

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

DESA Đ. ĐORĐEVIĆ-MILUTINOVIĆ

**PALEOEKOLOGIJA KARBONSKIH DRVENASTIH  
PREČICA REDA *LEPIDODENDRALES* SA POSEBNIM  
OSVRTOM NA REGION BALKANSKOG POLUOSTRVA**

DOKTORSKA DISERTACIJA

BEOGRAD, 2012

### **Mentor**

Prof. dr Vladimir Stevanović, redovni profesor Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu i dopisni član SANU.

### **Članovi komisije:**

Prof. dr Branka Stevanović, redovni profesor Biološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu.

Prof. dr Milan Sudar, redovni profesor Rudarsko geološkog fakulteta Univerziteta u Beogradu i dopisni član SANU.

Dr Tea Kolar-Jurkovšek, naučni savetnik Geološkog zavoda Slovenije.

Datum odbrane: \_\_\_\_\_ 2012

## **ZAHVALNICA**

*Zahvaljujem se dr Vladimiru Stevanoviću na kratkim i jasnim, ponekad duhovitim a ponekad vrlo ozbiljnim savetima i komentarima, koji su me iznova terali da tražim, menjam i uporedjujem različite teorije i ekosisteme, baš kada sam mislila da novih podataka više nema. Zahvaljujem se takodje dr Milanu Sudaru na dobroj, korisnoj i prijateljskoj saradnji kao i dr Tei Kolar-Jurkovšek na optimizmu, korisnim savetima i dobrim rečima koje su stizale upravo kada je to bilo potrebno.*

*Posebno se zahvaljujem dr Branki Stevanović, koja se u proteklih nekoliko godina, zajedno samnom hrabro i uporno probijala kroz nepoznate predele paleotropskih karbonskih šuma, i tokom tog vremena neumorno iznova rekonstruisala i „oživljavala“ izumrle biljke, zaključivala, savetovala i ukazivala.*

*Zahvalnost dugujem i dr Voislavu F. Vasiću koji mi je medju prvima omogućio da se bavim divnom naukom – paleobotanikom, kao i mojim kolegama i prijateljima iz Prirodnjačkog muzeja, Predragu Iliću koji je „doveo u red“ većinu slika i tabela i Milošu Joviću koji je napravio sve figure u radu i odlične rekonstrukcije staništa u poglavlju o paleoflori Balkanskog poluostrva.*

*Rad posvećujem svojim roditeljima i porodici, kao i vrsnom paleobotaničaru akademiku dr Nikoli Pantiću (1927-2002), a takodje i svima koji osećaju tu neodoljivu i neobjašnjivu privlačnost drevnih „ugljenih šuma“.*

**PALEOEKOLOGIJA KARBONSKIH DRVENASTIH PREČICA REDA  
LEPIDODENDRALES SA POSEBNIM OSVRTOM NA REGION BALKANSKOG  
POLUOSTRVA**

**REZIME**

Tokom perioda karbona, od pre 320 do pre 306 miliona godina, u području tropskog pojasa (paleoekvatora) Evroameričkog kopna, razvijale su se močvarne šume čiji su edifikatori bile drvolike prečice reda *Lepidodendrales*. Prečice generalno pripadaju razdelu *Lycopodiophyta* i predstavljaju jednu od najstarijih grupa biljaka, čija evolutivna linija traje sve do današnjih dana. Njihovi najstariji predstavnici *Asteroxylon*, *Drepanophycus* i *Baragwanathia* pojavili su se pre oko 400 miliona godina i spadaju u grupu prvih kopnenih biljaka. Pored toga *Lycopodiophyta* su evolutivno bile i prve biljke koje su formirale fanerofitnu životnu formu (rodovi *Cyclostigma* i *Archaeosigillaria* u gornjem devonu pre 370 miliona godina). Tokom karbona, drvolike prečice su dostigle svoj maksimalan razvoj. U to vreme veliki prostori paleotropskog pojasa bili su prekriveni močvarnim šumama u kojima su dominirale *Lycopodiophyta* čija su stabla prevazilazila 40 metara visine. Najveći broj karbonskih prečica pripadao je redu *Lepidodendrales* i rodovima *Lepidodendron*, *Synchysidendron*, *Diaphorodendron*, *Lepidophloios* i *Sigillaria*. Krajem karbona, pre oko 300 miliona godina sve drvolike prečice su izumrle, i koliko je za sada poznato, u okviru ovog razdela više se nisu pojavljivale drvolike životne forme. Danas predstavnici *Lycopodiophyta* predstavljaju marginalnu grupu biljaka, minorne uloge i značaja u okviru različitih vegetacija, čiji predstavnici (*Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoetes* i dr.) nemaju gotovo nikakvih morfoloških sličnosti sa predstavnicima iz reda *Lepidodendrales*.

Najveći deo uporedne analize između *Lepidodendrales* i recentne denroflore bio je baziran prvenstveno na principima aktuelizma i zakonitostima koje se javljaju prilikom fosilizacije biljaka. Aktuelističke metode su primenjene zato što je utvrđeno da postoje bazične sličnosti u razvoju vegetacija gornjeg karbona i neogena/kvartara. Tu prvenstveno treba pomenuti pojedine uticaje/dogadjaje koji su doveli do formiranja i diferenciranja različitih vegetacijskih pojaseva, kao što su pojava Karbonskog i Pleistocenskog ledenog doba, nastanak intenzivnih orogeneza (Hercinsko/Varšcinska i Alpijska), formiranje sličnih močvarnih staništa, postojanje tropskog vegetacijskog pojasa, kao i činjenica da su karbonske kao i neogene močvarne šume ostavile za sobom izrazito velike količine uglja.



Paleotropske šume u kojima su dominirale drvolike prečice reda *Lepidodendrales* predstavljaju izuzetno značajnu i na osnovu fosila veoma dobro dokumentovanu šumsku vegetaciju čiji se kompleksni ekološki značaj može sagledati u sledećem:

1. Neobnovljivi energetske resursi sadržani u ogromnim količinama karbonskog uglja koji je nastao uglavnom od stabala *Lepidodendrales*.
2. Konvergentne morfo-anatomske karakteristike sa filogenetski udaljenim kopnenim (vaskularnih) semenim biljkama (drvoliki habitus, tipovi grananja, strukture slične semenima, pojava monokarpije). To ukazuje da su se mnoge karakteristike biljaka, kao i životne forme (u ovom slučaju fanerofitna) pojavljivale nezavisno i više puta u filogenetski udaljenim evolutivnim linijama.
3. Tek sa formiranjem i razvojem bujnih paleotropskih šuma došlo je, zahvaljujući povoljnoj šumskoj mikroklimi, pogodnim staništima i gotovo neograničenom izvoru hrane, do ubrzanog razvoja kopnenih životinja.

U cilju objašnjenja razvoja i dinamike ovih šuma analizirane su paleoekološke osobine pojedinih rodova koji su bili njihovi edifikatori. Kao referentni rodovi uzeti su oni za koje postoji najviše fosilnih i literaturnih podataka i koji su već ranije utvrđeni kao morfotipovi, kao što su *Lepidodendron*, *Synchysidendron*, *Diaphorodendron*, *Lepidophloios* i *Sigillaria*. Ovi rodovi su svojim morfoanatomskim karakteristikama, prvenstveno opštim izgledom habitusa, tipom grananja, visinom stabala i odlikama korenskog sistema upoređivani sa strukturnim karakteristikama recentnih predstavnika dendroflora, pre svega sa drvećem i drvenastim semenim biljkama. Na osnovu pojave i uloge sličnih ili različitih morfoanatomskih karakteristika kod ispitivanih fosilnih *Lepidodendrales* i referentnih predstavnika recentne dendroflora utvrđene su brojne konvergentne strukturne karakteristike koje objašnjavaju paleoekološki karakter i značaj izumrlih *Lepidodendrales*.

Prilikom analize opšteg izgleda habitusa i visine stabala utvrđeno je da su monokarpne vrste, posebno rod *Lepidodendron*, mogle da budu visoke i preko 40 m (koliko je za sada utvrđena najveća visina ovog roda), što ukazuje da su neki predstavnici *Lepidodendrales* visinom približavali recentnim četinarima, odnosno da su bili viši od mnogih današnjih drvenastih cvetnica.

Konstatovane su analogne heteroblastične i monokarpne odlike vegetativnih i reproduktivnih adultnih stadijuma predstavnika drevnih rodova *Lepidodendron*,

*Synchysidendron* i *Lepidophloios* i recentnih monokarpnih vrsta iz familija Agavaceae, Bromelidaceae i Asteraceae. Monokarpni Lepidodendrales pokazuju određenu sličnost sa nekim džinovskim rozetastim (zeljastim) monokarpnim vrstama roda *Agave* koje upadljivo, heteroblastično, menjaju izgled habitusa tokom reproduktivnog stadijuma. Pored toga, monokarni predstavnici Lepidodendrales se opstajanjem na staništu i posle reproduktivne faze mogu porediti sa drvenastim monokarpnim vrstama roda *Tachigali* kod kojih nema heteroblastičnih promena, ali koje se, takođe zadržavaju na staništu još izvesno vreme posle reproduktivne faze, obezbeđujući svojim stablom prostor mladim jedinkama iste vrste. Uočena je i sličnost heteroblastičnih promena tokom smenjivanja vegetativnog u reproduktivni stadijum kod Lepidodendrales i prelaza iz juvenilnog u adultni stadijum recentnih polikarpnih vrsta roda *Pseudopanax*.

Uporedne analize bazirane na gradnji i ulozi listova i lisnih jastučića dovele su do zaključka da su listovi Lepidodendrales, koji periodično opadaju ostavljajući za sobom lisne baze (lisne jastučice), jedinstvena karakteristika reda Lepidodendrales i da se ne mogu definitivno porediti sa recentnim biljkama. Nasuprot tome, postoje izvesne analogne morfološke odlike osnovnih delova lista, pre svega lisne ploče i ligule Lepidodendrales i nekih recentnih biljaka.

Na poprečnom preseku lisna ploča Lepidodendrales slična je lisnoj ploči nekih vrsta roda *Pinus* iz grupe Diploxylon, odnosno vrstama iz grupe Haploxylon. Donekle se i ligula Lepidodendrales može porediti sa ligulom kod familije Poaceae, pre svega u pogledu sličnog položaja - u pazuhu lista, tj na prelazu lisne sare u lisnu ploču.

Rizomorfni ili korenski sistem Lepidodendrales označen kao stigmarija (rod *Stigmaria*) može se uporediti sa korenovima nekih drvenastih recentnih biljaka sa vlažnih i močvarnih staništa. Naime, može se pretpostaviti da su bočni korenski izdanci stigmarija imali aeracionu ulogu slično pneumatoforama na korenovima današnjih vrsta iz rodova *Taxodium*, *Nyssa*, ili mangrova vegetacija (*Rhizophora* spp.). Na osnovu velikog broja fosilnih ostataka zaključeno je da su stigmarije bile površinski organi ili površinski deo korenskog sistema čiji se podzemni deo, poput drugih podzemnih biljnih organa, nije sačuvao u fosilnom obliku.

U doktorskoj disertaciji je obavljena i uporedna analiza paleotropskih šuma Lepidodendrales i odgovarajućih recentnih šumskih zajednica. Utvrđeno je da paleotropske šume najviše sličnosti pokazuju sa suptropskim močvarnim šumama u kojima dominira močvarni četinar *Taxodium* spp. Obe ove, vremenski veoma udaljene, zajednice odlikuje

slično močvarno stanište, kao i sličan nasumičan raspored i opšti izgled edifikatorskih vrsta, najveći deo fitomase se nalazi u stablu, dok je veličina krošnji zanemarljiva.

Paleotropske močvarne šume se mogu porediti i sa recentnim tropskim kišnim šumama, pre svega stoga što se obe zajednice razvijaju u uslovima vlažne tropske klime. Međutim, mora se uzeti u obzir da struktura recentnih tropskih šuma daleko složenija zahvaljujući raznovrsnim životnim formama koje su razvile različite vrste cvetnica.

Diskutovana je i izvesna analogija paleotropskih šuma Lepidodendrales i borealnih četinarskih šuma - tajgi, koja se ogleda u maloj taksonomskoj raznovrsnosti i malom broju edifikatorskih vrsta.

U disertaciji su po prvi put iscrpno komentarisana dosadašnja istraživanja Lepidodendrales na Balkanskom poluostrvu. Na osnovu dostupnih podataka florističkih spiskova i paleofitocenoloških podataka većeg broja različitih paleotropskih zajednica Lepidodendrales na području zapadnog i centralnog Balkana, na teritoriji današnjih država Slovenije, Bosne i Hercegovine i Srbije, uradjena je rekonstrukcija mogućeg/pretpostavljenog staništa odgovarajućih paleofitocenoza.

