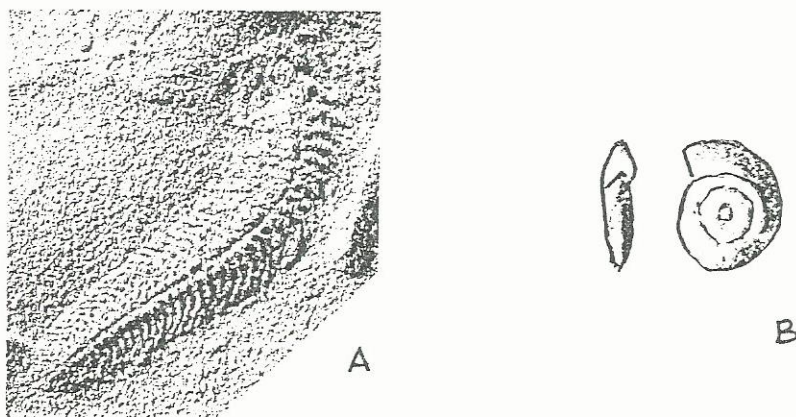
Tip organizacije: POLYMERIA, mnogokolutićavci

Mnogokolutićavci imaju meko tijelo i vanjski skelet podijeljen u veći broj segmenata. Starodrevne su, te najstarije fosile nalazimo već u stijenama prekambrija (sl. 129 A). Premda su danas najbrojnija životinjska skupina na Zemlji, ostavili su razmjerno malo fosila, jer tek rijetki među njima izgrađuju čvrste skelet. Skelet je najčešće od hitina, a tek iznimno od kalcij-karbonata. Dijelimo ih u dvije velike skupine: **Annelida** ili kolutićavce i **Arthropoda** ili člankonošce.

ANNELIDA , kolutićavci

Kolutićavci su jednostavne životinje, crvolika tijela bez ekstremiteta s izraženom vanjskom i unutarnjom segmentacijom. Žive na kopnu, u slatkoj i slanoj vodi, a ponekad i kao paraziti u tijelu domadara. Tek neki među njima izlučuju cjevaste, karbonatne skelete, koji mogu biti štapićasti ili spiralno savijeni. Anelidi sa skeletom najčešći su na stjenovitim dnima, blizu obale, te su dobri indikatori plitkih morskih okoliša.

Premda su kolutićavci starodrevne životinje, njihovi su fosili razmjerno rijetki. Prekambrijski anelidi nisu imali skelet, te se sačuvaju samo otisci mekog tijela (sl. 129 A) Nakon kambrija, u stijenama se nalaze ostaci čeljusti, vjerojatno poliheta (**skolekodonta**). Najčešći su fosili stambenih bušotina anelida (ihnofosili), kao i ostaci vapnenačkih cjevčica. U našim je eocenskim sedimentima Istre i sjevernog Primorja česta vrsta *Serpula* (*Rotularia*) *spirulaea* (sl. 129 B).



Sl. 129. A. Otisak anelida *Spriggina* iz prekambrija Australije, X 1.5 (preuzeto iz RAUP & STANLEY, 1971).

B. *Serpula* (*Rotularia*) *spirulaea* iz eocena Hrvatske (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963)

ARTHROPODA, člankonošci

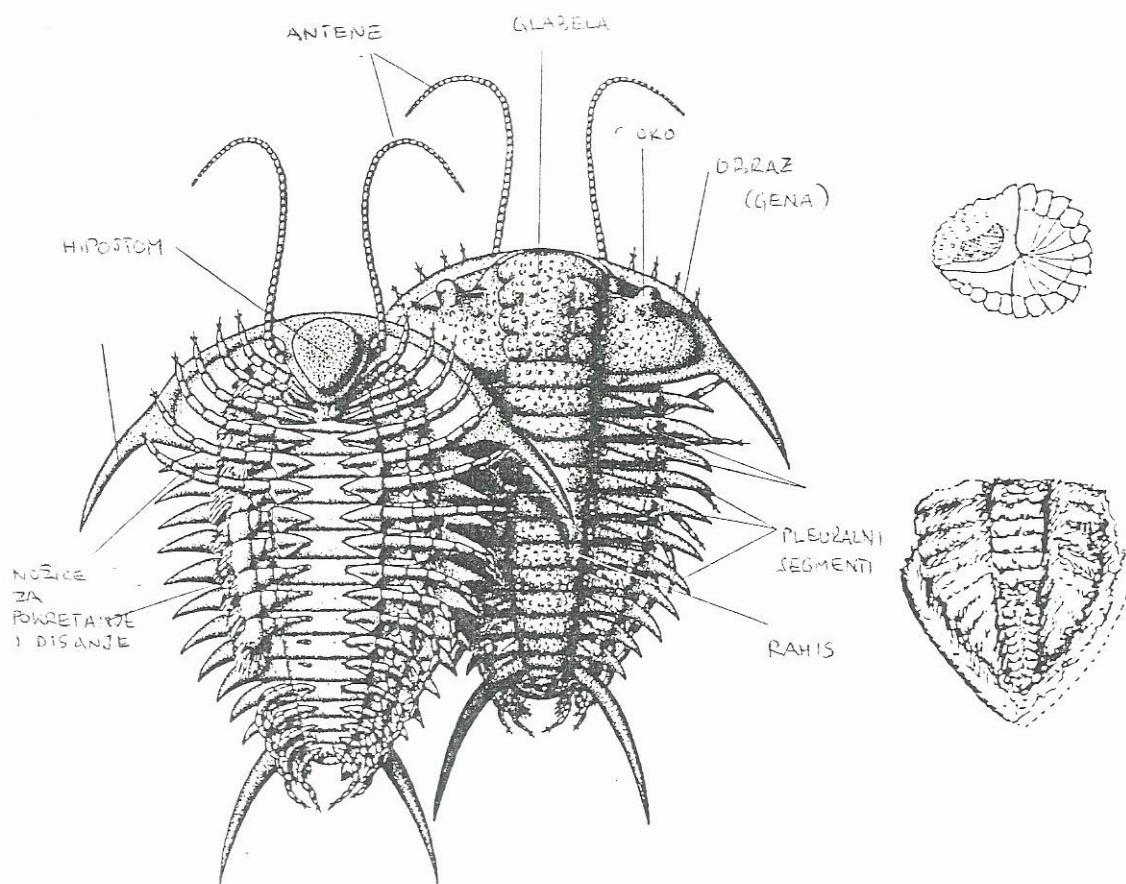
Člankonošci su brojna skupina beskralješnjaka, koja obuhvaća niz različitih oblika kopnenih i vodenih organizama sa segmentiranim tijelom, koje redovito ima veći broj člankovitih nožica. Tijelo im je obično zaštićeno člankovitim hitinskim skeletom, koji se ne nadograđuje, već se nekoliko puta tijekom života presvlači. Neke skupine člankonožaca izgrađuju skelet od kalcij-karbonata.

A. TRILOBITOMORPHA, trilobiti

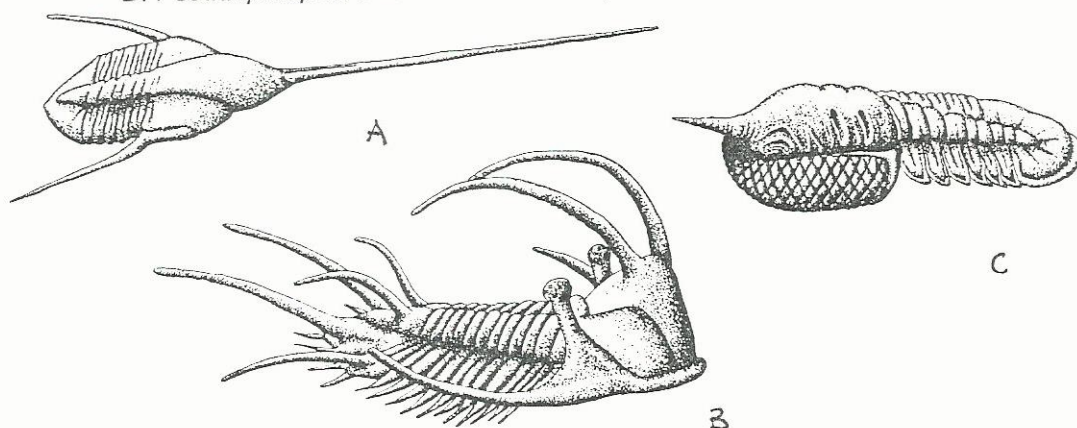
Trilobiti su izumrli člankonošci, koji su živjeli u doba paleozoika, a naglom su evolucijom obilježili kambrij i, donekle, ordovicij. Posve su izumrli u permu.

Tijelo im je po duljini bilo podijeljeno u tri dijela, te se jasno razlikuje **glava** s donekle sraslim segmentima, te jasno segmentirani **trup** i **zadak**. Broj članaka trupa i zatka varira od 2 do 120, a duljina tijela može iznositi od svega nekoliko milimetara, do preko 75 cm. Tijelo je bilo zaštićeno hitinskim oklopom, impregniranim kalcij-karbonatom. Oklop je pokrivao cijeli leđni dio, dok se s trbušne strane nalaze samo dvije pločice na glavi: **hipostom** i **metastom** (sl. 130 B). Središnji dio tijela cijelom je dužinom jače izbočen od bočnih dijelova, te se na glavi ističe središnja **glabela**, a na trupu **rahis**. Obrazi (**gene**) i bočni dijelovi trupa i zatka (**pleure**) slabije su konveksni. Tijekom presvlačenja, oklop je na glavi pucao po šavovima koje nazivamo **lične crte (sutura facialis)**. Većina je trilobita na glavi imala oči sastavljene iz većeg broja heksagonalnih leća (fasetirane oči), poput današnjih kukaca (sl. 131). Slabije pokretnim vrstama, od kojih su se neke ukopavale u mulj, oči su zakržljale, ili su se nalazile na vrhu ticala, koja su virila iz mulja (sl. 131 B). Pelagički oblici, imali su pak izrazito velike oči (sl. 131 C). Osim očiju, trilobiti su na glavi imali ticala i nožice za hranjenje. Trup, a ponekad i zadak, bili su sastavljeni od većeg broja članaka. U slučaju opasnosti, trilobiti bi se savijali u kuglicu, kako bi zaštitili meki trbušni dio tijela (sl. 130 C). Na svakom od segmenata nalazio se po jedan par dvogranatih nožica sa škrgama, koje su služile za kretanje i disanje (sl. 130 A). Na rubovima pleura vide se ovalni otvori, tzv. **panderovi organi**. Smatra se da je na tim mjestima pod oklop ulazila voda za disanje. Povećani broj nožica i škrge omogućavao je trilobitima disanje u razmjerno slabo prozračenim paleozojskim morima.

Trilobite dijelimo u dvije skupine: primitivne agnostide (**Miomera**) i krupnije **Polymera**, s većim brojem tjelesnih segmenata.



Sl. 130. Tijelo trilobita odozdo (A) i s gornje strane (B). (iz NADALET & GIOVANELLI, 1953)
C. Primjerak savijen u kuglicu (*Phacops*),
D. *Pseudophillipsia* iz karbona Hrvatske (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).



Sl. 131. Trilobiti iz različitih okoliša. (iz NADALET & GIOVANELLI, 1953)
A. svijepi bodik,
B. dijelom ukopani oblici s očima na ticalima,
C. pelagička forma, s golemim očima.

U Hrvatskoj su fosili trilobita rijetki, jer se u doba njihova procvata na našem prostoru nalazio duboki ocean. Rijetki, nepotpuno sačuvani primjerci filipsija potječu iz karbona Velebita (sl. 130 C).

B. CHELICERATA, vodeni škorpioni

Terestrički ili akvatski člankonošci s parom prednjih udova u obliku kliješta. Poznati su od kambrija do danas.

Vodeni škorpioni iz paleozoika mogli su narasti gotovo 2 m u duljinu, te su najveći poznati člankonošci. Njihov dalji srodnik, *Limulus* danas je živi fosil.

Kliještarima se još pribrajaju kopneni člankonošci, pauzi i štipavci. Njihovi su fosilni nalazi vrlo rijetki, a poznati su od silura do danas.

C. CRUSTACEA, raci

Skupinu rakova karakterizira dva para antena ispred usta. Tijelo je najčešće zaštićeno čvrstim hitinskim oklopom, koji se presvlači (viši raci **Malacostraca**). Neki raci izgrađuju karbonatne skelete (listonošci **Ostracoda** i vitičari **Cirripedia**). Podjela rakova prikaza na je na sl. 132.

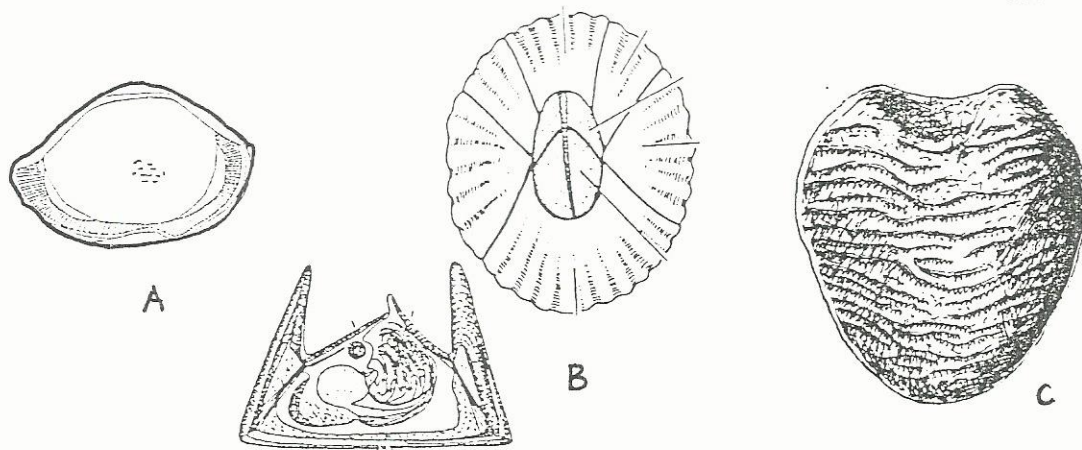


Sl. 132. Sistematski pregled rakova (iz GARMS & BORM, 1981, modificirano).

Ostrakodi imaju meko tijelo zaštićeno dvjema kalcificiranim ljuskama, nalik ljušturama školjkaša. Žive u slatkoj ili morskoj vodi, najčešće kao bentos. U Hrvatskoj su nađeni u sedimentima od paleozoika do tercijara. Za određivanje starosti stijena od većeg su značenja brakični i slatkovodni ostrakodi, koji se nađu u klastičnim sedimentima sjeverne Hrvatske (sl. 40 A, 133 A).

Vitičari su u odraslom stadiju trajno fiksirani za podlogu. Tijelo je zaštićeno kalcitnim pločicama. Neki vitičari (brumbuljci) indikator su međuplimne zone (sl. 133 B).

Viši raci obuhvaćaju različite skupine, koje najčešće žive u plitkom moru, no ima ih i u slatkoj vodi i na kopnu. Za Hrvatsku su važni nalazi rakovica u eocenskim sedimentima priobalja (sl. 133 C).



Sl. 133. Fossilni Crustacea (po raznim autorima).

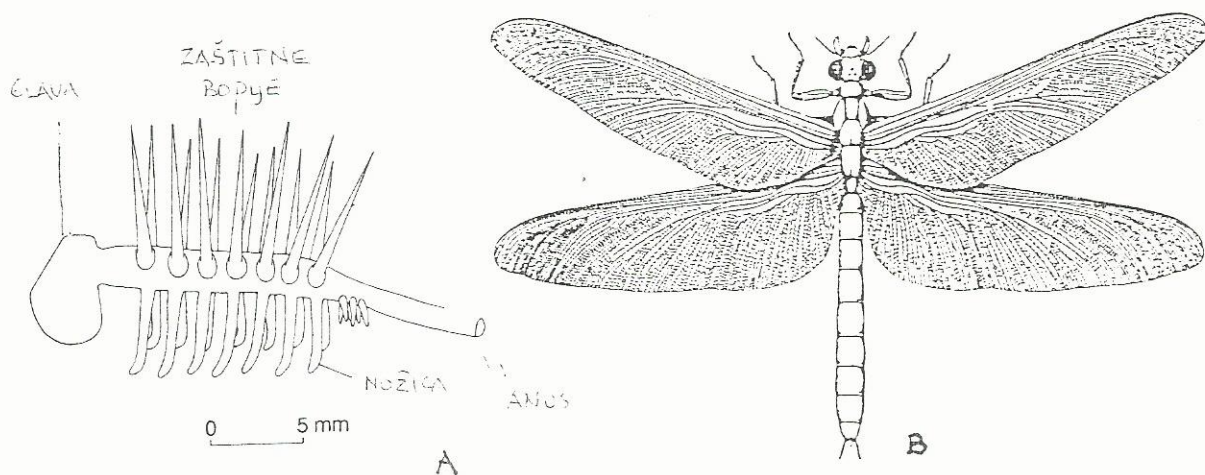
- A. Ljuska ostrakoda iznutra, miocen,
- B. Presjek kroz brumbuljka (*Balanus*) i pogled na stožasti skelet odozgo,
- C. Rakovica *Harpactocarcinus* iz eocena Hrvatske.

D. MYRIAPODA, stonoge

Terestrički artropodi s jednim parom antena na glavi (sl. 134 A)
Poznati su od kambrija do danas.

E. INSECTA, kukci

Kukci su danas najbrojnija živa bića na Zemlji. Međutim, obzirom na nježno tijelo i način života, njihovi su fosili iznimno rijetki, a poznati su od devona. Najbolje sačuvani fosili kukaca potječu iz jantara, a u Hrvatskoj se nađu razmjerno dobro sačuvani karbonizirani ostaci u tamnim laporima Radoboja u Hrvatskom Zagorju. Najveći fosilni kukci potječu iz karbonskih prašuma, srodni su današnjim vretencima, a imali su raspon krila 75 cm (sl. 134 B).



Sl. 134. Kambrijska stonoga *Halucigenia* (A) i karbonsko vretence *Meganeura* (B)
(iz DOYLE, 1990 i KOCHANESKY-DEVIDÉ, 1963).

PREGLED TAKSONOMIJE POLYMERIA
(prema Kochansky, 1964 i Ramovš, 1974, modificirano)

SKUPINA	STRATIGRAFSKI RASPON	ROD	STAROST
ANNELIDA (KOLUTIČAVCI)			
A. POLYCHAETA	Cm-rec.	<i>Rotularia</i> <i>Spirorbis</i> <i>Serpula</i> <i>Serpulorbis</i> <i>Hydroides</i>	K-E O-rec. S-rec. E-rec. E-rec.
B. OLIGOCHAETA C. HIRUDINEA			
ARTHROPODA (ČLANKONOŠCI)			
I. PROARTHROPODA (TRILOBITOMORPHA)	Cm-P		
A. MIOMERA B. POLYMERIA	Cm-O Cm-P	<i>Agnostus</i> <i>Olenellus</i> <i>Paradoxides</i> <i>Agraulos</i> <i>Conocoryphe</i> <i>Olenus</i> <i>Ellipsocephalus</i> <i>Lioharpes</i> <i>Reedops</i> <i>Phillipsia</i> <i>Phacops</i> <i>Onnia (Trinucleus)</i>	Cm Cm ₁ Cm ₂ Cm ₂ Cm ₂ Cm ₃ Cm ₃ Cm ₃ -D D C-P S-D O
II. CHELICERATA A. PALEOSTRACA A.1. Gigantostraca A.2. Xiphosura B. ARACHNOIDEA C. KRAKAŠI	O-rec. O-P ₁ Cm-rec. S-rec.	<i>Eurypterus</i> <i>Pterygotus</i> <i>Limulus</i> pauci i škorpioni	O-P ₁ O-D ₁ S-rec.
III. CRUSTACEA A. BRANCHIOPODA (ŠKRGONOŠCI) B. OSTRACODA C. CIRRIPIEDIA D. MALACOSTRACA (VIŠI RACI) DECAPODA	Cm-rec. S-rec. Cm-rec. T-rec.	<i>Cypris</i> <i>Cythere</i> <i>Balanus</i> <i>Pyrgoma</i> <i>Harpactocarcinus</i> <i>Ranina</i> <i>Eryma</i>	N-rec. M-rec. E-rec. M-rec. E E J
IV. TRACHEATA (INSECTA)	D-rec.		
A. APTERYGOTA (beskrilci) B. PTERYGOTA (krilati)	D-rec. C-rec.	mravi, termiti <i>Meganeura</i>	Tc-rec. C
V. MYRIAPODA	Cm-rec.	<i>Halucigenia</i>	Cm

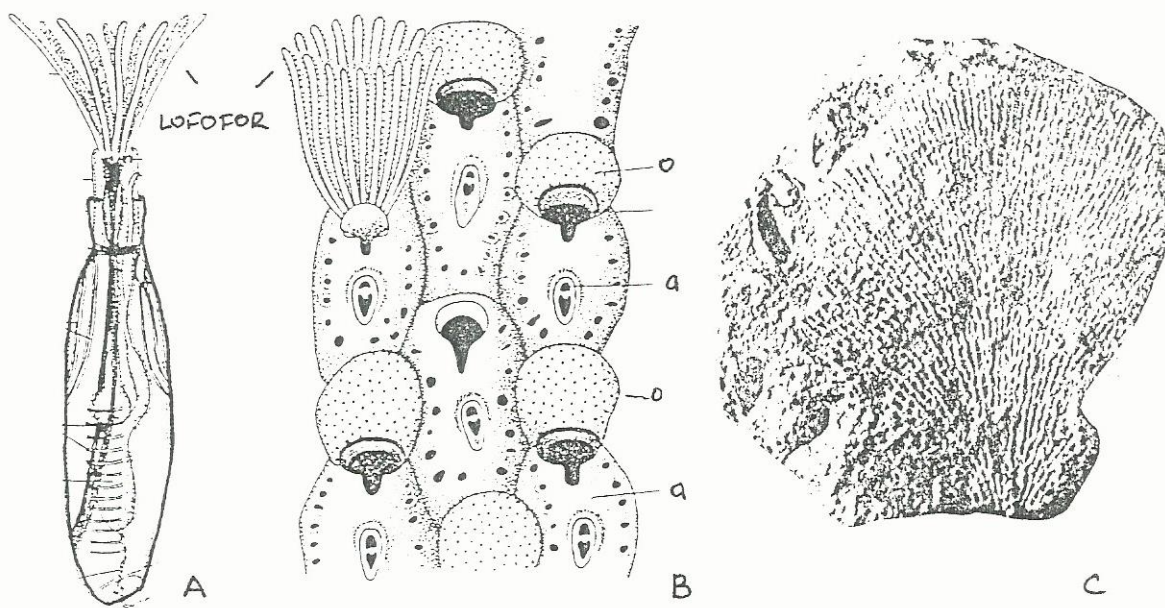
Tip organizacije: OLIGOMERIA, malokolutićavci

Ovom tipu organizacije pripadaju različiti marinski organizmi, koji ponekad žive solitarno, ili su kolonijski. Po načinu kretanja obuhvaćaju sesilni bentos, vagilni bentos, plankton i nekton. Prilikom preobrazbe doživljavaju velike promjene u vanjskoj i unutarnjoj organizaciji tijela. Tijekom ontogenije gubi se i primarna člankovitost tijela.

BRYOZOA, mahovnjaci

Mikroskopski sitne životinje, koje žive kolonijski. Jedinica (**zoecij**) ima oko usnog otvora trepetljikave lovke, kojima stvara struju vode za potrebe hranjenja i disanja. Izgrađuje vanjski karbonatni skelet, čašku ili **teku** (sl. 135 A).

Kolonije mogu biti koraste, razgranjene, lepezaste ili grudaste, a ponekad su veće od 20 cm. Unutar kolonije, jedinice se dijele prema funkciji (sl. 135 B). Za pričvršćenje kolonije služe **stolone**, za stvaranje struje vode **vibrakularije**, za obranu **avikularije**, te za rasplod **ovicele**.



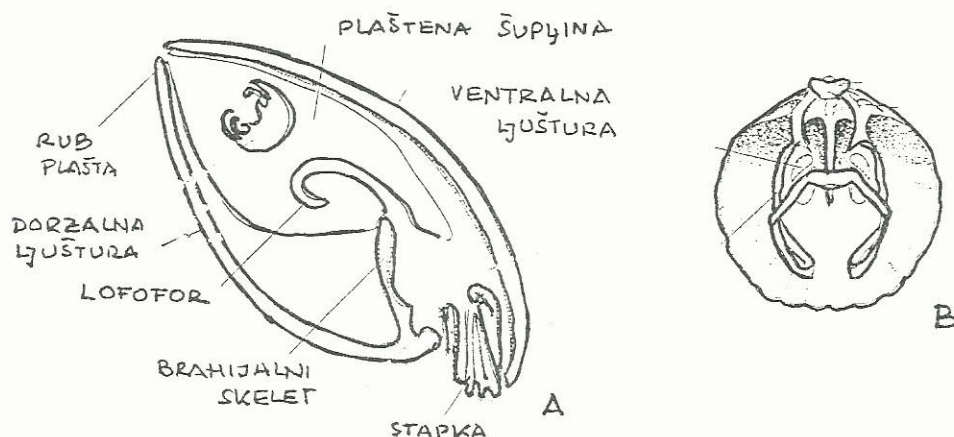
Sl. 135. A. Presjek kroz jedinku mahovnjaka, jako povećano.
 B. Kolonija briozoa s ovicelama (o) i avikularijama (a) (iz CLARKSON)
 C. *Fenestella* iz paleozoika Velebita, x 1 (iz KOCHANSKY-DEVIDE, 1963).

Mahovnjaci žive i danas u Jadranu, a u Hrvatskoj su fosilno poznati iz paleozoika (lepezasta *Fenestella* sl. 135 C), dok se razgranjene i koraste kolonije nađu u eocenskim i miocenskim sedimentima.

BRACHIOPODA, ramenonošci

Ramenonošci su marinske životinje s lofoforom, zaštićene dvjema ljušturama. Većina je prirasla za podlogu **stapkom**, koja izlazi iz veće i deblje ljušture (**ventralna, stapčana ljuštura**). Neki su izgubili stapku, pa leže slobodno na dnu, dok su neki prirasli za podlogu. Lofofor je pričvršćen pod vrhom manje ljušture (**dorzalna, brahijalna ljuštura**), a proizvodi struju vode unutar ljuštura za prehranu i disanje (sl. 136 A). Larva ramenonožaca slobodno pliva, što omogućava njihovo rasprostiranje. Većina je živjela u plitkim, šelfnim morima, no ima i dubokomorskih oblika.

Ramenonošci se dijele na dvije skupine: **Inarticulata** - bez brave, najčešće s hitinofosfatnim ljušturama i **Articulata**, koji imaju zube u ventralnoj ljušturi, a pripada im najveći broj poznatih taksona. Za determinaciju brahiopoda od osobite je važnosti izgled **brahijalnog skeleta** za koji je pričvršćen lofofor (sl. 136 B i C). Isprva se taj skelet sastojao od dvije ramenske pločice (**krura**), a kod naprednijih se taksona lofofor obavija oko kalcitne petlje ili spirale (sl. 136 B, 137 A).



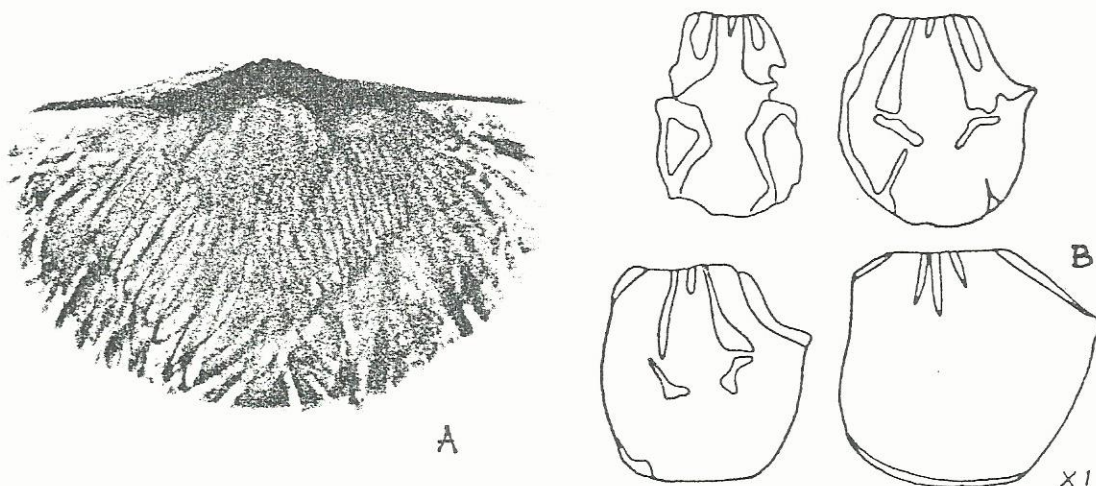
Sl. 136. A. Presjek kroz ljušturu brahiopoda,
B. Unutrašnjost dorzalne ljuske s brahijalnim skeletom u formi petlje,

Osim osnovnih elemenata građe na ljušturi ramenonožaca i unutar nje mogu se pojaviti različiti dodatni skeletni elementi (kvržice, pregratci, otvori).

Za razliku od školjkaša, ljušture se brahiopoda najčešće nalaze zatvorene, pa se primjenjuju različite metode razotkrivanja unutarnjeg skeleta (rendgensko snimanje, rekonstrukcija iz serijskih presjeka (sl. 137) .

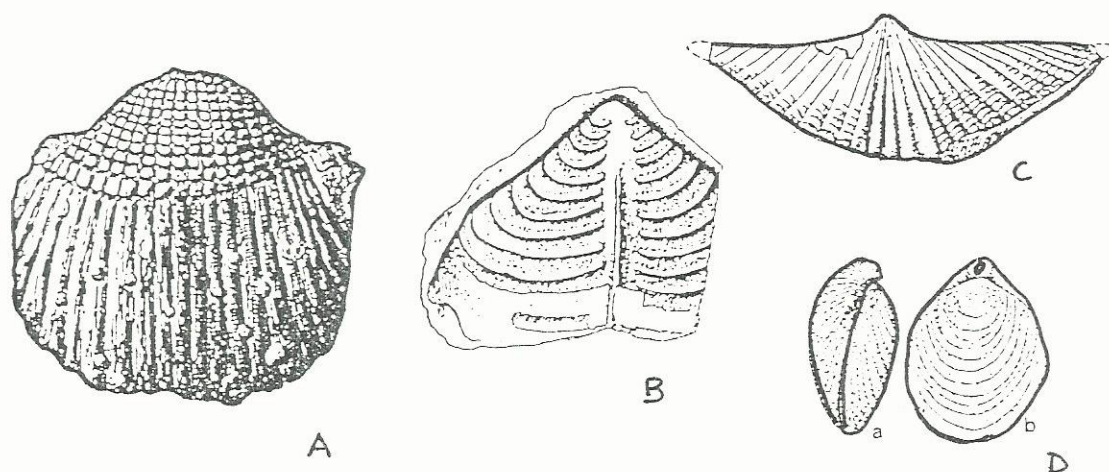
Za hrvatsku paleontologiju od osobite su važnosti paleozojski ramenonošci skupina **Productidina** i **Spiriferida** (sl. 3, 138 A, B, C). Dok su spiriferidi imali stapku, produktidi su živjeli slobodno ili cementirano na dnu, a neki bi se usidrili bodljama u mulju ili na morskoj vegetaciji. Zanimljivo je da se u paleozojskim sedimentima Velebita nađe razmjerno velik broj endemskih vrsta. U mezozoiku njihovu ulogu

preuzimaju rinhonelidi, a u tercijarnim naslagama Medvednice nađu se glatke terebratule (sl. 138 C), koje i danas žive u toplim morima.



Sl. 137. A. Rendgenska slika ramenonošca s vidljivim spiralnim unutarnjim skeletom (iz RAUP & STANLEY, 1971)

B. Serijski presjeci kroz ljušturu roda *Enteleles* iz perma Velebita (iz SREMAC, 1986)



Sl. 138. Paleozojski ramenonošci: produktidi *Productus* (A) i *Leptodus* (B), te *Spirifer* iz skupine spiriferida (C). (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).

Rod *Terebratula* (D) živio je od trijasa do danas.