**Ključne reči:** *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Sigillaria*, *Diaphorodendron*, *Synchyidendron*, karbon, ugalj, paleobotanika, paleoekvator

Naučna oblast: Paleobotanika

Uža naučna oblast: Karbonska makroflora

UDK 581.5:582.382.4(043.3)

**PALEOECOLOGY OF CARBONIFEROUS ARBOREOUS LYCOPSIDS FROM  
ORDER *LEPIDODENDRALES* WITH SPECIAL CONSIDERATION OF REGION OF  
BALKAN PENINSULA**

ABSTRACT

During the Carboniferous period, 320-306 million years ago, swamp forests with tree-like lycopsids named *Lepidodendrales* as edificatory species have developed in the region of tropical belt (paleoequator). The lycopsids belong to the general division of Lycopodiophyta, representing one of the oldest plant groups, and their evolution continues to this day. The oldest lycopsids have appeared about 400 million years ago and their representatives from genera *Asteroxylon*, *Drepanophycus* and *Baragwanathia* belong to the group of first land plants. Lycopodiophyta were also the first land plants to form the phanerophyte life form (genera *Cyclostigma* and *Archaeosigillaria* in Upper Devonian, 370 million years ago). During the Carboniferous period, the arboreous lycopsids have reached their maximal development. At that time there were large areas of paleotropical belt covered in swamp forests, where the edificatory species were Lycopodiophyta over 40 m tall. The Carboniferous arboreous lycopsids belonged to order *Lepidodendrales* and genera *Lepidodendron*, *Synchysidendron*, *Diaphorodendron*, *Lepidophloios* and *Sigillaria*. By the end of Carboniferous (about 300 million years ago) all the arboreous lycopsids became extinct, and according to present knowledge the tree-like life forms never appeared again in this group. Today the representatives of Lycopodiophyta are a marginal group of plants, with a minor role and importance in various vegetation lists. Their representatives (*Lycopodium*, *Selaginella*, *Isoetes* etc.) have almost no morphological similarities with the arboreous lycopsids of order *Lepidodendrales*.

The comparative analysis of *Lepidodendrales* and the recent dendroflora was mostly based on principles of actualism and rules of plant fossilization. The actualistic methods were applied as some basic similarities were noted in development of vegetation in Upper Carboniferous and Neogene/Quaternary. It is particularly important to mention certain factors/events that led to formation and differentiation of different vegetation belts. They include appearance of Carboniferous and Pleistocene Ice Ages, appearance of intensive

orogeny (Hercynian/Variscan and Alpine), formation of similar wetland habitats, presence of a tropical vegetation belt, as well as the fact that Carboniferous and Neogene swamp forests have both left behind prominent large amounts of coal.

The paleotropical forests dominated by tree-like lycopsids of order Lepidodendrales are representative of particularly important forest vegetation, well-documented by fossils. Its complex ecological importance may be summed in a following way:

1. Unsustainable energetic resources of enormous amounts of Carboniferous coal, mostly originating from stems of Lepidodendrales.
2. Morpho-anatomic characteristics convergent with those of phylogenetically distant land (vascular) seed plants (tree-like habit, branching types, seed-like structures, appearance of monocarpy). This indicates that many of the plant characteristics and life forms (in this case phanerophytes) have appeared independently several times in phylogenetically distant evolutionary lines.
3. The accelerated development of land animals took place only after the formation and development of lush paleotropical forests and appearance of favorable forest microclimates, suitable habitats and almost infinite sources of food.

In order to explain development and dynamics of these forests, paleoecological characteristics of certain edificatory genera were analyzed. The reference genera were chosen by number of fossil and literature data and by being previously determined as morphotypes, for example *Lepidodendron*, *Synchysidendron*, *Diaphorodendron*, *Lepidophloios* and *Sigillaria*. These genera were compared with structural characteristics of recent representatives of dendroflora, primarily trees and woody seed plants, regarding the general habit, type of branching, height of habit/stem and characteristics of root system. Appearance and role of similar or different morpho-anatomical characteristics in studied fossil Lepidodendrales and referenced representatives of recent dendroflora were used to determine numerous convergent structural characteristics explaining the paleoecological character and importance of extinct Lepidodendrales.

During the analysis of general habit and height of trees, it was determined that the monocarpous species, particularly the genus *Lepidodendron*, could reach over 40 m in height (that is the greatest determined height of this genus so far), indicating that certain

representatives of Lepidodendrales could reach the height of recent conifers and were taller than many present-day arboreous flowering plants.

Analogous heteroblastic and monocarpous characteristics of vegetative and reproductive adult stages were recorded in representatives of ancient genera *Lepidodendron*, *Synchysidendron* and *Lepidophloios* and in recent monocarpous species from families Agavaceae, Bromelidaceae and Asteraceae. The monocarpous Lepidodendrales are showing certain similarities with some giant rosette-bearing (herbaceous) monocarpous plants of genus *Agave*, which have a pronounced heteroblastic change in habitus during the reproductive stage. As monocarpous representatives of Lepidodendrales remain in the habitat after the reproductive phase, they may also be compared with arboreous monocarpous species of genus *Tachigali*, which lack the heteroblastic changes but also remain in the habitat for some time after the reproductive phase, providing shelter for young individuals of its species with its stem. Also noted was similarity of heteroblastic changes during the shift from the vegetative to the reproductive stage in Lepidodendrales and shift from the juvenile to the adult stage in recent polycarpous species of genus *Pseudopanax*.

The comparative analyses based on structure and role of leaves and leaf cushions led to conclusion that leaves of Lepidodendrales, periodically excised while leaving leaf bases (cushions) on the stem, are a unique characteristic of order Lepidodendrales and may not be definitively compared with recent plants. On the other hand, there are certain analogous morphological characteristics of main flower parts, primarily the leaf plate and ligula in Lepidodendrales and certain recent plants.

The transversal cut of leaf plate of Lepidodendrales is similar to that of certain species of *Pinus* from *Diploxylon* group or species from *Haploxylon* group. The ligula of Lepidodendrales may be compared to some extent to ligula in family Poaceae, primarily due to the similar position – between the leaf and the stem, at the transition between the leaf sheath and blade.

The rhizomorph or root system of Lepidodendrales named stigmaria (genus *Stigmaria*) may be compared with roots of certain recent woody plants from wetland and marsh habitats. It may be assumed that the lateral root shoots of stigmaria had a role in aeration, similar to pneumatophores in roots of present-day species from genera *Taxodium*, *Nyssa*, or mangrove vegetation (*Rhizophora* spp.). In relation to the large number of fossil remains it was concluded that stigmaria were aerial organs or aerial parts of root system, while the

underground part, like many other underground plant organs, was not preserved in fossil form.

The Ph.D. thesis also includes a comparative analysis of paleotropical forests of Lepidodendrales and corresponding recent forest associations. It was determined that the paleotropical forests show most similarities with the subtropical swamp forests dominated by swamp conifer *Taxodium* spp. Both these associations, although very distant from each other in time, are characterized by similar swamp soil and similar random distribution and general habitus of edificatory species – the greatest part of phytomass is situated in the bole while the canopy size is negligible.

The paleotropical swamp forests may also be compared to the recent tropical rainforests, as both associations develop in conditions of humid tropical climate. However, it must be considered that the structure of recent tropical forest is far more complex due to diverse life forms developed by various species of flowering plants.

Also discussed was certain analogy between the paleotropical forests of Lepidodendrales and boreal conifer forest (taiga), expressed in low taxonomic diversity and a small number of edificatory species.

This dissertation is the first paper with detailed analysis of all studies on Lepidodendrales performed at Balkan Peninsula. The available data in floristic lists and paleophytocoenological data on a larger number of different paleotropical associations of Lepidodendrales in western and central parts of Balkans (the territories of present-day Slovenia, Bosnia-Herzegovina and Serbia) were used for reconstruction of possible/assumed habitat of appropriate paleophytocoenoses.

**Key words:** *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Sigillaria*, *Diaphorodendron*, *Synchyidendron*, Carboniferous, coal, paleobotany, paleoequator

Science field: Paleobotany

Field of scientific specialization: Macroflora of Carboniferous period

UDK 581.5:582.382.4(043.3)

## SADRŽAJ

UVOD.....	1
MATERIJAL I METODE .....	6
REZULTATI I DISKUSIJA .....	10
OPŠTI OSVRT NA POZNAVANJE PALEOFLORE I PALEOEKOLOŠKIH USLOVA SREDINE .....	11
OPŠTE KARAKTERISTIKE FOSILNIH NALAZA .....	12
PALEOBOTANIČKA NOMENKLATURA OBJAŠNJENJE POJMOVA MORFOGENUS, MORFOTIP I ORGAN-VRSTA .....	14
PALEOEKOLOŠKI USLOVI I OSNOVNE ODLIKE ŠUMSKE VEGETACIJE U KOJOJ DOMINIRAJU LEPIDODENDRALES.....	16
O nemogućnosti sinhronizacije određenih geoloških perioda i velikih vegetacijskih promena .....	16
KOMPARATIVNI PREGLED SLIČNIH ABIOTIČKIH USLOVA I GEOMORFOLIŠKIH PROCESA KOJI SU SE DEŠAVALI TOKOM KARBONA I NEOGENA/KVARTARA .....	18
Ledena doba.....	18
Raspored kopnenih masa i orogeneze u gornjem karbonu .....	21
Vreme i uslovi postojanja šuma <i>Lepidodendrales</i> .....	23
Ugalj kao osnovni dokaz postojanja šumskih močvarnih vegetacija .....	25
PROBLEMATIKA REKONSTRUKCIJE HABITUSA I ANALIZA MORFO-ANATOMSKIH OSOBINA LEPIDODENDRALES .....	27
RED LEPIDODENDRALES .....	30
MORFO-ANATOMSKI OPIS ODABRANIH RODOVA .....	31
Rod <i>Lepidodendron</i> Sternberg 1820 .....	31
Rod <i>Sigillaria</i> Brogniart 1822 .....	33
Rod <i>Lepidophloios</i> Sternber 1825 .....	35
Rod <i>Diaphorodendron</i> DiMichele 1985 .....	36
Rod <i>Synchysidendron</i> DiMichele & Bateman 1992 .....	37
POREDJENJE OPISANIH PREDSTAVNIKA LEPIDODENDRALES SA PREDSTAVNICIMA RECENTNE DENDROFLORE .....	42
EKOMORFOLOŠKE ODLIKE STABLA .....	42
Visina stabla <i>Lepidodendrales</i> .....	42
Opšti izgled stabla – habitus .....	46
MONOKARPIJA I HETEROBLASTIJA .....	50
VEGETATIVNI MIKROFILNI LISTOVI.....	52
Lamina .....	55



Ligula .....	56
Polimorfizam listova .....	57
Opadanje listova .....	59
Lisni jastučići .....	60
RIZOMORFNI ORGAN – <i>STIGMARIA</i> Brongniart 1822 .....	60
SPECIFIČNE ODLIKE POJEDINIH RODOVA .....	65
POREDJENJE SA RECENTNIM BIOMIMA .....	68
SLIČNOSTI I RAZLIKE SA KIŠNIM TROPSKIM ŠUMAMA .....	68
MOČVARNE ŠUME U KOJIMA DOMINIRA ROD <i>TAXODIUM</i> .....	71
SLIČNOSTI I RAZLIKE SA TAJGAMA .....	74
PRISUSTVO LEPIDODENDRALES NA PODRUČJU BALKANA .....	76
PRIKAZ REKONSTRUKCIJA POJEDINIH PALEOTROPSKIH ZAJEDNICA LEPIDODENDRALES SA PODRUČJA BALKANSKOG POLUOSTRVA .....	78
Močvarna šuma <i>Lepidodendrales</i> i <i>Calamites</i> .....	78
Polidominantna močvarna šuma .....	80
Polidominantna šuma sa visokim procentom fosilizovanih pteridospermi i kalamita .....	81
Zajednica <i>Lepidodendrales</i> , bez tipičnih pteridospermi.....	84
Zajednica <i>Sigillaria</i> i pteridospermi .....	86
Polidominantna močvarna zajednica, bez <i>Pecopteris</i> .....	88
Polidominantna zajednica semenih paprati i reliktnih <i>Sigillaria</i> .....	91
ZAKLJUČAK .....	96
Prisustvo <i>Lepidodendrales</i> na Balkanskom poluostrvu .....	103
LITERATURA.....	106
PRILOZI.....	119
Prilog 1 .....	120
Prilog 2 .....	121

# UVOD



Jedan od najpoznatijih prikaza paleotropske karbonske šume. Autor: Zdenek Burian 1956.

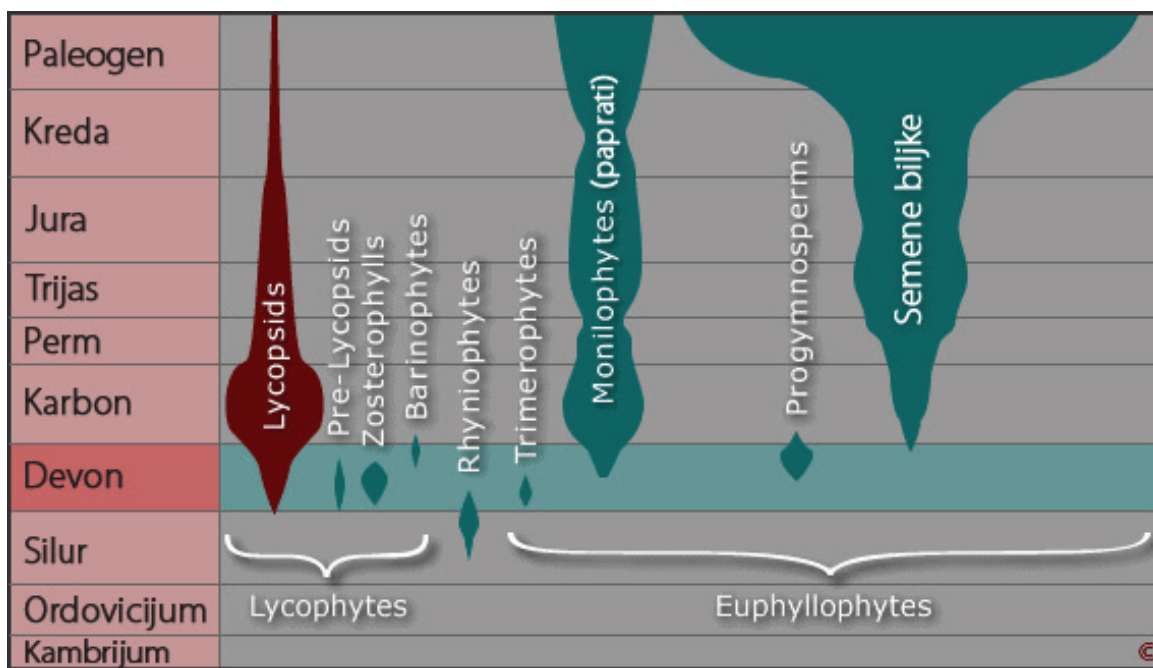
Tokom celokupne istorije razvoja kopnenih biljaka, započete u siluru, pre oko 420 miliona godina, javljao se veliki broj različitih biljnih grupa koje su, svaka na svoj način, dominirale određenim, kraćim ili dužim, geološkim periodima (Sl. 1). U devonu to su bile Rhyniophyta, Zosterophylophyta i Trimerophyta biljke koje nemaju danas bližih srodnika. U karbonu dominirale su prvo drvenaste prečice Lepidodendrales, a nakon njih semene paprati Pteridospermatophyta. U permu, trijasu i juri dominirale su drvenaste paprati (Marattiales) i brojne golosemenice (Bennettiales, Cycadales, Ginkgoales i Coniferales), od kojih sve izuzev benetita (Bennettiales) imaju manje ili više srodnika i u recentnoj flori. Najzad, od krede pa do današnjih dana javljaju se i razvijaju cvetnice (Magnoliophyta). Tokom ovih, ponekad bržih, a ponekad sporijih smena različitih grupa biljaka posebno mesto zauzimaju karbonske močvarne šume u kojima su glavni edifikatori bile drvenaste prečice iz razdela Lycopodiophyta i reda Lepidodendrales. Ove biljke, koje su danas poznate jedino iz fosilnih nalaza, bile su, graditelji ogromnih šumskih zajednica na području paleoekvatora. Najviše fosilnih podataka potiče sa područja tadašnje Evroamerike, gde su tropske šume Lepidodendrales postojale oko 10 miliona godina (tokom namira i vestfala od pre 316 do pre 306 miliona godina). Kontinent Evroamerika nalazio se na paleoekvatoru u bio je pod uticajem tropske klime (Wagner 2003, Cleal et al. 2007). U njegov sastav ulazili su veliki delovi današnje Severne Amerike, Evrope, Male Azije.

Tokom namira i vestfala (gornji karbon) velika područja paleotropske Evroamerike bila su prekrivena šumskim močvarnim zajednicama u kojima su dominirale drvolike prečice iz reda Lepidodendrales: *Lepidodendron*, *Synchisyndron*, *Diaphorodendron*, *Sigillaria*, *Lepidophloios*, *Paralicopodites* kao i nedovoljno proučeni rodovi *Ulodendron*, *Helonia*, *Bothrodendron*, *Sublepidophloios*. Pored Lepidodendrales kao dominantnog taksona močvarnih predela, javljale su se i brojne druge grupe biljaka koje su činile prateću vegetaciju: drvolike paprati (prvenstveno red Marattiales), semene paprati (Pteridospermatophyta), pra-četinari kordaiti (Cordaites), semene paprati (Pteridospermatophyta) i kalamiti (Equisetophyta). Dominacija Lepidodendrales u kopnenim sistemima paleotropikuma<sup>1</sup> počinje krajem namira (pre oko 316 miliona godina) (DiMichele et al. 2001, Cleal et al. 2007, Hilton & Cleal 2007) i poklapa se sa zahladjenjem na južnoj hemisferi i nastupanjem Karbonskog ili Karu ledenog doba, a njihovo gotovo potpuno izumiranje u Evroamerici (pre oko 300 miliona godina) poklapa se sa postepenim

---

<sup>1</sup> treba napomenuti da se kao i uvek pri razmatranju fosilne flore radi u najvećem broju slučajeva o staništima niskih nadmorskih visina

otopljavanjem i nastupanjem interglacijacije sredinom stefana. Tokom svoje egzistencije Lepidodendrales su za sobom ostavile na desetine hiljada makro-fosila i možemo reći da nijedna druga grupa biljaka nije tako obilno dokumentovala svoje postojanje kao karbonske Lepidodendrales.



Sl.1. Prikaz razvoja glavnih biljnih razdela tokom geološke istorije postojanja kopnenih biljaka. (Modifikovano iz Murphy 2005)

Kao dokazi njihovog postojanja ostali su fosili stabala, kore, listova, „korenova“, grana i reproduktivnih organa. Takodje ogromne količine kamenog uglja iz ovog perioda najvećim delom potiču od kore stabala drvenastih prečica (Pantić & Nikolić 1973). Medjutim uprkos ovom obilju informacija i velikom broju fosilizovanih delova, o ovim biljkama se do sada veoma malo zna. Njihova ekologija, funkcija određenih vegetativnih organa (kao što su lisni jastučići i stigmarije), kao i razlozi zašto su tako naglo izumrle i dalje nisu u potpunosti objašnjeni. Ova disproporcija između mnogo fosilnih podataka, a malo saznanja o načinu života uslovljena je činjenicom da su svi predstavnici reda Lepidodendrales izumrli ne ostavivši bliske srodnike sa kojima bi se mogli porediti. Danas prisutne vrste prečica (razdeo Lycopodiophyta) iz reda Isoetales i Lycopodiales su male zeljaste biljke i njihova uloga u recentnoj vegetaciji je marginalna. Za razliku od njih predstavnici Lepidodendrales bili su drvenaste vrste, edifikatori šumskih močvarnih zajednica a njihova stabla su dostizala preko 40 m visine (rod *Lepidodendron*).

Medjutim, možda pravo objašnjenje za nepoznavanje ovih biljaka leži u mišljenju mnogih autora da one predstavljaju paralelnu granu evolucije, sestrinsku grupu, u odnosu na ostale kopnene vaskularne biljke. Stoga je relativno teško objasniti funkcionalnost i paleoekološku prilagodjenost pojedinih biljnih organa Lepidodendrales, a pre svega mikrofilnih listova, lisnih jastučića i stigmarija.

Ipak opšte i osnovne ekološke odlike ovih biljaka leže u činjenici da su svi rodovi u okviru Lepidodendrales krupne fanerofite koje su dominirale paleotropskom vegetacijom gornjeg karbona (namir, vestfal i delom stefan). Od svih primitivnih grupa biljaka jedino su Lepidodendrales razvile desetine metara visoku morfološku strukturu veoma sličnu drvolikom habitusu semenih biljaka. Činjenica je da drvo, kao životna forma, veoma dobro odslikava eko-klimatske uslove staništa i u velikoj meri uslovljava mikroklimatske faktore pod kojima se razvija prateća vegetacija.

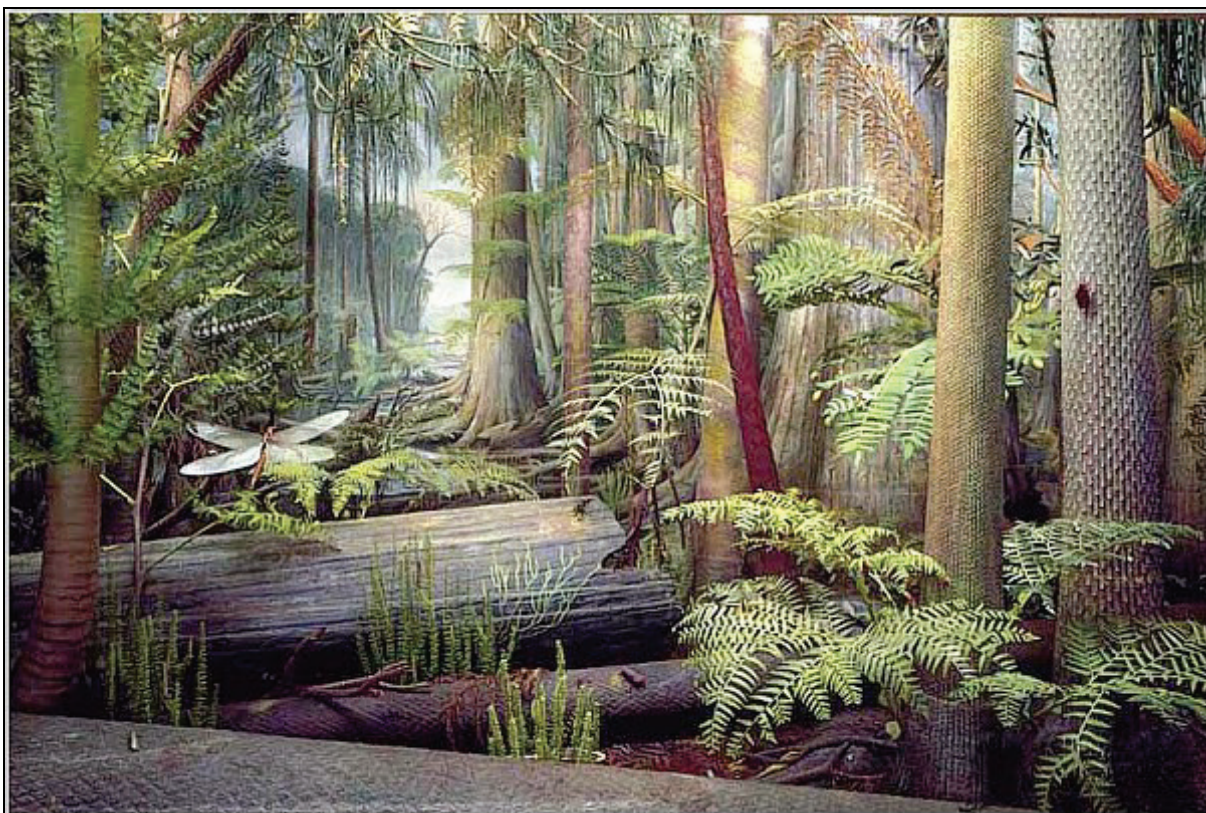
Morfologija habitusa, nezavisno od taksonomije i filogenije biljaka, ukazuje na određene uticaje staništa kojima se ta vrsta prilagođava. Ova pojava je poznata pod nazivom ekološka (morfološka) konvergencija i obično se kao primer za nju navode sukulentna stabla afričkih pustinjskih mlečika i američkih kaktusa. Međutim, u različitim geološkim periodima, kod evolucijski različitih grupa biljaka, javljaju se analogne makromorfološke strukture. Stoga bi se pojava drvolikog stabla kod Lepidodendrales mogla okarakteristai kao konvergentna adaptivna forma u odnosu na drvenaste biljke koje pripadaju složenijoj, odnosno savremnijoj organizaciji vrsta u okviru reda Gimnospermae i/ili Angiospermae, posebno onih koje danas rastu u sličnim močvarnim uslovima staništa kao karbonski predstavnici drvolikih prečica.