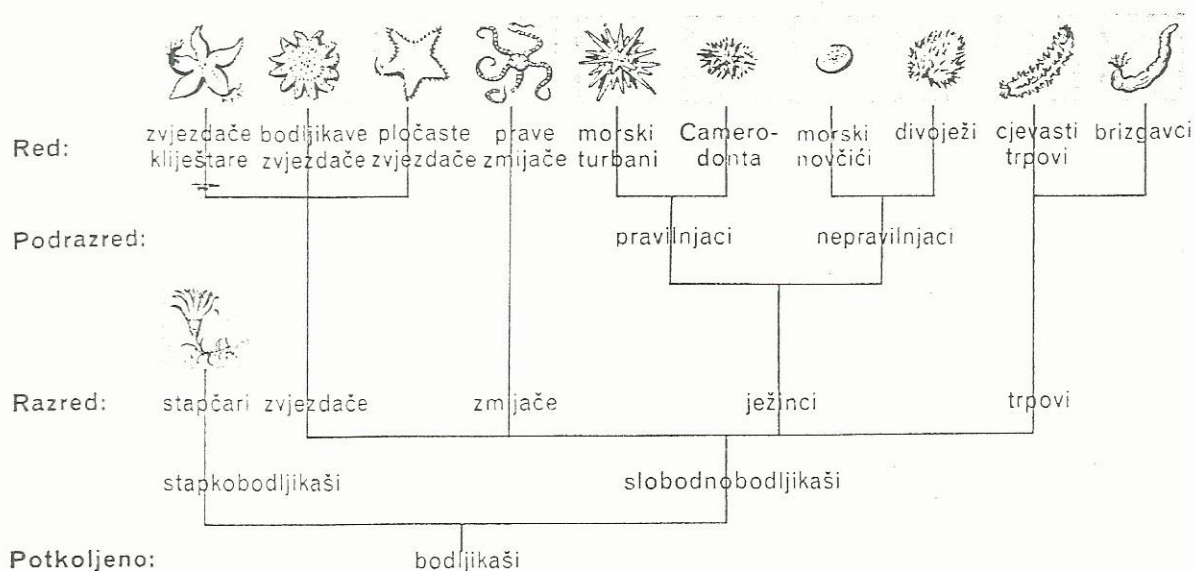
PREGLED TAKSONOMIJE OLIGOMERIA
(po različitim autorima)

SKUPINA	STRATIGRAFSKI RASPON	ROD	STAROST
BRYOZOA (MAHOVNJACI)			
I. STENOLAEMATA	Cm-rec		
II. GYMNOLAEMATA	O-rec.	<i>Fenestella</i> <i>Haloporella</i>	S-P Tc-rec.
III. PHYLACTOLAEMATA	rec.		
BRACHIOPODA (RAMENONOŠCI)			
I. INARTICULATA	Cm-rec.	<i>Lingula</i>	Cm-rec.
II. ARTICULATA	O-rec.		
A. ORTHIDA	Cm-P	<i>Orthis</i> <i>Eneleles</i>	S-C C-P
B. STROPHOMENIDA	O-J	<i>Leptaena</i> <i>Meekella</i> <i>Chonetes</i> <i>Horridonia</i>	O-C C-P C-P P
		PRODUCTIDINA: <i>Tschernyschewia</i> <i>Scacchinella</i> <i>Richthofema</i> <i>Productus</i> <i>Margimifera</i> <i>Dictyoclostus</i> <i>Tyloplecta</i> <i>Linoproductus</i> <i>Leptodus</i>	P P P C-P P C P C-P C-P
C. PENTAMERIDA	Cm-D		
D. RHYNCHONELLIDA	O-rec.	<i>Rhynchonella</i> <i>Decurtella</i>	J T
E. SPIRIFERIDA	O-J	<i>Atrypa</i> <i>Spirifer</i> <i>Choristites</i> <i>Martinia</i>	S-D C C C-P
F. TEREBRATULIDA	D-rec.	<i>Stringocephalus</i> <i>Notothyris</i> <i>Terebratula</i>	D P T-rec.

ECHINODERMATA, bodljikaši

Morske životinje, koje najčešće pokazuju peterozrakastu simetriju. Neki imaju izdužene dijelove, u obliku krakova. Većina je slabo pokretljiva, pa su im osjetila slabo razvijena. Skelet je unutrašnji i sastoji se od većeg broja kalcitnih pločica. U unutrašnjosti tijela se nalazi **vodožilni (ambulakralni) sustav**. Njegovi nastavci - ambulakralne nožice izlaze izvan skeleta i služe za pokretanje (sl. 140).

Bodljikaše dijelimo u dvije grupe: **stapkobodljikaše (Pelmatozoa)** i **slobodnobodljikaše (Eleutherozoa)** (sl. 139)

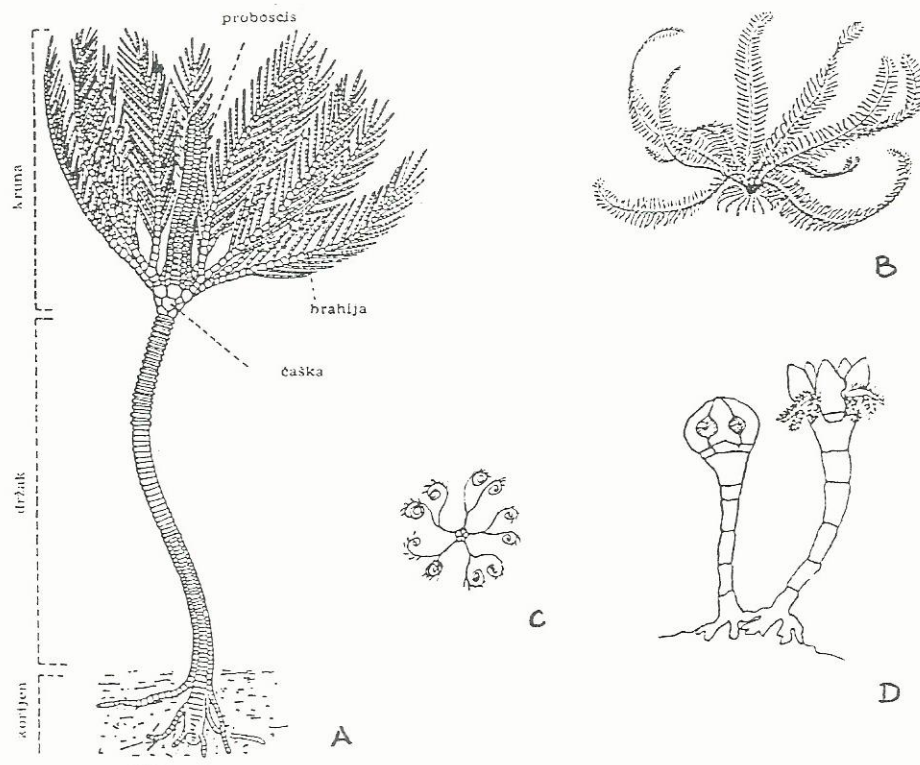


Sl. 139. Sistematski pregled bodljikaša (iz GARMS & BORM)

Stapkobodljikaši

Razred CRINOIDEA, stapčari

Imaju maleno, čaškasto tijelo s pet krakova pričvršćeno za dugu stapku. Tijekom razvoja mogu se odvojiti od stapke i postati pokretni, pa neki čak mogu i plivati (sl. 140 B,C). Građa krinoīda prikazana je na sl. 140 A.



- Sl. 140. A. Građa krinoida (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963)
 B. Sredozemna dlakavica (*Antedon*) nektonski krinoid koji danas živi u Jadranu.
 C. *Saccocoma*, planktonski krinoid iz jure i krede, koji je nađen i u Hrvatskoj,
 D. Grebenski oblik - *Eugeniocrinites*, živio je u juri i kredi.

Stapka sesilnih formi usidrena je u sedimentu razgranjenom strukturom, koju nazivamo **korijen**. Korijen i stapka sastoje se od većeg broja pločica, **kolumnalija**, koje imaju peterozrakastu ili radijalnu simetriju. Na jednom primjerku ponekad se nađe više različitih tipova pločica. Meko tijelo nalazi se zaštićeno u dijelu **krune**, koji nazivamo **časka**. Oko časke je vijenac krakova, **brahija**, koji se granaju u **brahiole** i fine peraste **pinule**. Pri određivanju vrsta najvažniji je kriterij izgled časke. U sedimentima se, međutim, najčešće sačuvaju dijelovi stapke ili razasute pločice (mogu izgrađivati tzv. **trohitni vapnenac**).

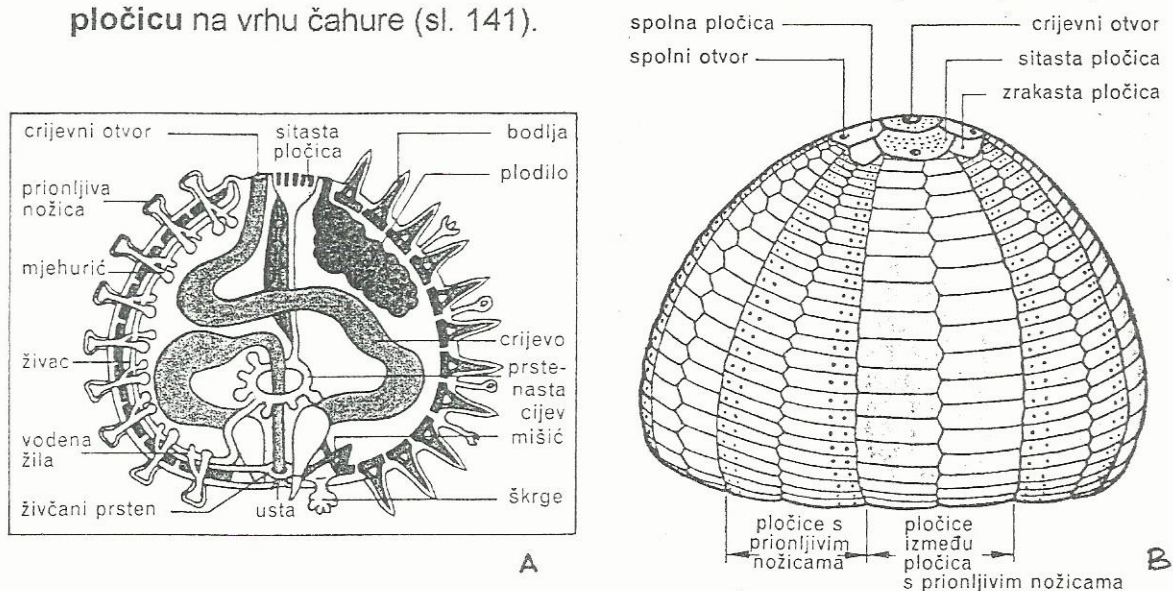
Krinoidi, koji nastanjuju mirne okoliše imaju razgranjene krune, te nastavak **proboscis**, na kojem je smješten izmetni otvor (sl. 140 A). U uzburkanim okolišima smanjuje se broj pločica, koje postaju masivnije, a kruna je slabo razgranjena (sl. 140 D).

U Hrvatskoj se pločice sesilnih stapčara nađu na različitim lokalitetima, a osobito su česte u karbonskim sedimentima Velebita. Nalazi planktonskih sakokoma (sl. 140 C) potječu iz okolice Ogulina, Žumberka, Ivančice, Medvednice i nekih drugih lokaliteta.

Slobodnobodljikaši

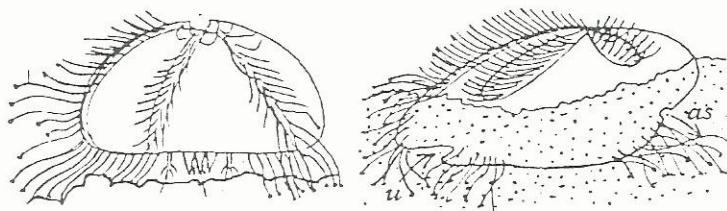
Razred ECHINOIDEA, ježinci

Slobodnobodljikaši s peterozrakastom (**Regularia, pravilnjaci**) ili bilateralnom simetrijom (**Irregularia, nepravilnjaci**). Skelet im je u obliku čahure, složen od pravilno raspoređenih kalcitnih pločica (sl. 141). Pokretne, zgloбно vezane bodlje i prionljive nožice služe za pokretanje. **Usta** se nalaze s donje strane čahure. Pravilnjaci imaju u ustima žvakalo - **aristotelovu laternu**, s kojom jedu alge ili sitne životinje. Neki su nepravilnjaci izgubili žvakalo, pa se hrane detritusom ili organskim lebdećim česticama. Analni otvor nalazi se u pravilnjaka s gornje strane, dok se kod iregularnih ježinaca seli na bok ili čak donju stranu čahure. Voda ulazi u vodožilni sustav kroz **sitastu (madrepornu) pločicu** na vrhu čahure (sl. 141).



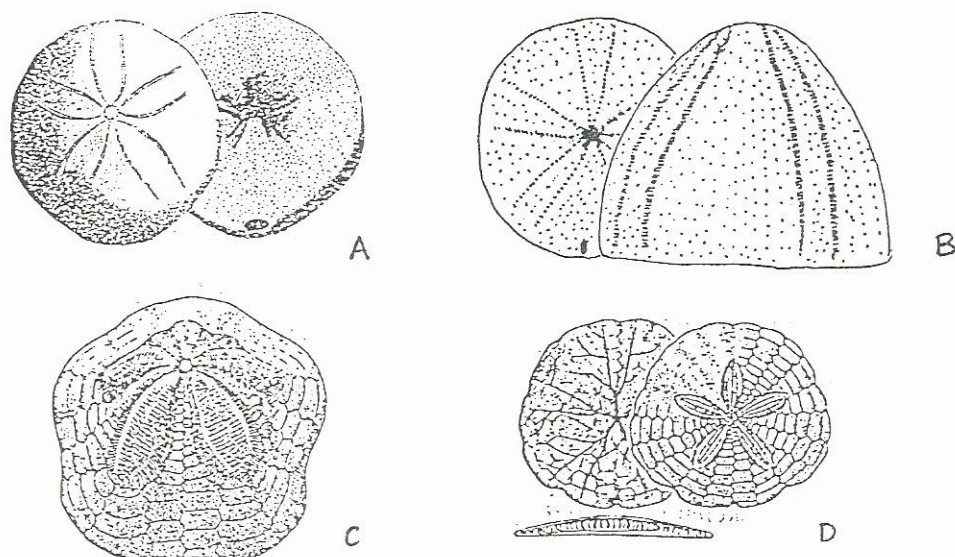
Sl. 141. Raspored pločica (B) i presjek kroz tijelo pravilnjaka (A) (iz GARMS & BORM, 1981).

Pravilnjaci su poznati od ordovicija. Pretežito naseljavaju čvrsta dna, a osim čahura u sedimentima se često nađu i njihove duge, ponekad vrlo masivne bodlje (sl. 142 A). Bilateralna se simetrija pojavila s prijelazom na nova staništa - meka dna, gdje se nepravilnjaci djelomice ili posve ukopavaju (sl. 142 B), te su njihovi fosili češći tek od razdoblja krede.



Sl. 142. Način života pravilnih (A) i nepravilnih (B) ježinaca (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1963).

U Hrvatskoj se bodlje pravilnjaka (**radiole**) često nađu u sedimentima različite starosti, počavši od razdoblja karbona. Cjelovite čahure nepravilnih ježinaca u nas su česte u eocenu (sl. 143 A,B) i miocenu (sl. 143 C,D).



Sl. 143. Fossilni nepravilni ježinci Hrvatske:

Česti eocenski taksoni: *Echinolampas* (A) i *Conoclypeus* (B).

Miocenski ježinci: *Clypeaster* (C) i *Scutellaster* (D) (po raznim autorima).

Razred ASTEROIDEA, zvjezdače

Imaju spljošteno tijelo s pet, a ponekad i više krakova. Usta su u sredini donje strane, a crijevni otvor s gornje strane, ili ga uopće nema. Pokreću se pomoću prionjljivih nožica. Primitivne zvjezdače hranile su se iz suspenzije, dok su danas uglavnom karnivorne. Skeletne pločice nisu čvrsto povezane, pa su cjeloviti fosili zvjezdača razmjerno rijetki, mada su poznate već od ordovicija. Ponekad se u stijenama nađu i otisci tijela - tragovi odmaranja.

Razred OPHIUROIDEA, zmijače

Zmijače imaju malenu tjelesnu ploču i duge, pokretne krakove. Većinom se hrane iz suspenzije, no ima i karnivornih.

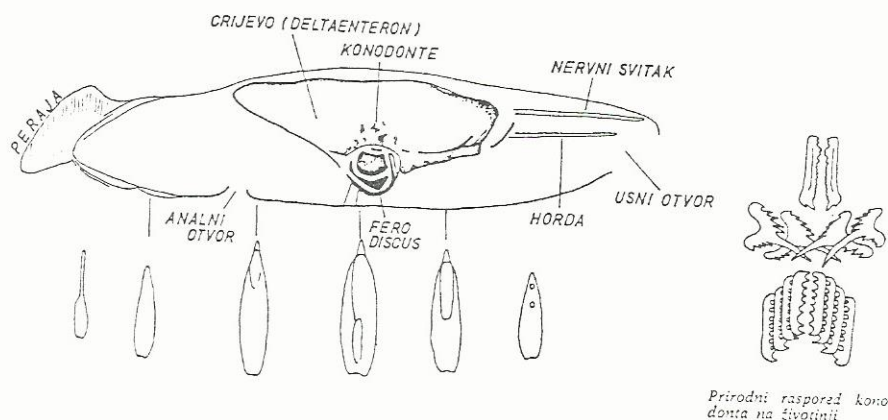
Razred HOLOTHUROIDEA, trpovi

Trpovi imaju crvoliko tijelo, s vijencem lovki oko usta. Skelet je reduciran i sastoji se od slobodnih kalcitnih pločica (skleriti), koje su uložene u mekanu kožu.

Poznati su od devona, no njihovi su fosilni nalazi rijetki.

Incertae sedis: CONODONTOPHORA, konodonti

Male nazubljene pločice načinjene od kalcij - fosfata, koje se nalaze u dubokomorskim sedimentima od kambrija do trijasa. U novije se vrijeme smatra da to nisu ostaci čeljusti, već unutarnji skeletni elementi iz probavila izumrlih primitivnih svitkovaca (sl. 144).



Sl. 144. Izgled konodontnih pločica i predak kopljače u čijem su probavilu nađene (iz ĐURĐANOVIĆ 19).

Premda je taksonomski položaj konodonta još nesiguran, njihova je provodna vrijednost velika, te su i u Hrvatskoj po njima određene starosti različitih katova devona, karbona i trijasa na Medvednici, te u Banovini.

HEMICHORDATA (STOMOCHORDATA), polusvitkovci

Mala grupa raznolikih organizama, koje znanstvenici smatraju ishodišnim za razvoj svitkovaca.

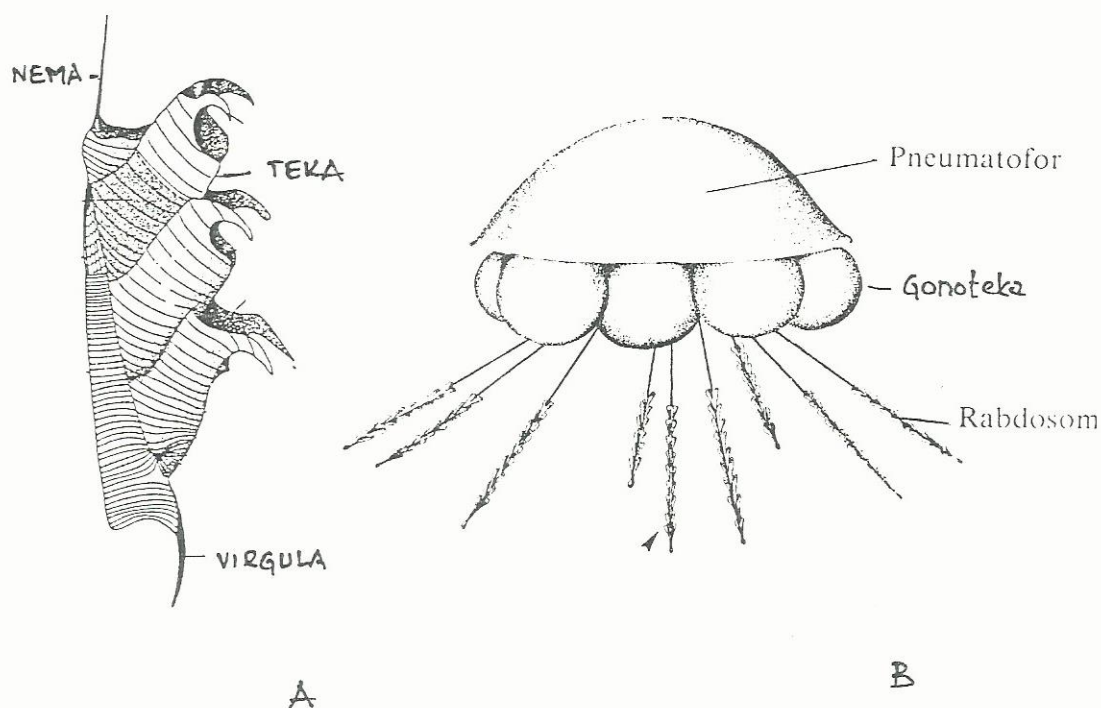
Dijele se na razrede **Enteropneusta** (samo recentni), **Pterobranchia** (od ordovicija do danas) i **Graptolithina** (od kambrija do karbona).

Fosilno su najznačajniji:

Razred GRAPTOLITHINA, graptoliti

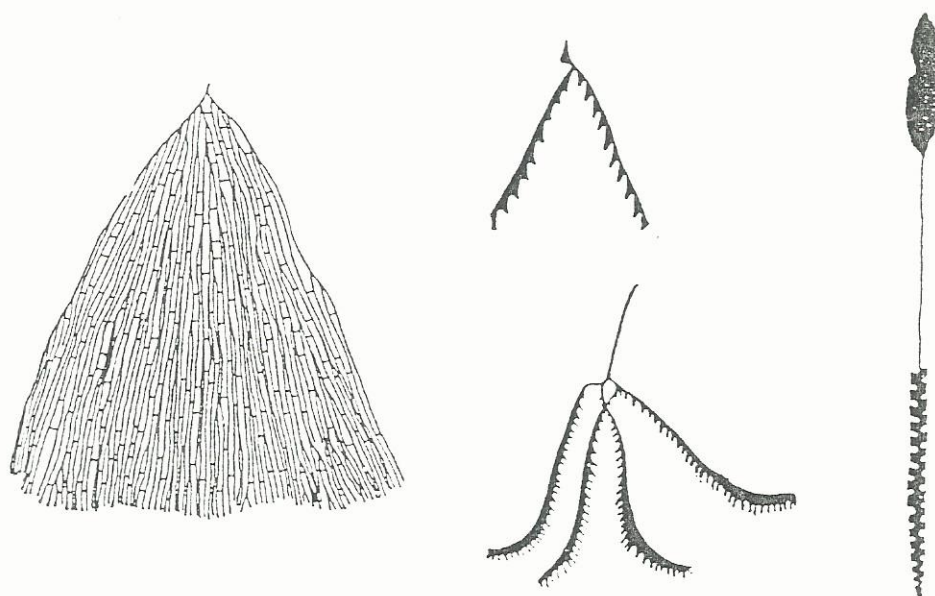
Graptoliti su kolonijski marinski organizmi s proteinskim (hitinskim) skeletom, koji su najčešće živjeli kao plankton ili pseudoplankton.

Jedinka milimetarskih dimenzija živjela je u hitinskoj čaški (**teka**), a veći broj čaški bio je nanizan na zajedničkoj šupljaj osi (**nema**). Napredniji su graptoliti unutar neme imali čvrstu os - **virgulu**. Ovakva se kolonija naziva **rabdosom**. Nove čaške pupanjem proizvodi **sikula** (sl. 145 A). Veći broj rabdosoma ponekad bi se udružio u koloniju višeg reda - **sinrabdosom**, te bi plutali pomoću zajedničkog plivaćeg mjehura (**pneumatofor**). Po obodu pneumatofora nalazili su se manji mjehuri - **gonoteke**, u kojima se nalazi početna sikula svakog rabdosoma (sl. 145 B) . Smatra se da su neki razgranjeni oblici živjeli kao bentos.



SI 145. Građa rabdosoma (A) (iz CLARKSON) i izgled kolonije višeg reda (B) (iz NADALET & GIOVANELLI, 1983).

Graptoliti se dijele u dvije skupine. Red **Dendroidea** imao je predstavnike od kambrija do karbona (sl. 146 A). Smatra se da su neke od ovih razgranjenih kolonija živjele uz dno. Red **Graptoloidea** imao je jedan, dva ili četiri niza teka na zajedničkoj osi (sl. 146 B - E), a bio je osobito rasprostranjen u ordoviciju i siluru. Zbog obilja nađenih rabdosoma geolozi ova dva geološka razdoblja nazivaju "dobom graptolita". Slabo sačuvani rabdosomi roda *Climacograptus* iz Zagrebačke gore za sada su najstariji životinjski fosili u Hrvatskoj.



Sl. 146. A. Razgranjeni graptolit *Dictyonema*,
 B - D. Skupina **Graptoloidea**: B. *Didymograptus*, C. *Tetragraptus*,
 D. *Climacograptus*.
 (Po raznim autorima).

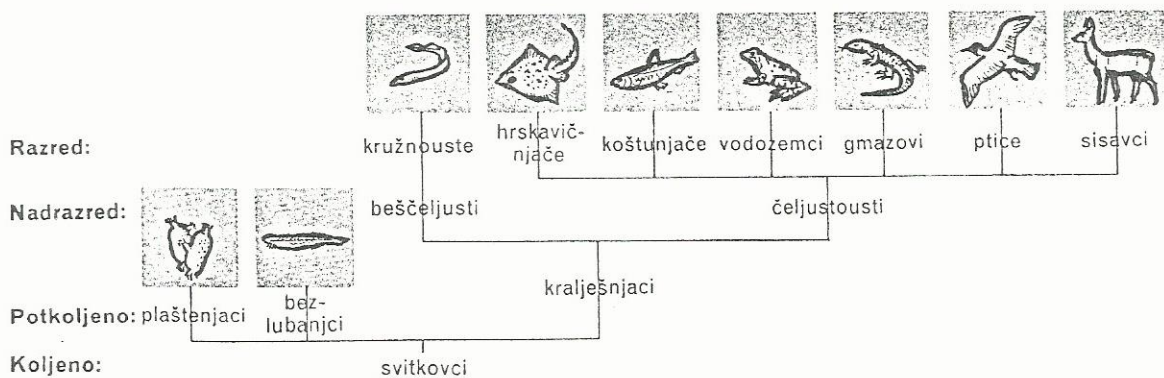
PREGLED TAKSONOMIJE OLIGOMERIA
(po različitim autorima)

ECHINODERMATA (BODLJIKASI)			
I. PELMATOZOA A. HETEROSTELEA B. CYSTIDEA C. BLASTOIDEA D. EDRIOASTEROIDEA E. CRINOIDEA E1. INADUNATA E2. ARTICULATA	Cm-D Cm-D S-P Cm-C O-rec.	<i>Encrinurus</i> <i>Pentacrinurus</i> <i>Comatulida (=Antedon)</i> <i>Saccocoma</i> <i>Eugeniocrinites</i>	T ₂ T-J-rec. Rec. J-K J-K
II. ELEUTHEROZOA A. ECHINOIDEA (JEŽINCI) A.1. REGULARIA A.2. IRREGULARIA B. ASTEROIDEA (ZVJEZDAČE) C. OPHIUROIDEA (ZMIJAČE) D. HOLOTHUROIDEA (TRPOVI)	O-rec. J-rec. O-rec. O-rec. D-rec.	<i>Botriocidaris</i> <i>Plegiocidaris</i> <i>Cidaris</i> <i>Echinolampas</i> <i>Conoclypeus</i> <i>Clypeaster</i> <i>Scutella</i> <i>Toxaster</i> <i>Micraster</i> <i>Spatangus</i> <i>Schizaster</i>	O J Rec. E E E-rec. E-M K K E-rec. E-rec.
HEMICHORDATA (=STOMACHORDATA)			
I. ENTEROPNEUSTA	rec.		
II. PTEROBRANCHIA	O-rec.		
III. GRAPTOLITHINA A. DENDROIDEA B. GRAPTOLOIDEA B.1. AXONOLIPA B.2. AXONOPHORA	Cm-C Cm-C O-S O S	<i>Dictyonema</i> <i>Didymograptus</i> <i>Tetragraptus</i> <i>Phyllograptus</i> <i>Monograptus</i> <i>Diplograptus</i> <i>Climacograptus</i> <i>Rastrites</i> <i>Spirograptus</i>	Cm-C
IV. PLANCTOSPHEROIDEA			

Tip organizacije: CHORDATA, svitkovci

Skupina svitkovaca razvila se iz grupe polusvitkovaca stabla Oligomeria. Karakterizira ih postojanje uzdužne čvrste osi s dorzalne strane tijela, dorzalni položaj leđnog živca, te ventralni smještaj probavila ispred kojeg se nalazi dišni organ. Tijelo ima odvojenu repnu regiju i poprečno-prugasto mišićje.

Primitivni oblici zadržavaju hordu tijekom čitavog života, dok se u naprednijih horda nadomješta člankovitom hrskavičnom ili koštanom kralješnicom. Vodeni svitkovci dišu škrgama. Kopneni hordonija imaju škrge u embrionalnom stadiju, a kasnije ih zamjenjuju plućima. Chordonia obuhvaćaju tri skupine: **Tunicata (plaštenjaci)**, **Acrania (bezglavci)** i **Vertebrata (kralješnjaci)** (sl. 147), od kojih su samo ovi posljednji ostavili fosilne ostatke.



Sl. 147. Sistematski pregled svitkovaca (iz GARMS & BORM, 1981).

VERTEBRATA, kralješnjaci

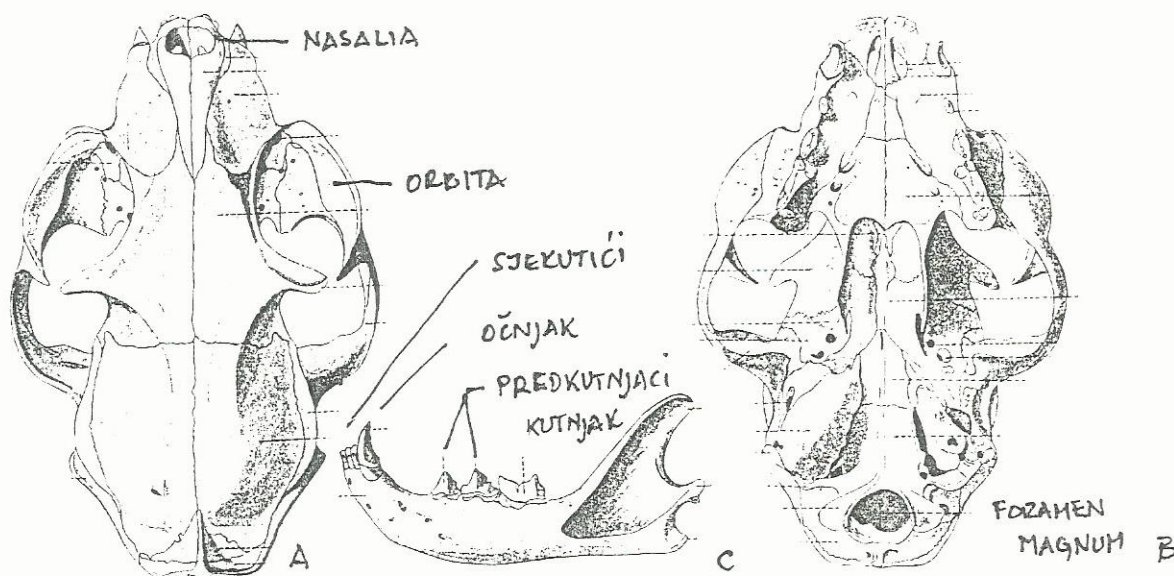
Kralješnjaci obuhvaćaju veliki broj različitih taksona, najčešće sa složenim unutarnjim skeletom, koji je usko povezan s ostalim organima i tkivima tijela. Visoko su organizirani, te imaju složen živčani sustav i osjetila. Premda su fosilni nalazi vertebrata rijetki i često fragmentirani, zbog brzog razvoja su ponekad dobri provodni fosili, osobito u kenozoiku.

Tijelo kralješnjaka je bilateralno simetrično, s odijeljenom glavom, člankovitim osnim skeletom, te najčešće dva para udova. Iz vanjskog sloja kože, **epiderme**, nastaju vanjski rožnati nastavci - ljuske, perje, dlake, rogovi i nokti. Ispod epiderme nalazi se deblji, elastični sloj kože - **kutis**, iz kojeg se mogu okoštavanjem razviti epidermalne ili kožne kosti. Fosilno se najčešće sačuva samo unutarnji skelet

Koštano tkivo je šupljikavo, a sastoji se od kalcij-karbonata, kalcij-fosfata i organske tvari - oseina. U šupljinama, tzv. haversovim kanalima, nalazi se za života organska tvar, koja nakon smrti propada, a kanali se ispunjavaju mineralnom tvari, te fosilne kosti redovito postaju teže. Većina kostiju u tijelu kralješnjaka nastaje pretvorbom iz hrskavice (hrskavične ili mezodermalne kosti) Za razliku od hrskavičnih kostiju, ranije spomenute epidermalne kosti već su u embrija okoštale. U odrasle jedinke pojavljuju se obje vrste kostiju, osobito na skeletu glave, a međusobno se ne razlikuju čak ni po mikrostrukтури. Prema izgledu kosti se dijele u cjevanične, ispunjene masnom srži, te plosnate kosti sa spužvastom koštanom srži u kojoj nastaju eritrociti. Kost su izvana zaštićene pokosnicom .

Kosti su grupirane u tri skupine, te se razlikuje skelet glave, osni skelet i skelet udova.