Krajem 20. veka je, zahvaljujući fosilnim nalazima iz „ugljenih lopti“ i kutikularnoj analizi, učinjen veliki napredak u razumevanju morfo-anatomije i taksonomije Lepidodendrales (Thomas, 1967a, 1970, DiMichele 1983, DiMichele 1985, Bateman & DiMichele 1991, DiMichele & Bateman 1992, ). S druge strane, u savremenim istraživanjima donekle je zanemarena vrednost fosilnih ostataka u vidu otisaka, uglavnom zato što se na osnovu njih teško može utvrditi da li nadjeni fosilni delovi biljaka pripadaju istoj ili različitim jedinkama. Ipak koliko su otisci nepovoljni za anatomsku, pa i taksonomska istraživanja toliko su povoljni i potrebni za morfološka, jer najbolje prikazuju makromorfologiju vegetativnih organa. Medjutim spoljna morfologija izumrle biljke dobija svoje ekološko značenje tek kada se poredi sa recentnom biljkom slične fiziognomije. Jer se u slučaju recentnih biljaka lako može utvrditi koji su eko-klimatski faktori i zašto favorizovali baš takvu morfološku adaptaciju, a ne neku drugu. Shodno tome, osnovni cilj ovog rada je

poređenje morfoloških sličnosti između pojedinih vegetativnih organa/adaptivnih osobina *Lepidodendrales* sa sličnim organima koji su se razvili kod recentnih biljaka. Pored toga u radu je zastupljena i komparacija između recentnih i karbonskih, paleotropskih bioma, kao i abiotičkih faktora karakterističnih za ove paleoekosisteme (klimatski uslovi, odnos glacijacija/interglacijacija, pojava orogeneza, uticaj rasporeda kopna i mora, itd.). Samo analizom i sintezom navedenih podataka može se dobiti odgovor o mogućim paleoekološkim osobinama koje su karakterisale predstavnike *Lepidodendrales* i omogućile njihov razvoj i opstanak tokom gornjeg karbona.



## *MATERIJAL I METODE*



Prikaz paleotropske karbonske šume – diorama. Chicago Field museum.

Poredjenja *Lepidodendrales* sa recentnim biljkama uglavnom su bazirana na sličnosti u gradnji i organizaciji ukupnog habitusa kod današnjih drvenatih biljaka koje pripadaju životnoj formi fanerofita. Međutim, u skladu sa očiglednim ili mogućim sličnostima dati su i primeri drugih savremenih morfoloških oblika, odnosno postojećih ekomorfi. Komparacija sa recentnim biljkama vršena je na osnovu morfogenusa o kojima postoji najviše podataka: *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Diaphorodendron*, *Synchysidendron* i *Lepidophloios*. Ekomorfološke karakteristike utvrđivane su na osnovu spoljašnje gradje vegetativnih organa kao što su opšti izgled habitusa, grananje, oblik i veličina listova i lisnih jastučića i oblik stigmarija. Osnovni kriterijum za odabir pojedinih morfotipova bila je njihova precizna analiza i veliki broj podataka u naučnoj literaturi. U tom cilju korišćene su sledeće rekonstrukcije: ***Lepidodendron***– Eggert (1961, p. 79, text-fig. 76), Bateman et al. (1992, p.502, fig. 1, *L. hickii*); ***Synchysidendron*** Phillips & DiMichele (1992, p.575, fig. 5. cf. *Diaphorodendron dicentricum*), DiMichele & Bateman (1992, p. 612, fig. 14, *S. dicentricum*), Bateman et al. (1992, p.502, fig. 1, *S. dicentricum*), DiMichele & Phillips (1985, p. 8., fig. 2, cf. *Lepidodendron dicentricum*); ***Diaphorodendron*** - Phillips & DiMichele (1992, p.575, fig. 5. *D. scleroticum*), DiMichele & Bateman (1992, p. 612, fig. 14, *D. scleroticum*), Bateman et al. (1992, p.502, fig. 1, *D. scleroticum*, *D. phillipsi*), DiMichele & Phillips (1985, p. 8., fig. 2, cf. *Lepidodendron scleroticum*); ***Lepidophloios*** - Bateman et al. (1992, p.502, fig. 1, *L. hallii*), DiMichele & Phillips (1985, p. 8., fig. 2, *L. hallii*); ***Sigillaria*** - Bateman et al. (1992, p.502, fig. 1, *S. aproximata*), Wang et al. (2009, p 489, fig. 6 *Sigillaria* cf. *S. ichtyolepis*).

Za ovakav tip paleoekološke analize pregledan je veliki broj fosilnog materijala, posebno veliki broj otisaka vegetativnih delova, koji ukazuju na odlike biljnog materijala prvenstveno na čvrstinu ili elastičnost pojedinih organa, njihovu međusobnu povezanost, način pričvršćivanja listova i njihov mogući položaj u odnosu na uslove sredine (insolaciju, hidrauliku). Pored toga proučavan je raspored krupnih i sitnih listova, položaj grana, afinitet stigmarije za pozemni ili nadzemni način života, orijentacija lisnih jastučića, itd.

Za potrebe ove doktorske disertacije pregledano je oko 2000 primeraka fosilnog materijala iz sledećih zbirki: Prirodnački muzej u Beču (Naturhistorische Museum in Wien) paleokarbonske zbirke Floz Felix 1933; Rosnice (stefan C); Karwin/Karvina namir B – vestfal A; Radnice (Bohemia) vestfal C; Kapland, Južna Afrika, karbon; severna Amerika, karbon; Špicbergen, karbon; Bergen Eilanda 1863, materijal donest sa polarne ekspedicije; Svodje (Bugarska); Engleska (više lokaliteta); Drezden (Nemačka). Karlov univerzitet u Pragu (Univerzita Karlova v Praze) zbirke sa lokaliteta Radnica i Kladno. Prirodnački muzej u



Otanu, Francuska (Muséum d'histoire naturelle d'Autun) : Montceau i Sotty kolekcije (Sotty I i Sotty II), Prirodnjački muzej u Parizu ( Muséum national d'Histoire naturelle): Kompletna Broniarova (Brogniart) kolekcija publikovanih i ne publikovanih primeraka, Prirodnjački muzej u Beogradu: oblasti na južnom obodu Crnog Mora: Alcagazi formacija namir; Kozlu rudnik vestfal A; Armutcunk namir; Mlava-Pek (Srbija) stefanijen. Geološki muzej (The Geology Museum, Department of Geography & Geology, University of the West Indies) Kingston, Jamajka: kolekcija Mason Creek (SAD), Natural history museum (London, UK).

Poredjenja sa recentnim biljkama vršena su na osnovu pregleda herbarskog materijala i biljaka u sledećim institucijama: Prirodnjački muzej u Beogradu (Komparativni herbar dendroflora), Botanička Bašta „Jevremovac“ u Beogradu (BEOU), Botanical garden „Hope Garden“ Kingston, Jamajka, Kraljevska botanička bašta (Real Jardin Botanico) u Madridu, Botanička bašta pri institutu Pesquisas ( Instituto de Pesquisas Jardim Botanico) Rio de Ženeiro, Brazil; Botanička bašta Univerziteta u Bonu ( Botanischen Gärten der Universität Bonn), Nemačka; Botanička bašta (Jardin des Plantes), Pariz, Francuska; Botanička bašta u Tel Avivu (Botanic Garden of Tel Aviv University Ramat Aviv), Izrael.

Pored ovakvog prikupljanja podataka, obavljena su i lična terenska posmatranja i uzimanja herbarskih uzoraka iz različitim šumskih zajednica, pre svega onih koje su najvažnije za tematiku u ovom radu, kao što su: polidominantne kišne tropske šume Brazila; polidominantna tropska planinska vegetacija na Andima u Peruu; monodominantne zajednice *Notofagus*, u okrugu Bariloće u Argentini; polidominantne zajednice *Araucaria* sa adventivnim *Picea*, *Sequoia* i *Sequoiadendron* (Bariloće, Argentina); planinske tropske zajednice sa adventivnim *Pinus* (Blue mountains, Jamajka); polidominantne kišne tropske šume na Trinidadu, borealne šume *Picea* (Švedska), mediteranske šumske zajednice sa dominacijom adventivnog *Eucalyptus* u Čileu i monodominantne šume *Araucaria* u pokrajini Araukana (Čile).

Pri upoređivanju opšteg izgleda Lepidodendrales i recentnih primeraka dendroflora razmatrana je celokupna spoljašnja morfološka sličnost. U obzir su uzeta stabla sa monopodijalnim ili simpodijalnim grananjem, kao i ona koja se uopšte ne granaju kao kod većine Arecaceae, jer je dihodomno grananje, koje je dominantno kod Lepidodendrales, retko prisutno kod savremenih drvenastih biljaka.

Prilikom poredjenja habitusa *Sigillaria*, nije razmatran tip negranatih *Sigillaria* (Wang et al. 2009) jer o njima ima malo konkretnih podataka potrebnih za ovakav tip istraživanja.

Komparacija poprečnih preseka listova zasnovana je na presecima Lepidodendrales koje je radio Graham (1935.)

Za određivanje visine stabala prihvaćena je Niklasova metoda (Niklas, 1994). Ova metoda se odnosi na izračunavanje visine stabala semenih biljaka uz poznavanje dijametra stabla na visini ljudskih grudi što je označeno kao prsni prečnik ili DBH (diameter at breast height). Treba napomenuti da se u slučaju reda Lepidodendrales na ovaj način može dobiti samo približna (moguća) visina stabla.

Stigmarije – rizomorfni organi Lepidodendrales, nalaze se na samoj površini zemljišta, delom u zemljištu a delom u vazdušnoj sredini. Zbog velikih razlika između ovakvog rizomorfnog organa Lepidodendrales i korena recentnih drvenastih biljaka, stigmarije su samo uopšteno poredjene sa korenovima današnjih biljaka. Valja napomenuti da iako stigmarijama najbolje odgovara naziv „rizomorfni organ“ (Bateman et al. 1992; DiMichele & Bateman 1996) u ovom radu se koristi često i uopšteno naziv „koren“ da bi se uprostila analogija sa funkcionalno sličnim organima recentnih biljaka

## **REZULTATI I DISKUSIJA**



Jedan od retkih prikaza paleotropske šume u kome su date savremene rekonstrukcije karbonskih biljaka. (Evolution SCHL press, adaptirano iz DiMichele, 2001)

## OPŠTI OSVRT NA POZNAVANJE PALEOFLORE I PALEOEKOLOŠKIH USLOVA SREDINE

Na osnovu fosilnih podataka, kao i rezultata kompleksnih istraživanja biljnog sveta ranih geoloških perioda, moguće je utvrditi jedan širi okvir ekoloških karakteristika u kojima su živele ispitavne biljke (u ovom slučaju red *Lepidodendrales*). Tačnije rečeno na osnovu fosila i njihove distribucije i brojnosti može se pretpostaviti u kakvoj klimi su ispitivane biljke opstajale, gde su bile rasprostranjene i u koliko dugom vremenskom periodu su postojale. Medjutim da bi se dobile informacije u nekim lokalnim karakteristikama zajednice kao što je su na primer spratovnost, insolacija, humiditet, interakcije između rodova kao i raspored u okviru zajednice neophodno je primeniti aktuelistički metod i morfoanatomske karakteristike fosilnih biljaka uporediti sa nečim što je danas prisutno i poznato. U ovom slučaju to je analogija fosilnih biljaka karbona iz paleotropskog pojasa i recentne flore koja živi u sličnim ekološkim uslovima. Aktuelistički princip pokazuje najbolje rezultate upravo kada se vrši poredjenje dve flore koje žive u sličnim ekološkim uslovima i koje su taksonomski slične, bar na nivou klase. Na primer odlični rezultati se dobijaju kada se porede pliocenska i recentna flora sa područja Amerike, Evrope ili Kine. Ili miocenska flora centralne Evrope sa primarnom mediteranskom recentnom vegetacijom. Međutim, poređenje biljnog sveta karbonskog perioda sa današnjom florom uvek će nailaziti na velike teškoće, pre svega zbog činjenice da je najveći broj biljnih vrsta izumro ili su se do danas očuvale sasvim drugačije životne forme istih evolutivnih linija koje su postojale u dalekoj prošlosti. Ipak, postoje određene analogije kako između paleoflore gornjeg karbona i recentne flore, tako i između određenih događaja koji su se odvijali tokom karbona i neogena/kvartara. Naime, u oba vremenska perioda je postojalo ledeno doba, koje je dovelo do formiranja izraženih klimatskih pojaseva (tropski, subtropski, umereni, itd.) i formiranja odgovarajućih vegetacija (tropske, subtropske, umereno-kontinentalne, itd.). U paleobotanici ovakav klimazonalni raspored vegetacija uveliko olakšava praćenje migracija biljaka od polova ka ekvatoru i obrnuto (Wagner 2003). Vegetacijske promene su odličan indikator eventualnih klimatskih promena nekog područja. Što je veća diferencijacija klimatskih pojaseva, veća je i diferencijacija vegetacije i samim tim je olakšana rekonstrukcija zonalnih vegetacija. Ovo je osnovni razlog zašto se mnogo više zna o vegetaciji gornjeg karbona nego o mezozojskoj vegetaciji, koja nam je vremenski bliža. Nedovoljno dobro poznavanje zonalnog rasporeda mezozojske vegetacije treba tražiti prvenstveno u činjenici da od sredine perma i kroz ceo mezozoik (trijas, jura, kreda) nije zabeležena pojava ledenog doba, što je doprinelo da tropski

i subtropski klimatski pojasevi budu mnogo širi nego što je to bio slučaj tokom gornjeg karbona, pa se migracije biljaka i smene pojedinih evolutivnih linija ne mogu pravilno pratiti (Wagner 2003).

#### OPŠTE KARAKTERISTIKE FOSILNIH NALAZA

Fosilizacija biljaka je proces tokom koga, zahvaljujući nizu različitih uticaja (tip sedimenta, pritisak, temperatura, itd) dolazi do očuvanja nekog biljnog organa ili njegovog morfološkog oblika. Bez fosilnih ostataka je jednostavno nezamislivo vršiti bilo kakva ispitivanja izumrlih biljaka.

Ukupno znanje o biljkama koje su živele u bližoj ili daljoj geološkoj prošlosti bazira se na informacijama koje pružaju fosilizovani delovi biljaka. Prilikom procesa fosilizacije ne može se očuvati cela jedinka, već samo njeni pojedini delovi i to oni koji najlakše dospevaju u depozicionu sredinu. U većini slučajeva depoziciona sredina je neka stajaća voda, jezero, bara ili močvara. Deo biljke, da bi bio fosilizovan, mora pasti na dno depozicione sredine gde biva zatrpan muljem. U takvim uslovima, anaerobne sredine i velikog pritiska vodenog stuba, počinje proces fosilizacije. Zbog toga što se fosilizuju samo oni delovi koji su dospeli u depozicionu sredinu, fosilizacija je, u suštini, veoma selektivan proces. Skoro po pravilu se neki biljni delovi (pre svega listovi) sačuvaju u velikom broju, dok se drugi (na primer cvetovi) gotovo nikada ne fosilizuju. Takodje veliki i teški listovi (kao kod palmi) koji ne mogu lako da dopru do depozicione sredine jer je za njihov transport potrebna velika kinetička energija (vetar, vodena bujica, itd.) fosilizovani su u mnogo manjem procentu nego, na primer, listovi listopadnog drveća, bukve ili jasena, ili listići drugog reda složenih listova (npr. akacije ili bagrema) koji se mogu u masi deponovati u depozicionu sredinu. Zbog toga u većini slučajeva fosilni nalazi jedne tafocenoze ne daju realnu sliku o zastupljenosti i brojnosti pojedinih florističkih elemenata, ili taksona, bilo da se radi o autohtonoj ili alohtonoj paleoekološkoj zajednici.

Pri fosilizaciji biljaka nastaje nekoliko osnovnih oblika od kojih su najzastupljenije kompresije i impresije ili otisci. Kompresije sadrže kompresovanu organsku biomasu, obično ugljenisanu, dok impresija ili otisak predstavlja utisnuti trag (beleg) kompresovane mase u sedimentu, odnosno „negativ“ fosilizovanog dela biljke, pre svega lista. Obično se po pronalasku fosila ugljenisana organska masa (kompresija) raspada ostavljajući iza sebe samo otisak (impresiju). Ostali slabije zastupljeni vidovi fosilizacije biljaka su petrifikacija – kada se organska masa zamenjuje mineralnom - na taj način se obično fosilizuju drvenasti delovi

biljke (stabla ili šišarke). Pomenuti tipovi fosilizacije, otisci i permineralizovana stabla, karakteristični su za najveći broj kopnenih biljaka i oni se javljaju tokom svih geoloških perioda, počevši od silura pa do pleistocena (Sl. 2). Medjutim tokom karbona, naročito tokom namira i vestfala javljaju se i neki drugi vidovi fosilizacije biljaka kao što su ugljene lopte, kalupi stabala kod kalamita ili otisci kore stabala drvenastih prečica. Ovakvi tipovi fosila karakteristični su samo za ovaj vremenski period.

Fosilizovani biljni materijal označen kao ugljene lopte (coal balls) veoma malo je poznat u domaćoj literaturi i praktično se prevod coal balls kao „ugljene lopte“ prvi put koristi u ovom radu. Ugljene lopte nisu od uglja, već se nalaze u karbonskim ugljenim slojevima zbog čega su tako i nazvane. Sastoje se uglavnom od karbonatnih jedinjenja magnezijuma i gvoždja, a njihov najveći deo čini permineralizovan biljni materijal. Da bi se sastav ugljenih lopti proučavao neophodno je napraviti mikroskopske preparate. U mnogim ugljenim loptama biljni delovi su fantastično očuvani sve do prepoznatljivih ćelijskih stuktura i praktično predstavljaju najbolji mogući izvor fosilnog materijala. Zahvaljujući ovom tipu fosilizacije ustanovljeno je preko 300 novih vrsta i 130 rodova različitih karbonskih biljaka. Ugljene lopte su poreklom vezane samo za period egzistencije tropskih šuma *Lepidodendrales* i najveći broj njih potiče iz perioda namir – vestfal sa područja nekadašnjeg paleotropkog pojasa (najbogatija nalazišta su u Severnoj Americi i zapadnoj Evropi). Biljni sadržaj ugljenih lopti može se proučavati i rendgenskim zračenjem. Postoje takodje i drugi vidovi ugljenih lopti iz istog perioda: u nekima potpuno odsustvuje organski materijal, dok se kod drugih uz delove biljaka javljaju i marinski organizmi (DiMichele & Phillips 1985). Geneza ugljenih lopti, koje mogu biti različitih veličina, još uvek nije zadovoljavajuće objašnjena, posebno što je utvrđeno da se neke od njih mogu formirati i učešćem morske vode.

Pored ugljenih lopti karakteristični tipovi fosilizacije su i kalupi kalamita, koji zapravo predstavljaju okamenjenu šupljinu stabla i otisak unutrašnjeg zida stabla. Na sličan način fosilizovala se i kora stabala drvolikih prečica.

Ako se uporede na desetine i stotine hijada biljnih fosila iz svi geoloških perioda u kojima su postojale kopnene biljke, zapaža se da su se uvek u najvećem broju i najbolje očuvali listovi. Daleko manje ima fosila stabala, dok fosilizovanih korenova gotovo da i nema. Ovo pravilo prioriteta prilikom fosilizacije važi za sve biljne klase osim za red *Lepidodendrales*. Nasuprot većini izumrlih biljaka kod kojih se najčešće fosilizuju listovi, kod *Lepidodendrales* su se u najvećem broju sačuvala stabla i rizomorfni organi ili “korenovi” (stigmarije). Listovi *Lepidodendrales* se mnogo redje fosilizuju, mada su imali sve „prednosti“ za uspešnu fosilizaciju: bili su mnogobrojni, mali, čvrsti, kompaktni i periodično

su otpadali. A takodje su gotovo svi predstavnici *Lepidodendrales*, s obzirom da su bili močvarne biljke, rasli u neposrednoj blizini depozicione sredine. Zbog čega se listovi *Lepidodendrales* nisu fosilizovali u mnogo većem broju i dalje je zagonetka i izazov za istraživače, zbog čega je pomenutom fenomenu i u ovom radu posvećena određena pažnja.

#### PALEOBOTANIČKA NOMENKLATURA

##### OBJAŠNENJE POJMOVA MORFOGENUS, MORFOTIP I ORGAN-VRSTA.

U paleobotanici se pored ICBN nomenklature (International Code of Botanical Nomenclature), koristi i specifična paleobotanička nomenklatura, koja nikada nije bila konkretizovana u svim detaljima (Hughes 1978; Brack-Hanes & Thomas, 1983, Chapman & Smellie 1992; Chaloner 2004; Taylor et al. 2009). Zbog toga se dešava da različiti autori koriste različite taksonomske pojmove da bi opisali fosilnu vrstu. Nije pogrešno reći da u paleobotaničkoj nomenklaturi i dalje postoji izvesna konfuzija, jer neki autori, posebno oni koji se bave skrivenosemenicama, često koriste Lineovu binominalnu nomenklaturu, dok drugi smatraju da, u paleobotanici, ovaj tip nomenklature treba odbaciti, i da, čak i za skrivenosemenice, treba primeniti specifičnu “veštačku” klasifikaciju baziranu na morfoanatomiji fosilnih organa (Spicer 1986). Celokupna zbrka u paleobotaničkoj klasifikaciji nastala je zbog činjenice da se kao fosilni ostaci nalaze samo pojedinačni biljni delovi, a ne cele biljke. U tom slučaju, ne može se sa sigurnošću znati da li dva različita fosilna organa pripadaju istoj vrsti ili ne. Ovo je najlakše objasniti na konkretnom primeru lepidodendrona: *Lepidodendron* je naziv za fosilizovano stablo lepidodendrona, dok je *Stigmaria* naziv za fosilizovani koren lepidodendrona. Ova dva organa istraživači su godinama nalazili zasebno na istim ili različitim lokalitetima. Tek kada je pronađena stigmarija sa delom stabla na kome su se nalazili lisni jastučići tipa *Lepidodendron*, zaključeno je da koren pripada ovom rodu. Kasnije je utvrđeno da se stigmarije nalaze u organskoj vezi i sa stablima drugih *Lepidodendrales*, kao što su *Lepidophloios*, *Sigillaria* i druge drvolike prečice. Zahvaljujući takvim otkrićima danas je poznato da *Stigmaria* predstavlja korenski sistem većine rodova iz reda *Lepidodendrales*.

U zavisnosti od stepena i načina fosilizacije neki fosili mogu da se odrede do vrste, a neki samo do roda ili viših taksonomskih kategorija. Zbog toga je često nemoguće fosilni deo biljke determinisati pravilno u skladu sa botaničkom nomenklaturom, posebno zato što se Lineova binominalna nomenklatura zasniva na odlikama reproduktivnih organa kojih u fosilnom obliku gotovo da i nema (osim polena i spora). Usled toga je u paleobotanici uveden

opšti pojam **MORFOTAKSON** koji se odnosi na različite taksonomske nivoe, a baziran je na morfo-anatomskim karakteristikama nadjenog fosila. Na primer, *Lepidodendron* je morfotakson u rangu **MORFOGENUS**-a, kome pripada veći broj različitih **MORFOSPECIES**-a (ili **ORGAN-VRSTA**), kao što su: *L. aculeatum*, *L. obovatum*, itd. Međutim i *Stigmaria* je takodje morfogenus koji označava rizomorfni ili korenski sistem kod većine Lepidodendrales. Na sličan način i fosilni listovi drvolikih prečica poznati pod nazivom *Lepidophylloides* i *Sigillariopsis* su takodje morfogenusi (Tab.1). Razlog svemu ovome je činjenica da kada su ovi fosilizovani delovi biljaka prvi put bili otkriveni nije se znalo da li su to delovi jedne ili različitih vrsta.

Ponekad se čak ne može utvrditi ni koji organ je fosilizovan. Na primer, u početku se nije znalo da je *Stigmaria* korenski deo lepidodendrona, već se smatralo da je to stablo neke nepoznate puzeće prečice. Međutim, zahvaljujući velikom broju fosilnih nalaza, danas je poznato da su i *Stigmaria*, kao i fosilni listovi *Lepidophylloides* pojedinačni organi lepidodendrona (Tab. 1). Kada se utvrdi da više različitih morfotaksona pripada jednoj te istoj vrsti ili rodu moguće je rekonstruisati celu biljku i odrediti je kao **MORFOTIP**, koji dobija naziv ili po principu prioriteta (po biljnom organu koji je prvi opisan), ili, kao što je to slučaj kod Lepidodendrales, po karakterističnom fosilu. U datom primeru karakterističan fosil je stablo – *Lepidodendron*, pa je celokupna biljka dobila naziv *Lepidodendron*. Međutim, s obzirom da se *Stigmaria* i *Lepidophylloides* javljaju i kod ostalih drvolikih prečica kao što su *Lepidophloios* ili *Sigillaria*, oni i dalje postoje kao zasebni morfogenusi koji se po potrebi uključuju u morfotipove *Lepidodendron*, *Sigillaria* itd.

Tab. 1 Primer pripadnost pojedinih fosilizovanih organa morfogenusu i morfotipu.