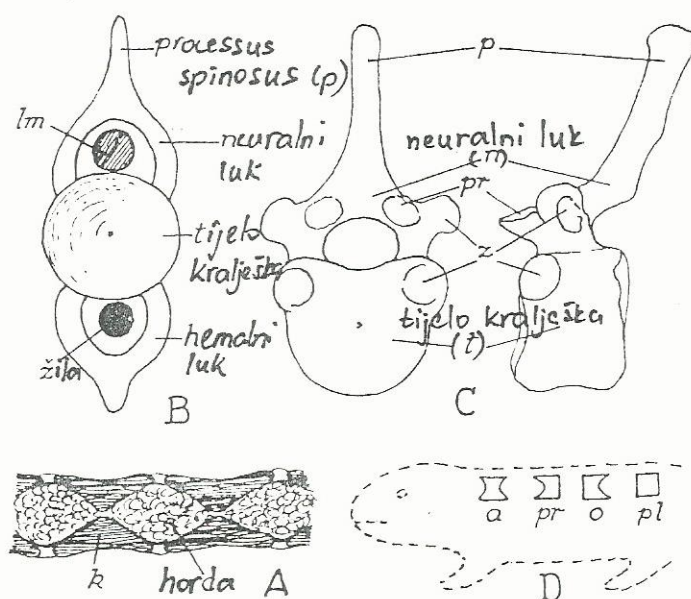
Skelet glave (sl. 148 A) se sastoji od hrskavičave ili koštane lubanjske čahure s otvorom za ulaz leđne moždine (**foramen magnum**), te parnim očnim (**orbita**) i nosnim (**nasalia**) otvorima. Većina kralješnjaka ima na nepcu i parne otvore za vezu s njušnim organom (**choanae**) . Položaj očnih i nosnih otvora različit je u različitim taksona, ovisno o načinu života. Napredniji vertebrati imaju i sljepoočne otvore (**temporalia**), dok se kod pojedinih skupina javljaju različiti dodatni parni ili neparni otvori. Kosti lubanje spojene su šavovima, koji mogu biti posve srasli, kao npr. u ptica. Većinom su parne, a miješanog su podrijetla (epidermalne i mezodermalne). Na lubanjsku se čahuru nadovezuje visceralni skelet, koji se isprva sastojao od osam škržnih lukova, od kojih su kasnije nastale gornja i donja čeljust i jezične kosti. Napredni vertebrati imaju cjelovitu donju čeljust zglobno vezanu s lubanjom (**mandibula**) (sl. 148 C.).



Sl. 148. Lubanja mačke s karakterističnim otvorima: (A) odozgo, (B) s donje strane i donja čeljust sa zubima (C).

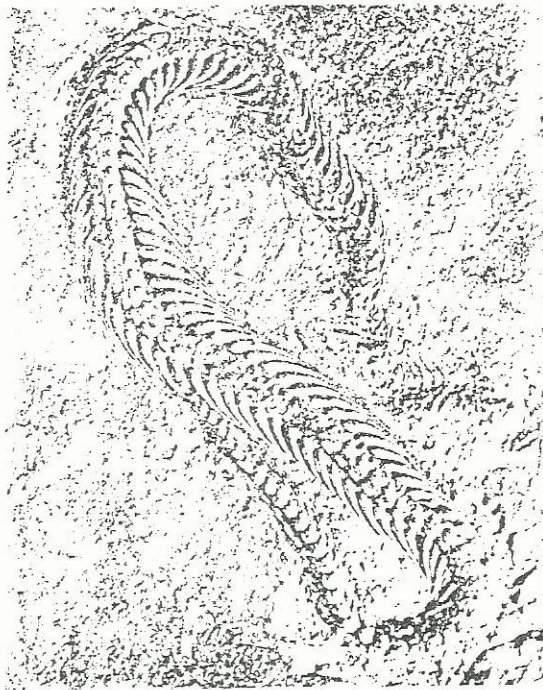
U čeljustima naprednijih kralješnjaka nalaze se zubi izgrađeni od dentina, jednako kao riblje ljuske, te se smatra da su nastali uvrtanjem dijela kože s ljuskama prema usnom otvoru. Dentin je čvršći od koštanog tkiva, a vanjski je dio zuba još posebno zaštićen zubnom caklinom. Izgled i broj zuba ovisan je o načinu prehrane i osobito je karakterističan za svaku vrstu, te je često dovoljan nalaz jednog zuba za točnu taksonomsku odredbu. Neki kralješnjaci imaju sve zube jednake (izodontno zubalo), dok se u većine zubi razlikuju (heterodontno zubalo) prema funkciji (sl. 148 C). Broj sjekutića (inciziva), očnjaka (kanina), pretkutnjaka (premolar) i kutnjaka (molar) u čeljusti stalan je za svaku vrstu, a prikazuje se zubnom formulom.

Hordalni osni skelet kod primitivnih se skupina sačuva doživotno, dok ga ostali kralješnjaci imaju u embrionalnom stadiju. Oko horde se nalazi skeletogeni ovoj, iz kojeg okoštavanjem prema unutra nastaje tijelo kralješka. Primitivni kralješnjaci (npr. morski psi) imaju među kralješcima sačuvan ostatak horde, te se takav tip kralješnice naziva hordalna kralješnica (sl. 149 A). U naprednijih se kralješnjaka razvila tzv. lučna kralješnica, koja na tijelu kralješka ima nastavke u obliku lukova (sl. 149 B). Dorzalno se nalazi neuralni luk (neurapophysa), koji zaštićuje leđnu moždinu. S leđne strane neuralnog luka smješten je trnoviti nastavak (processus spinosus). U repnoj regiji, ventralno od tijela kralješka, nalazi se hemalni luk, koji zaštićuje glavnu krvnu žilu (haemapophysa), koji zaštićuje glavnu krvnu žilu, dok se na prednjem dijelu kralješnice na tijelu kralješka parni nastavci za rebra (sl. 149 B). Prednja i stražnja površina kralješka nazivaju se epifize. Kralješci su međusobno spojeni zglobnim nastavcima (zygapophysa). U primitivnih je kralješnjaka tijelo kralješka sprijeda i straga udubljeno (amficealni kralješci), a tijekom evolucije pojavljuju se tipovi kralješaka s jednom udubljenom i drugom izbočenom stranom (procelni i opistocelni kralješci), da bi najnapredniji kralješnjaci imali posve zaravnjene epifize (platicelni kralješci) (sl. 149 D).



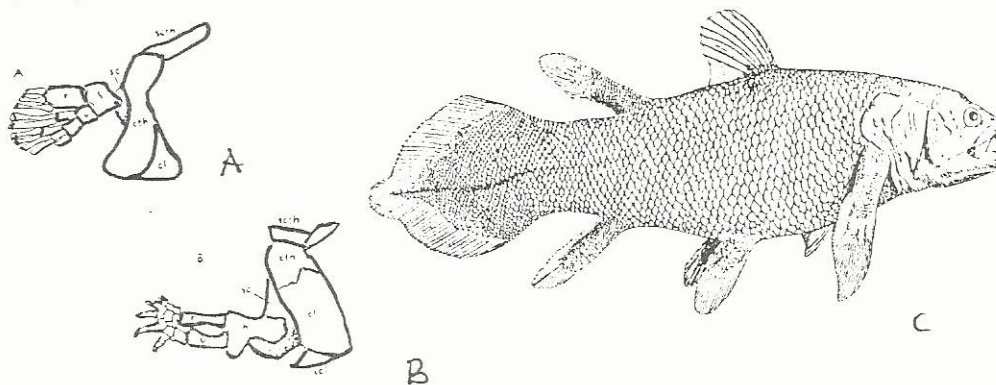
Sl. 149. Hordalna i lučna kralješnica (preuzeto iz KOCHANESKY-DEVIDÉ, 1963)
a - amficealni; pr - procelni; o - opistocelni; pl - platicelni kralješci.

Broj kralješaka može biti od 7 (neke žabe), do 565, koliko ima eocenska zmija *Archaeophis*. Prvi i drugi vratni kralješak (atlas i *epistropheus*) najčešće se razlikuju od ostalih kralješaka, no u primitivnih su taksona svi kralješci podjednaki. Rebra primitivnih kralješnjaka smještena su ventralno među mišićjem i protežu se cijelom dužinom tijela. Viši kralješnjaci imaju rebra samo na prednjem dijelu tijela, koja su sprijeda spojena s prsnom kosti (sternum).



Sl. 150. Morska zmija *Pachyophis woodwardi* iz krede Bileća (preuzeto iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964).

Skelet udova kopnenih tetrapoda sastoji se od cjevaničnih kostju, koje su zgloбно povezane s osnim skeletom ramenim pojasom i kukovljem. Raspored kostiju isti je kao u parnim perajama riba resoperki, pa se one smatraju ishodišnom skupinom za razvoj kopnenih kralješnjaka (sl. 151).



Sl. 151. Rameni pojas resoperke (A) i tetrapoda (B), te recentna resoperka *Latimeria chalumnae* (iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964).

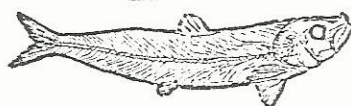
Evolucija kralješnjaka

Prvi morski kralješnjaci, primitivne besčeljusnice (**Agnatha**), pojavili su se na Zemlji krajem kambrija. U devonu, koji geolozi nazivaju dobom riba, mora su nastanjivale ribe oklopnjače (**Placodermi**), s izraženim vanjskim i slabo razvijenim unutarnjim skeletom, hrskavičnjače (**Chondrichthyes**) i koštunjače (**Osteichthyes**).

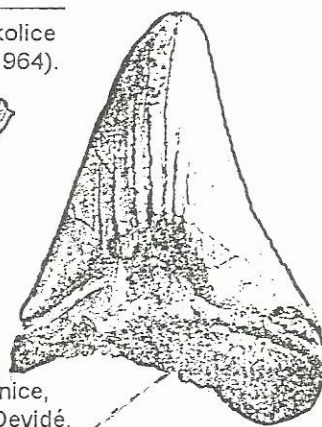


Dalmaticichthys malezi iz gornje krede okolice Šibenika, 1/1 (iz Radovčić, 1975).

Miocenska srdelica *Clupea doljeana* iz okolice Podsuseda, 1/2 (iz Kochansky-Devidé, 1964).



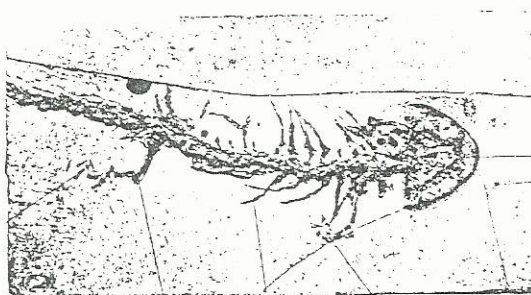
Sl. 152. Fosilne ribe Hrvatske.



Zub morskog psa iz miocena Medvednice, 1/2 (iz Kochansky-Devidé, 1964).

Od kraja devona započela je invazija kralješnjaka na kopno. Dvodihalice, starodrevne ribe koje mogu preživjeti povremena razdoblja isušivanja jezera i potoka, žive i danas u Africi, Australiji i Južnoj Americi. Potpuna transformacija peraja u udove (sl. 151 A) karakterizira, međutim, drugu starodrevnu skupinu, ribe resoperke, koje su na Zemlji živjele od kraja devona. Godine 1938. neočekivano su otkriveni živi primjerci resoperke *Latimeria chalumnae*, u južnoafričkom dijelu Indijskog oceana (sl. 151 C).

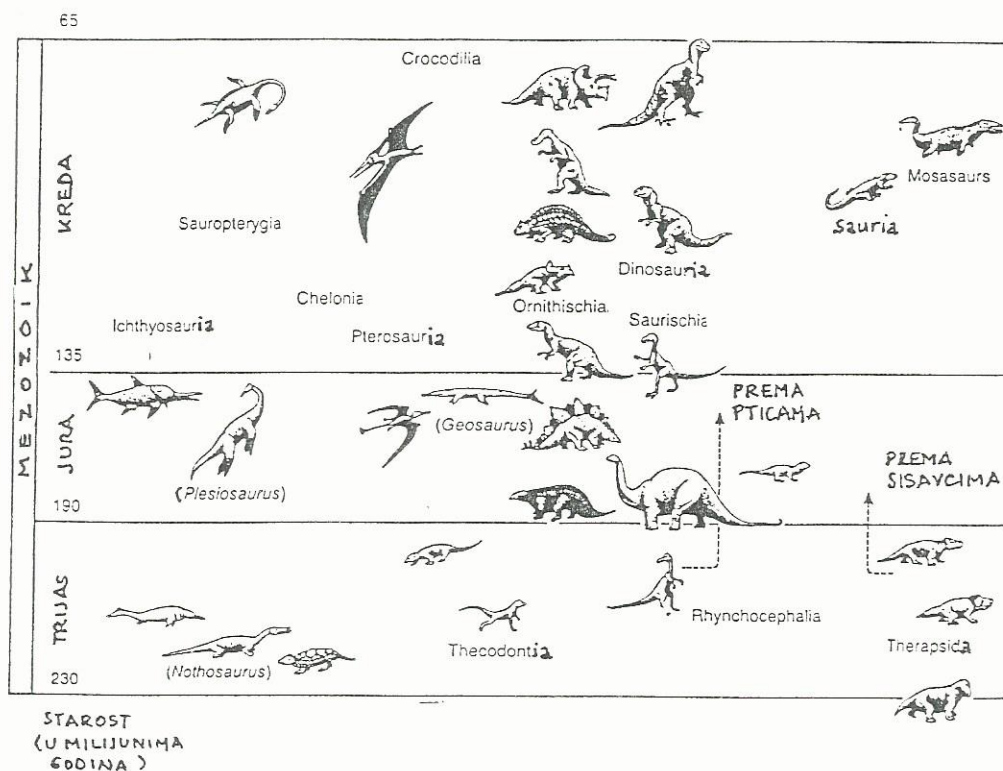
Razdoblje karbona karakterizira nagli razvoj vodozemaca (**Amphibia**) (sl. 153), koji su zbog specifičnog načina oplodnje još uvijek vezani uz vodene sredine.



Sl. 153. Veliki salamander *Andreas scheuhzeri* iz miocena Njemačke.

Razvoj jaja s lupinom oslobodio je kopnene kralješnjake ovisnosti o vodi, te se već u karbonu, a osobito tijekom perma razvija nova skupina kralješnjaka - gmazovi (**Reptilia**). Skupina **kotilosaura** osobito je značajna za daljnju evoluciju kralješnjaka. Iz njih su se u trijasu razvili **Thecodonta**, u kojih se prvi puta javlja dvonožni hod, a preci su dinosaura i pterosaura (sl. 154). Od kotilosaura potječu i marinski

gmazovi ihtiosauri i pleziosauri, no i današnje preživjele skupine, kornjače, gušteri i zmije. U doba jure i krede dinosauri su bili dominantna skupina u svim okolišima na Zemlji. No globalno izumiranje krajem krede dovelo je do njihove potpune propasti i time otvorilo nove mogućnosti za dvije danas dominantne skupine kralješnjaka, ptice i sisavce.



Sl. 154. Razvojno stablo gmazova (iz RAUP & STANLEY, 1971).

Između ptica (*Aves*) i pticokukih dinosaura (*Ornithischia*) postoje velike sličnosti, te danas postoje mišljenja da dinosaure treba pribrojiti pticama, prije nego gmazovima, ili ih izdvojiti u zasebnu skupinu. Najstariji fosil ptice, *Archaeopteryx lithographica*, nađen je u gornjojurskim sedimentima Solnhofena u Bavarskoj (sl. 26 B), a ima pandže na prstima i zube u kljunu, što upućuje na podrijetlo ptica od gmazova.

Nalazi sisavaca (*Mammalia*) stariji su od fosila prvih ptica, te su poznati već od gornjeg trijasa, premda rijetki i fragmentarni. Smatra se da su se razvili iz sisavcima sličnih gmazova, a nagli su procvat doživjeli nakon izumiranja dinosaura, te su do danas dominantna skupina na Zemlji. U Hrvatskoj su osobito česti nalazi špiljskog medvjeda *Ursus spelaeus*, koji je zbog svog prirodnog staništa, kao i zbog kulta, koji su njegovali ljudi kamenog doba, najčešći fosilni sisavac u Hrvatskoj (sl. 156). U aluvijalnim se sedimentima razmjerno često nađu i golemi kutnjaci mamuta *Mammontheus primigenius*, tipične životinje ledenog doba (sl. 10).



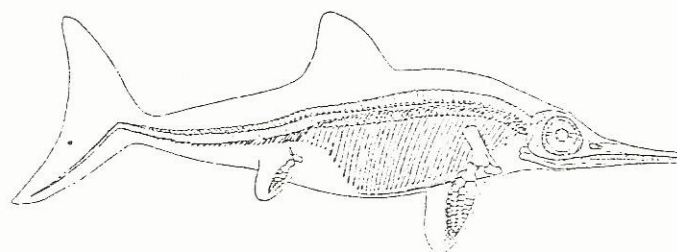
Leteći gmaz *Pterodactylus kochi* iz gornje jure Bavorske, 1/3 (iz Walker & Ward, 1996).



Mali mesožderi dinosaur veličine pileta *Compsognathus longipes* iz gornje jure Solnhofena (iz Walker & Ward, 1996).



Pticokuki *Iguanodon* živio je na prijelazu iz jure u kredu. U Hrvatskoj su nađeni otisci stopala na otocima ispred Pule. (iz Kochansky-Devidé, 1964).



Morski gmaz *Ichthyosaurus* iz doba jure (preuzeto iz Kochansky-Devidé, 1964).

Brojne dobro sačuvane kosti kopnenih sisavaca potječu iz spiljskih sedimenata. Poznata su nalazišta spilje: Veternica u Zagrebačkoj gori, Vindija kod Voće, Velika pećina kod Goranca, Lokvarka i Medvjeđa pećina u Gorskom kotaru, te mnoge druge. I ugljenonosne naslage ponekad sadrže ostatke sisavaca, te je jedan od takvih nalaza, daleki srodnik svinje, dobio ime prema nalazištu: *Prominatherium dalmatinum*. Ostaci kostiju u koštanim brečama su česti i nađeni na velikom broju nalazišta, no u pravilu su slabije sačuvani.

Osim kopnenih sisavaca, u kvartarnim su sedimentima sjeverne Hrvatske nađeni i ostaci kitova, o čemu svjedoče i imena vrsta: *Platanista croatica*, *Mesocetus agrami*.

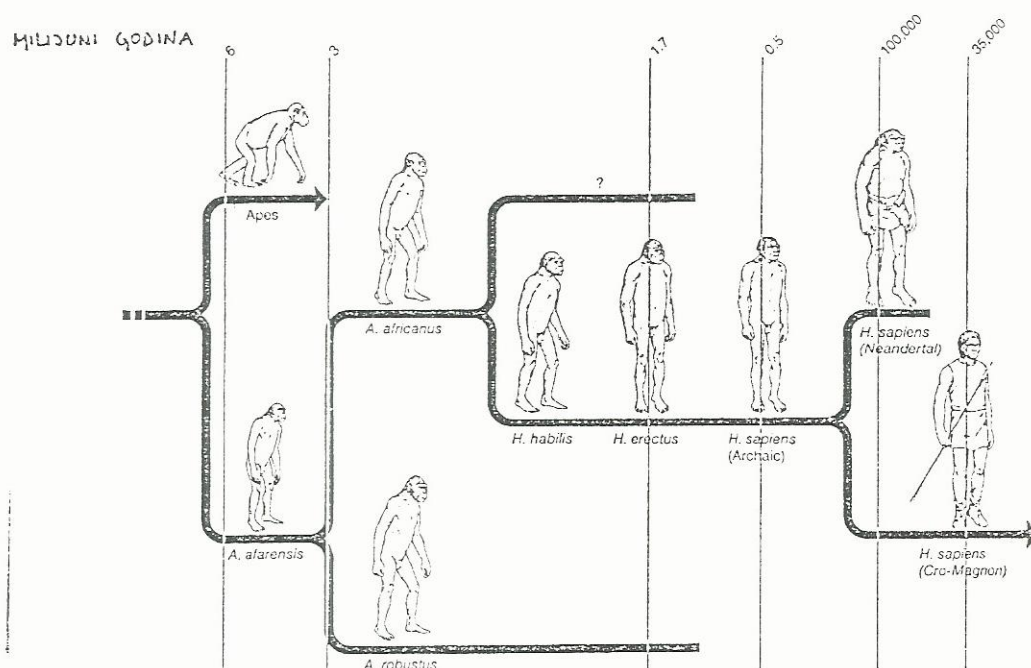
Posebno zanimanje i dugotrajne polemike od davnina izazivaju mogući čovjekovi preci. Već je C. Linné u djelu *Systema Naturae* pribrojio čovjeka skupini sisavaca (**Primates**), zajedno s majmunima i čovjekolikim majmunima, te sve ljude pribrojio zajedničkoj vrsti *Homo sapiens*. Većina je primata prilagođena životu na drveću, a odlikuje ih sposobnost dvonožnog hoda, jedinstvena među kralješnjacima. Nažalost, fosili su primata rijetki i prostorno vrlo raspršeni, te je iznimno teško rekonstruirati njihovo razvojno stablo.

U evoluciji primata možemo razlikovati tri faze. Prvi su se primati pojavili već tijekom krede, no isprva su bili sitnog rasta i slični današnjim kukcojedima. Čini se da se navika života na drveću pojavila tijekom paleocena (prije šezdesetak milijuna godina), a najstariji fosili skupine **antropoida** nađeni su u oligocenskim sedimentima Afrike.

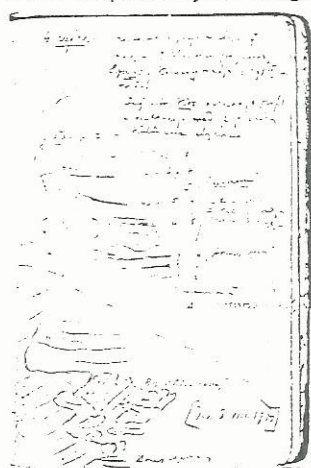
Darwinovo djelo o podrijetlu čovjeka ("The descent of Man") iz 1871.g. izazvalo je burne polemike. Ova prva razmišljanja o vezi majmuna i hominida danas se egzaktno dokazuju pomoću sličnosti u građi gena. Najmanje se razlikuju geni čovjeka i čimpanze, te se danas procjenjuje da su se ove dvije skupine: **Pongidae** i **Hominidae** razdvojile prije otprilike 6 milijuna godina.

Primate u posljednoj fazi razvoja odlikuje razvoj dvonožnog hoda, te naglo povećanje kapaciteta mozga. Razlikuju se dva tipa hominida, opisana kao rodovi *Australopithecus* ("južni majmun") i *Homo* (čovjek). Postoje velike dvojbe oko međusobnog odnosa pojedinih vrsta, a jedno moguće rodoslovno stablo prikazano je na sl. 157. Nalazi australopitecina potječu isključivo iz Afrike, a raspon starosti im je od 4 do 1.3 milijuna godina. Rod *Homo* pojavio se prije 2 000 000 godina. "Spretni čovjek" (*Homo habilis*) poznao je prve tehnike izrade oruđa i oružja i išao u lov na veće životinje. *H. erectus*, "uspravan čovjek" hodao je uspravno, što je dovelo do promjena u izgledu glave i lica. Današnja vrsta *H. sapiens* ("razuman čovjek") pojavila se prije približno 300 000 godina u Europi i na Bliskom istoku. Primitivniji, neandertalci, još uvijek imaju velika lica s izraženim nadočnim lukovima, dok se u naprednijih, kromanjonaca, povećava sposobnost adaptacije na nove okoliše, a uz napredne tehnike obrade oruđa i oružja stvaraju se i prva umjetnička djela - crteži i skulpture. Isprva sakupljači plodova, prvi ljudi upoznaju tehnike obrade tla, te stabilna naselja pomalo zamjenjuju dotadašnja privremena boravišta (najčešće spilje).

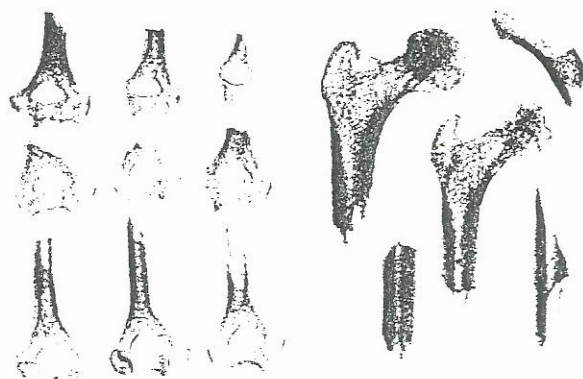
Skupini neandertalaca (*H. sapiens neanderthalensis*) pripadaju i fosilni ljudi s nalazišta Hušnjakovo brdo kod Krapine. Sustavna istraživanja našeg poznatog geologa i paleontologa Dragutina GORJANOVIĆA-KRAMBERGERA započela su na ovom lokalitetu g. 1899. i otkrila svijetu jedno od najbogatijih nalazišta fosilnog čovjeka u Europi. Više stotina ljudskih kostiju, kao i brojni ostaci kamenog oruđa nađeni su zajedno s brojnim ostacima tadašnjih životinja. Procijenjeno je da kosti pripadaju većem broju jedinki (nekoliko desetaka) različitog spola i životne dobi, a starost je nalaza oko 130 000 godina. U sistematičnosti i metodama rada bio je GORJANOVIĆ daleko ispred svog vremena. Sačuvani su njegovi precizno vođeni dnevnici (sl. 158), prepiska s poznatim stručnjacima u svijetu, kao i njegova objavljena vrijedna znanstvena djela. Uz ostalo, prvi je u svijetu upotrijebio rendgenski aparat za analizu fosilnih kostiju čovjeka (sl. 159).



Sl. 157. Pretpostavljeno filogenetsko stablo čovjeka (iz HOPSON & WESSELLS, 1990).



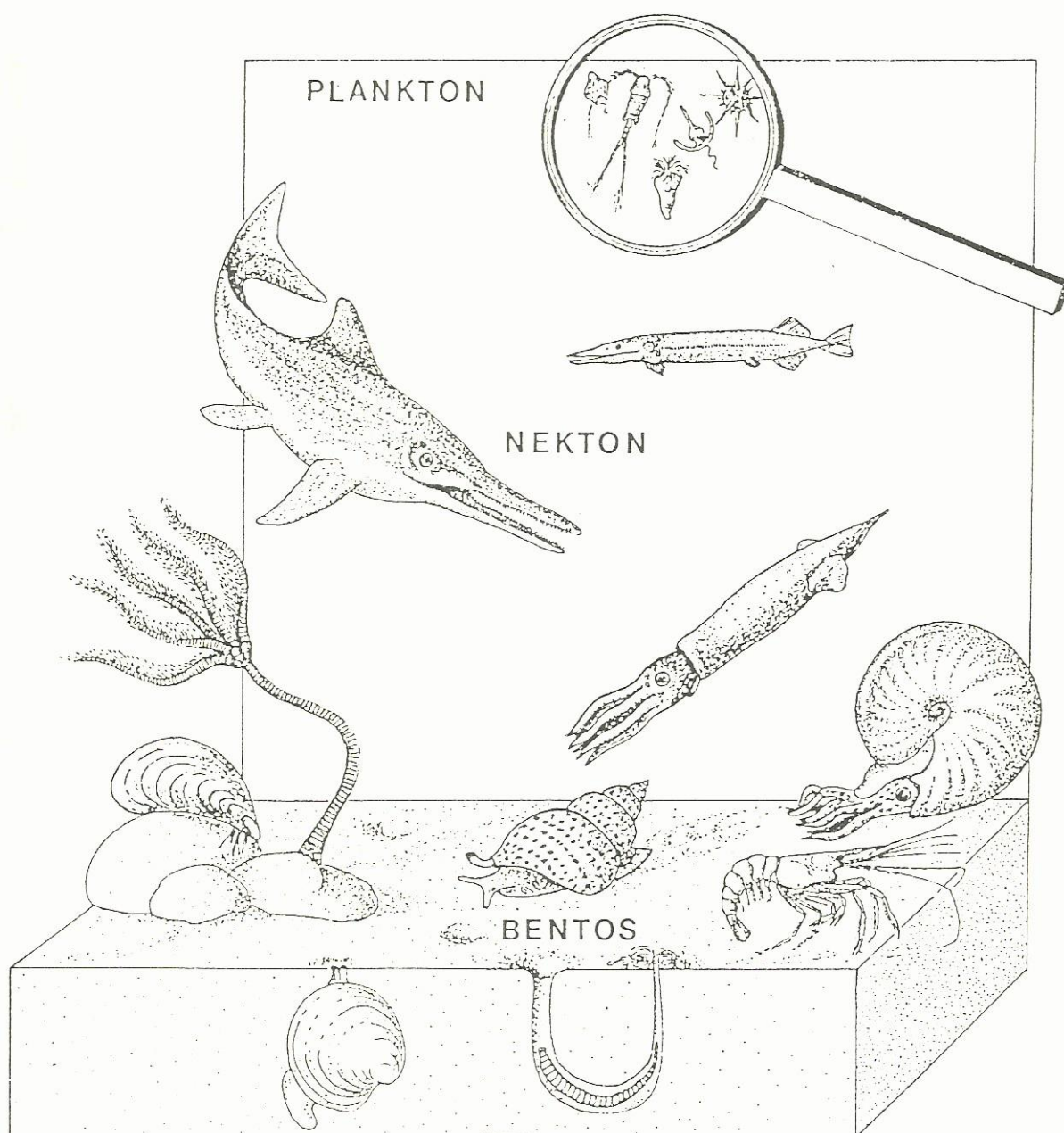
Sl. 158. Skica krapinskog nalazišta iz Gorjanovićeve dnevnika (iz RADOVČIĆ, 1988).



Sl. 159. Rendgenske snimke kostiju "krapinca" (iz RADOVČIĆ, 1988).

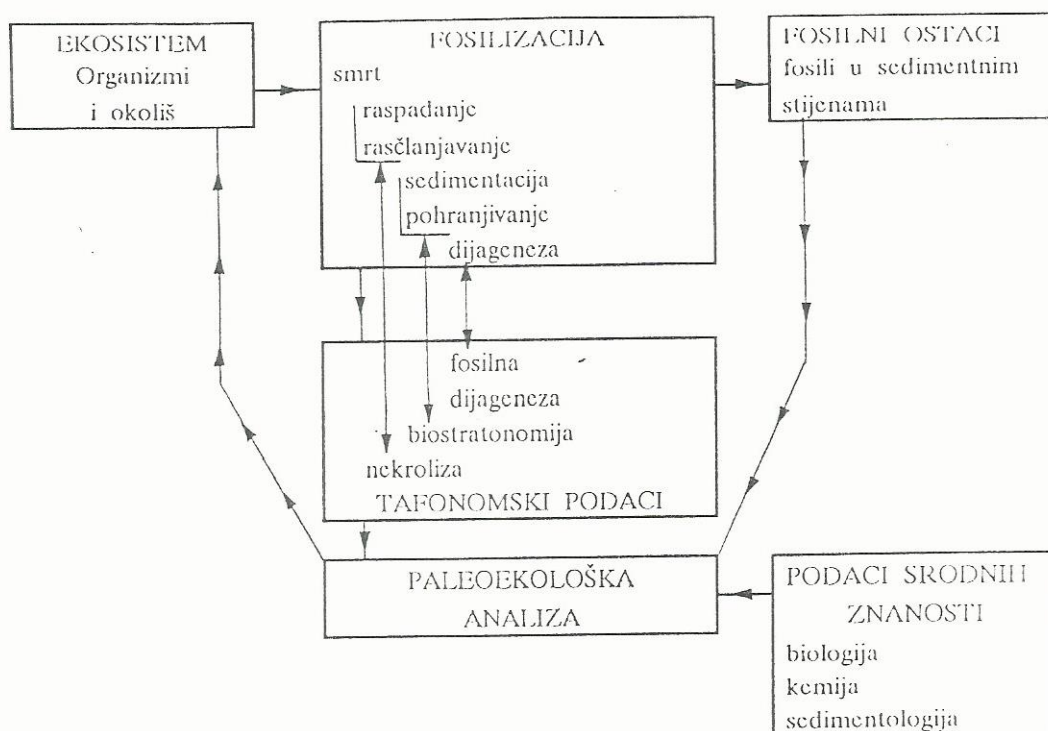
III. poglavlje

UVOD U PALEOEKOLOGIJU



PALEOEKOLOGIJA

Paleoekologija je znanost koja proučava međusobne odnose različitih organizama, kao i odnose između organizama i okoliša u geološkoj prošlosti. Pri tom se paleoekološka razmatranja neposredno nadovezuju na spoznaje tafonomije (sl. 160).



Sl. 160. Fosilni ostaci nastali u ekosustavu procesima fosilizacije, interpretirani paleoekološkim analizama zasnovanim na podacima biologije, kemije, sedimentologije i tafonomije. (Prema Doddu & Stantonu). Preuzeto iz Sokač, 1996.

Podjela paleoekologije:

PALEOAUTEKOLOGIJA proučava odnose pojedinih vrsta i jedinki prema okolišu, dok **PALEOSINEKOLOGIJA** prati više organizacijske kategorije, od populacije, preko fosilnih zajednica do fosilnih ekosustava.

Povijest paleoekologije:

Prva paleoekološka razmišljanja javljaju se u radovima paleontologa iz tridesetih godina 20. stoljeća (RICHTER, 1928), te (ABEL, 1935).

Prvi cjeloviti prikaz paleoekologije dao je HECKER (1957), te zatim LADD (1963).

Među priručnicima ističu se radovi sljedećih autora: AEGER (1963), RAUP & STANLEY (1971), SCHÄFER (1972), VALENTINE (1973), MCKERROW (1974), DODD & STANTON (1990).

U Hrvatskoj se priprema za tisak udžbenik paleoekologije, koji se za sada može nabaviti u formi skripta (SOKAČ, 1996).

Veza paleoekologije s drugim znanostima:

- poznavanje ekologije od osobitog je značenja za paleoekologa, jer se današnje ekološke spoznaje primjenjuju na organizme i zajednice geološke prošlosti.
- Veza s paleontologijom osobito je bliska, te se paleoekologija godinama razvijala u okviru paleontologije. Osobito su korisna paleoekološka istraživanja pri rekonstrukciji mikroevolucijskih promjena, koje su posljedica promjena u okolišu.
- Sedimentologija, koja izučava postanak sedimentnih stijena, usko je vezana s paleoekologijom, jer nas poznavanje taložnih mehanizama neposredno upućuje na uvjete u okolišu.
- Stratigrafska geologija, koja istražuje vremenski slijed svih promjena na Zemlji, također se koristi paleoekološkim podacima.
- Paleoklimatologija se dobrim dijelom zasniva na poznavanju fosilnih okoliša.
- Biogeografija i paleobiogeografija govore o prostornom rasporedu živih bića, koji je povezan s promjenama u rasporedu kontinenata i oceana, te položajem polova i ekvatora u geološkoj prošlosti.
- Ekonomska geologija koristi paleoekološke podatke da bi pronašla potencijalna ležišta ekonomski značajnih sirovina, kao što su npr. ugljen i nafta.