MORFOTIP	MORFOGENUS		
rekonstrukcija cele biljke	stablo	koren/rizomorf	list
<i>Lepidodendron</i>	<i>Lepidodendron</i>	<i>Stigmaria</i>	<i>Lepidophylloides</i>
<i>Sigillaria</i>	<i>Sigillaria</i>	<i>Stigmaria</i>	<i>Lepidophylloides</i> <i>Sigillariopsis</i>
<i>Lepidophloios</i>	<i>Lepidophloios</i>	<i>Stigmaria</i>	<i>Lepidophylloides</i>



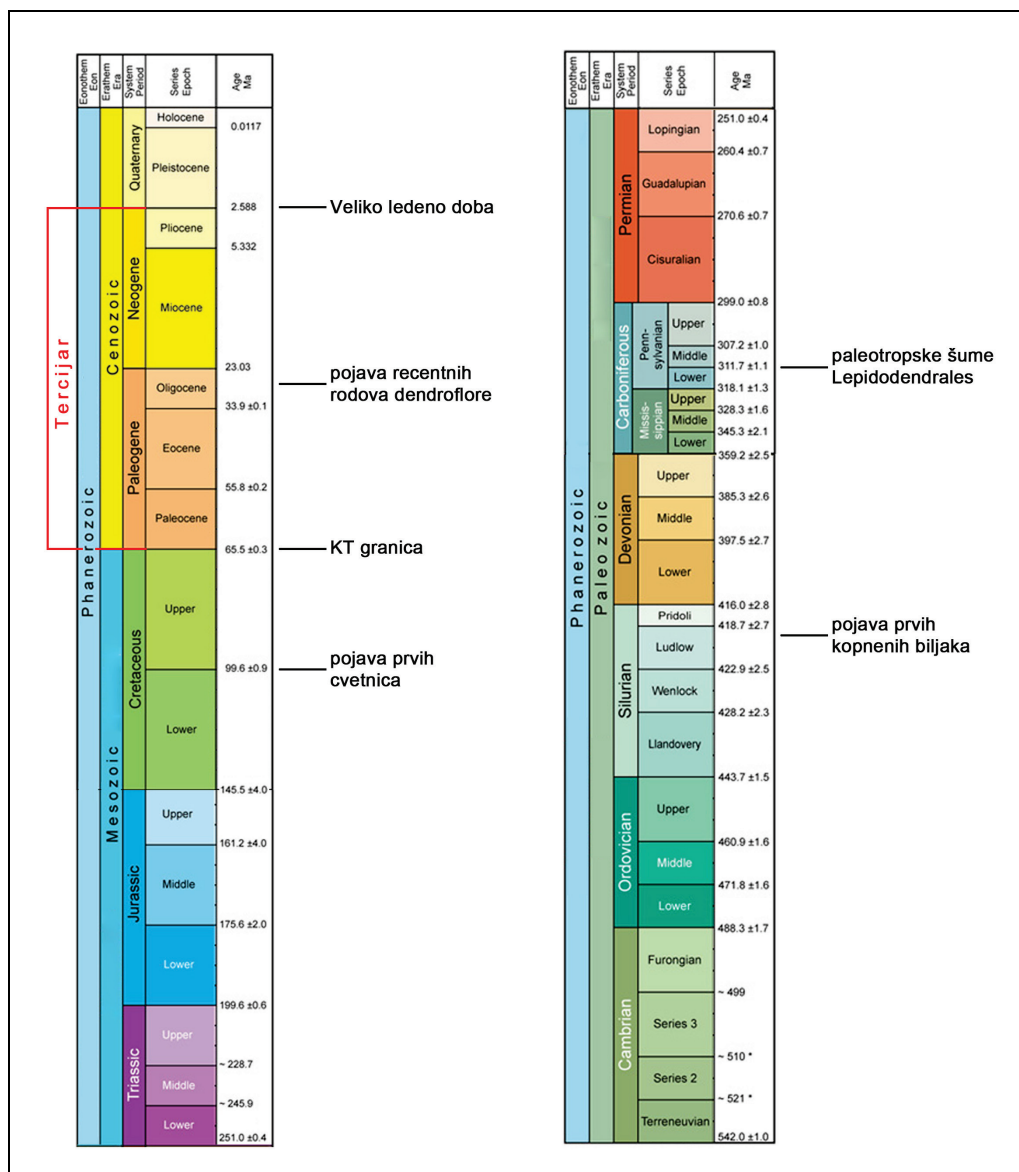
**PALEOEKOLOŠKI USLOVI I OSNOVNE ODLIKE ŠUMSKE VEGETACIJE  
U KOJOJ DOMINIRAJU LEPIDODENDRALES.**

Paleobotanička istraživanja koja se odnose na pravilno razumevanje ekoloških karakteristika i dinamike neke paleofitocenoze podrazumevaju sintezu čitavog niza različitih ekoloških, klimatskih, geomorfoloških i vegetacijskih događaja i promena koji su nam već poznati i zahvaljujući kojima se može pretpostaviti dinamika, razvoj i sukcesije vegetacije u prošlosti. Ranije je napomenuto da se paleotropska vegetacija Lepidodendrales veoma dobro može porediti sa recentnom vegetacijom međjutim na ovom mestu prvenstveno treba obrazložiti šta se u paleobotanici podrazumeva pod pojmom „recentna vegetacija“ i zbog čega se u daljem tekstu često koriste pojmovi *namir i vestfal* a ne gornji karbon, ili pojmovi *neogen/ kvartar* umesto samo neogen ili samo kvartar.

**O nemogućnosti sinhronizacije određenih geoloških perioda i velikih vegetacijskih promena**

U paleobotanici pojam „recentna vegetacija“ ne obuhvata samo vegetaciju današnjeg vremena (mada se u najvećoj meri odnosi na nju), već podrazumeva i jedan mnogo duži period koji počinje krajem paleogena i traje tokom neogena i kvartara do danas (Sl.2). Drugim rečima, obuhvata period u kome su počeli da dominiraju gotovo svi recentni rodovi denroflora, posebno Magnoliophyta. Geološko vreme, koje je predstavljeno u geološkim tabelama i koje se generalno deli na paleozoik, mezozoik i kenozoik ne prati glavne ni klimatske ni vegetacijske promene koje su se dešavale u prošlosti, već se u većini slučajeva zasniva na promenama koje su zabeležene u određenim faunama (Sl.2). Pri tome treba uzeti u obzir da kod kopnenih ekosistema prvo nastupaju krupne geomorfološke promene, za njima klimatske, onda vegetacijske i tek na kraju dolazi do promene u fauni. Najeksplicitniji primer za ovo „kašnjenje promena“ između flore i faune jeste granica kreda-tercijar (K-T granica) gde je prelaz iz krede u tercijar označen pomorom dinosaurususa. U kredi postoji ogroman broj vrsta dinosaurususa dok ih u paleocenu (početak tercijara) nema. Ovo je vreme (pre oko 65 miliona godina) kada se završava mezozoik i počinje kenozoik. Međjutim u florističkom pogledu, kenozoik je, ako se tako može reći, počeo mnogo ranije, sredinom krede pre oko 100 miliona godina, kada je po prvi put zabeležena pojava velikog broja cvetnica. U svetu biljaka upravo ovo je bila ogromna promena, dok se na zvaničnoj K-T granici ništa značajno nije desilo po pitanju promene vegetacija. Praktično vegetacija koja je postojala krajem krede jednako se, bez većih promena, nastavila i u paleocen (početkom tercijara). Veoma slično

nepoklapanje vegetacijskih promena i trajanja geoloških perioda javlja se u paleozoiku (tokom karbona), a takodje i u kenozoiku tokom neogena i kvartara. U vegetacijskom smislu paleozoik bi trebalo da se završava sredinim stefana kada dolazi do izumiranja paleotropskih šuma, jer tu je nastupila velika vegetacijska promena. Isti slučaj je i sa pojavom i razvojem recentne vegetacije koji se može pratiti od kraja oligocena pa sve do današnjih dana bez nekih većih promena. Zbog toga je nemoguće događaje koji su vezani za smene vegetacija staviti u tačno određeno geološko vreme, pa se iz tog razloga ne može određena vegetacija okarakterisati, na primer, kao miocenska, jer se pojavljuje već krajem oligocena, niti kao neogena jer se produžava i u kvartar.



Sl.2. Prikaz osnovnih geoloških perioda i najvažnijih vegetacijskih događaja od pojave prvih kopnenih biljaka do pojave i daljeg razvoja recentnih rodova dendroflora (modifikovano iz: International Stratigraphic Chart/ International Comision on Stratigraphy 2010)

Zbog toga se takodje ne može koristiti pojam „vegetacija gornjeg karbona“, jer ovaj period podrazumeva najmanje dve različite vegetacije na području paleoekvatora: vegetaciju Lepidodendrales, koja počinje sredinom namira, traje kroz vestfal i završava se početkom stefana, i vegetaciju semenih paprati, koja počinje sredinom stefana i završava se sredinom perma. Ovakvo nepoklapanje geoloških perioda sa vodećim promenama u biljnom svetu dodatno komplikuje paleobotanička istraživanja i interpretacije. Zbog toga su se mnogi paleobotaničari, među njima i akademik Nikola Pantić, zalagali da se u paleobotaniku uvedu pojmovi „paleofitikum“, „mezofitikum“ i „kenofitikum“, koji bi tačnije odgovarali promenama u razvoju vegetacije kroz geološko vreme. Medjutim za sada ovakva podela još uvek nije zvanično prihvaćena, te tako nije korišćena ni u ovom radu, već su iz poglavlja u poglavlje korišćeni nazivi: „namir i vestfal“; „od sredine stefana“; „neogen/kvartar“; ili pak uopšteni naziv „neogen“, koji u smislu vegetacijskih promena uvek podrazumeva i kraj paleogena (kraj oligocena).

#### KOMPARATIVNI PREGLED SLIČNIH ABIOTIČKIH USLOVA I GEOMORFOLOŠKIH PROCESA KOJI SU SE DEŠAVALI TOKOM KARBONA I NEOGENA/KVARTARA

Uporedni pregled biljaka i vegetacije iz ranih perioda razvoja celokupne prirode na Zemlji i savremenih biljnih vrsta podrazumeva i analizu opštih ekoloških uslova i procesa koji su bili karakteristični za ta, evolucijski veoma udaljena vremena. Određene sličnosti i razlike između paleoklimatskih okolnosti i savremenih uslova na uporedivim staništima (močvarne oblasti, tropske kišne šume) omogućavaju uvid i objašnjenje pojave analognih životnih formi kod biljaka primitivnije ili složenije opšte strukturno-funkcionalne organizacije.

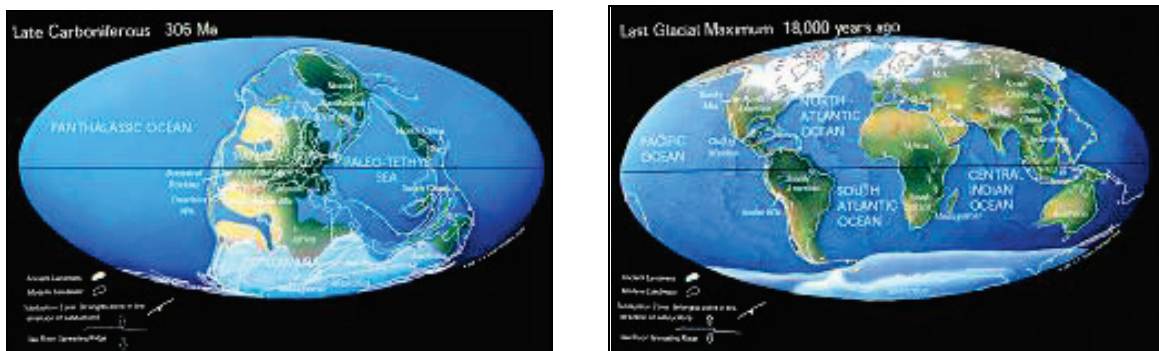
Poređenja abiotičkih, pre svega klimatskih uslova i određenih prirodnih procesa tokom geoloških perioda gornjeg karbona i određenih perioda kenozoika (kraj paleogena, neogen i kvartar) odnose se, pre svega, na pojavu ledenih doba (Karbonsko i Pleistocensko ledeno doba); raspored kopna i mora; formiranje planinskih masiva (Hercinsko/Variscinska orogeneza u karbonu i Alpijska orogeneza u neogenu); kao i na formiranje i taloženje zaliha uglja.

#### **Ledena doba**

Od početka evolucije kopnenog života pre oko 420 miliona godina, pa sve do danas Zemlja je pretrpela svega dva velika ledena doba, i to u karbonu i u pleistocenu (Sl. 3). Prvo, Karbonsko ili Karu ledeno doba počelo je tokom donjeg karbona (pre oko 345 miliona

godina), ali je puni intenzitet dostiglo tek sredinom namira (gornji karbon), pre oko 320 miliona godina, kada je zabeleženo postojanje ledene kalote na južnoj hemisferi. Ono je, sa većim ili manjim intenzitetom, u zavisnosti od glacijacija i interglacijacija, opstajalo tokom vestfala, stefana i donjeg perma. Sredinom stefana je nastala interglacijacija, ali je u donjem permu opet došlo do glacijacije. Najizrazitija glacijacija bila je tokom namira i vestfala, kada je zahvaljujući velikom zahladjenju na južnoj hemisferi došlo do raspoređivanja vegetacije u odnosu na klimatske pojaseve.