AKTUALISTIČKI PRINCIP :

Današnje odnose između organizama i okoliša izučava ekologija. U modernim se zajednicama izučavaju odnosi među vrstama, osobito u procesu prehrane i zaštite, a dobiveni podaci pomažu paleontologu u rekonstrukciji fosilnih okoliša. Unutar pojedinog okoliša postoji često veći broj ekoloških niša. Poznavanjem današnjih niša često možemo raspoznati slične fosilne niše, osobito u sedimentima mlađih geoloških

razdoblja, no segnemo li dalje u prošlost, naći ćemo sve manje živućih srodnika, te će se rekonstrukcija okoliša prvenstveno temeljiti na tipu sedimenta ili geografskoj rasprostranjenosti.

Obzirom na broj sačuvanih fosilnih zajednica, paleoekolog mora imati sljedeća saznanja o životu današnjih organizama:

A. NAČIN ŽIVOTA VODENIH ORGANIZAMA:

1. KRETANJE

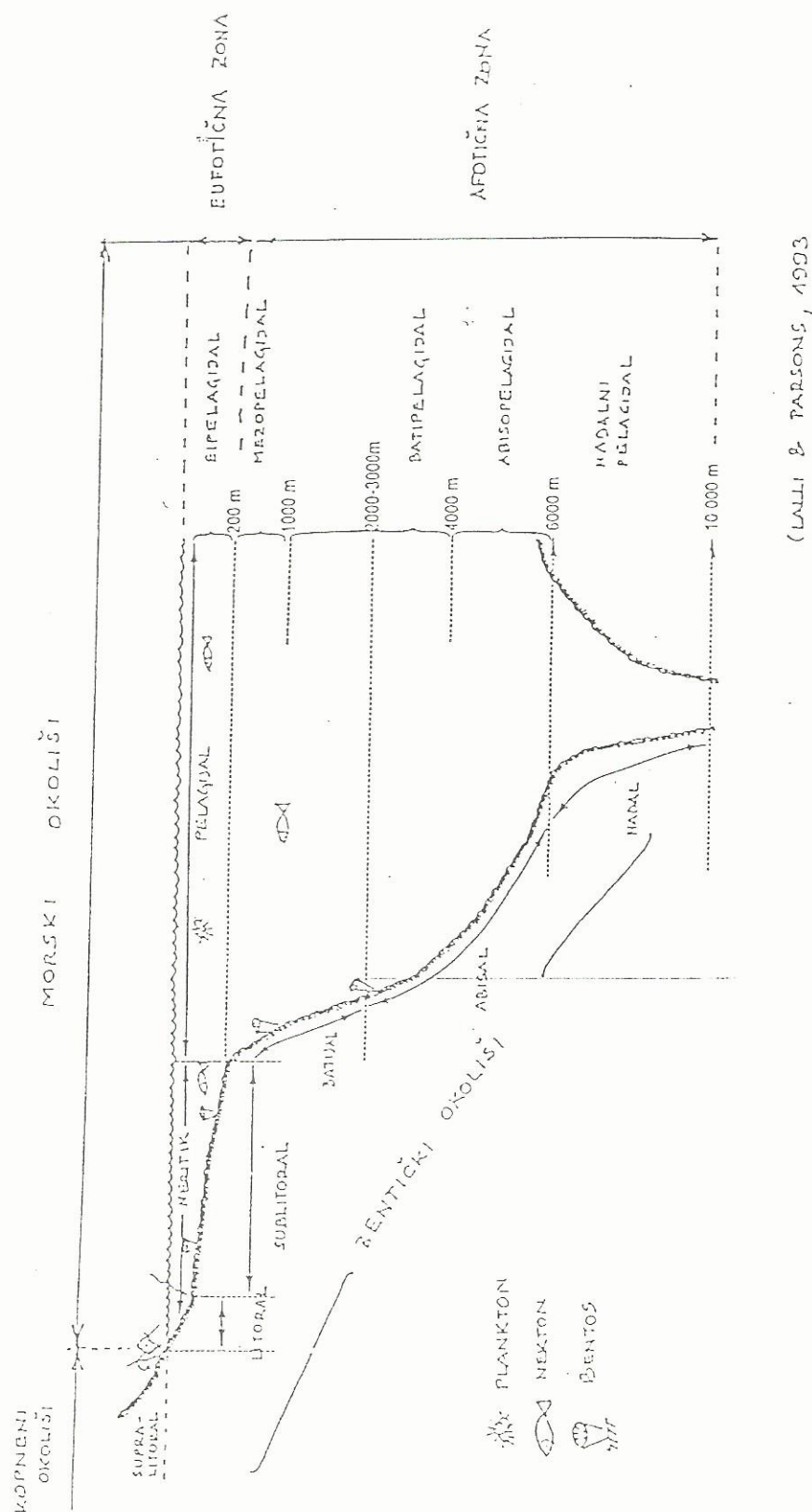
Organizme koji plutaju u vodenom stupu nazivamo **plankton**, a većina je njih pelagička, što znači da žive na površini vode ili u površinskom dijelu vodenog stupca. Plankton možemo podijeliti prema veličini organizma na mikrop plankton i makrop plankton (najsitnije plutajuće organizme možemo izdvojiti u zasebnu kategoriju - nanoplankton). Podjela na biljni **fitoplankton** i životinjski **zooplankton**, ponekad je nespretna, jer ju je ponekad nemoguće primijeniti na skupinu protista, koji čine najveći dio planktonskih organizama.

Aktivni plivači, kakvi su danas npr. ribe i glavonošci, nazivaju se **nekton**.

Organizme koji žive na dnu nazivamo **bentos**, a dijelimo ih na **epibentos** i **endobentos** ovisno o tome da li žive na površini supstrata (meki sediment, stijena ili vegetacija), ili unutar supstrata (bušaći i rovači). Endobionti često nemaju čvrstoga skeleta, te nam se fosilno sačuvaju samo bušotine (vidi poglavlje o ihnofosilima).

Plankton, nekton i bentos prikazani su na str. 130 (iz JURKOVŠEK I KOLAR-JURKOVŠEK).

Organizmi koji žive uz dno u najvećoj su mjeri ovisni o dubini vode, prvenstveno zbog izvora hrane i količine stresa u okolišu. Plankton i nekton mogu živjeti u vodama različite dubine (sl. 161). Njihova je distribucija prvenstveno uvjetovana temperaturom, salinitetom i vodenim strujama, kao i količinom otopljenih nutrijenata u vodi. Mnogi tijekom života migriraju u udaljena područja, a česte su i sezonske promjene u distribuciji pojedinih grupa. Pelagički organizmi nam nisu pouzdani indikatori okoliša, jer često nakon uginuća budu odneseni u vrlo udaljena područja. Tako npr. indijska lađica, *Nautilus* (sl. 119), koja živi na prostoru između Australije, Filipina i otočja Fidži nakon uginuća može doplutati do obala Madagaskara ili Japana.



Sl. 161. Presjek kroz morsko dno.

2. ISHRANA

Obzirom na način prehrane, sve organizme možemo podijeliti na **primarne producente** (autotrofni organizmi), koji mogu proizvesti hranu iz anorganske tvari, te **konzumente** (heterotrofni organizmi), koji konzumiraju gotovu organsku hranu. Način prehrane znatno utječe na izbor životnog okoliša.

U vodenim sredinama razlikujemo četiri načina prehrane heterotrofnih organizama:

- **algojedi, pasači** (engl. "grazers") odstranjuju algalne prevlake ili drugi inkrustirani čvrsti materijal sa stijena i drugih čvrstih podloga. Najčešće nastanjuju stjenovite obale, no mogu iznimno živjeti i u dubljoj vodi.
- **muljojedi, detritivore** (engl. "deposit feeders") gutaju sediment i prehranjuju se organskim detritusom. Često se ukopavaju u meke podloge, osobito na mjestima gdje je mulj pomiješan s malo pijeska ili silta. Organska tvar u sedimentu se obično pojavljuje u obliku ovojnice oko pojedinih zrna. Veliki broj sićušnih čestica daje veliku površinu organskog filma, te su takvi sedimenti najpovoljniji za život muljojeda. Finozrnati sedimenti mogu nastati na vrlo različitim dubinama. Mnogi infaunalni organizmi nemaju čvrstog skeleta, te ne ostavljaju fosile, no ostaju nam sačuvane njihove bušotine (ihnofosili).
- **suspenzojedi, filtratori** (engl. "suspension feeders") se hrane lebdećim organskim česticama iz suspenzije. Mogu biti epifaunalni, infaunalni ili pelagički. Uključuju sedentarne organizme (koralji, mahovnjaci, ramenonošci, mnogi školjkaši i krinoidi), koji većinom imaju čvrste skelete, pa se često fosilno sačuvaju. Glavni izvor hrane su im dijatomeje i drugi protofiti, te su stoga najčešći u plitkim dijelovima morskog dna, gdje dopire sunčeva svjetlost (RHYTER, 1963, iz Mc KERROW, 1988). Pelagičke ličinke mnogih marinskih invertebrata također se hrane protofitima, te žive zajedno s njima u površinskom dijelu vodenog stupca. Najbogatije područje česticama u suspenziji su plitka mora uz dno, gdje je od paleozoika do danas i živjelo ili živi najveći broj suspenzojeda. Premda je plitkomorsko dno dobro opskrbljeno hranom, to je ujedno i vrlo stresno područje za život. U takvim područjima najčešće postoje znatne varijacije u brzini taloženja, utjecaju oluja, te fluktuacije temperature. U zaštićenim, stabilnim okolišima su pak izvori hrane rijetki. Stoga u dubljim dijelovima morskog dna živi slabo raznolika, ali često brojna populacija specijaliziranih organizama bentosa. Epifaunalni filtratori u ovakvim okolišima razvijaju vlastite sustave za stvaranje struje vode (npr. spiralna brahija u spiriferidnih ramenonožaca (sl. 137 A), ili razgranjena brahija u morskih ljljiana (sl. 140 A)). Suspenzojedi načešće zahtijevaju stabilnu podlogu, na koju se mogu učvrstiti, pa su

češći na stabilnim pijescima i siltovima, nego na muljevitim podlogama. Prevelik donos mulja može zagušiti osjetljive prehrambene mehanizme filtratora. Na čvrstim, stjenovitim dnima žive specifične zajednice sastavljene pretežito od filtratora i "strugača". Pojavljuju se epifaunalni i infaunalni oblici. U stijenama se pojavljuju u slojevima neposredno iznad transgresivne granice ili na tzv. **čvrstim dnima (engl. hardground)**.

- **mesožderi** (predatori i strvinari) hrane se živim ili uginulim životinjskim plijenom. Stoga su u zajednici uvijek zastupljeni znatno manjim brojem od filtratora i muljojeda. U današnjim zajednicama neki crvi, bodljikaši, puževi i ribe su glavni predatori na morskom dnu. Slični taksoni se u sedimentima mogu naći od mezozoika. Direktni dokazi o starijim predatorima su vrlo nesigurni. Vjerojatno su prvi mesožderi bili iz skupine kolutičavaca, člankonožaca, meduza i morskih lilijskih. Mesožderi koji se hrane samo jednom vrstom plijena pojavljivat će se u ograničenom broju okoliša, dok se nespecijalizirani mesožderi mogu naći u širokom rasponu zajednica.

3. DISANJE

Većina vodenih organizama, beskralješnjaka i kralješnjaka, diše pomoću škrga, no u nekih su se skupina pojavili i neki drugi organi za disanje (npr. plašteni kanali u ramenonožaca).

Kopneni beskralješnjaci razvili su različite organe za disanje. Tako kopneni puževi dišu plaštenom šupljinom, a kukci trahejama.

4. RAZMNOŽAVANJE

Životinje i biljke, koje su u svom rasplodu vezane za vodu (mahovine, papratnjače, vodozemci) naći ćemo uvijek u vlažnim staništima, ili u neposrednoj blizini vode.

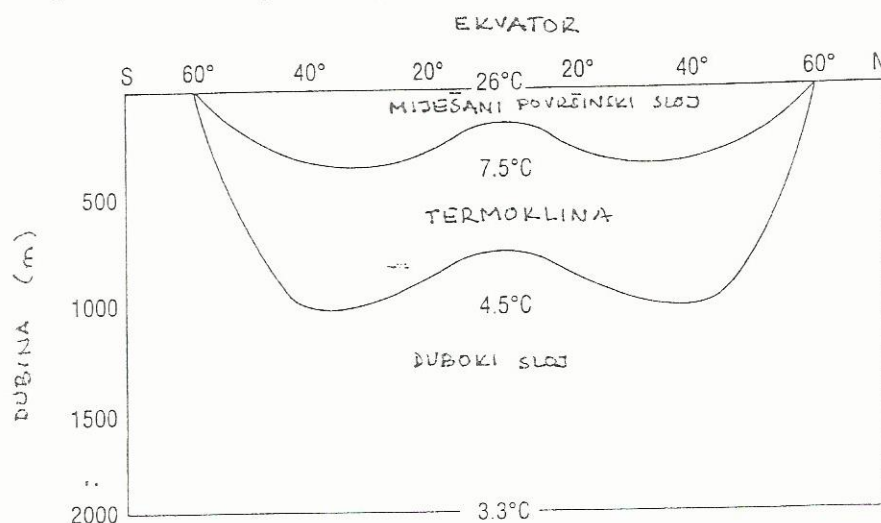
B. EKOLOŠKA VALENCIJA I ČIMBENICI U OKOLIŠU:

1. ABIOTIČKI ČIMBENICI (temperatura, salinitet, svjetlost, otopljeni plinovi, tlak, sastav morskog dna, dubina vode, gibanja vode, sadržaj kalcij-karbonata u vodi)

Sposobnost organizma da preživi u određenom rasponu životnih uvjeta nazivamo **ekološka valencija**. Prema toj sposobnosti dijelimo živa bića na osjetljiva (**stenovalentni organizmi**), te slabo osjetljiva na

promjene u okolišu (**eurivalentni organizmi**). Fosili stenovalentnih organizama dobar su nam indikator nekadašnjih okoliša (**facijesni fosili**).

- **Temperatura** je čimbenik koji je u kopnenim i vodenim sredinama dijelom ovisan o geografskoj širini. Uz to će na temperaturu na kopnu još bitno utjecati nadmorska visina, zračna strujanja i dr.. U morima će temperatura ovisiti o toplim ili hladnim morskim strujama, te o dubini vode (sl. 162). Termički je najnestabilniji površinski sloj vode. U toplim morima temperatura s dubinom pada, dok se u hladnim morima najhladniji sloj nalazi na površini. Hladna površinska voda tone prema dnu i potiskuje topliju vodu iz dubljih vodenih slojeva prema površini, stvarajući intenzivnu vertikalnu cirkulaciju. Na taj se način nutrijenti s dna podižu prema površini, te su ova mora najbogatija planktonom. Na kopnu i u vodama postoje organizmi osjetljivi na promjene temperature (**stenotermni organizmi**), dok neki drugi dobro podnose temperatutne razlike (**euritermni organizmi**) (vidi tabl. IV) .

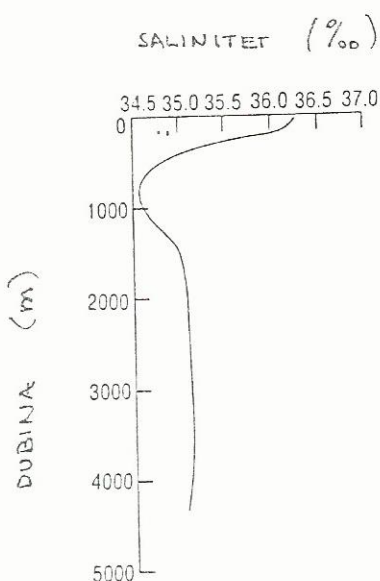


Sl. 162. Shematizirani presjek kroz ocean s glavnim termalnim slojevima i prosječnim temperaturama na ekvatoru (iz LALLI & PARSONS, 1993).

- Osim po sastavu zajednice, temperaturu nekadašnjeg mora možemo izračunati iz omjera kisikovih izotopa O^{16} i O^{18} . U vodi se uz ova dva izotopa nalazi i izotop O^{17} . Najveći je postotak O^{16} , a izvorni omjer količine sva tri izotopa je stalan. Voda koja sadrži O^{16} isparava se brže od vode s O^{18} , pa se u vodi postupno povećava udio O^{18} . Kisikovom metodom određene su paleotemperature za paleozojske sedimente Velebita od 18-22°C (POLŠAK & PEZDIČ, 1978). Jedan od pokazatelja temperature mora je i postotni udio magnezija u magnezijском kalcitu, koji se povećava s porastom temperature mora. Aragonitni skeleti u svom sastavu imaju male količine stroncija.

Primijećeno je da u nekim slučajevima količina stroncija u aragonitu raste s temperaturom, no ima i suprotnih primjera.

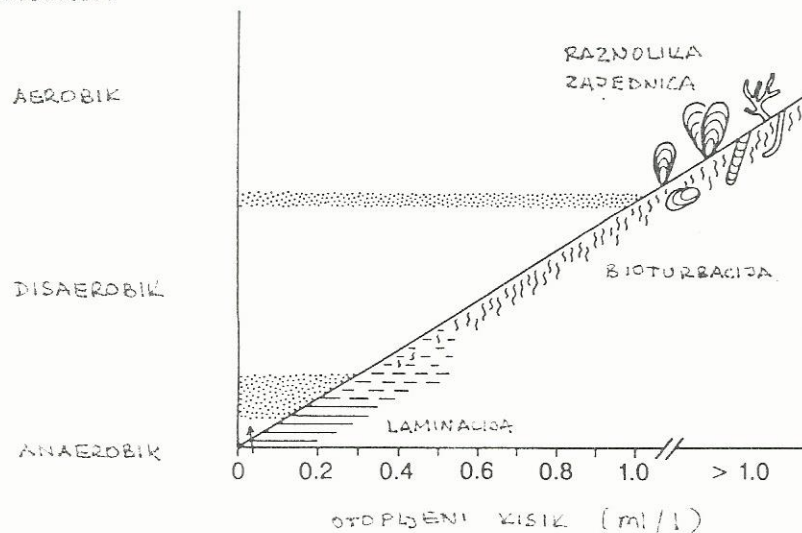
- **Salinitet** može biti vrlo različit, a najviše se mijenja u površinskom vodenom sloju (sl. 163). Prema salinitetu razlikujemo **slatku vodu** (0-0.5 ‰), **brakičnu** ili **bočatu vodu** (0.5-30 ‰), **slanu** ili **morsku vodu** (30-40 ‰), te **hipersalinu vodu** (> 40 ‰). U većini otvorenih mora salinitet je 35 - 36 ‰. No u izoliranim morskim područjima, npr. lagunama s izraženom evaporacijom, salinitet može porasti i iznad 40 ‰. U nekim pak morima, s pojačanim donosom slatke vode i niskom evaporacijom, npr. Baltičko more, salinitet može pasti ispod 10 ‰.



Sl. 163. Profil kroz zapadni dio Atlantskog oceana, s rasporedom saliniteta prema dubini (iz LALLI & PARSONS, 1993).

Životinje i biljke osjetljive na promjenu saliniteta nazivamo **stenohalini organizmi**, za razliku od **eurihalinih organizama**, koji mogu živjeti u vodi različite slanosti. Primjer za eurihaline organizme su morski stanovnici, koji se naseljavaju blizu ušća velikih rijeka, te dobro podnose donos slatke vode (npr. oštrige). Ima i slučajeva da marinski organizmi radi mriještenja putuju u slatkovodne sredine (lososi). Tijekom geološke prošlosti eurihalini organizmi su mogli preživjeti razdoblja oslađivanja. Tako su npr. ishodišno marinske srčanke preživjele oslađivanje Paratethys mora u tercijaru (*Paradacna*, sl. 110 B). Omjer ugljikovih izotopa C^{12} i C^{13} različit je u slatkim i slanim vodama, te se iz njega može izračunati paleosalinitet, a željezni i manganovi spojevi često su indikatori slatkovodnih okoliša.

- **Svjetlost** je čimbenik koji prvenstveno utječe na rasprostranjenost primarnih producenata, koji proizvode hranu procesom fotosinteze, kao i biljojeda, koji su na njih neposredno vezani u hranidbenom lancu. Osvijetljeni dio vodenog stupa nazivamo eufotična zona (sl. 161), a za njega je vezan najbogatiji život u morima. Dubina do koje dopire svjetlost ovisi o prozirnosti mora. Obično iznosi nekoliko desetaka metara, no može biti i manja, a najviše oko 200 m. Obzirom na potrebe organizama prema količini svjetlosti razlikujemo **stenofotne** i **eurifotne** organizme.
- **Otopljeni plinovi**, a prvenstveno količina kisika, bitno utječu na sastav životnih zajednica. Životinjski organizmi trebaju kisik za disanje - proces kojim dobivaju energiju potrebnu za sve druge metaboličke procese. Količina kisika u vodama vrlo je različita i smanjuje se s dubinom. U zatvorenim vodenim bazenima sa slabom vertikalnom cirkulacijom (npr. Crno more), često je samo gornji dio vodenog stupa bogat kisikom (**oksik, aerobik**). Slijedi zona u kojoj još uvijek ima kisika, no njegova je količina nedovoljna za većinu organizama (**disoksik, disaerobik**). Ova područja naseljavaju posebni, oportunistički organizmi, koji su se prilagodili životu u otežanim uvjetima. Dio vodenog stupa posve bez kisika nazivamo **anoksik (anaerobik)**. Životna je zajednica posve siromašna i sastoji se od anaerobnih organizama (neke bakterije) (sl. 164). Prema osjetljivosti na količinu kisika, organizme dijelimo na **stenooksibionte** i **eurioksibionte**.

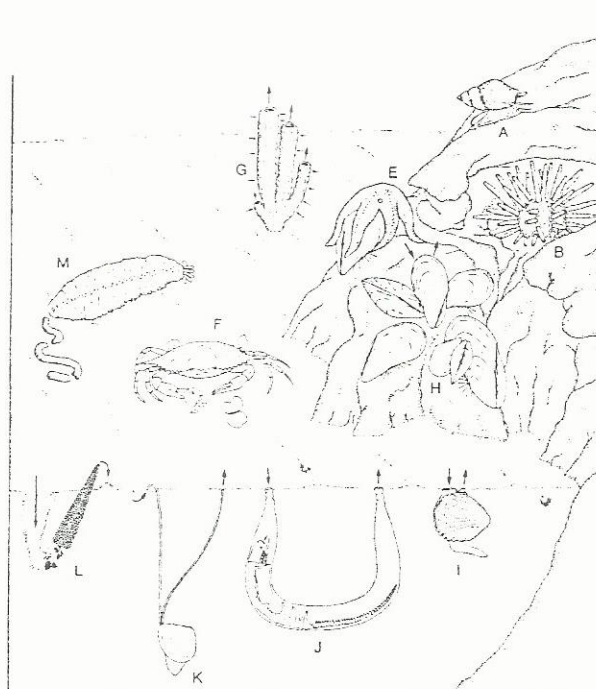


Sl. 164. Podjela mora prema ~~područjima~~ (iz DOYLE, 1996).

- **Hidrostatski tlak** povećava se s dubinom. Različiti se organizmi na razne načine prilagođavaju povećanom tlaku u dubini. Ribe imaju plivači mjehur, a glavonošci s vanjskim skeletom zračne komorice.

Svaki dubinski pojas u moru ima svoje "stanare", koji su prilagođeni određenoj vrijednosti hidrostatskog tlaka i ne bi mogli preživjeti na drugoj dubini. Premda se dugo vremena vjerovalo da na velikim dubinama, upravo zbog prevelikog tlaka, ne može postojati život, novija su istraživanja pokazala da su i najdublji dijelovi oceana nastanjeni specijaliziranim oportunističkim organizmima. Prema stupnju podnošenja visokog tlaka razlikujemo **stenobatne** i **euribatne** organizme.

- **Sastav morskog dna** osobito utječe na sastav zajednica litoralnog i sublitoralnog pojasa. Na mekim dnima (pijesak, mulj) povećava se udio endobionata u zajednici, a na površini sedimenta prevladava pokretni (vagilni) bentos. Po načinu prehrane prevladavaju detritivore (muljojedi), jer su zrna pijeska često "obavijena" organskom tvari, koja nastaje raspadanjem uginulih organizama. U plitkim, zaštićenim okolišima stvaraju se algalne livade. Čvrsta (stjenovita) dna vezana su uglavnom uz visokoenergetske okoliše. Ovdje je udio epibionata znatno veći u odnosu na endobionte, no i čvrste podloge imaju svoje stanare (spužva bušilica, prstac). Među epibiontima visok je postotak fiksosésilnih oblika, a česti su algojedi i organizmi koji se hrane lebdećim česticama (sl. 165).



Sl. 165. Raspored endobionata na čvrstim i mekim podlogama (iz RAUP & STANLEY, 1971).

- **Dubina vode** posredno djeluje kroz već nabrojene čimbenike, kao što su: hidrostatski tlak, količina svjetlosti, temperatura, količina otopljenih plinova, količina otopljenog kalcij-karbonata.
- **Gibanja vode** najintenzivnija su u plitkim dijelovima vodenih, osobito morskih bazena. Ovdje ubrajamo periodična gibanja (morska doba), djelovanja struja i valova. U međuplimnoj zoni, zbog stresnih uvjeta, opstaju samo specijalizirani organizmi. Pri tom se plankton, nekton i pokretni bentos u vrijeme oseke povlači u dublje dijelove mora, dok se endobionti se zaštićuju od isušivanja u stambenim bušotinama. Nakon ugibanja, izduženi se skeleti u području slabih struja "preslože" okomito na smjer struje, dok ćemo u području jakih struja izdužene skelete naći posložene u smjeru jake struje (sl. 17 A, 19). U nadplimnoj, međuplimnoj i plićem dijelu podplimne zone osjeća se djelovanje valova. Kod oscilatornih valova skeleti uginulih organizama sortiraju se tako da im je izdužena os okomita na smjer širenja valova (sl. 19). Za jakih se oluja djelovanje valova intenzivira, te se može znatno povećati dubina tzv. "**valne baze**". Olujni će valovi uskomešati sediment, zajedno s praznim kućicama i ljušturama. Po smirenju oluje istaloži se sediment s ispremiješanim i nesortiranim česticama, koji nazivamo **tempestit** (sl. 17 B). U mirnim sredinama naći ćemo specifične životne zajednice, u plitkim dijelovima algalne livade, a u dubljim dijelovima mora prevladavat će pokretni bentos, koji se najčešće hrani organskim česticama iz sedimenta. Osim specifičnih zajednica i karakteristične orijentacije fosila, na energiju vode nas upućuju i različite tekture u sedimentima. Tako ćemo u međuplimnim sedimentima ponekad zateći pukotine isušivanja, valne brazde i sl. Sedimenti istaloženi iz podmorskih muljnih tokova (mutne struje) imaju izraženu gradaciju od krupnih prema sitnijim česticama, dok su dubokomorski sedimenti najčešće dobro uslojeni i neporemećeni.
- **Količina otopljenog kalcij-karbonata u vodi** ovisi o mogućem izvoru materijala (donos s kopna ili plitkomorska produkcija). Produkcija karbonata najveća je u toplim, plitkim morima, te se ovdje nađe najveći broj organizama s masivnim karbonatnim skeletima. Mnogi životinjski organizmi (koralji, foraminifere) imaju algalne simbiote, koji za proces fotosinteze uzimaju iz vode CO_2 i time olakšavaju precipitaciju karbonata. Količina karbonata smanjuje se s dubinom, pa je dubokomorski bentos često bez čvrstog skeleta. Naime karbonatne se čestice počinju otapati na dubini od oko 3500 m (aragonit), odnosno oko 5000 m (kalcit).

Tablica IV. Neki primjeri za čimbenike ograničenja (iz DOYLE, 1996)

FORAMINIFERE

TEMPERATURA	Tolerantne, nađu se od tropskih do polarnih predjela. Pojedine grupe su osjetljivije. Oblik i veličina nekih planktonskih vrsta mijenjaju se s temperaturom.
PROZRAČENOST	Najčešće žive u normalno prozračenim vodama, a iznimno mogu opstati u sredini siromašnoj kisikom.
SALINITET	Mogu živjeti od slatke vode do hipersaline sredine (90 ‰) Slatkovodne vrste su rijetke. Planktonske vrste su vezane uz mora normalnog saliniteta, a debljina kućice i ornamentacija im se mijenjaju s promjenom saliniteta.
DUBINA	Nađu se od posve plitkog, do 10 000 m dubine. Karbonatne kućice ne mogu opstati ispod 3000 m. Omjer planktonskih i bentičkih formi varira s dubinom od 0 do 100%.
SUPSTRAT	Aglutimirane foraminifere su najovisnije o tipu podloge.
TURBULENCIJA	Većinom žive u vodama niske energije.

KORALJI

TEMPERATURA	Današnji hermatipni koralji podnose raspon temperature od 16° do 40°, a optimalna im je temperatura od 25° do 29° C. Današnji ahermatipni koralji mogu preživjeti u rasponu od 1° do 28° C. Vjerojatno su isti uvjeti vrijedili i za izumrle skupine.
PROZRAČENOST	Mogu se naći samo u dobro prozračenim sredinama.
SALINITET	Živući mogu podnijeti raspon od 24 do 48 ‰, ali optimalne su im vrijednosti od 27-48 ‰.
DUBINA	Hermatipni su najrasprostranjeniji na dubini od 15 m, a mogu živjeti najviše do 150 m dubine. Ahermatipni mogu živjeti do 6000 m dubine.
SUPSTRAT	Svi živući koralji trebaju čvrstu podlogu.
TURBULENCIJA	Živući hermatipni koralji žive u turbulentnoj vodi.

ŠKOLJKAŠI I PUŽEVI

TEMPERATURA	Podnose široki raspon temperature. Veličina i debljina ljuštura se smanjuje s temperaturom, zbog manje količine CaCO_3 u vodi.
PROZRAČENOST	Najčešći u dobro prozračenim vodama, mada pojedine vrste mogu živjeti i na većim dubinama.
SALINITET	Mogu živjeti u različitim sredinama, od kopna (puževi), preko slatke vode (školjkaši i puževi), do mora, ali najveći je broj vrsta vezan za sredine normalnog saliniteta.
DUBINA	Nastanjuju različite dubine. Duboko ubušene vrste žive u plitkoj vodi, a plitko ubušeni školjkaši mogu se naći i u dubljoj vodi. Vrste koje se hrane muljem mogu se naći na najvećoj dubini.
SUPSTRAT	Morfologija školjkaša i puževa ovisna je o tipu podloge.
TURBULENCIJA	Različite vrste podnose različite stupnjeve turbulencije, mada većina odabire umjerene energije vode. U vodama visoke turbulencije žive cementirane forme, bušači u tvrdom supstratu i brzo-ukopavajuće vrste na mekom dnu.

2. BIOTIČKI ČIMBENICI

(produktivnost i biomasa, odnosi među organizmima)

Uz abiotičke čimbenike produktivnost i biomasa, te međusobni odnosi između vrsta imaju snažan utjecaj na sastav zajednice. Produktivnost i biomasu ćemo teško prepoznati u fosilnim zajednicama, jer one predstavljaju samo dio nekadašnje biocenoze. Međutim za neke odnose među vrstama naći ćemo u fosilnom zapisu jasne dokaze. Međusobni odnos može vrstama koristiti, škoditi ili biti neutralan, pa se označava simbolima +, - i 0. U današnjim se zajednicama mogu pratiti sljedeći odnosi:

• NEUTRALIZAM (TOLERANCIJA) 0 / 0

Neutralizam je odnos između dvije vrste, koji niti jednoj vrsti ne koristi, no niti ne škodi. Ovakav odnos mogu imati samo vrste čiji su zahtjevi prema okolišu posve različiti.

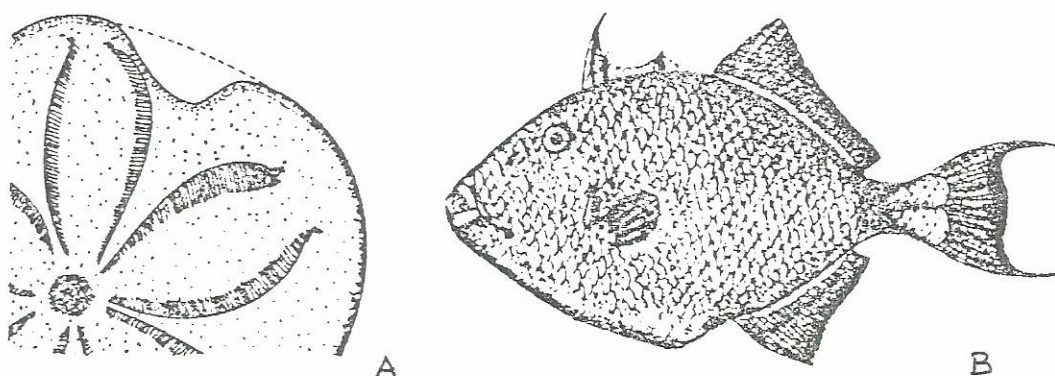
• AMENZALIZAM (ANTIBIOZA) - / 0

Antibiozom nazivamo odnos koji jednoj vrsti škodi, a drugoj ne donosi dobit. Poznato je da u vrijeme "cvjetanja mora" neke sitne alge

(peridineje, str. 41) izlučuju toksine, koji mogu izazvati pomor riba. Postanak nekih fosilnih ležišta (npr. u oligocenu Rumunjske) tumači se upravo na ovaj način).