Drugo ledeno doba – Veliko ili Pleistocensko ledeno doba, počelo je krajem oligocena (pre oko 30 miliona godina), kada je došlo do prve pojave leda na južnoj hemisferi (na Antarktiku), međutim, kako je Antartik morskim barijerama odvojen od ostatka Svetskog kopna, ova ledena masa nije imala tako jak uticaj na klimu, vegetaciju i evoluciju živog sveta ostalih kontinenata. Tek kada je pre oko 2 miliona godina, u pleistocenu, ledena kalota zahvatila i severnu hemisferu čija se kopna pružaju sve do tropskog klimatskog pojasa, došlo je do velike promene klime i veće diferencijacije vegetacijskih pojaseva a samim tim i do naznačajnijeg uticaja Velikog ledenog doba na promene živog sveta.



Sl. 3. Raspored ledenih kalota tokom Karbonskog (Scotese 2003a) i Pleistocenskog (Scotese 2003 b) ledenog doba. Mada se u rasporedu kontinenata ne može uočiti veća sličnost, treba obratiti pažnju na činjenicu da su se ledene kalote oba puta nalazile na kopnu koje se protezalo sve do ekvatora. U karbonu su zahvatale južno kopno a u pleistocenu severno. i verovatno su u oba perioda ledene kalote i zahladjenje imali sličan uticaj na širinu tropskog pojasa.

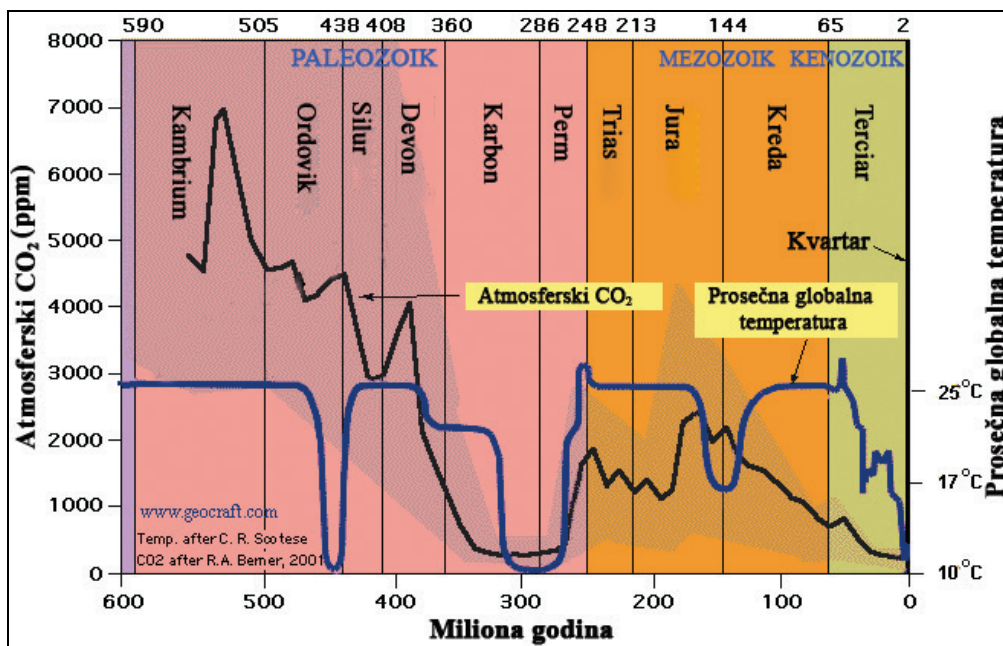
Trajanje intenzivnog perioda glacijacije tokom gornjeg karbona (namira, vestfala i delom stefana) poklapa se sa postojanjem močvarnih šuma *Lepidodendrales* u zoni paleotropikuma, a završetak ove glacijacije poklapa se sa njihovim iščezavanjem. Nakon završetka glacijacije duž celog paleotropikuma Evroamerike dolazi do izrazito brzog izumiranja svih rodova *Lepidodendrales*, osim roda *Sigillaria*, koji se zadržao do donjeg perma.

U periodu od namira do kasnog stefana zabeleženo je nekoliko vlažnih i suvih perioda (Tab.2) koji najverovatnije odgovaraju pojavi glacijacijalnih/vlažnih ili interglacijacijalnih/suvih perioda (faza).

Tab. 2. Prikaz najvažnijih vlažnih i suvih perioda tokom karbona (Oplustil & Cleal 2007)

Period	Klimatski tip	Trajanje u milionima godina
namir-vestfal	vlažni interval	6
rani stefan	suvi interval	1.5
srednji stefan	vlažni interval	2
kasni stefan	suvi interval	nastavlja se u otan perma

Na osnovu količine atmosferskog CO<sub>2</sub> i O<sub>2</sub> svaka ova faza opisuje se kao smena glacijacija i interglacijacija (Opluštill & Cleal 2007). Merenjima je utvrđeno da su u periodu karbona suve faze tokom interglacijacija bile sve češće i duže. One se prolongiraju kroz ceo gornji karbon, a kulminaciju dostižu u kasnom permu i ranom trijasu (kada je najveći deo, tada već formirane Pangeje, pod pustinjama). Vestfalski vlažni period (glacijacija) trajao je više od 6 miliona godina, dok su ostali bili mnogo kraći. Po ovom konceptu koji prati smene glacijacija i interglacijacija utvrđeno je da je tokom gornjeg karbona koncentracija CO<sub>2</sub> bila mnogo niža nego tokom perma i trijasa kada je nastupilo defintivno otopljanje (Dijagram 1).



Dijagram 1. Medjusobni odnos količine atmosferskog CO<sub>2</sub> i globalne temperature kroz geološko vreme. Modifikovano prema Hieb (2009)

Na dijagramu se može zapaziti da su tokom celokupne evolucije živog sveta na Zemlji, postojala tri geološka perioda u kojima je dolazilo do izuzetnog snižavanja temperature i pojave ledenog doba:

1. Ordovicijum kada je zabeleženo ledeno doba poznato pod nazivom „Zemlja snežna lopta“.
2. Karbon kada je registrovano Karu ili Karbonsko ledeno doba
3. Pleistocen kada je pre oko 2 miliona godina postepeno počelo zahlađenje na severnoj hemisferi, posebno izraženo od poslednjih 500000 godina i dobro poznato kao Veliko ledeno doba.

Obično se smatra da prilikom pojave ledenog doba snižavanje srednje godišnje temperature, zbog niza uzročno posledičnih događaja prati i smanjenje atmosferskog CO<sub>2</sub>. Dok ovakva merenja odgovaraju pretpostvka za Karu i Pleistocensko ledeno doba, u potpunosti su suprotnosti sa ledenim dobom „Zemlja snežna lopta“ – najjačim ledenim dobom koje je ikada zahvatilo našu Planetu (Dijagram 1). Nivo CO<sub>2</sub> tokom Karu i Pleistocenskog ledenog doba bio je sličan: Karu -350 ppm, a Pleistocensko - 400 ppm. za razliku od njih tokom velikih hladnoća u vreme „Zemlja snežna lopta“ nivo CO<sub>2</sub> bio je 12 puta veći - 4400 ppm! Na ovom primeru se vidi koliko je zapravo jak i važan uticaj kopnenih ekosistema na formiranje globalnih klimatskih karakteristika, jer teško bi se mogla porediti glacijacija ordovicijuma sa glacijacijama karbona i pleistocena, pre svega zbog veoma različitog stepena razvijenosti živog sveta na Zemlji. Eko-klimatske karakteristike u karbonu i pleistocenu su bile relativno slične, s obzirom da je u oba perioda bio razvijen bujan biljni i životinjski svet kopnenih ekosistema, dok su u ordovicijumu kopnene mase još uvek bile puste i nenaseljene. Tokom ordovicijuma celokupni živi svet, predstavljen jednostavnim jednoćelijskim organizmima razvijao se samo u morima i okeanima. Zbog toga nisu uzete u razmatranje prilike i promene u ordovicijumu (kada kopnene biljke nisu postojale), već je pažnja posvećena sličnostima u prirodi i živom svetu karbonskog i pleistocenskog ledenog doba.

### **Raspored kopnenih masa i orogeneza u gornjem karbonu**

Raspored kontinenata tokom ova dva ledena doba je generalno i jasno različit (Sl.3). Tokom karbonskog ledenog doba, naročito u vreme egzistencije paleotropskih šuma Lepidodendrales, postojale su četiri glavne kopnene mase dok ih tokom Velikog ledenog doba ima sedam. Medjutim u oba ova perioda postoji kopnena masa koja se manje-više kontinuirano prostire od polova do ekvatora, pa na taj način omogućava migraciju biljaka i utiče na smenjivanje klimatskih faktora. Kada se na Gondvani u blizini Južnog pola, tokom



namira formirala ledena kalota nastupila je intenzivna glacijacija koja je svoj hladni uticaj nesmetano širila kopnom sve do tropskog pojasa. Suprotan slučaj, ali sa sličnim ishodištem, javlja se i pleistocenu gde se najveći deo kopnene mase (Severna Amerika, Evropa i Azija) nalazi na severnoj hemisferi i ta kopnena masa spaja ekvator sa Severnim polom.

U vremenu gornjeg karbona postoji nekoliko manjih i većih kopnenih masa od kojih se lako mogu izdvojiti četiri, i to jedna na južnoj i tri na severnoj hemisferi (Wagner 2003; Hilton & Cleal 2007). Na južnoj hemisferi je postojao ogroman kontinent Gondvana u čiji sastav su ulazili veliki delovi današnje Afrike, Australije, Antarktika, Južne Amerike i Indije. Na severnoj hemisferi se nalazila Angara (u ovu kopnenu masu ulaze centralni delovi današnjeg Sibira). Duž paleotropskog pojasa (ekvatora) nalazila se se kopna Evroamerika i Katazija (delovi Kine). Upravo na ovim, poslednje pomenutim kopnenim masama, došlo je do razvoja tropskih karbonskih šuma. Praktično najveći deo kopna u karbonu (ogromna Gondvana) nalazio se na južnoj hemisferi, i protezao se bezmalo od južnog pola do ekvatora. Kada se na Gondvani, u blizini Južnog pola, tokom namira formirala ledena kalota nastupila je intenzivna glacijacija koja je svoj hladni uticaj nesmetano širila kopnom sve do tropskog pojasa.



Slika 4 Uopšten prikaz područja zahvaćenih Hercinsko/Variscinskom orogenezom (Weber 2007).

Severna kopna Evroamerika, Katazija i Angara tokom karbona karakteriše intenzivna kolizija sa Gondvanom (što će kasnije, tokom perma i u trijasu, dovesti do formiranja jedinstvenog super-kontinenta Pangeje). Ovo kretanje kopnenih masa jedne ka drugoj,