• PREDATORSTVO + / -

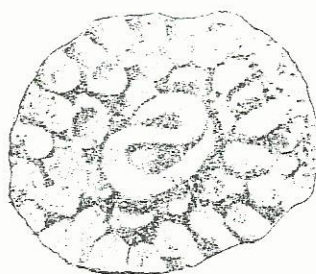
Predatorstvo je jedan od temeljnih i najbolje proučenih odnosa u prirodi. Broj predatora u zajednici uvijek je daleko manji u odnosu na potencijalni plijen. U fosilnom zapisu nalazimo ponekad ostatke plijena u želucu predatora (npr. rostre belemnita u utrobi ihtiosaure), tragove napada, kao što su okrugli otvori na ljušturama mekušaca, koji nastaju djelovanjem mesoždernih puževa i tragove ugriza (sl. 166)



Sl. 166. A. Trag ugriza grabežljivca, vjerojatno ribe, na čahuri ježinca (*Clypeaster*) iz miocena Medvednice. Ježinac je na mjestu oštećenja nadogrudio nove pločice (iz MIKŠA, 1998).
B. Riba kostorog (*Balistes capriscus*), koja danas napada ježince (iz COOK, 1980).

• PARAZITIZAM + / -

Poput predatorstva, parazitizam jednoj vrsti donosi dobit, dok drugoj škodi. Parazit ne ubija naglo svoj plijen, već ga polako iskorištava, te može uzrokovati prijevremeno ugibanje. Većina endoparazita nema skeleta, pa se neće fosilizirati. Ponekad nalazimo odebljanja na skeletu domadara, koja su vjerojatno posljedica djelovanja parazita, no ima i slučajeva u kojima nismo sigurni da li je riječ o parazitskom ili simbiotskom odnosu (sl. 167).



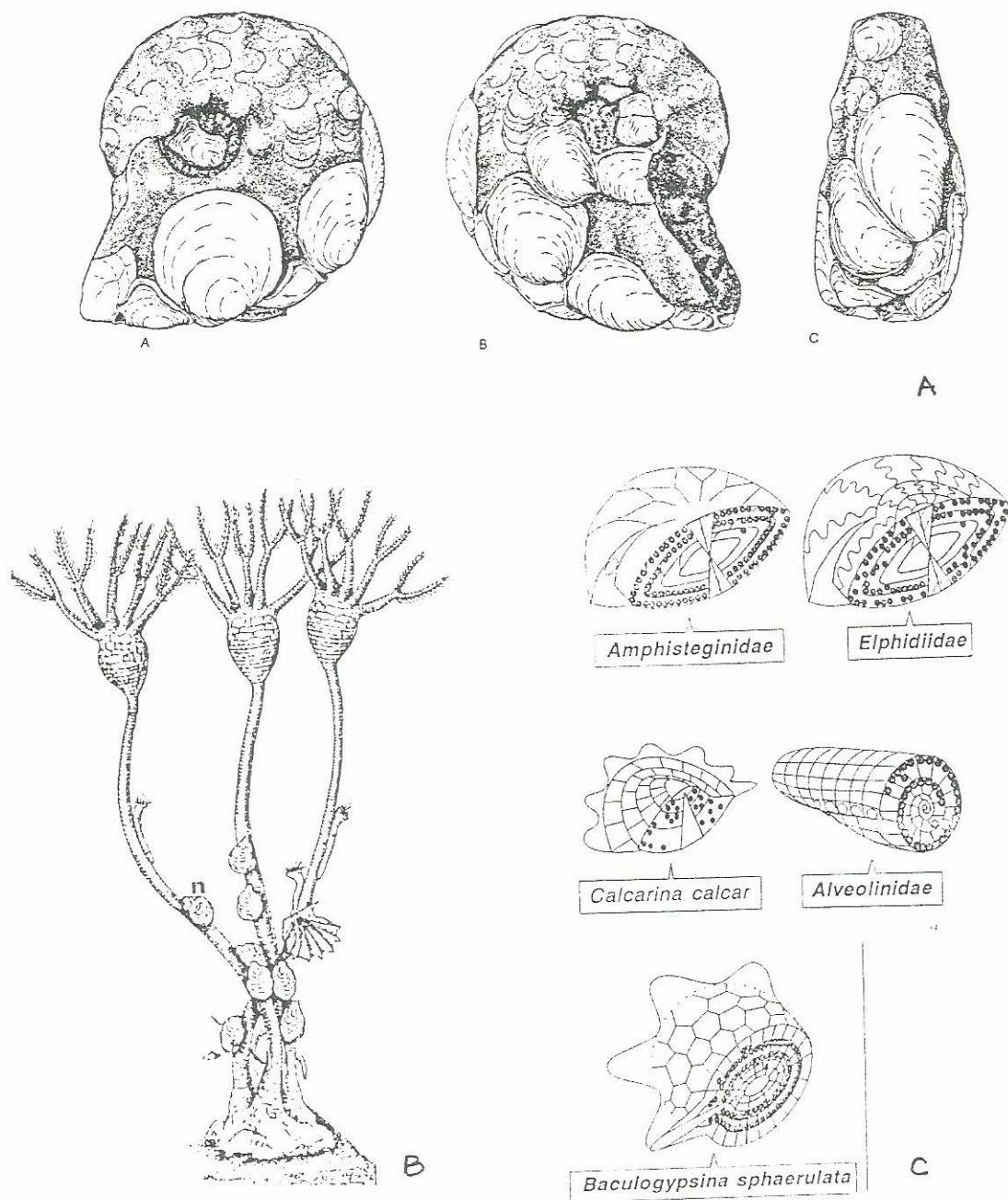
SI 167. Tabulatni koralj *Pleurodictyum problematicum* uvijek se nalazi s crvolikim ostatkom u sredini kolonije. Nije poznato da li je to bio parazit ili simbiont. (Preuzeto iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964).

• KOMPETICIJA - / -

Kompeticija je odnos između vrsta, koje se sukobljavaju oko nekih zajedničkih prohtjeva (prehrana, stanovanje). Snažnija vrsta pri tom će potisnuti slabiju, koja će morati potražiti novo stanište. To je u svakom slučaju odnos koji ćemo teško prepoznati u fosilnoj zajednici.

• KOMENZALIZAM + / 0 I MUTUALIZAM + / + (SIMBIOZA)

Simbiotski odnos, koji jednoj vrsti koristi, a da drugoj pri tom ne škodi nazivamo komenzalizam, dok obostrano koristan odnos zovemo mutualizam. Nije rijedak slučaj da se sesilni organizmi pričvrste na skelet pokretnih organizama, kako bi lakše došli do hrane. Često se simbionti pričvršćuju na skelete rakovica. Ako pri tom štite rakovicu, kao npr. moruzgva, tada je korist obostrana. Sesilni organizmi ponekad se pričvrste i za nekton (sl. 168 A), dok će se mali bentos često naći pričvršćen za veće stanare dna (npr. alge, morske ljljljane), kako bi izbjegao zatrpavanje sedimentom (neke foraminifere i ramenonošci - sl. 168 B). Simbiotski odnos može preći u parazitski, kada npr. preveliki broj komenzala priraste na kućicu plivača, pa mu oteža ili čak onemogućuje plivanje. Danas je dobro poznata simbioza između sitnih algi, koje nalaze zaklon unutar kućica ili čaški životinja (koralji, foraminifere), a oni pomažu životinji pri disanju i izgradnji karbonatnog skeleta (168 C).

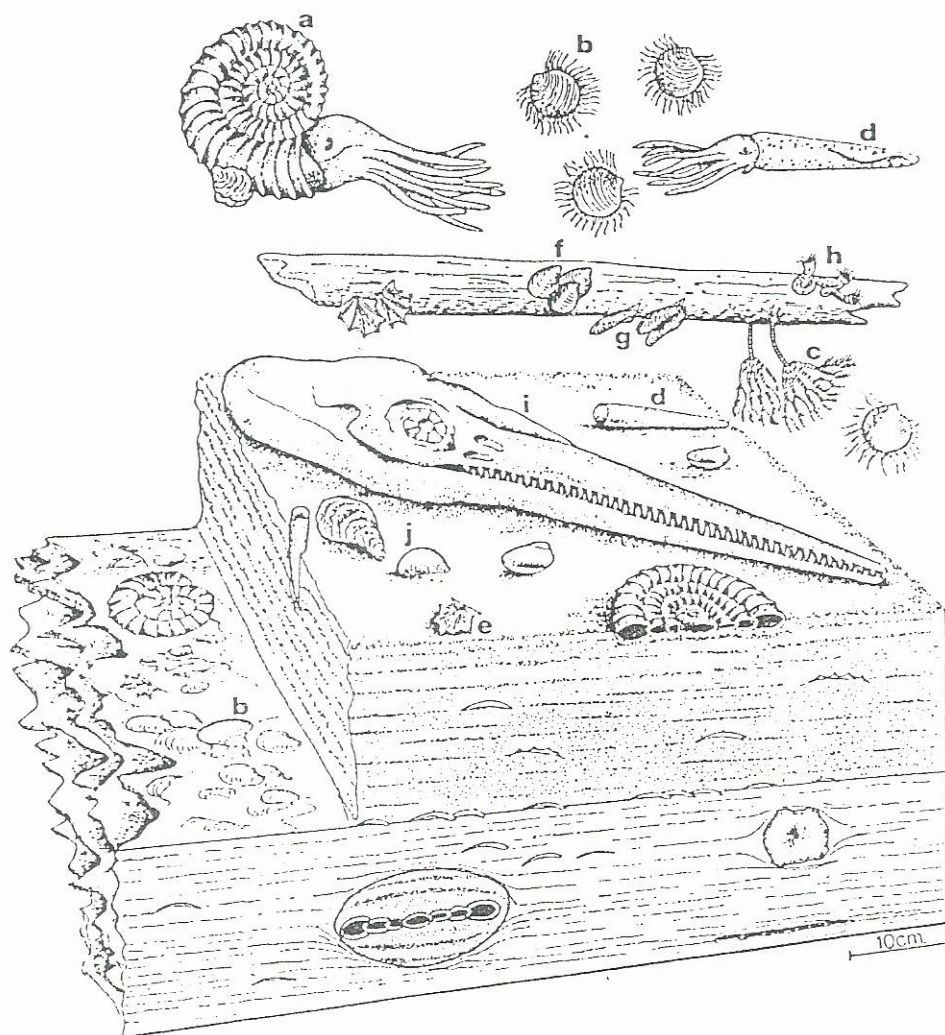


Sl. 168. Različiti primjeri simbioze:

- A. Jurski amonit *Baciceras bilobatum*, plivač s priraslim oštrigama, koje tijekom priraštanja nisu poremetile bilateralnu simetriju kućice. Preveliki broj ovakvih "podstanara" otežavao bi plivanje (iz SEILACHER, 1960).
- B. Jurski školjkaši *Oxytoma*, *Liostrea* pričvršćeni na morskog lilijanu (*Apiocrinus*) (iz Mc KERROW, 1981).
- C. Foraminifere s algalnim simbiontima (iz LEUTENEGGER).

• OSTALI ODNOSI

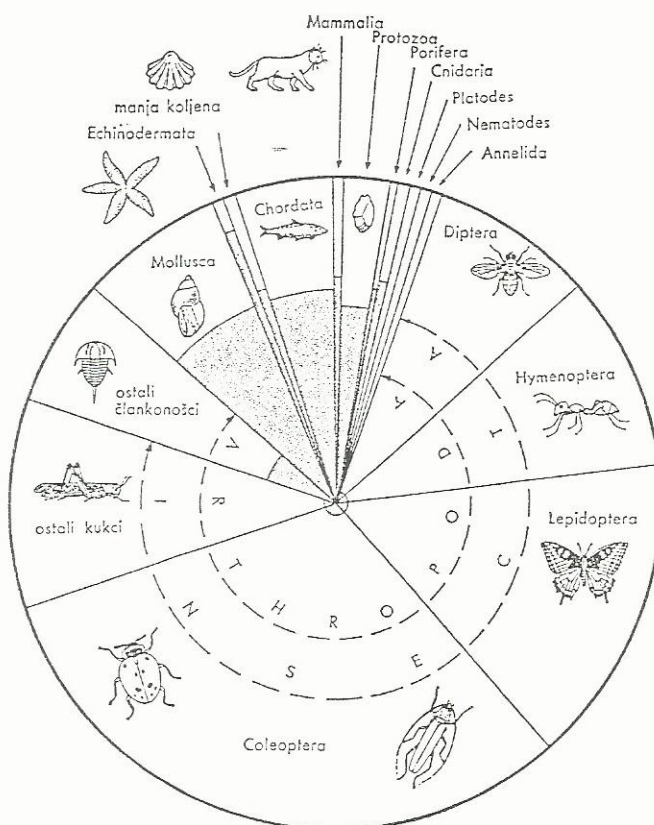
U ovu grupu ubrajamo odnos između živih bića i nežive prirode. To je npr. saprofitski odnos, ili česti slučaj kad se bentos pričvršćuje na nežive plutajuće objekte, kako bi prešao na pseudoplanktonski način života (sl. 169)



Sl. 169. Primjer za "ostale" odnose: Serpulidi, školjkaši i morski ljljani koriste plutajuće drvo i žive kao pseudoplankton. Primjer iz razdoblja jure (iz MC KERROW, 1981).

FOSILNE ZAJEDNICE

Obzirom na iznimnost procesa fosilizacije, fosilne zajednice nikad ne daju potpunu sliku života iz geološke prošlosti (sl. 170). Jedan od razloga tome je različiti prezervacijski potencijal (sposobnost nekog organizma da se fosilizira).



Sl. 170. Na ciklogramu je prikazan odnos broja recentnih i fosilnih vrsta (iz MATONIČKIN, 1991).

Prezervacijski potencijal ovisi o:

- morfologiji organizma

Jasno je da organizmi sa čvrstim skeletnim dijelovima imaju veću mogućnost da se sačuvaju u stijenama. Pri tom se najbolje sačuvaju cjeloviti skeleti od kremenja i kalcij - karbonata. Složeni skeleti kralješnjaka i dijelovi višeg bilja najčešće se nalaze u fragmentima, te ih je ponekad teško rekonstruirati.

- **životnom okolišu i mediju u kojem se nađu poslije smrti**

Poznato je da se većina procesa fosilizacije događa u vodenim sredinama, te je i prezervacijski potencijal vodenih organizama veći od onih koji žive na kopnu. Kopnene biljke ostavit će nam tragove, kad njihovi dijelovi padnu u vodeni medij, a i životinje, koje često stradaju na pojilima, naći će se npr. u riječnim sedimentima. Fosilizacija se na kopnu događa samo iznimno (zatrpavanje vulkanskim pepelom, zamke u fosilnoj smoli). Nisu ni svi vodeni okoliši podesni za fosilizaciju. Povoljniji su mirni okoliši, s brzom sedimentacijom. U vodama visoke energije često nalazimo fragmentirane i izmiješane skelete.

- **broju jedinki neke vrste**

Organizmi koji su zastupljeni velikim brojem primjeraka imaju veći prezervacijski potencijal, od malobrojnih populacija.

Dio zapisa iz geološke prošlosti nam je nedostupan, jer je prekriven mlađim sedimentima (npr. 70%^{70% površine} sjeverne Hrvatske pokriveno je kvartarnim nanosom Save, Drave i njihovih pritoka). Dio fosila bude uništen tijekom procesa dijageneze, a ne smijemo zaboraviti ni djelovanje čovjeka, koji je iskopavanjem (kamenolomi) ili betoniranjem iscrpio ili uništio neka bogata fosilna nalazišta. Danas se nastoji kroz međunarodne projekte (UNESCO) zaštititi vrijedne paleontološke lokalitete, a toj se akciji pridružila Hrvatska.

Obzirom da u stijenama nećemo naći čitavu biocenozu, u paleontologiji koristimo izraz "fosilna zajednica", koja nema uvijek isto značenje. I u najmirnijim sredinama dolazi do miješanja autohtone zajednice bentosa s uginulim planktonom i nektonom, a velik je dio fosilnih "zajednica" premješten ili čak pretaložen (str. 11-13). Izrazom **tafocenoza** (grč. "zajednica groba") obuhvaćamo sve fosile, koje nađemo zajedno u stijeni, bez obzira na vrijeme i uzrok njihova uginuća. Za one "zajednice" koje su doživjele istodobnu smrt., npr. gušenjem pod vulkanskim pepelom (sl., koristimo izraz **tanatocenoza** (grč. "smrtna zajednica"). Uz ova dva najčešća izraza u paleontologiji pojavljuju se i neki drugi termini (**nekrocenoza**, **oriktocenoza** i sl.).

Među fosilnim zajednicama najbliže su pravoj biocenozi fosilizirane naseobine pričvršćenih organizama (sl. 16), koji nam se sačuvaju u poziciji rasta. U moru su to grebenske tvorevine koralja, mahovnjaka, spužvi, crvenih algi i sl.

Nagomilane kućice planktona u dubokomorskim sedimentima (**ooze**), mada naizgled posve neporemećene, predstavljaju alohtonu zajednicu.

FACIJES

Facijes u geologiji označava skup osobina neke stijene, iz kojih možemo zaključiti u kakvim je uvjetima nastala. Pri tom se promatra njen mineralni sastav, način slaganja čestica, te fosilna zajednica.

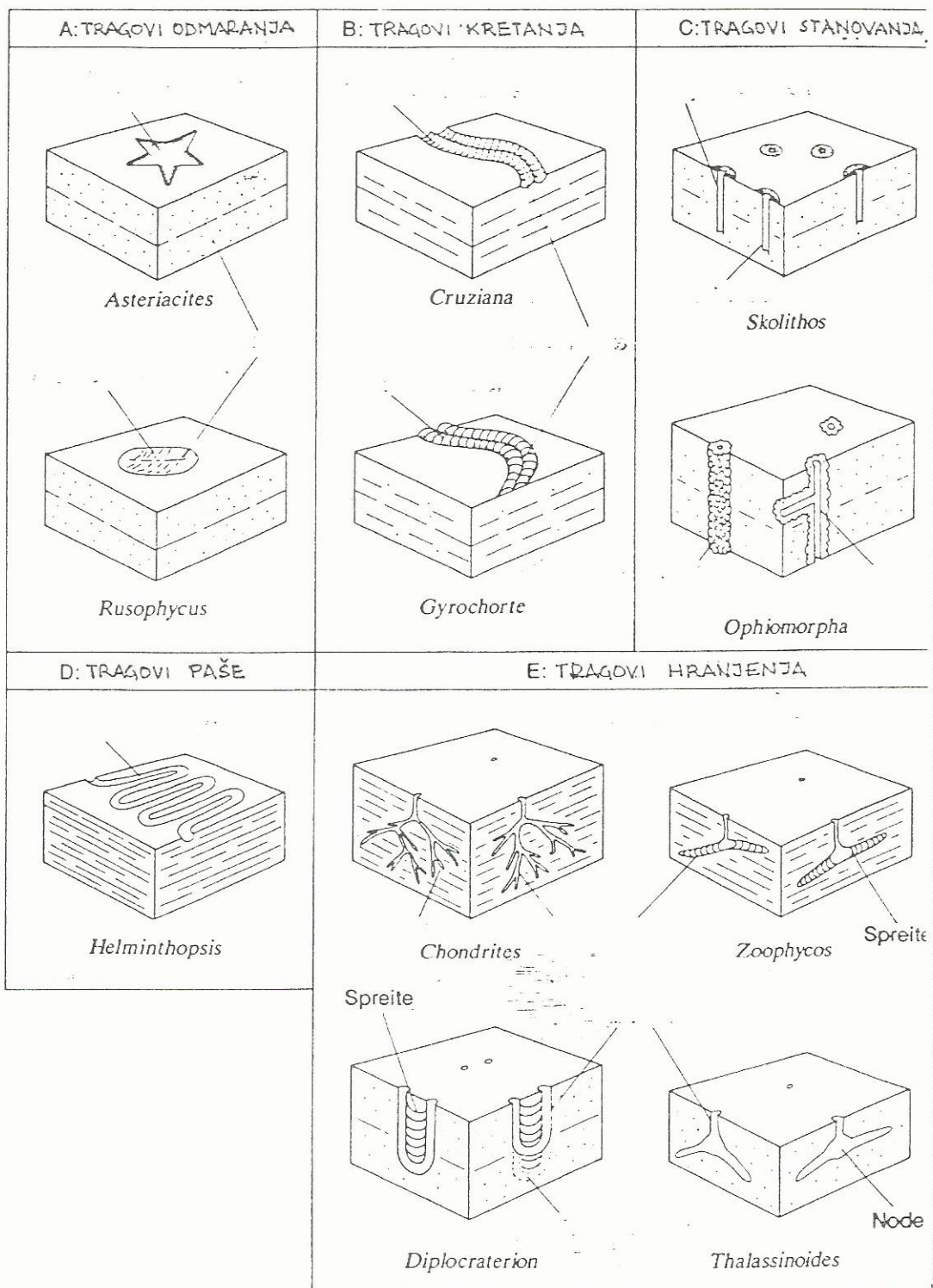
Neke facijesne karakteristike uočavamo već tijekom terenskog rada. To su npr. uslojenost sedimenta, laminacija, veličina zrna, graduiranje, ihnofosili, krupniji fosili i način njihova slaganja. Druge pak vidimo tek u mikroskopskim preparatima, ili ih možemo podvrgnuti kemijskoj ili rendgenskoj analizi. Obilježja stijene s tragovima koja upućuju na sredinu taloženja nazivamo **ihnofacijes**, dok mikroskopske karakteristike stijene opisujemo pod nazivom **mikrofacijes**.

Ihnofosili i ihnofacijes

Znanstvena disciplina koja proučava tragove živih bića naziva se **ihnologija**. Ihnofosili su grupa fosila, koja je česta u sedimentnim stijenama, no veća im se pozornost posvećuje tek u nekoliko zadnjih desetljeća. Ponekad ne možemo odrediti koji je organizam ostavio trag, no, ako se isti tip traga često ponavlja, znanstvenici će pribjeći umjetnoj taksonomiji, te mu dati ime roda, a ponekad i vrste. Neki su tipovi tragova vezani za određena geološka razdoblja, no većinom se slični tragovi mogu naći kroz vrlo duga vremenska razdoblja. Tako se npr. *Chondrites* (sl. 171) nalazi u stijenama od razdoblja krede do danas. Premda nam ihnofosili neće poslužiti pri određivanju relativne starosti stijena, često su dobri pokazatelji fosilnih okoliša. Njihova je najveća vrijednost u tome, što su autohtoni, jer ih svaka prerada sedimenta uništava.

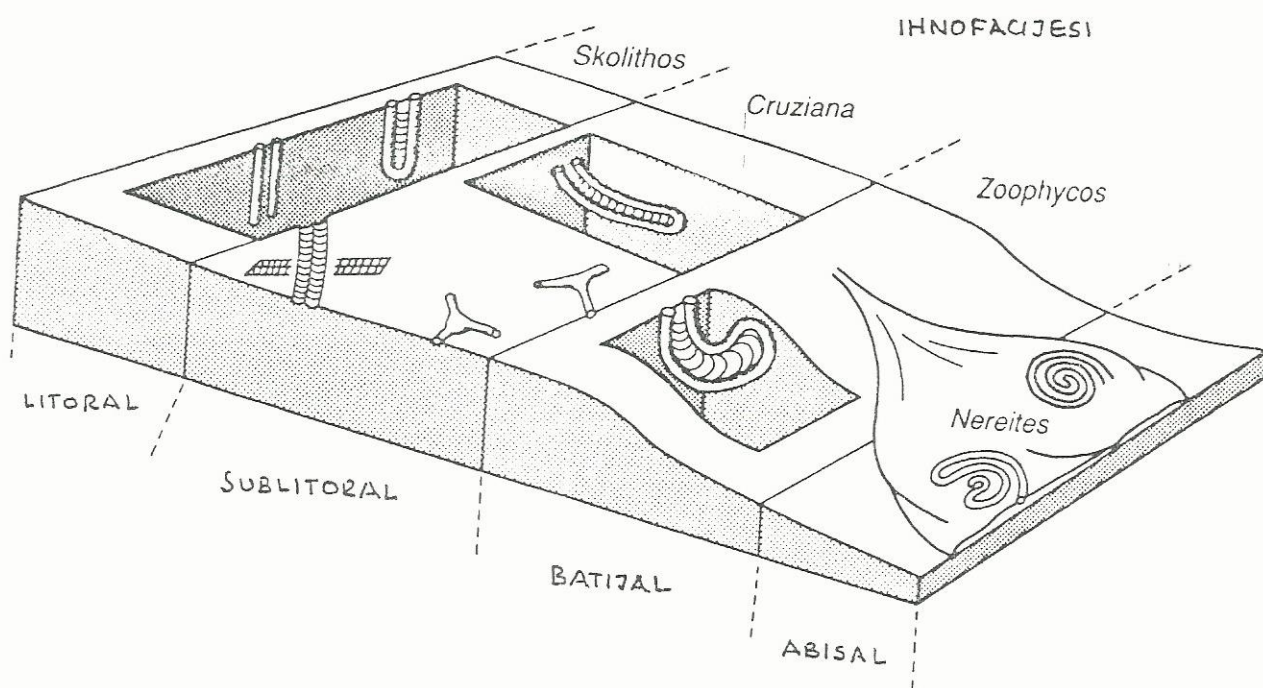
Prema načinu postanka razlikujemo pet grupa ihnofosila: **tragove kretanja, odmaranja, stanovanja, hranjenja i paše**. Tragovi odmaranja i paše, te često kretanja, vezani su za gornju slojnu plohu, dok se tragovi stanovanja i hranjenja mogu naći i duboko unutar slojeva (sl. 171) .

Na različitim dijelovima morskog dna naći ćemo različite skupine tragova, pa su paleoekolozi definirali karakteristične **ihnofacijese** (sl. 172). U međuplimnoj zoni naći ćemo duboke stambene bušotine u mekim sedimentima, jer se životinja u njima sklanja od razdoblja isušivanja. Oblik stambenih bušotina može biti štapičast, razgranjen ili u obliku slova U (sl. 171). Iz ovog područja potječu i tragovi kretanja kopnenih životinja, npr. dinosaura, kakvi su nađeni i kod nas na otocima Istarskog arhipelaga. U podplimnoj zoni stambene bušotine postaju pliće i blaže nagnute



Sl. 171. Podjela ihnofosila po postanku (iz DOYLE, 1996).

(sl. 172), a ovdje ćemo zateći i tragove odmaranja, npr. zvjezdača. Česti su i tragovi hranjenja, osobito na mekim dnima. Na zoni kontinentskog pregiba ili slaza smanjuje se broj tragova. Još nalazimo bušotine, koje imaju ponekad lamine, koje upućuju na bježanje ukopane životinje od naglog zatrpavanja sedimentom. Najdublje od svih tragova, pa i u batijalu, naći ćemo tragove paše (sl. 171, 172) - pravilne teksture, koje proizvode muljojedi u sredinama siromašnim organskim česticama. Te su šablone obično u obliku spirala (helmintoidi) ili saća, a nalaze se u flišnim sedimentima padine i dubokog dna, gdje mutne struje povremeno donose sediment, koji predstavlja novi izvor hrane za dubokomorske muljojede.



Sl. 172. Raspored ihnofacijesa prema dubini (iz DOYLE, 1996).

Ihnofosile u Hrvatskoj nalazimo u stijenama različite starosti, od paleozoika do danas, no najljepši se tragovi nađu u istarskom priobalju (tragovi dinosaura), te u fliševima Hrvatskog primorja i Dalmacije. Istraživanjem ihnofosila češće se bave geolozi, nego paleontolozi.

Mikrofosili i mikrofacijes

Pojam **mikrofacijes** označava sve osobine neke stijene, koje možemo pročitati iz mikroskopskog preparata. Pri tom prvenstveno promatramo veličinu čestica, vrstu čestica, način njihova slaganja i kvalitetu veziva. Postoje različite klasifikacije koje se primjenjuju za klastične i karbonatne sedimente.

Kriterij veličine čestica primjenjuje se prvenstveno na klastične sedimente (npr. lapori, pješčenjaci, konglomerati i breče). Veličina zrna raste s energijom okoliša. Pri tom će čestice, koje su transportirane kratko, zadržati svoj prvobitni oblik, dok će daleko transportirani materijal biti usitnjen, čestice zaobljenije i često sortirane po veličini.

Paleontologa će najviše zanimati analiza sedimenata koji sadrže fosile. Pri tom će prvenstveno morati raspoznati da li su oni u stijeni autohtoni ili pretaloženi (sl. 17,18). Uz oštećenost čestica, jedan od kriterija za prepoznavanje pretaloženih "zajednica" je različita orijentacija geopetalnog punjenja u šupljinama skeleta (sl.173)



Sl.173. Autohtona zajednica plitkog sublitorala iz perma Velebita. Geopetalno punjenje u skeletima algi (*Mizzia*, 1 i 3) i ramenonošca (2) pokazuje položaj morskog dna u vrijeme fosilizacije. x 50. (SREMAC, 1990).

Autohtone će nam zajednice moći dati podatke o starosti sedimenta, kao i o okolišu u kojem je taložen. Energiju okoliša možemo prepoznati po vrsti i količini veziva u sedimentu. U turbulentnim sredinama voda stalno ispire sediment, pa ćemo naći gusto "pakirane" fosile, gotovo bez veziva (sl. 174)

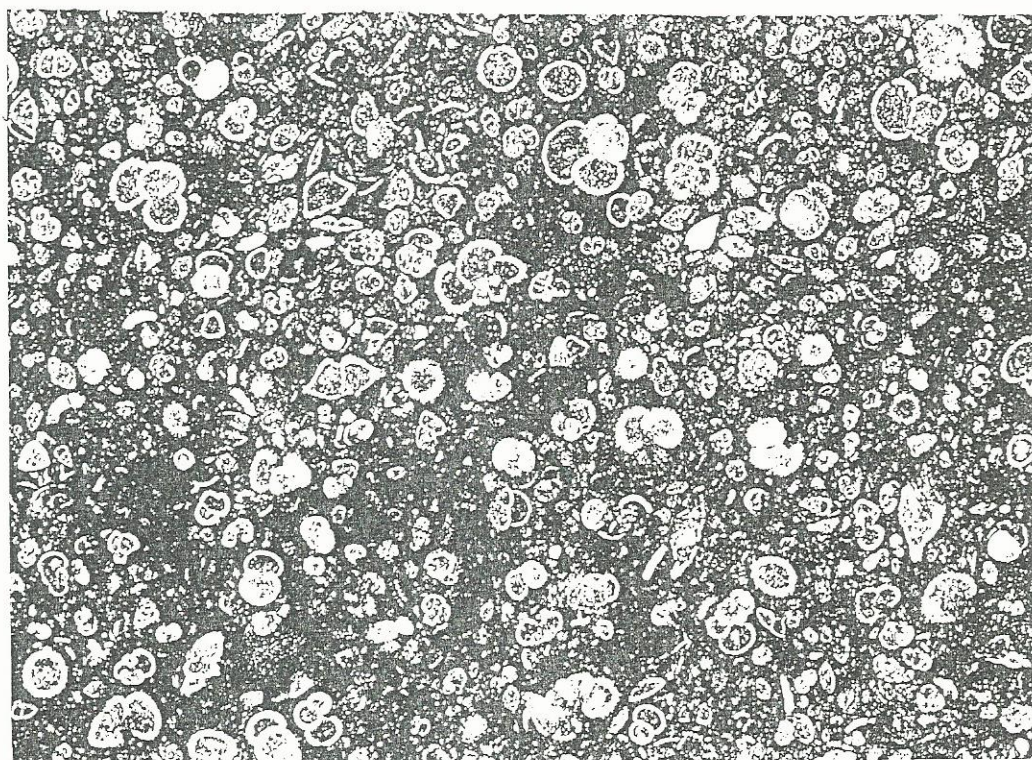


Sl. 174. "Groblje" eocenskih foraminifera iz visokoenergetskog okoliša, gotovo bez veziva .

U vodama umjereno visoke energije i s dobrom pomnom cirkulacijom, fosili se vezuju kemogenim, često kalcitnim cementom (sl. 175 A), dok ćemo niskoenergetske okoliše prepoznati po dobro sačuvanim fosilima, s velikom količinom muljnog veziva (sl. 175 B). Sastav fosilne zajednice dobar nam je indikator dubine bazena. Visoki postotak algalnih skeleta upućuje na najbliže dijelove podplimne zone, često do 10 m dubine (sl. 175 C). Udio algi smanjuje se s dubinom, no i s turbulencijom. Sedimente taložene mehanizmom mutne struje možemo prepoznati po sortiranju čestica, pa i skeleta, od najkrupnijih prema najsitnijima (sl. 176 A), a pelagičke sedimente karakterizira "zajednica" isključivo planktonskih organizama (sl. 176 B).



SI. 175. A. Eocenske foraminifere (*Alveolina*) sa sparitnim vezivom,
 B. Sediment mirnijeg okoliša - eocenske foraminifere (numuliti i diskocikline) s muljnim vezivom.
 C. Plitkomorski sediment iz perma Velebita s grobljem zelenih (*Mizzia*) i crvenih algi (gimnokodijaceje) (iz SREMAC, 1991).



SI. 176. A. Graduirani sediment s algalnim skeletima iz perma Velebita (orig.)
 B. Pelagički sediment iz gornje krede s kućicama planktonskih foraminifera
 (*Globigerina*, *Globotruncana*).

Tafonomski facijes (tafofacijes)

Kombinacijom svih dobivenih podataka (terensko opažanje, ihnofacijes, mikrofacijes) nastojimo rekonstruirati stvarne uvjete, koji su vladali u vrijeme taloženja sedimenta, te za njih koristimo izraz **tafonomski facijes** ili **tafofacijes**.

Tafofacijes se sastoji od slijeda sedimentnih stijena, koje karakterizira određeni stupanj sačuvanosti fosila. Obzirom na životne uvjete razlikuju se **vitalni** facijesi (sl. 177), u kojima je život bio moguć, te **letalni** facijesi, koji označavaju područja bez autohtonih živih organizama (sl. 178). Prema sedimentacijskim strukturama razlikujemo neporemećene, tzv. **pantostatne** (sl. 177 B, 178 A) i poremećene, **liptostatne** facijese (sl. 177 C i 178 B). Naziv **astratni**, koristi se za sedimente koji su primarno neuslojeni, kao što je to slučaj kod grebenskih sedimenata (sl. 177 A).

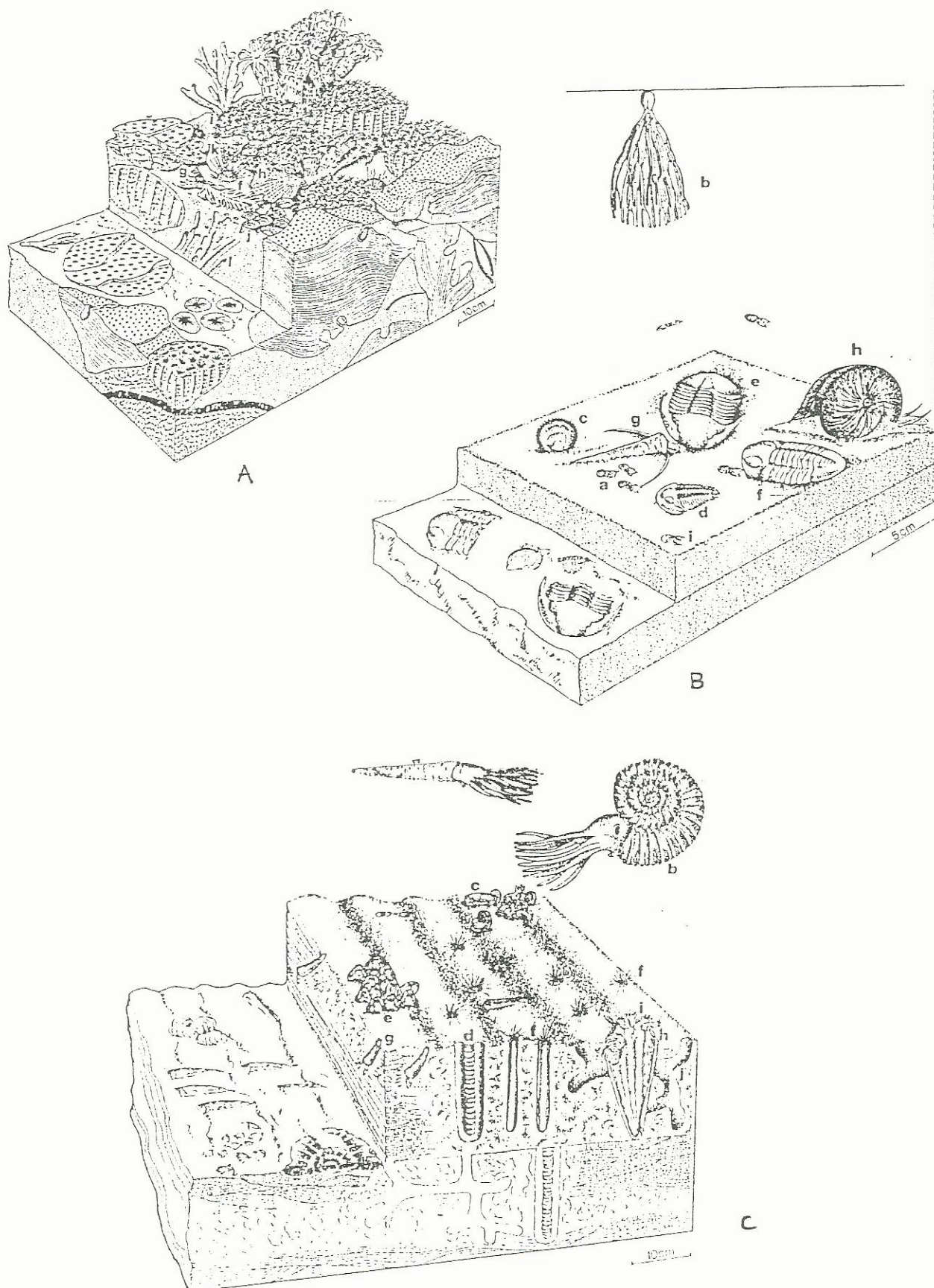
SCHÄFER (1962, 1972) (iz Sokač, 1996), proučavajući današnje procese sedimentacije u marinskim okolišima izdvaja sljedeće tafofacijese:

1. Vitalno-astratni

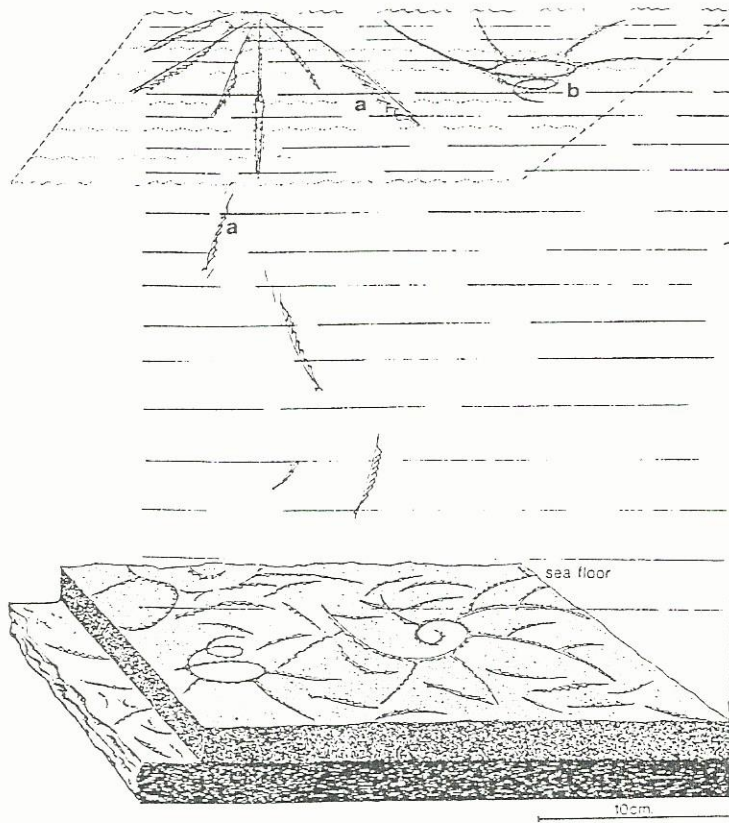
Označava čvrsta dna s biocenozama sesilnih organizama. Voda je uzburkana i čista, bogata kisikom. Vrste su zastupljene velikim brojem jedinki, a nove generacije koriste skelete uginulih organizama kao podlogu. U okolišu bogatom kisikom organska se tvar ubrzano raspada.

2. Vitalno-liptostatni

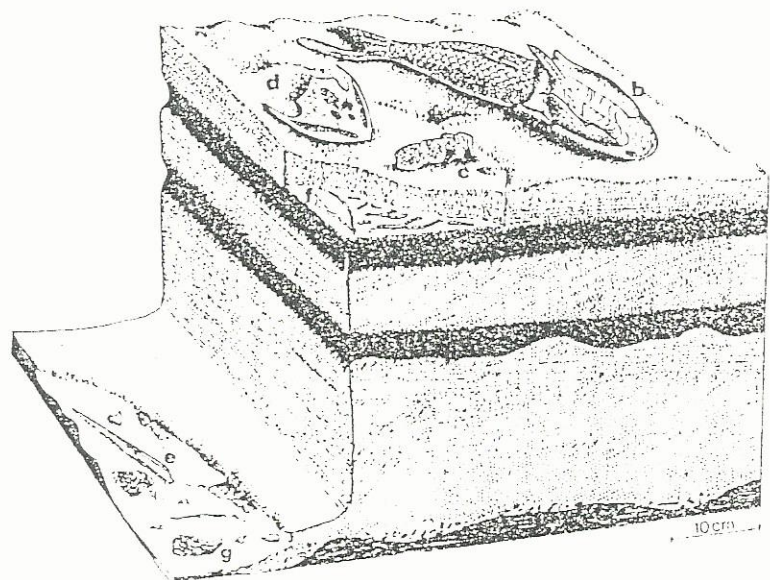
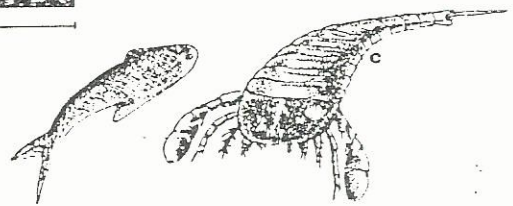
Karakteriziraju ga zasute bentičke biocenoze, a slojevi su poremećeni. Javlja se lećasta i kosa slojevitost, kao posljedica djelovanja valova i struja. Sedimentacija je brza, pa u zajednici prevladavaju pokretni organizmi, dok se sesilni pričvršćuju na skelete vagilnih taksona. Jaka oluja može iznenada zasuti biocenozu i ugušiti je. Skeleti uginulih organizama su nagomilani i obično fragmentirani. Ovakav tip tafofacijesa može nastati u raznim dubinama, od litorala, pa sve do abisala.



Sl. 177 Tipovi vitalnih tafofacijesa: A. Vitalno-astratni tafofacijesa
 B. Vitalno-pantostratni tafofacijesa
 C. Vitalno-liptostratni tafofacijesa
 (Iz Mc KERROW, 1981).



A



B

Sl.118. Tipovi letalnih tafofacijesa : A. Letalno-pantostatni tafofacijes
 B. Letalno-lipostatni tafofacijes
 (Iz Mc KERROW, 1981).

3. Letalno-liptostratni

Tafofacijes u kojem život nije moguć, a slojevi su poremećeni zbog povremenog povećanja energije vode. Sedimentacijske teksture su kosa slojevitost i valne brazde. Nađeni fosili su obično doneseni iz otvorenog mora i često se premještaju.

4. Vitalno-pantostratni

Obuhvaća nastanjena dna s neporemećenom slojevitošću. Među fosilima miješa se autohtona bentička biocenoza s tafocенозом donesenih nektonskih i planktonskih organizama. Karakterizira je dobra očuvanost fosila. Naknadna bioturbacija može donekle poremetiti prvobitnu slojevitost.

Ovakav tafofacijes karakterističan je za batijalna i abisalna područja s mirnom, ali dobro prozračenom vodom.

5. Letalno-pantostratni

Obuhvaća okoliše nepovoljne za život, a slojevi su neporemećeni. Obično je riječ o mirnoj, anoksičnoj sredini u kojoj se taloži sitnozrnati sediment. "Zajednica" se sastoji od nektona i planktona, kao i fekalija (sl. 179).



Sl. 179. Sediment s brojnim koprolitima *Favreina salevensis* (fekalije rakova) iz gornje jure Hrvatske.

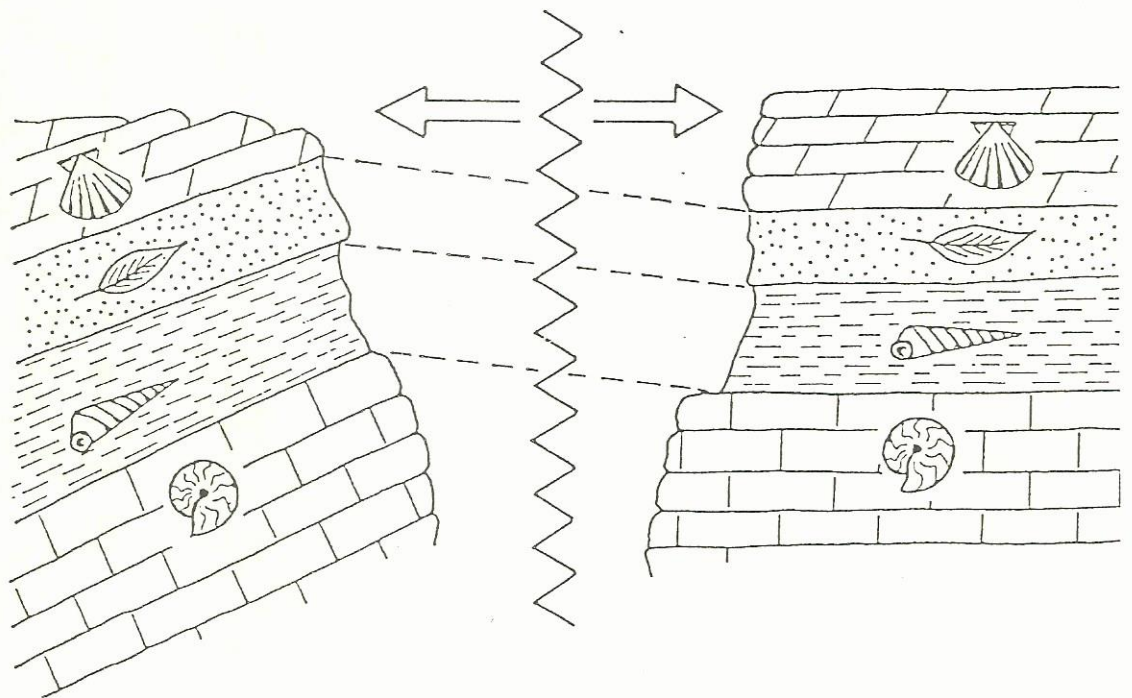
Vertikalne i lateralne promjene zajednica:

Današnji ekolozi u prostoru mogu lako pratiti promjene u zajednicama. Naime svaka će biocenoza nastanjivati određeno stanište, koje može postupno (npr. morsko dno) ili naglo (strma obala rijeke ili mora) prijeći u novi tip okoliša. Bez obzira da li je prijelaz između susjednih okoliša postupan ili nagao, u kontaktu se redovito nalaze zajednice po nekom logičnom slijedu. Tako ćemo npr. u susjedstvu naći zajednice međuplimne zone, pa plitkog sublitorala, dubokog sublitorala, batijala i, konačno, abisala.

U vertikalnom slijedu sedimenata također se izmjenjuju sedimenti različitih karakteristika, s različitim fosilnim zajednicama (sl. 134). Pri tom možemo primijeniti pravilo koje vrijedi za lateralnu (bočnu) promjenu zajednica. Obzirom da se na istom mjestu kroz geološku prošlost izmjenjuju različiti tipovi okoliša, njihove izmjene, bile one nagle ili postupne, pokazuju uvijek logičan slijed. Tako ćemo u geološkom stupu koji je snimljen kroz transgresivni (transgresija = produbljivanje) slijed sedimenata moći pratiti slijed od najstarije kopnene ili plitkomorske zajednice, preko zajednice sublitorala, do fosila otvorenog bazena. Zateknemo li u stijenama lateralni ili vertikalni slijed, koji ne odgovara slijedu prirodnih okoliša, znamo da su stijene istraženog područja tektonski poremećene.

IV. poglavlje

POVIJEST IZ ZEMLJINE KNJIŽNICE



POVIJEST ZEMLJE - NIZ SLOŽENIH DOGAĐAJA

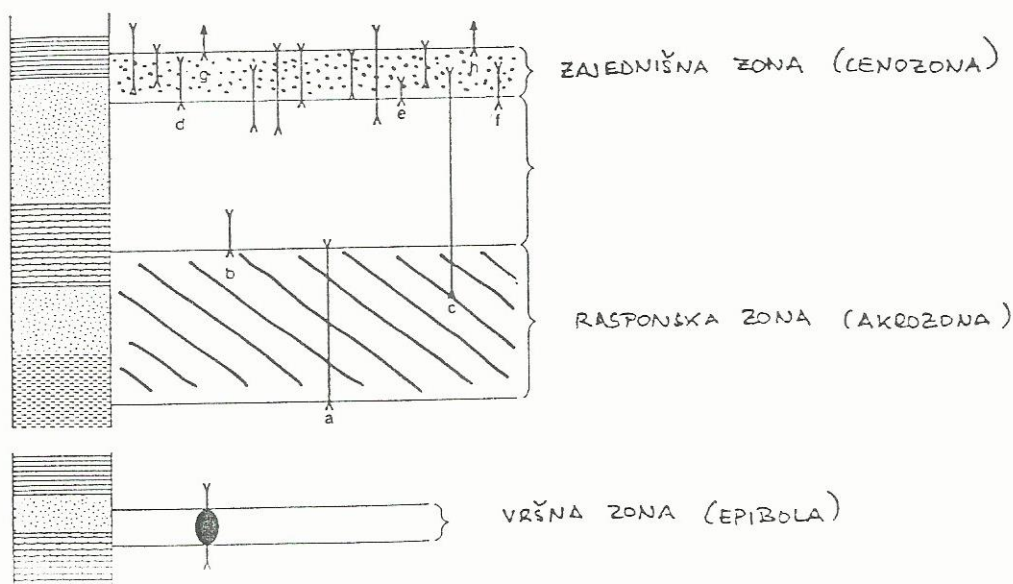
Tijekom 4.5 milijarde godina duge povijesti Zemlje, njezina se slika neprestano mijenjala. Izgrađivali su se i putovali kontinenti, nastajala i presušivala mora i oceani, rađalo se i izumiralo na tisuće životinjskih i biljnih vrsta. Sve su nam te promjene ostavile zapise u stijenama: tragove sudaranja i razdvajanja tektonskih ploča, vulkanizma i plutonizma, promjene magnetskih polova, brojne fosile.

Povijest svih zbivanja na Zemlji, od njezina postanka do danas, izučava složena grana geologije, koju nazivamo **historijska ili stratigrafska geologija**. Paleontolozi daju svoj doprinos poznavanju redoslijeda zbivanja kroz jednu od komponenti stratigrafske geologije - **biostratigrafiju**.

Biostratigrafska istraživanja temelje se na spoznaji da se živi svijet na Zemlji kroz gotovo četiri milijarde godina svoga postojanja neprekidno mijenjao.

Stratigrafska klasifikacija ima za cilj definiranje sustava, pomoću kojih se može dati vremenski slijed zbivanja za Zemlju u cjelini, no i za svako pojedino područje. U biostratigrafskom sustavu osnovna je jedinica **zona (biozona)**, zasnovana na vremenskom rasponu fosila. Razlikujemo sljedeće tipove zona:

- **zajedniška zona (cenozone, Assemblage-zone)** obuhvaća grupu slojeva koji sadržavaju određenu fosilnu zajednicu. Zona dobiva ime po dva ili više karakteristična fosila.
- **rasponska zona (akrozona, Range-zone)** obuhvaća naslage koje sadrže jednu provodnu fosilnu vrstu, a može se postaviti i na temelju prekrivanja raspona dvaju vrsta (konkurentna zona)
- **vršna zona (epibola, Acme-zone)** obuhvaća naslage nastale u vrijeme maksimalnog razvoja nekog taksona, a označava se imenom tog taksona.



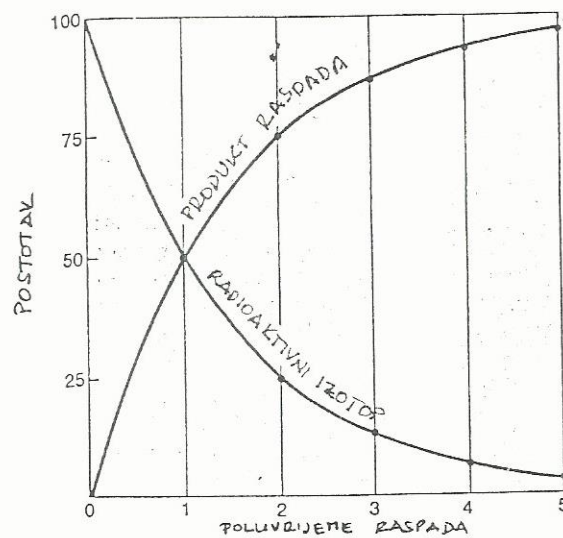
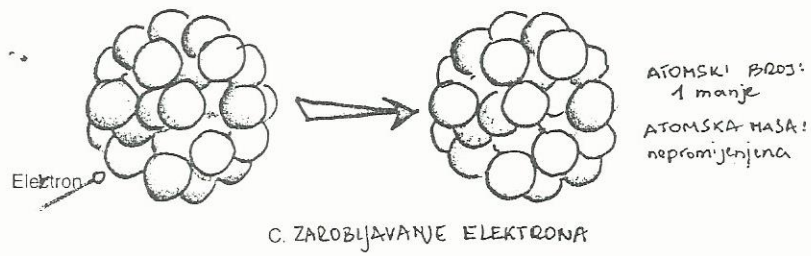
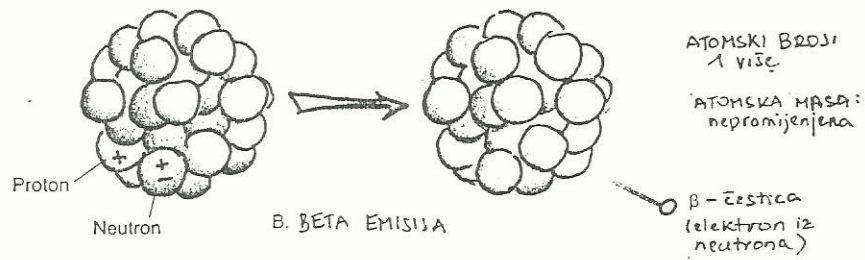
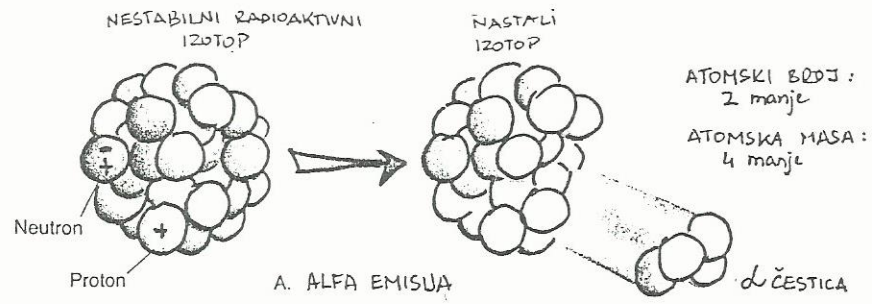
Sl. 180. Zone u biostratigrafiji (iz DOYLE, 1996).

Da bismo rekonstruirali slijed zbivanja na Zemlji, moramo poznavati starost stijena. Precizno brojčano datiranje starosti stijena (**apsolutna starost**) dobiva se izračunom omjera količine radioaktivnih sastojaka i produkata njihovog raspada u stijeni, jer je brzina kojom se radioaktivni atomi raspadaju stalna za svaki radioaktivni izotop. Vrijeme u kojem se raspadne polovica atoma bilo koje količine radioaktivnog materijala nazivamo **poluvrijeme raspada** . Za radij (Ra) ono iznosi 1600 g, za izotop urana ^{238}U 4,47 milijardi godina, za ^{235}U 704 milijuna godina, za torij ^{232}Th 14 milijardi godina i sl. Oba navedena izotopa urana, kao i torij, kao produkt raspada daju helij i tri izotopa olova ^{206}Pb , ^{207}Pb i ^{208}Pb . Za određivanje starosti stijena koriste se još rubidij (^{87}Rb), koji gubitkom β -čestice prelazi u ^{87}Sr ; kalij (^{40}K), koji gubitkom β -čestice prelazi u kalcij (^{40}Ca), a zarobljavanjem svemirskih elektrona i primitkom β -čestice pretvara se u argon (^{40}Ar). Izračunom dobivamo strot minerala, koji je sastojak stijene, a koji može ponekad biti stariji (pretaložen) ili mlađi (nastao dijagenezom ili metamorfozom) od same stijene. Stoga rezultate mjerenja treba po mogućnosti provjeriti na većem broju uzoraka, te ih uzeti s izvjesnom dozom rezerve. Za datiranje sasvim mladih sedimenata, kao i u arheologiji, koristi se radioaktivni izotop ugljika ^{14}C , koji trajno nastaje u atmosferi, a gubitkom β -čestice pretvara se u izotop dušika ^{14}N . Količinski odnos radioaktivnog izotopa ugljika i neaktivnih izotopa ^{12}C (u atmosferi ga ima 99 %) i ^{13}C je stalan. Oksidacijom sva tri izotopa nastaje CO_2 , kojeg ima u zraku, vodi i organizmima. Ako se organizam nakon uginuća nađe izoliran od pristupa zraka, taj se omjer postupno mijenja, te se iz njega može izračunati starost ostatka. Radionuklide u stijenama prvi je otkrio R. J. Strutt (lord Rayleigh) 1906.g.

Pomoću fosila određujemo **relativnu starost** stijena, iz koje možemo rekonstruirati slijed događaja, ali ne i njihovo vremensko trajanje. Već je u 17. st. Niels Stensen (Nicolaus Steno) zapazio da se u neporemećenom slijedu slojeva najstariji slojevi nalaze najniže, dok su najmlađi slojevi na vrhu

(**zakon superpozicije**). No ocem stratigrafske geologije smatra se William Smith (1769-1839), koji je pri obilasku kamenoloma i kanala u Engleskoj promatrao promjene litoloških karakteristika i fosilnih ostataka u slojevima. Za određivanje starosti i usporedbu udaljenih područja (**stratigrafska korelacija**) koriste se fosili onih organizama koji su živjeli kratko vrijeme u geološkoj prošlosti, a bili su dovoljno široko geografski rasprostranjeni (**provodni fosili**). Usporedba stijena na ovaj način moguća je samo u stijenama sličnih karakteristika (iz sličnih okoliša), koje sadrže slične fosile, a dodatne poteškoće pri uspoređivanju čini i tektonska poremećenost stijena.

Upoznavanjem vremenskog slijeda stijena litosfere i rekonstrukcijom okoliša možemo pratiti cjelokupni slijed zbivanja tijekom geološke prošlosti. Rekonstrukcijom fizičkogeografske slike svijeta u pojedinim razdobljima zemljine povijesti bavi se **paleogeografija**. Klimatske odnose u proteklom geološkim razdobljima proučava **paleoklimatologija**. Rekonstrukcijom tektonskih zbivanja bavi se **geotektonika**. Fosili mogu pomoći u prepoznavanju tektonskih struktura (sl.). U rješavanju kompleksne problematike izgradnje i plutanja kontinenata pomaže i **paleobiogeografija** (sl.), kao i istraživanje **paleomagnetizma**. Redoslijed zbivanja na temelju promjene živog svijeta proučava **biostratigrafija**.



Sl. 181. Procesi na kojima se zasniva izračun apsolutne starosti stijena (iz TARBICK & LUTGENS, 1988).

Znanost o evoluciji

Iz temeljnih principa biostratigrafije ističe se značenje evolucije i izumiranja u tumačenju povijesti Zemlje.

- **PRVE IDEJE** o postupnim promjenama živog svijeta potječu od grčkih filozofa, koji su razumjeli značenje fosila, kao ostataka nekadašnjih živih bića i time spoznali promjenljivost života na Zemlji.
- **LAMARKIZAM** je označio ponovno rađanje evolucionističke misli nakon dugotrajne stagnacije tijekom srednjeg vijeka. Lamarck-ovo učenje datira s početka 19. stoljeća, a zasniva se na ideji da se živi svijet postupno mijenja, svjesno se prilagođavajući promjenama okoliša.
- **DARVINIZAM** kao način shvaćanja ~~evolucije~~ ^{evolucije}, začet je sredinom 19. st. (1859.g.), kad je Charles DARWIN publicirao svoju povijesnu tezu o postanku vrsta prirodnom selekcijom. U borbi za opstanak preživljavaju najbolje prilagođene jedinke, koje na svoje potomstvo prenose korisna svojstva, čime postupno nastaju nove vrste. Ovakav se pogled na razvoji živoga svijeta naziva prirodni odabir ili selekcija.
- **MAKROEVOLUCIJSKE TEORIJE**
Tridesetih godina dvadesetog stoljeća darvinova je teorija prihvaćena od većine prirodoslovaca, no njome se nisu mogle protumačiti nagle pojave nekih novih tipova tijekom geološke prošlosti. Mogući uzrok naglih promjena su mutacije gena.
- **KOMBINIRANE TEORIJE** uzimaju u obzir i gradualne i skokovite promjene živog svijeta, te su od 1942.g. prihvaćene od većine prirodoslovaca.

Biološki zakoni

Istraživanje fosila znatno doprinosi rekonstrukciji tijeka evolucije. Pri tom možemo na fosilnom materijalu naći dokaze za brojne biološke zakone.

• HAECKELOV OSNOVNI BIOGENETSKI ZAKON

Tijekom ontogenetskog razvoja jedinka ponavlja filogenetski razvoj svoje skupine. Tako npr. mikrosferična generacija miliolidnih foraminifera *Pyrgo* u početnim zavojima pokazuje rast u pet smjerova, koji se kasnije reduciraju (sl. 42 B).

• CUVIEROV ZAKON O KORELACIJI ORGANA

Ovaj zakon kaže da će promjena jednog organa izazvati lančanu reakciju na cijelom organizmu.

- DOLLO-OV ZAKON O IREVERZIBILITETU

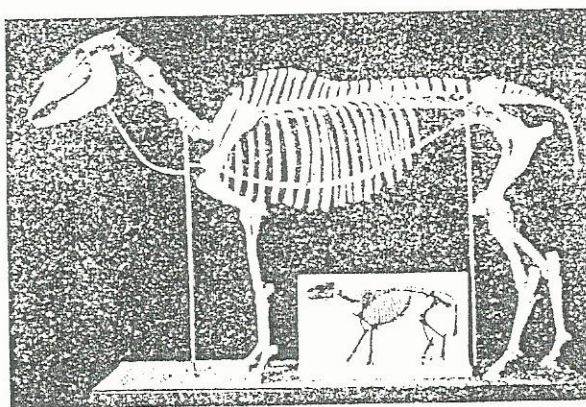
Kad jedan organ u tijelu zakržlja, ne može se više vratiti u funkciju. Jedan od primjera je slijepo crijevo u tijelu čovjeka, kojem danas više niti ne znamo prvobitnu funkciju. Tijekom geološke prošlosti bilo je više sličnih primjera. Jedan je od njih i kornjača *Dermochelys*, koja je u više navrata mijenjala svoje stanište. Kad bi prelazila s kopnenog načina života na plivanje, dolazilo bi do redukcije teškog oklopa. Prigodom ponovne migracije na kopno, stari bi, zakržljali oklop, ostao kao rudiment, a razvio bi se potpuno novi oklop za zaštitu od isušivanja i predatora.

- COPE-OV ZAKON O SPECIJALIZACIJI

Visoko specijalizirani organi i organizmi teže se prilagođavaju promjeni okoliša od jednostavnih. Tako je prirodna katastrofa na granici krede i tercijara izazvala potpuno izumiranje dinosaura, dok su sisavci, koji su u to vrijeme bili primitivni, preživjeli, te od tercijara preuzeli primat na Zemlji.

- DEPERET-OVA TEORIJA O POVEĆANJU RASTA TIJEKOM FILOGENIJE

Tijekom filogenije većina organizama pokazuje postupno povećanje rasta. Premda ova teorija ima i dosta iznimaka, poznat je primjer razvojnog niza konja, čiji je predak bio veličine lisice (sl. 182).



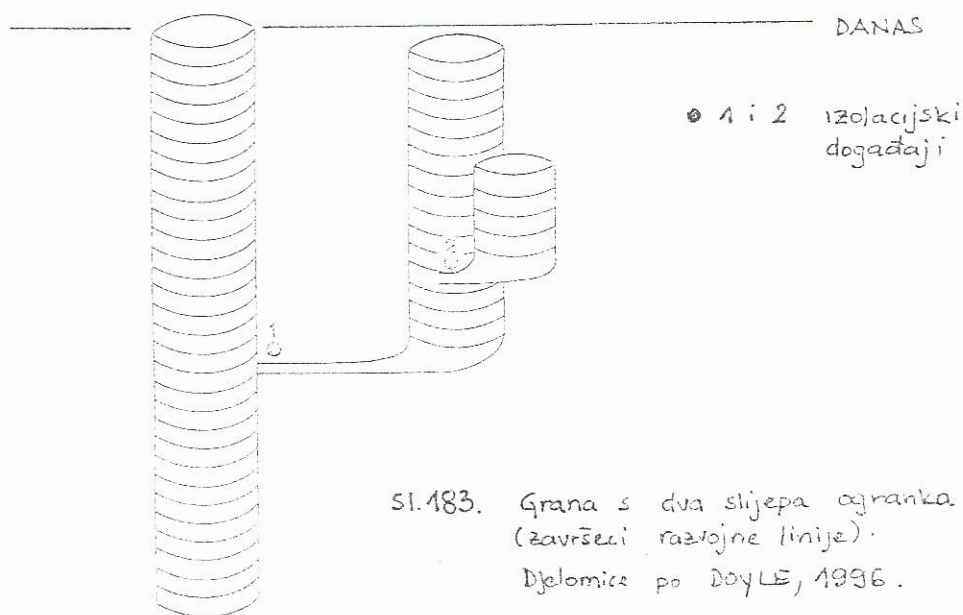
Sl. 182. Skelet današnjeg konja (*Equus*) i njegova eocenskog pretka (*Hyracotherium*) (preuzeto iz KOCHANSKY-DEVIDÉ, 1964)

Izumiranje

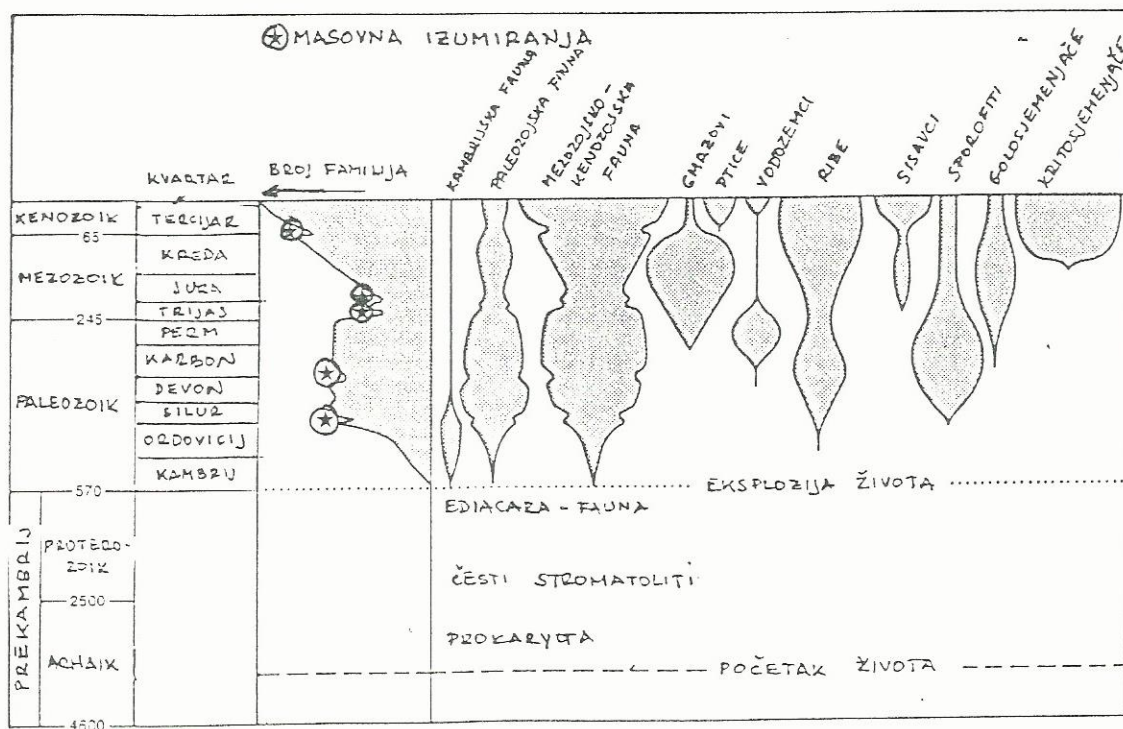
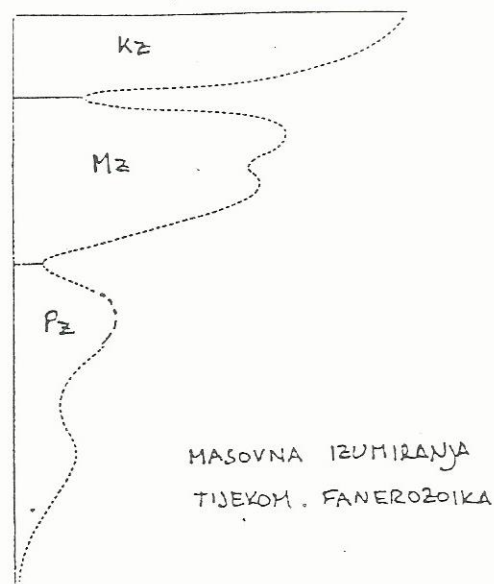
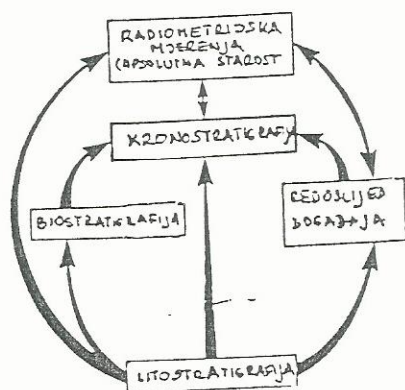
Izumiranje je dominantna pojava povijesti života, s jakim utjecajem na evoluciju.

Razlikujemo tri tipa izumiranja:

- **Filetsko izumiranje** događa se tijekom procesa specijacije i zapravo predstavlja postupnu pojavu nove vrste. Fosilni zapis o stvaranju novih vrsta daju nam **razvojni (filogenetski) nizovi** (sl. 33).
- **Završetak razvojne linije** (sl. 183) događa se kad cijela populacija, zbog promjene životnih uvjeta izumre, jer se nije uspjela prilagoditi promjeni, niti migrirati u nove okoliše. Točno vrijeme izumiranja teško je odrediti, prvenstveno zbog nepotpunog sačuvanja, te svakako zbog činjenice da populacije na različitim lokalitetima ne izumiru istodobno. Reliktne grupe ponekad prežive na ograničenom prostoru, kao npr. tobolčari u Australiji.



- **Masovno izumiranje** (sl. 184) temelj je stratigrafske klasifikacije, a ujedno i najveća enigma fosilnog sačuvanja. Mogući razlozi masovnog izumiranja su globalne promjene klime, transgresije i regresije, razdoblja pojačane vulkanske aktivnosti, pa i katastrofe ekstraterestričkog podrijetla (udar meteorita).



SI. 184. Veza biostratigrafije s ostalim stratigrafskim disciplinama, te masovna izumiranja tijekom geološke prošlosti (iz DOYLE, 1996).

PREGLED RAZVOJA ŽIVOG SVIJETA

PROTEROZOIK

POČECI ŽIVOTA

Povijest Zemlje neposredno je vezana s povijesti života na njoj. Od trenutka njezinog stvaranja proteklo je više od četiri i pol milijarde godina, a kroz to dugo razdoblje neprekidno se stvaraju i mijenjaju kontinenti i oceani, čime se mijenja i klima i okoliši, čime se daje poticaj procesima evolucije.

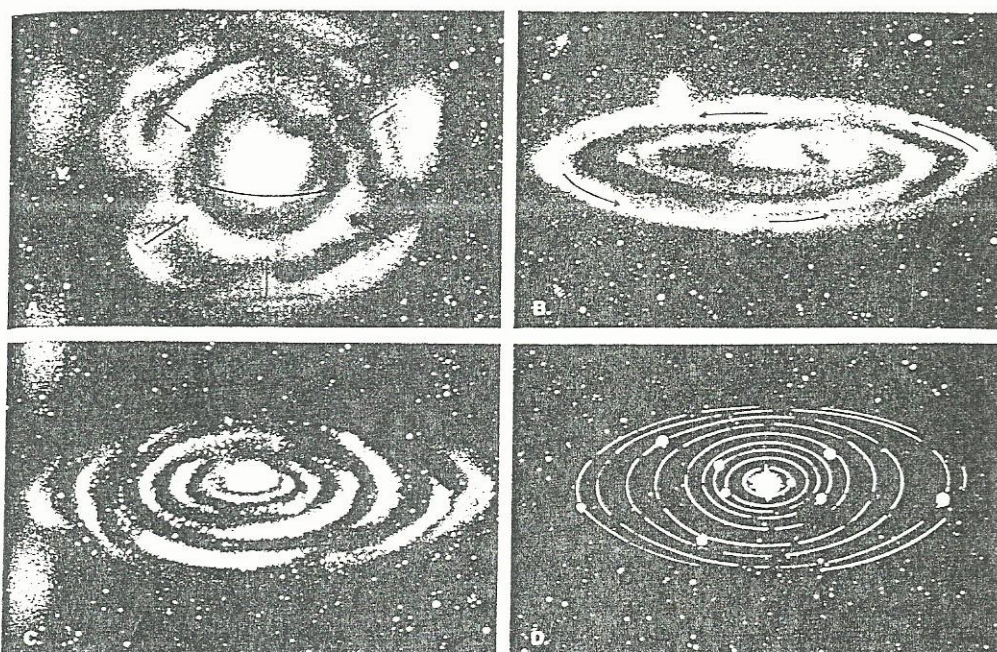
No vratimo se na sam početak - u vrijeme stvaranja planeta Sunčeva sustava.

Znanstvenici pretpostavljaju da je Sunčev sustav, pa tako i Zemlja, nastala iz rotirajućeg oblaka svemirske prašine i plinova (sl.185), kakvi se i danas mogu naći u Svemiru. Takva rotirajuća **nebula** počinje kontrahirati. Većina materijala, uslijed gravitacijske sile, koncentrira se u centru, stvarajući Sunce. Dio prašine i plinova nastavlja rotirati oko centralnog tijela u obliku zaravnjenog diska. Od tog se materijala postupno formira devet planeta i njihovi mjeseci. Ostatak materijala odnesen je u Svemir solarnim vjetrom.

Od časa stvaranja Zemlje započinje **kemijska evolucija**, koja traje otprilike sedamsto milijuna godina, da bi približno prije 3,9 milijardi godina započela **biološka evolucija**.

Prva je atmosfera obilovala lakim elementima, vodikom i helijem, koji su se postupno gubili zbog slabe gravitacije. Teški su se pak elementi postupno koncentrirali u jezgri. Radioaktivnim raspadom stvarala se vrućina, koja je dovela do taljenja metalne jezgre (danas je jezgra Zemlje u svojoj unutrašnjosti kruta, zbog visokog tlaka). Uslijed zagrijavanja intenzivirano je izlaženje plinova i teških elemenata iz jezgre, što je još pojačano vulkanskim erupcijama i vrućim izvorima. Tako je postupno nastajala sekundarna atmosfera. U to su doba bili česti udari planetezimala, što je dodatno pojačalo izlaženje plinova. Poznato je da se zemljina atmosfera prije 4.4. milijarde godina sastojala od ugljik-monoksida, ugljik-dioksida, vodika, dušika i vodene pare, uz zanemarive količine slobodnog kisika. Postupno hlađenje dovelo je do stvaranja zemljine kore - litosfere prije 3.9 milijardi godina. Istodobno je došlo i do kondenzacije vodene

pare, te su pale prve kiše. Voda se slijevala u udubljene dijelove kore i stvarala prve oceane. Nove kiše spirale su soli i minerale s prakontinenata u praoceane. Zašto je život nastao baš na Zemlji, a ne na drugim planetima ljude zanima od davnina. Uzrok je tome optimalna udaljenost od Sunca, optimalna veličina planete, zbog koje ovdje vlada najpovoljnija gravitacija, te atmosfera bogata ugljikovim spojevima. Većina se znanstvenika slaže da današnji živi organizmi vuku podrijetlo od zajedničkog pretka. Tome u prilog govori činjenica da u građi svih današnjih organizama sudjeluje svega nekoliko aminokiselina, jednaki šećeri, nukleinske kiseline i lipidi.



NEBULARNA HIPOTEZA O POSTANKU SUNČEVA SUSTAVA

- A. zgušnjavanje rotirajućeg oblaka prašine i plinova
- B. gravitacijsko koncentriranje materijala u centru (buduće Sunce); preostali materijal rotira u zaravnjenom disku.
- C. iz rotirajućeg diska stvaraju se planeti
- D. prašina koja se nije koncentrirala u devet planeta izbačena je u svemir solarnim vjetrom.

(iz Snow, 1988)

Sl. 184. Nebularna hipoteza o postanku sunčeva sustava.

Formiranje monomera

Pedesetih godina ovog stoljeća dva su istraživača, Urey i Miller u Chicagu laboratorijski dokazali da se iz plinova prvobitne atmosfere, a uz pomoć električnog pražnjenja, mogu dobiti aminokiseline i jednostavni šećeri. Kasnije su znanstvenici na ovaj način u laboratoriju proizveli stotinjak vrsta organskih monomera aminokiselina, šećera i masnih kiselina. Dodatne monomere mogli su na Zemlju donijeti kometi i meteoriti.

Formiranje polimera

Monomeri su se ispirali iz tla u vode, gdje je došlo do spontanog stvaranja polimera (proteina i nukleinskih kiselina). Obzirom na činjenicu da ultraljubičasto zračenje ima tendenciju razgradnje, polimerizacija se mogla odvijati na rijetkim mjestima visoke koncentracije monomera. Prema novijim istraživanjima to se moglo događati u podzemnim vodama, malim vodenim bazenima, ali i u vlažnim glinama.

Aminokiseline su se povezivale u polipeptide (proteinoide).

Smatra se da je na taj način nastala i RNA, prva makromolekula koja je imala sposobnost samoobnavljanja.

Stvaranje agregata (sl. 185)

A. Proteinoidne mikrosfere

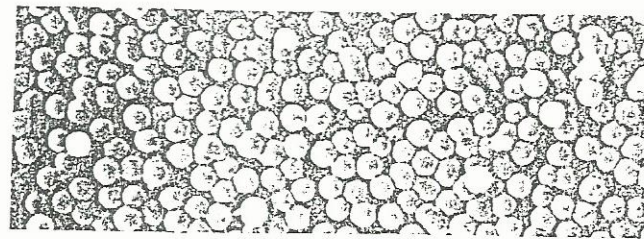
Godine 1960. biolog Sidney Fox zagrijavao je suhe aminokiseline. Nakon izlaganja vodi dobio je kuglaste polimere - proteinoide. Svaka takva kuglasta tvorevina ima vanjski sloj od vode i proteinskih molekula i vodenastu unutrašnjost nalik citoplazmi. Na ovakve mikrosfere mogle su se "nalijepiti" druge molekule iz okolne otopine. Na taj su način nastajale veće kuglice sa selektivnom barijerom na površini.

B. Koacervati

Već je g. 1910. Aleksandar I. Oparin uočio da se u vodenoj otopini različitih polimera (npr. proteini + ugljikohidrati ili proteini + nukleinske kiseline) stvaraju agregati - koacervati.

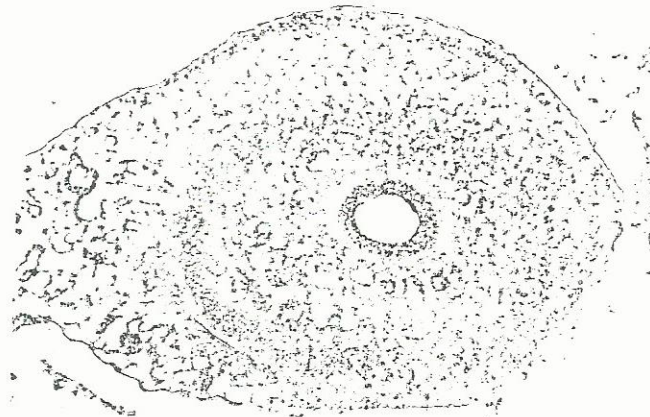
C. Liposomi

Liposomi su kuglaste tvorevine koje nastaju pri optimalnoj koncentraciji fosfolipida u vodenoj otopini, uz dodatno



(a)

3000 x



(b)

10 000 x

AGREGATI - PRETEČE STANICA
 a) proteinoidne mikrosfere
 b) koacervati

Sl. 185. Stvaranje agregata

protresanje. Pri tom se proteini mogu naći vezani u lipidu, kao što je to slučaj u membranama današnjih stanica.

Liposomi, koacervati i proteinoidne mikrosfere u nekom mogućem agregatu mogle su biti preteče prvih stanica.

Od agregata do stanice

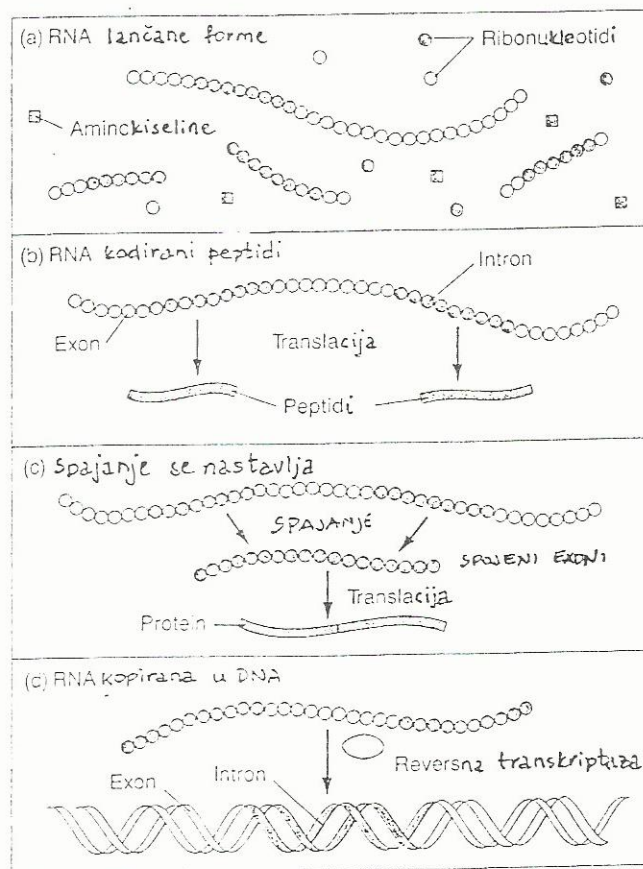
A. Reprodukcija

Ključ pojave prve reprodukcije može se naći u promatranju molekularne reprodukcije proteinoida ili RNA.

Mnogi proteinoidi i RNA dobiveni u laboratoriju imaju sposobnost katalize. Thomas Cech s Univerziteta Colorado dokazao je značenje katalitičke RNA u tvorbi proteina i konačno DNA (sl.). Mitohondrijska RNA i jezgrena RNA mogu se "izrezati" iz duljih RNA molekula, a neke od njih funkcioniraju kao ribozimi pri kataliziranju konstrukcije nove RNA, čak i bez ikakvog dodatka novog materijala (npr. proteina i sl.). U današnjim stanicama

enzimatska aktivnost RNA služi za odvajanje introna od egzona i stvaranje tRNA, rRNA i mRNA. Smatra se da je u prekambriju katalitička RNA mogla formirati nove RNA iz nukleotida u toplim bazenima i na glinovitim površinama.

Ključ reprodukcije i nasljeđivanja upravo leži u sposobnosti informacijskih molekula da se repliciraju i da „grade“ proteine.



SI. 186. Molekule RNA - prvi geni ?

B. Metabolizam

Mikrosfere i koacervati ovisili su o donosu monomera šećera, lipida, baza i aminokiselina izvana. Uz pomoć enzima dolazi do kemijske promjene unesenog materijala, koja s vremenom postaje sve složenija.

Prve stanice

Znanstvenici danas procjenjuju da se život na Zemlji pojavio prije 3.9 milijardi godina.

Najstariji dokazi o mogućem životu, ostaci organskih molekula, potječu iz prekambrijskih stijena zapadnog Grönlanda, starih oko 3.8 milijardi godina.

Smatra se da su prvi živi organizmi bili anaerobni i heterotrofni, te da su konzumirali aminokiseline, polipeptide, nukleotide, šećere i druge ugljikove spojeve, koji su se spontano formirali iz anorganskih spojeva, ili su pak bili doneseni meteoritima. Obzirom na činjenicu da su izvori hrane bili ograničeni (složene molekule su se brzo raspadale radi UV zračenja), i oštru kompeticiju, metabolički su procesi ubrzo evoluirali, te su se pojavili prvi primarni producenti, koji su mogli sintetizirati hranu iz anorganskih tvari. Smatra se da se taj evolutivni skok dogodio prije 3.8 milijardi godina, a najstariji dosad nađeni autotrofni organizmi potječu iz Australije, a stari su oko 3.5 milijardi godina. Prvi su organizmi mogli skladištiti sunčevu energiju kroz proces fotofosforilacije, a zatim fotosinteze. Prije otprilike 2.7 milijardi godina kolonije primitivnih cijanobakterija naljepljivale su na sluzave prevlake doneseni mulj, te su na taj način nastali najstariji organogeni sedimenti na Zemlji - stromatoliti.

Najstariji nalazi višestaničnih organizama potječu iz prekambrija Australije, a pretpostavlja se da su nešto mlađi od 700 milijuna godina. Niti jedan od nađenih fosila nije imao skelet, pa se proučavaju otisci mekih dijelova tijela. Premda su posve različiti od današnjih vrsta, za neke se pretpostavlja da su ostaci mješinaca, anelida ili bodljikaša, dok se drugima ni približno ne može odrediti taksonomska pripadnost.

Prije približno dvije milijarde godina količina slobodnog kisika u atmosferi se dovoljno povećala da počne formirati ozonski sloj. Time se smanjio štetan utjecaj UV zračenja, a život se mogao doseliti i na površinu jezera i oceana, pa i na rubove kontinenata.

Aerobi

Prvi autotrofni organizmi sami su sebi vlastiti okoliš učinili nepodobnim za život, jer je kisik, koji je nastajao kao nusprodukt fotosinteze predstavljao otrov za anaerobne organizme. To je dovelo do razvoja novih - aerobnih stanica. Aerobno disanje proizvodilo je 18 % više energije od glikolize, pa se ubrzao rast i reprodukcija organizama. Neke aerobne stanice mogle su dobiti više energije probavljajući druge stanice, nego što su je potrošile

u procesu dobavljanja hrane. Staničnim disanjem oslobađao se ujedno CO₂, koji se na taj način vraćao u okoliš, kako bi ga primarni producenti ponovno upotrijebili u procesu fotosinteze.

FANEROZOIK

Prije približno 500 milijuna godina dogodio se značajan evolucijski skok - eksplozija života, tijekom koje se na Zemlji u vrlo kratko vrijeme pojavio veliki broj različitih organizama sa skeletom, čime je započelo razdoblje fanerozoika. Geolozi dijele fanerozoik u tri velika razdoblja - ere, koja karakteriziraju različiti biljni i životinjski fosili.

PALEOZOIK

Paleozojsku eru obilježile su dvije velike etape u razvoju. Prva od njih vezana je uz stariji paleozoik, a karakterizirana je isključivo marinskim fosilima, najčešće trilobitima (sl. 96, 130, 131), te prvim grebenotvorcima - arheocijatidima. Već tijekom ordovicija slabi vladavina trilobita, a njihovu ulogu u okolišu preuzima modernija fauna, s velikim udjelom ramenonožaca (sl. 96, 136-138). Dubokomorski okoliši starijeg paleozoika obiluju fosilima graptolita (sl. 145-146, 178 A). Razdoblje devona osobito je prijelomno. To je vrijeme naglog procvata vodenih kralješnjaka i postupnog osvajanja kopna.

Mlađi je paleozoik (karbon i perm) odsječak zemljine povijesti koji buja životom. Topla i vlažna klima omogućila je na kopnu razvoj močvarnih prašuma s golemim stablima papratnjača i primitivnih sjemenjača. Bujna je vegetacija dala je hranu i zaklon kopnenoj fauni - pretežito vodozemcima i kukcima. U toplim morima svoj prvi maksimum razvoja doživljavaju bentičke foraminifere (fuzulinide) i vapnenačke alge (dasikladaceje, gimnokodijaceje). Ramenonošci su brojni i najčešće zastupljeni skupinama spiriferida i produktida. Spužve vapnenjače i fenestelidni mahovnjaci zajedno s algama izgrađuju grebene. Često se nađu i ostaci morskih ljljlana.

Velike se promjene pred kraj paleozoika mogu objasniti glacijacijom velikih razmjera na južnom kopnu (Gondwana). Pri tom se golema masa vode našla zarobljena u ledu, što je izazvalo globalnu regresiju i znatno sušniju klimu. Ove promjene nisu uspjele preživjeti goleme močvarne papratnjače, a u morima izumiru fuzulinidne foraminifere, tabulatni koralji i tetrakoralji, trilobiti, produktidni ramenonošci, te graptoliti.

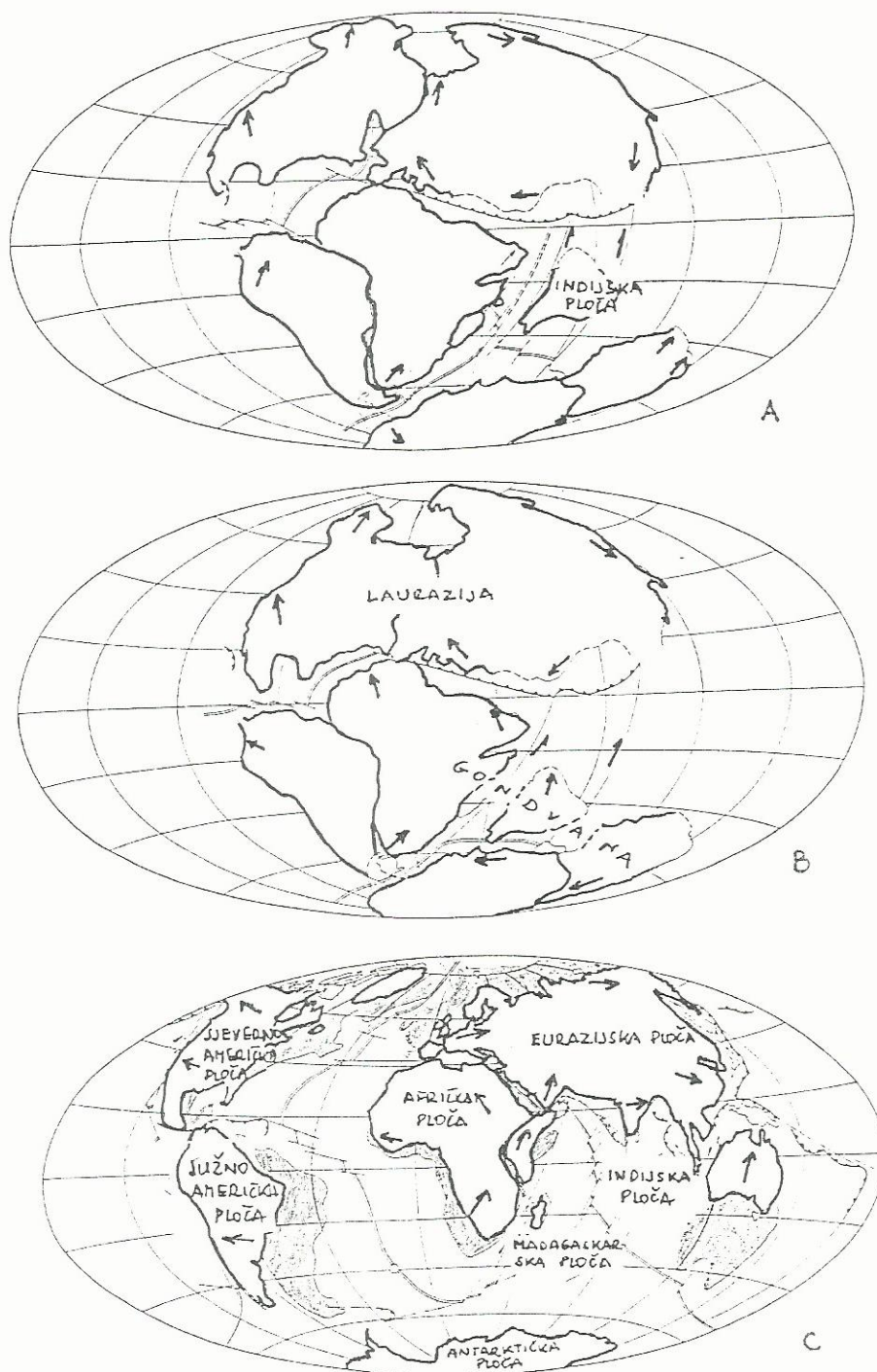
MEZOZOIK

Mezozojska era počinje sušnim razdobljem, koje obiluje crvenim sedimentima i velikim ležištima evaporita - soli i gipsa. Regresija je velike površine kontinentskih rubova pretvorila u plaže. Postupna je trijaska transgresija omogućila novo bujanje života.

Prevlast golosjemenjača i dinosaura na kopnu, te postupni razvoj dominantne faune mekušaca u morima, obilježje su ove ere. Topla klima, osobito u juri i kredi, omogućila je novo bujanje kopnene flore. Perastolisne golosjemenjače, velike cikade, dominirale su krajolikom. Golemi gmazovi osvojili su različita staništa, od kopna, preko vode do zračnog prostora. No ovdje od razdoblja jure dobivaju konkurenciju - prve ptice.

Plitkomorski bentos je raznolik - aglutinirane foraminifere, provodne spužve kremenjače, skleraktinijski koralji, ostreidni i rudistni školjkaši, brojni amoniti, rinholonidni ramenonošci, te srololiki ježinci nastanjivali su plitka i topla mora. Osobito je nagao procvat amonita, koji su svojom brзом evolucijom omogućili detaljne biostratigrafske podjele na zone. U pučinskom dijelu mora i oceana buja plankton - osobito sićušni dinoflagelati i kokolitoforidi, te foraminifere - globigerine i globotrunkane.

Masovno izumiranje pri kraju mezozoika već godinama privlači pažnju geologa. Veliki je broj različitih tumačenja ovog katastrofičnog događaja, među kojima se ističe Alvarezova teorija o padu golemog meteorita, te teorija vulkanske zime, dopunjene globalnom regresijom. Zastiranje sunca oblakom prašine (kao posljedica udara meteorita, ili pak vulkanske prašine) moglo je dovoljno sniziti temperaturu Zemlje, da prouzroči pomor brojnih, osobito kopnenih organizama. Na kopnu je najdrastičnija promjena izumiranje dinosaura, kao i mnogih krednih biljaka. U morima posve izumiru amoniti i rudisti, te mnogi drugi organizmi.



Sl. 188. Promjena položaja kontinentata kroz geološku prošlost (preuzeto iz TARBUCK & LUTGENS, 1988):

- A. Doba trijasa (prije 180 milijuna godina),
- B. Doba jure (prije 135 milijuna godina),
- C. Danas (sivo) i pretpostavljeni položaj kontinentata za 50 milijuna godina (bijelo).

KENOZOIK

Kenozojsku eru karakterizira prevlast kritosjemenjača i sisavaca na kopnu, te mekušaca u vodenim zajednicama.

Kritosjemenjače su postale najbrojnija skupina na Zemlji već od sredine krede. Tijekom kenozoika naglo se razvijaju i dvosupnice i jednosupnice, a, osim stabala, razvijaju se i travnati pokrovi, koji su omogućili širenje faune kukaca i sisavaca. Sisavci su iskoristili izumiranje golemih dinosaura i popunili ispražnjene ekološke niše.

Na morskom dnu su još uvijek brojni praživi, skleraktinijski i oktokoralji, školjkaši svih tipova brava, različiti puževi, te glavonošci s unutarnjim skeletom. Ramenonožaca već ima znatno manje, no veliki je značaj bodljikaša, posebice iregularnih ježinaca, koji su naselili meka dna i dublje okoliše. Čest je planktonski način života među različitim skupinama, počavši od praživih, preko meduza, te planktonskih larvi brojnih organizama bentosa.

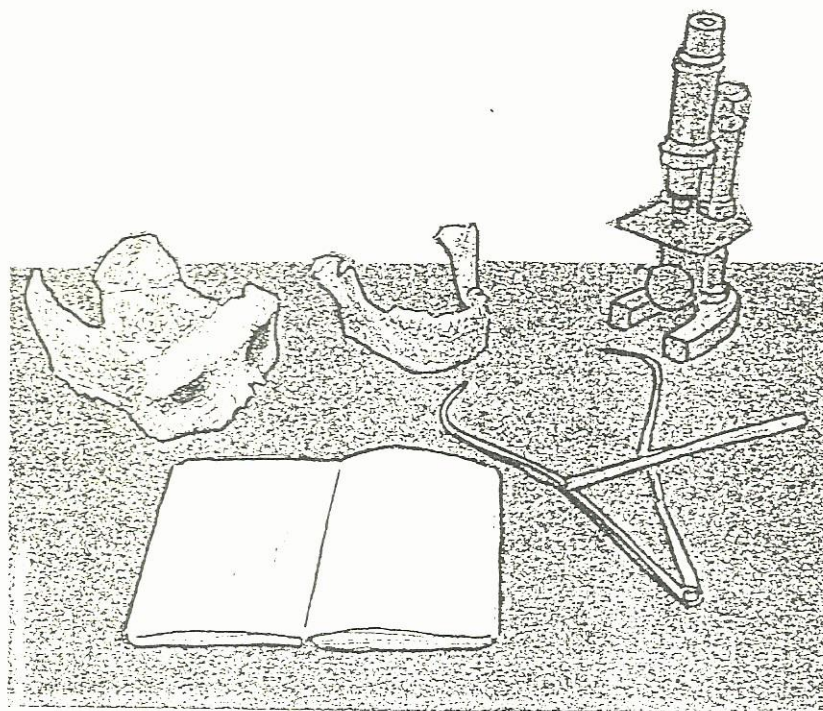
Burna tektonska zbivanja - izdizanja Alpida i drugih planina, utjecala su na evoluciju morskih organizama. Zatvaraju se uzemna mora, postupno oslađuju i pretvaraju u jezera i bare. Dok stenovalentni morski organizmi izumiru, drugi se prilagođavaju i evoluiraju u nove vrste. U izoliranim je bazenima čest endemizam.

Zahladnjenje klime u kvartaru i klimatske oscilacije, odrazile su se na pojavu novih hladnodobnih vrsta, te migracije flore i faune paralelno s izmjenom glacijalnih i interglacijalnih razdoblja.

Pozicija kontinenata i sastav flore i faune postupno poprima današnji izgled (sl. 188).

V. poglavlje

**PALEONTOLOG OD
TERENA DO
OBJAVLJENOG RADA**



METODE RADA U PALEONTOLOGIJI

TERENSKI RAD

Poput geologa, i paleontolog je u svojoj prvoj fazi rada vezan za rad na terenu, gdje se koristi sličnom opremom. U obveznu opremu spadaju: topografska karta, geološki čekić, dljetka, lopatice i kistovi, terenska lupa, bilježnica s priborom za pisanje, vrećice ili kutije za fosile, metar, a korisno je imati i fotoaparat, te u teško pristupačnim terenima i zaštitnu opremu, kao što su kaciga, rukavice, uže i sl. (sl. 189).

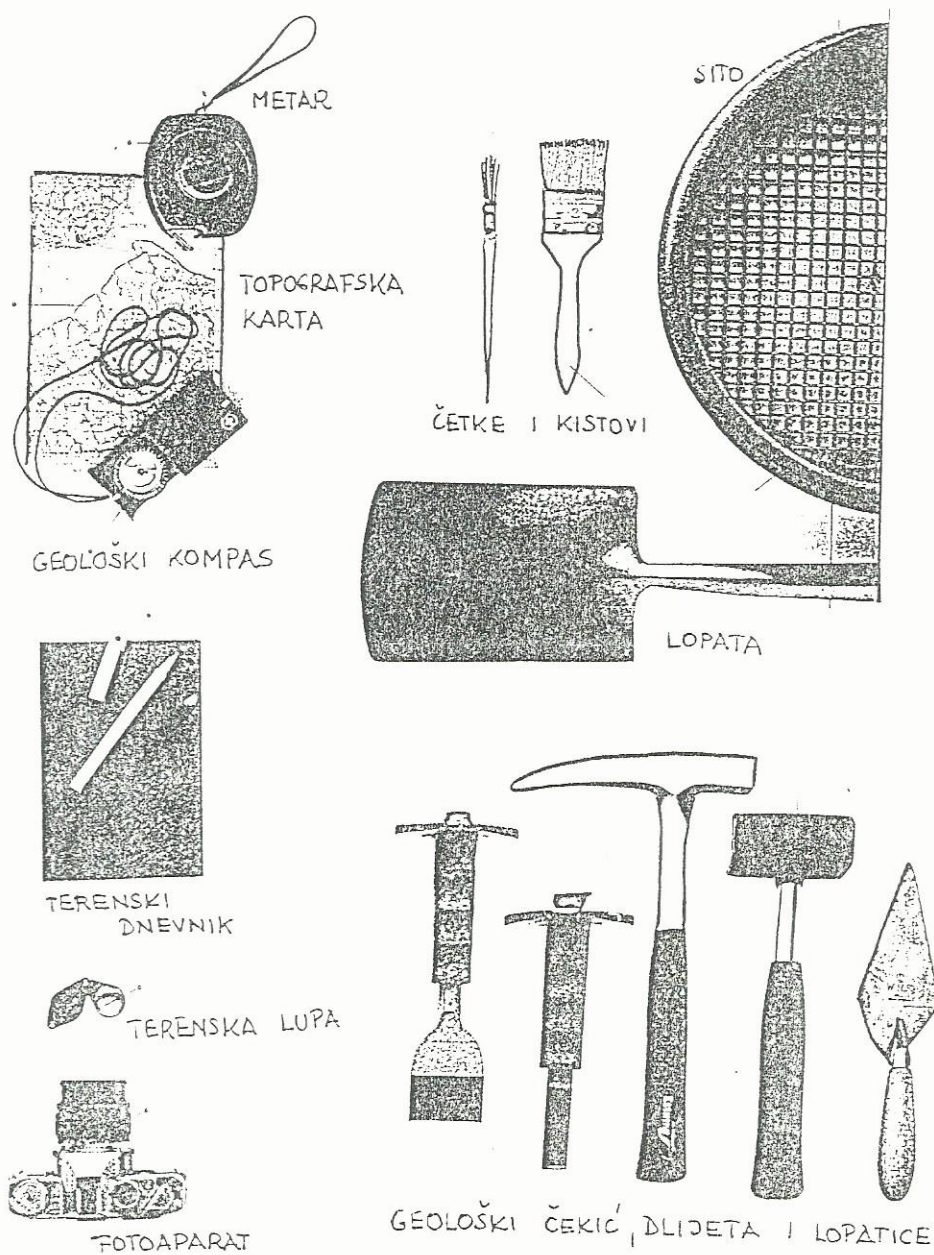
Terenski zadaci paleontologa mogu biti različiti.

Paleontolog je često član složene terenske ekipe koja izrađuje geološku kartu. Pri tom uzima uzorke fosilifernih stijena na terenu i ubilježava njihov položaj na topografsku podlogu (sl. 190 A). Analiza uzoraka dijelom se provodi na terenu, gdje se u terenski dnevnik bilježi makroskopski izgled stijene, položaj slojeva, te prostim okom vidljive petrološke osobine i fosili. Dobro sačuvani makrofosili i uzorci stijena za laboratorijsku analizu, pakiraju se u plastične vrećice ili kutije, uz točnu naznaku nalazišta i transportiraju do analitičkog laboratorija. Temeljem svih analiza, određuje se starost uzorka, a spajanjem točaka iste starosti na karti uzoraka, izrađuje se geološka karta (sl. 190 B).

Na mjestima gdje su vidljivi otvoreni profili, snimaju se detaljni geološki stupovi (sl. 191). Oni pokazuju postupne promjene u stijenama kroz geološko vrijeme. Pri snimanju stupova od osobite je važnosti uzorkovanje fosila, temeljem kojih zaključujemo o starosti stijena, te postupnim promjenama okoliša u sedimentacijskom bazenu.

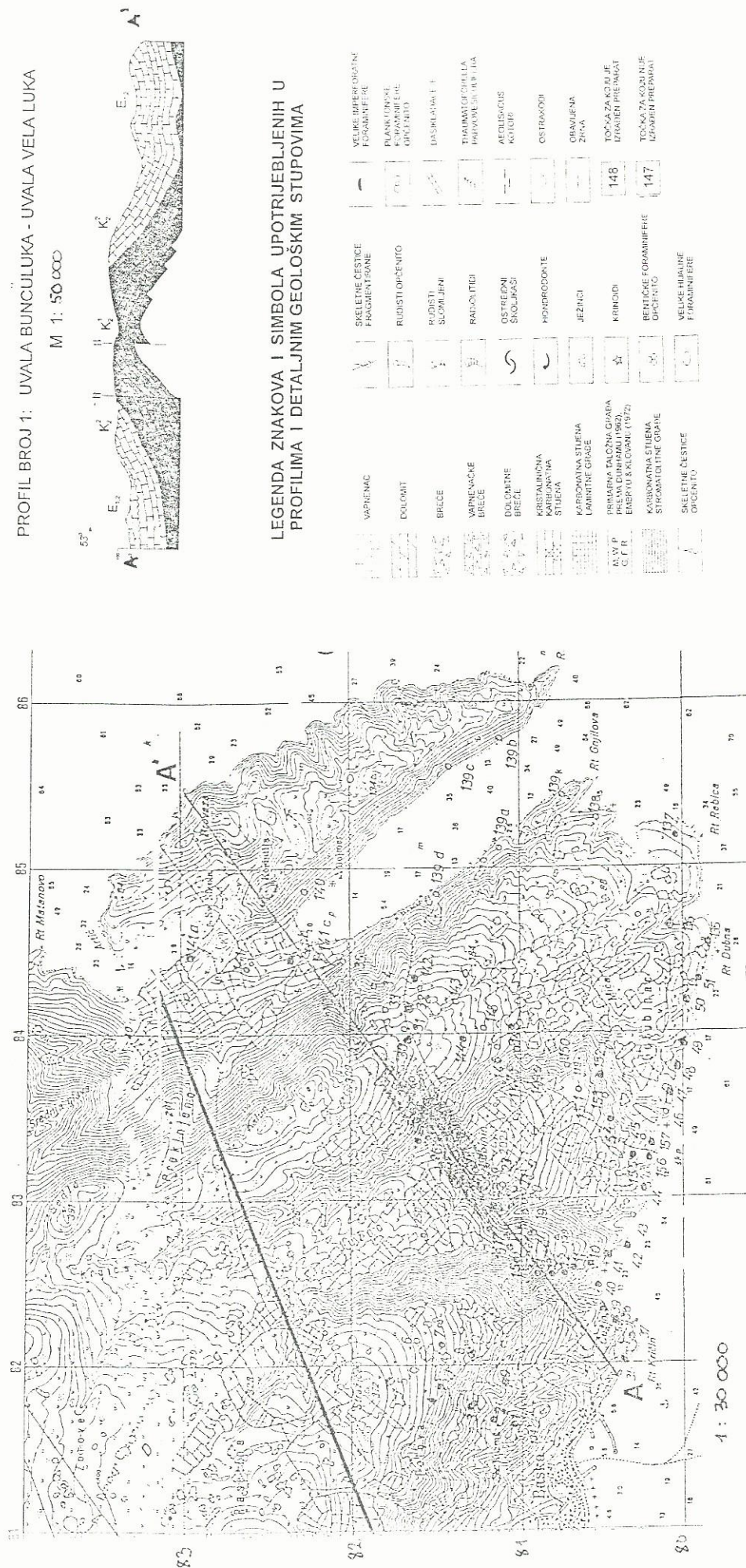
Paleontolog može djelovati i samostalno, pri čemu uzorkuje fosile ovisno o svrsi istraživanja. Za izučavanje okoliša i fosilnih zajednica nastoji prikupiti što veći broj fosilnih ostataka, bez obzira na kvalitetu sačuvanja. Na taj način dobiva podatke o postotnom udjelu pojedinih taksona u zajednici, sastavu populacije obzirom na uzrast, procesima dijageneze i sl. Paleontolog - evolucionist nastoji pratiti promjenu nekog taksona kroz slojeve, pa odabire izdanke s otvorenim vertikalnim slijedom sedimenata. Paleontolog koji je otkrio nepoznati oblik neke izumrle biljke ili životinje, nastoji pronaći još primjeraka sličnih osobina, kako bi se uvjerio da je zaista riječ o novom taksonu, a ne o degenerativnoj promjeni već poznate vrste.

Osjetljivi fosili zaštićuju se na terenu posebnom ambalažom, te ponekad učvršćuju posebnim kemikalijama.

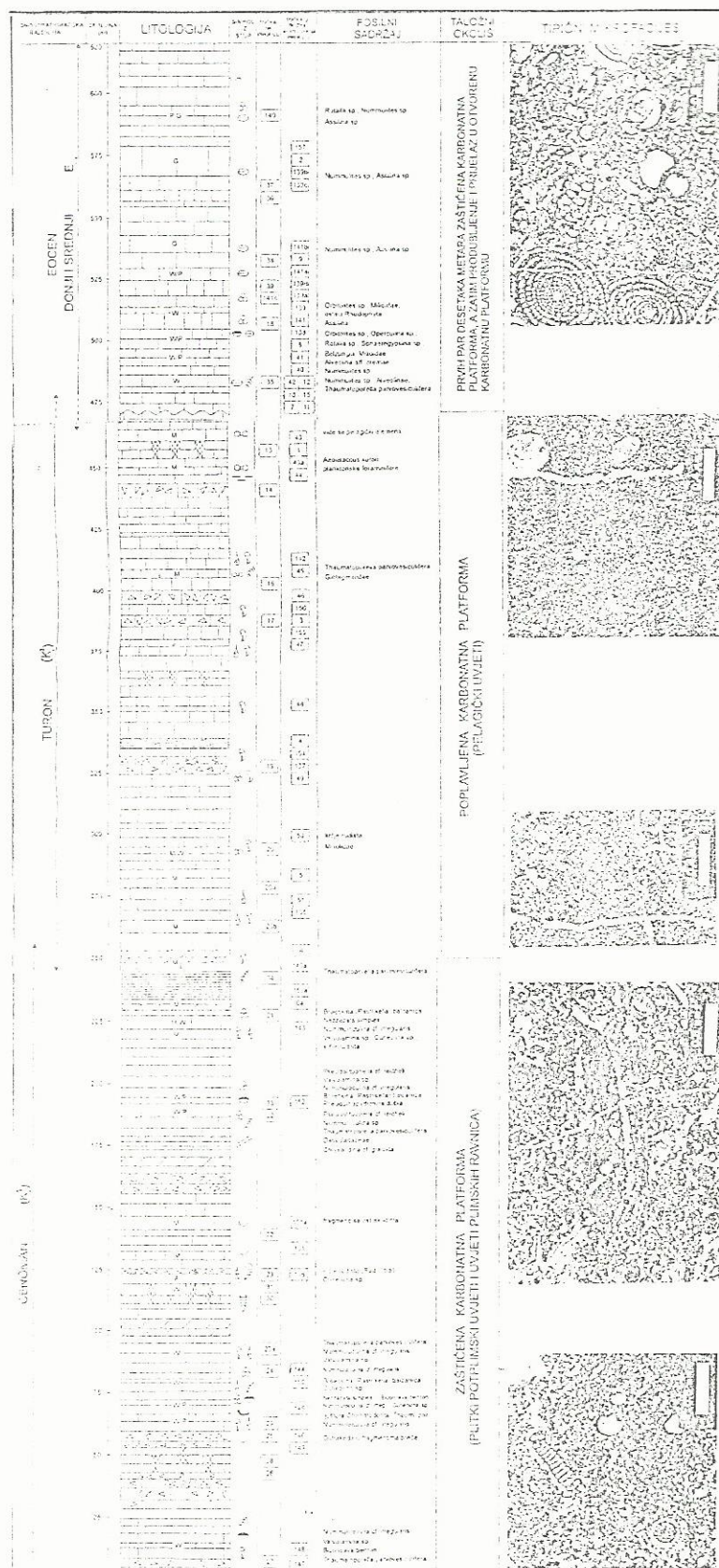


Sl. 189. Terenska oprema paleontologa

- topografska karta
- geološki čekić
- povečalo (10x)
- geološki kompas
- dljeta za čvrste sedimente
- kistovi, lopatice i sita za rahle sedimente
- sigurnosna oprema (kaciga, rukavice, zaštitne naočale)
- fotografski aparat.



SL 190. Karta točaka, s ucrtanim profilom; geološki profil i legenda znakova i simbola (iz diplomskog rada IBRAHIMPAŠIĆ, 1999).



Sl. 194. Detaljni geološki stup kroz kredne i tercijarne sedimente okolice Baške na Krku (iz IBRAHIMPAŠIĆ, 1999), M 1: 3000.

PREPARACIJA U LABORATORIJU

Makrofosili

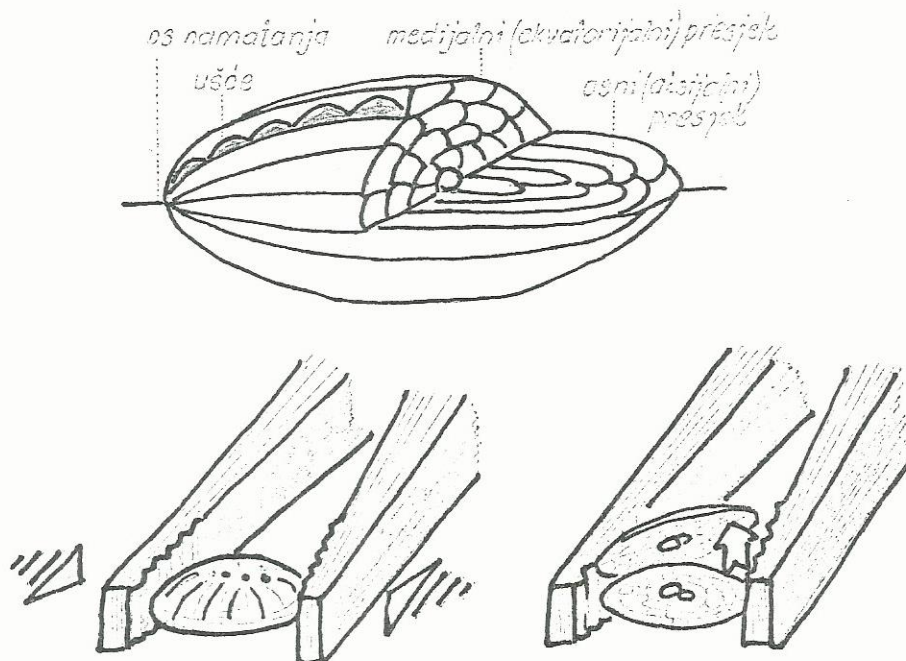
U laboratorijima se prikupljeni materijal preparira različitim sredstvima. Makrofosili se čiste od ostataka sedimenta dljetima, kistovima i iglicama, te ponekad, vibracionim napravama. Sačuvani otisci u kamenu mogu nam poslužiti za izradu pozitiva. Pri tom možemo koristiti privremene (plastelin) ili trajne metode (gips, plastične mase). Ponekad režemo i brusimo dijelove sačuvanog skeleta, kako bismo vidjeli unutarnje skeletne elemente (prirast sepata koralja, lobnu liniju amonita, ramenski skelet brahiopoda). Osjetljivi fosili mogu se zaštititi zaštitnim prevlakama ili čak zaliti u blokove prozirne plastične mase. Fragmentirani dijelovi skeleta slažu se u cjeline, kako bi se rekonstruirao cijeli ostatak.

Mikrofosili

Mikrofosili se pripremaju za analizu različitim metodama, ovisno o osobinama sedimenta. Rastresite sedimente usitnjavamo i namačemo u vodi najmanje jedan dan, obično uz dodatak vodik-peroksida, te ih procjeđujemo kroz sita različite finoće. Pri tom se muljni materijal ispire vodom, a na sitima zaostaju krupnije čestice, stijene i fosili. Tako dobivene frakcije se suše, a fosili se iz njih vade pod stereoskopskom lupom uz pomoć kistova ili navoštenih iglica (metoda **muljenja** ili **šlemanja**). Slična se, no ponešto modificirana metoda primjenjuje za vađenje spora i peludnih zrna iz sedimenta. Pri tom se koriste različita otapala, ovisno o vrsti stijene (ugljen, lapor i sl.). Palinomorfe se izdvajaju uz pomoć teške tekućine i centrifuge, a cijeli postupak nazivamo **maceracija**. Metodama muljenja i maceracije vadimo iz stijene cijele fosile, koje zatim proučavamo u reflektiranom svjetlu, uz pomoć stereoskopske lupe ili stereomikroskopa.

Složeno građene mikrofosile i detalje građe makrofosila često promatramo u prolaznom svjetlu iz prozirnih preparata, **izbrusaka** ili **acetatnih folija**. Ovim metodama može se tretirati čvrsta stijena ili pojedini fosil iz rastresite stijene. Iz stijene se dijamantnom pilom izrezuju tanke pločice, te se bruse do prozirnosti dijamantnim prahom. Izbrušene se pločice lijepe na predmetna stakalca prirodnim (kanadski balzam) ili umjetnim smolama, koje imaju isti indeks loma kao staklo. Tako dobiveni preparat naziva se **izbrusak**. Kod brušenja izvađenih pojedinih fosila, izrađuju se **orijentirani presjeci**. Pri tom se najčešće fosili

bruse duž osi namatanja komorica (osni ili aksijalni presjek) ili okomito na os savijanja (medijalni ili ekvatorijalni presjek), pri čemu se nastoji zahvatiti početna komorica ili protokonh (prolokulus) (sl. 192). Građu stijenske promatramo na tangencijalnom presjeku.



Sl. 192. Orijentirani presjeci:

- A. Ekvatorijalni i aksijalni presjek velike foraminifere (*Alveolina*),
- B. Brzi način dobivanja ekvatorijalnog presjeka diskoidalnih foraminifera. Primjerak se žari na otvorenom plamenu, uroni u hladnu vodu i stisne kliještima (iz ČOSVIĆ, 1990).

Postupak izrade acetatne folije je brži, njime se može zahvatiti veća površina stijene, no kvaliteta je otiska lošija nego u izbruska. Uzorak stijene se najprije s jedne strane nabrusi dijamantnim prahom, dok površina ne postane ravna i glatka. Zatim se uranja u razrijeđenu klorovodičnu kiselinu (HCl). Kiselina selektivno nagriza nabrušenu površinu, te se na njoj stvara fini reljef, u kojem se ističu presjeci fosila. Uzorak se dobro ispere pod mlazom vode. Kad se posve osuši, nabrušena se površina zalije acetonom, te se na nju prisloni acetatna folija. Nakon nekoliko sati sušenja, "ogulimo" foliju (engl. "peel"), na kojoj ostaje reljef nabrušene površine u negativu. Kad acetatnu foliju promatramo pod mikroskopom, pritisnemo je stakalcem, da se izravna. Jedna je od prednosti acetatne folije i mogućnost da se ona upotrijebi kao film za izradu fotografija. Pri tom je važno

napomenuti da fotografije dobivene propuštanjem svjetlosti kroz folije prikazuju preparat u negativu.

Tijekom studije mikrostruktura, kao i pri izučavanju osobina stijene, preparat možemo obojiti posebnim bojama (npr. alizarin - crvenom bojom ili specijalnom vrstom tinte), kako bi se jasnije istaknuli skeletni elementi.

Mjerenje primjeraka

Veličina nađenog ostatka jedan je od kriterija pri određivanju. Pri mjerenju mikrofosila koristimo posebne okulare, u kojima se nalazi mjerna skala, dok ostatke makrofosila najčešće mjerimo preciznim mjernim napravama. Za svaku životinjsku ili biljnu skupinu postoje karakteristične dimenzije, kao npr. dužina, širina, visina (sl. 113), promjer čaške (sl. 36) ili vršni kut.

Ako nađemo veći broj primjeraka iste vrste (najmanje 20), rezultate mjerenja možemo statistički obraditi, kako bismo uočili međuzavisnost različitih parametara (sl. 37). Ovakve analize nazivamo **biometrijske analize**.

Crtež i fotografija

Prikaz nađenih primjeraka crtežom ili fotografijom sastavni je dio svakog paleontološkog rada. Kvalitetan crtež može nam ponekad dati bolju informaciju od fotografije, jer ćemo na njemu istaknuti najvažnije osobine nađenog ostatka. Najbolje je kad možemo kombinirati obje tehnike prikazivanja.

Fotografiranje prostornih objekata, bez obzira na njihovu veličinu, bitno se razlikuje od snimanja izbruska. Sitne ćemo fosile snimati na mikroskopu ili stereoskopskoj lupi posebnim fotoaparatom, koji se direktno pričvršćuju na postolje optičkog instrumenta. Izbruske snimamo, kao što ih i promatramo, u prolaznom svjetlu, a sliku izoštravamo u ravnini. Kod snimanja prostornih objekata, bez obzira da li ih snimamo na optičkom instrumentu ili na danjem svjetlu, osnovni je problem kako postići plastičnost fosila na fotografiji. Takvi se fosili najčešće osvjetljavaju s gornje desne strane, a sliku izoštravamo približno na 1/3 visine od najistaknutijeg dijela objekta. Današnji mikroskopi omogućavaju nam da postignemo vrlo velika povećanja, do nekoliko tisuća puta (sl. 2 B, sl. 52).

Osim dnevnog i umjetnog svjetla, paleontolog će pri fotografiranju fosila ponekad upotrijebiti dijelove svjetlosnog spektra za osvjetljavanje uzorka. Tako se za snimanje izrazito tamnih, crnih uzoraka i fosila može upotrijebiti infracrveno svjetlo,

pri čemu ćemo u stijeni uočiti fine detalje, koje ne vidimo pri običnom osvjetljenju. Ultraljubičasto svjetlo također može otkriti nove detalje, no koristi se pri proučavanju i snimanju svjetlih uzoraka.

Rendgensko se snimanje u paleontologiji može koristiti za snimanje kostiju vertebrata (sl. 159), ali i za proučavanje unutarnjih skeletnih dijelova nekih beskralješnjaka (sl. 137 A).

Određivanje fosila prema postojećoj literaturi

Očišćene i preparirane fosile možemo sad uspoređivati s fotografijama i crtežima sličnih vrsta iz objavljenih paleontoloških radova. Najčešće se u početku služimo udžbenicima i priručnicima, gdje nalazimo pregled viših taksonomskih kategorija, do nivoa roda, a često i liste poznatih vrsta. Osim crteža i fotografija, potrebno je uvijek pročitati i opis, koji će nas uputiti na detalje građe, dimenzije, vremenske raspone i nalazišta fosila. Detaljne opise vrsta naći ćemo u specijalističkim radovima, a osobito je korisno pribaviti one radove u kojima se nalaze originalni prvi opisi i crteži (fotografije) nove vrste.

Pisanje rada

Pri pisanju znanstvenih, stručnih i popularnih radova, potrebno je pridržavati se nekih zajedničkih pravila.

Znanstvenim radom smatramo onaj rad, koji novim i originalnim spoznajama proširuje horizonte struke. I stručni radovi često su izvor korisnih informacija. U njima možemo naći cjeloviti pregled ranijih znanja o nekoj tematici, a mogu nas uputiti i u moguću primjenu poznatih činjenica. Popularni radovi pišu se na jednostavan i pristupačan način, kako bi približili znanstvene spoznaje širem krugu čitatelja.

Pri pisanju znanstvenog rada tekst dijelimo u poglavlja, kako bi bio što pregledniji čitatelju. Svi će znanstveni radovi imati uvodni dio (**Uvod**), u kojem nas autor upoznaje s predmetom i ciljem svojih istraživanja. Geološki i paleontološki radovi u pravilu nakon uvoda nude u posebnom poglavlju **pregled ranijih istraživanja** sa sličnom temom. Slijedi poglavlje o istraženom **materijalu** (npr. fosilni ježinci zapadnog dijela Medvednice - broj nađenih primjeraka, pregled nalazišta, kvaliteta sačuvanog materijala i sl.), te primijenjenim specijalističkim **metodama** (metode preparacije, biostatistika, kompjuterska obrada i sl.). Najvažniji elementi znanstvenog rada su poglavlja u kojima se prezentiraju dobiveni **rezultati**, kao i **rasprava** o njihovom značenju. Na kraju teksta autor ukratko iznosi **zaključke**, koji

proizlaze iz rasprave o rezultatima rada. Svaki znanstveni rad ima na kraju popis upotrijebljene literature. Citiraju se u pravilu objavljeni radovi, no dopušteno je koristiti i neobjavljene izvore (npr. diplomske, magistarske i doktorske radnje, kao i stručne studije). Pri citiranju literature nabrajaju se svi radovi spomenuti u tekstu. Način pisanja literaturnih referenci nije uvijek jedinstven, no mora sadržavati ime (imena) autora, naziv rada, kao i naziv časopisa ili izdavačke kuće u kojoj je rad publiciran. Većina znanstvenih i stručnih časopisa u svojim pravilima za objavljivanje nudi model citirane reference, po kojem se autori trebaju ravnati.

Već smo ranije kazali da su crteži i fotografije važan sastavni dio svakog znanstvenog rada. Neki će časopisi i izdavači grafičke priloge objaviti unutar teksta, dok će drugi izdvojiti stranice s fotografijama (obično kao table na kraju rada). Pojedini prilozi (npr. geološke karte, stupovi i profili) mogu se tiskati kao poseban dodatak, koji se ne uvezuje, već se sprema u "džepove" na koricama.

Upoznavanje šire javnosti sa znanstvenim i stručnim dostignućima

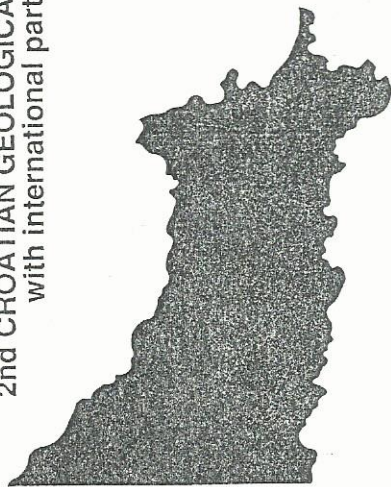
Rezultati istraživanja dobivaju pravu vrijednost tek kad postanu dostupni širokom krugu ljudi. To se postiže publiciranjem radova u znanstvenim, stručnim i popularnim knjigama i časopisima, ali i nastupom na znanstvenim i stručnim skupovima.

Običaj je da se unutar pojedine struke organiziraju susreti, na kojima se prikazuju najnovija postignuća. Takvi susreti mogu biti u formi znanstvenih i stručnih predavanja (npr. predavanja u Hrvatskom geološkom društvu, koja se održavaju četvrtkom poslije podne, a oglašavaju se na oglasnim pločama zainteresiranih institucija), preko kolokvija, seminara i "radionica" (workshop), sve do kongresa, koji se održavaju svakih nekoliko godina, zahtijevaju složene i dugotrajne pripreme, te okupljaju veliki broj aktivnih djelatnika neke struke (sl. 193 A).

Popularizaciji neke struke uvelike doprinose muzeji i srodne institucije. Uz redovite postavbe, ove ustanove organiziraju i prigodne izložbe, na kojima se širokoj javnosti na zanimljiv način prikazuju odabrane teme (sl. 193 B).

2. HRVATSKI GEOLOŠKI KONGRES
s međunarodnim sudjelovanjem

2nd CROATIAN GEOLOGICAL CONGRESS
with international participation



1. obavijest
1st Circular

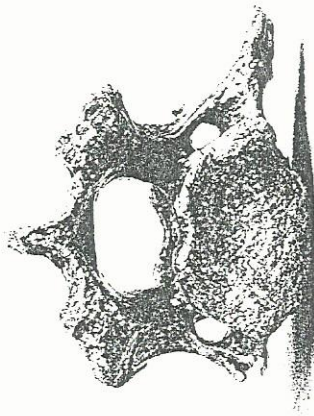


Cavtat - Dubrovnik
17-20. svibanj 2000.
May 17-20, 2000

A

UZ OBILJEŽAVANJE
MEĐUNARODNOG DANA
MUZEJA

LJEPOTA OTKRIĆA



FOSILI - POGLED U ZEMLJINU
PROŠLOST

MUZEJ KRAPINSKOG PRAČOVJEKA
HUŠNIAKOVO, KRAPINA

18.05. - 18.07.1999.

B

Sl. 193. A. Naslovnica obavijesti o Hrvatskom geološkom kongresu.

B. Naslovnica kataloga izložbe autora M. ZEČEVIĆA i V. KRKLEC - ŠVALJEK.

IZBOR IZ LITERATURE

BRIGGS, D.E.G. & CROWTHERS, P.R. (1990): *Palaeobiology. A Synthesis*. 583 str., Blackwell Sci. Publ., Oxford.

DOYLE, P. (1996): *Understanding Fossils. An Introduction to Invertebrate Palaeontology*. 409 str., John Wiley & Sons. Chichester.

GARMS, H. & BORM, L. (1981): *Fauna Evrope*. 550 str., Mladinska knjiga, Ljubljana.

HERAK, M. (1963): *Paleobotanika*. 180 str. Školska knjiga, Zagreb.

HERAK, M. (1984): *Geologija. Postanak, tektonika i dinamika Zemlje. Razvojni put Zemlje i života. Geološka građa kontinenata i oceana*. 429 str., Školska knjiga, Zagreb.

HOPSON, J.L. & WESSELLS, N.K. (1990): *Essentials of Biology*. 865 str. Mc.Graw-Hill Publ.Comp., New York.

KOCHANSKY-DEVIDÉ, V. (1964): *Paleozoologija*. 450 str., Školska knjiga, Zagreb.

LALLI, C.M. & PARSONS, T.R. (1995): *Biological Oceanography: An Introduction*. 301 str., Butterworth - Heinemann Ltd., Oxford.

MÄGDEFRAU, K & EHRENDORFER, F. (1978): *Udžbenik botanike za visoke škole. Sistematika, evolucija i geobotanika*. 441 str., Školska knjiga, Zagreb.

MATONIČKIN, I. (1978): *Beskralješnjaci. Biologija nižih avvertebrata*. 692 str., Školska knjiga, Zagreb.

RAUP, D.M. & STANLEY, S.M. (1971): *Principles of Paleontology*. 388 str., Freeman & Co., San Francisco.

RIEDL, R. (1983): *Fauna und Flora des Mittlmeeres. Ein systematischer Meeresfuhrer für Biologen und Naturfreunde*. 836 str., Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

SNOW, T.P. (1988): The Dynamic Universe. An introduction to Astronomy. 658 str., West Publ. Comp. St. Paul, New York.

SOKAČ, A. (1994): Invertebratni fosili (skripta). 145 str., Zajednički studij geologije Sveučilišta u Zagrebu. Rudarsko-geološko-naftni fakultet, Zagreb.

SOKAČ, A. (1996): Paleoekologija (skripta). 238 str., Rudarsko-geološko-naftni fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb.

STEWART, W.N. (1990): Paleobotany and the evolution of plants. 405 str., Cambridge Univ. Press, Cambridge.

TARBUCK, E & LUTGENS, F.K. (1988): Earth Science. 612 str., Merrill Publ. Comp., Columbus.

THURMAN, H.V. (1988): Introductory Oceanography. 515 str., Merrill Publ. Comp., Columbus.

WALKER, C. & WARD, D. (1996): Fossils. Eyewitness handbooks. Dorling Kindersley, London.

ZIEGLER, B. (1983): Einführung in die Paläobiologie 2. Spezielle Paläontologie. Protisten, Spongien und Coelenteraten, Mollusken 409 str., E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

U ovom popisu literature nabrojeni su samo udžbenici i priručnici. Osim njih služila sam se i brojnim objavljenim i neobjavljenim radovima hrvatskih geologa i paleontologa, iz kojih potječe veliki dio grafičkih priloga i fotografija.

Popis radova objavljenih do 1992.g. može se naći u knjizi:

MAGAŠ, B. (1995): Geološka bibliografija Republike Hrvatske. 570 str., Institut za geološka istraživanja, Hrvatsko geološko društvo, Zagreb.

Popis diplomskih, magistarskih i doktorskih radova, kao i radova objavljenih poslije 1992.g. može se naći u arhivi Geološko-paleontološkog zavoda.