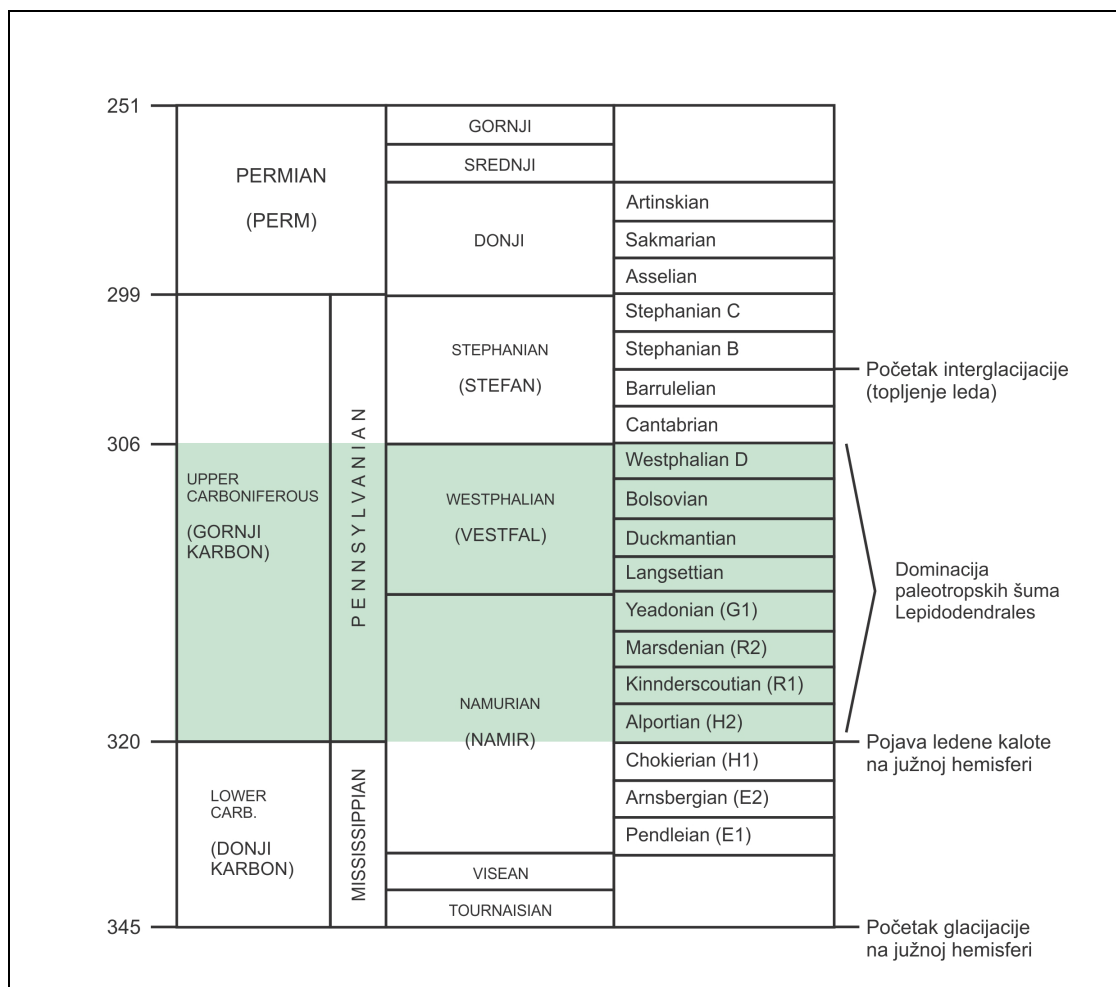
označeno kao kolizija ili „sudar kontinenata“, izazvalo je izdizanja Hercinskih/Variscinskih planina duž paleoekvatora, (Hercinsko/ Variscinska orogeneza), što je uticalo na formiranje specifičnih plitkih močvarnih staništa tropskog pojasa gde su se razvijale tropske šume drvenastih prečica (Sl. 4).

Tokom ove orogeneze u celom paleotropskom pojasu dolazi do nastanka čitavog niza intramontanih i međusobno povezanih plitkih basena koji predstavljaju preduslov za pojavu specifičnih karbonskih staništa, čija osobenost se ogleda u formiranju plitkih i međusobno povezanih močvara. Formiranje tropskih močvarnih predela (kakvi, po svom prostranstvu i međusobnoj povezanosti, nikada kasnije nisu zabeleženi u geološkoj istoriji Planete), povezano je ne samo sa pojavom intramontanih bazena već i sa marinskom regresijom (Wagner 2003), to jest sa opadanjem nivoa mora do čega je došlo tokom ledenog doba kada je ogromna količina vode bila zarobljena u ledu na južnoj hemisferi.

### **Vreme i uslovi postojanja šuma Lepidodendrales**

Paleotropska močvarna vegetacija drvolikih prečica postojala je od gornjeg karbona, tačnije namira, pre oko 320 miliona godina do ranog perma pre oko 290 miliona godina, i to na dve različite kopnene mase i u dva različita vremenska intervala: na Evroameričkom kopnu (Sl. 5) od namira do kraja vestfala (pre oko 320 do 306 m.g) i na Katazijskom kopnu (severna Kina) od stefana do ranog perma (od pre oko 306 do 290 m.g.). U Evroamerici su se neki delovi tropskih šuma Lepidodendrales zadržali do početka stefana, ali u to vreme već dolazi do postepenog izumiranja biljaka ovog reda. Nasuprot tome, početak egzistencije tropskih šuma na Kataziji utvrđen je upravo sredinom stefana na šta ukazuju fosilni ostaci Lepidodendrales u Benksi (Benxi) formaciji, koja se javlja na više lokaliteta u Kini (Hilton & Cleal 2007).





Slika 5. Prikaz pojave i trajanja paleotropskih šuma Lepidodendrales u Evroamerici (modifikovano iz DiMichele et al. 2001)

U Evroamerici šume Lepidodendrales nastanjivale su plitke zamočvarene basene koji su se prostirali u pravcu zapad-istok duž velikog kopnenog područja paleoekvatora obuhvatajući današnje delove juga i istoka Amerike, atlantski deo Kanade, Britanska ostrva, Veliku Britaniju, severnu Francusku, Holandiju, Belgiju, severnu Nemačku, Poljsku, Češku, Bugarsku, Tursku i pojedine delove zapadnog i centralnog Balkana. Sedimentacija (taloženje) koja je bila izrazito intenzivna zbog orogeneze i koja je u najvećoj meri doprinela zamočvarivanju ovih basena, u mnogima od njih, počela je još pre namira (Opluštil & Cleal, 2007). Očigledno da su orogeneza i vlažna tropska klima imale presudan uticaj na formiranje staništa i odgovarajućih uslova za razvoj paleotropskih močvarnih šuma. Optimalni uslovi za njihov razvoj počeli su tokom namira (Sl. 5), kada su duž paleotropkog pojasa postojali brojni plitki baseni ispunjeni uglavnom slatkom vodom. Ovakvi, tropski, uslovi sredine zadržali su se i tokom celog vestfala, a klima je počela značajnije da se menja početkom stefana kada je usled interglacijacije došlo do promene vodnog režima močvara i izumiranja Lepidodendrales

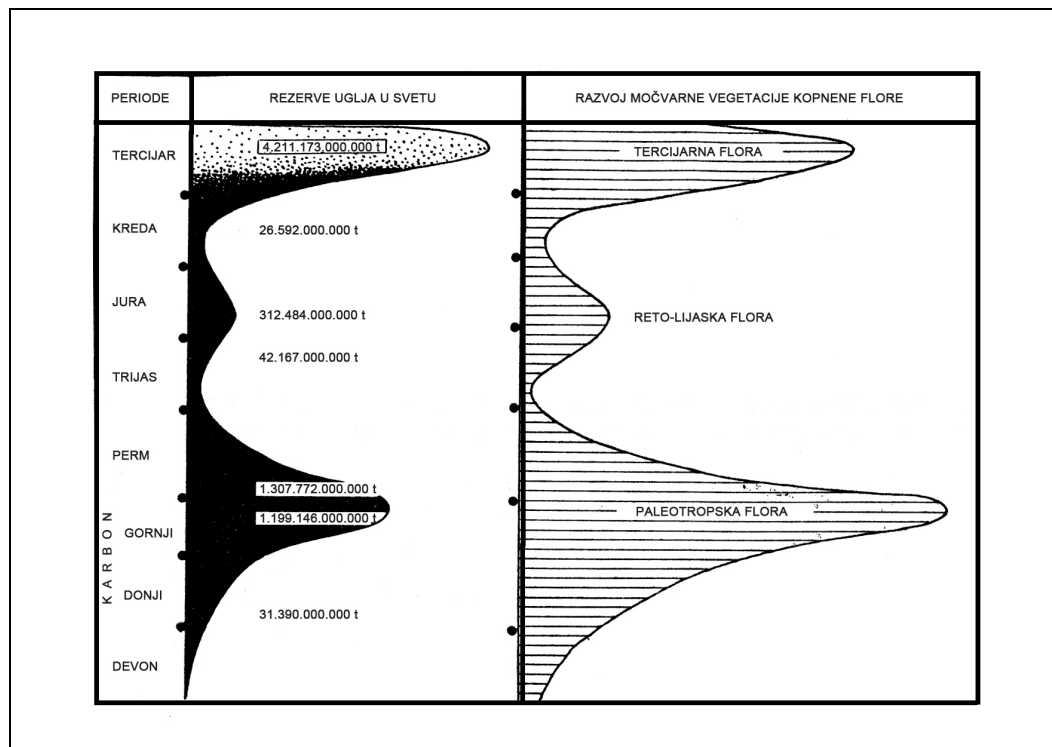
(Rowley et al. 1985; Besly 1987; Scotese et al. 1999; Falcon-Lang, 2004). Otopljavanje klime i topljenje leda je dovelo do marinske transgresije koja je poremetila staništa *Lepidodendrales* u Evroamerici, ali je takodje uticala i na formiranje plitkih močvarnih staništa u Kataziji, kakva do stefana (pojava Benxi formacije) nisu postojala na ovom kopnu. Tako su močvarne karbonske šume posle izumiranja u Evroamerici nastavile egzistenciju u Kataziji, takodje u paleoekvatorskom pojasu (tj. u sličnim klimatskim uslovima), jer se Katazijsko kopno, tokom ovog perioda spustilo sa severa u paleotropski pojas (Hilton & Cleal 2007). Na osnovu ovakve distribucije i migracije paleotropskih šuma možemo zaključiti da je izumiranje *Lepidodendrales* u Evroamerici u najvećoj meri uzrokovano velikim hidrografskih fluktuacijama močvarnih staništa.

Najverovatnije da je marinska transgresija dovela do toga da poraste nivo vode u plitkim basenima Evroamerike i da oni postanu dovoljno duboki da bi ugrozili opstanak *Lepidodendrales*. Istovremeno marinska transgresija je takodje uticala na formiranje plitkih vodenih basena na Kataziji, koji su do tada predstavljali bezvodne plitke depresije. Time se može objasniti izumiranje ovih šuma u Evroamerici i, u isto vreme, nastavak njihovog postojanja u Kataziji. Na Katazijskom kopnu močvarne šume drvolikih prečica *Lepidodendrales* postoje sve do sredine perma, a permske naslage uglja, koje iznose oko 17 % svetske količine uglja, uglavnom potiču od ovog tipa vegetacije. Nema podataka da se pre stefana u Kataziji razvijala vegetacija tropskih *Lepidodendrales*, pa se pretpostavlja da su krajem vestfala neki predstavnici drvenastih prečica naselili Kataziju preko (jednog ili više) kopnenih mostova. U prilog ove teze ide i činjenica da na katazijskom kopnu nisu zabeleženi endemični rodovi (Hilton & Cleal 2007), već samo vrste, što ukazuje da je ova paleoflora poreklom od evroameričke i da je Kataziju naseljavala u relativno kratkom periodu.

### **Ugalj kao osnovni dokaz postojanja šumskih močvarnih vegetacija**

O postojanju drevnih karbonskih šuma u najvećoj meri se zna zahvaljujući ogromnim naslagama uglja. Preko 70% karbonskog uglja potiče od organskih delova *Lepidodendrales* i to posebno stabala i stigmarija. Taj podatak čak i sam za sebe govori o ogromnoj biomasi koju je proizvodila ova grupa biljaka. Treba reći da je naziv “ugljene šume“ koji se ranije koristio za opis karbonskih šuma, zapravo i potekao od saznanja da su one bile izvor velikih naslaga uglja. Pojava i rasprostranjenje karbonskih tropskih šuma *Lepidodendrales* lako se može pratiti upravo zahvaljujući nalazištima karbonskog uglja. Tokom donjeg karbona (Sl. 5), koji se karakterisao morskom transgresijom (Wagner 2003) gotovo da i nema uglja, jer velika količina vode prekriva obalne delove kontinenata. Ti baseni su duboki i nepovoljni za razvoj

močvarne vegetacije. Prve značajne količine karbonskog uglja javljaju se tek početkom namira, kada je formirana ledena kapa koja povlači za sobom ogromnu količinu vode iz Svetskog mora dovodeći tako do marinske regresije i pojave plitkih močvarnih bioma pogodnih za formiranje uglja (Pantić & Nikolić 1973; Wagner 2003). Pojava uglja najbolji je dokaz da je u vreme namira došlo do velike promene u tipu vegetacije kao i da je došlo do pojave plitkih slatkovodnih basena-močvara koji omogućavaju, kako razvoj, tako i fosilizaciju prisutne vegetacije. Na osnovu rasprostranjenja karbonskih i permskih ugljeva sa velikom preciznošću se može utvrditi zona rasprostranjenja paleotropskih močvarnih šuma.



Slika 6. Prikaz uzajamne povezanosti ugljenih naslaga i postojanja močvarnih vegetacija tokom različitih perioda geološke istorije (modifikovano iz Pantić & Nikolić 1973.)

Oscilatorne promene svetske količine uglja tokom dugog geološkog vremena ukazuju da su najveće naslage uglja nastajale u periodima intenzivnih orogeneza i egzistencije široko rasporstranjenih močvarnih šuma (Sl. 6). Najmanje količine uglja nastajale su u periodima transgresija morskih površina, što je dovelo do plavljenja obalnih delova kontinenata i povećanja nivoa vode u kontinentalnim basenima. Na taj način plitki baseni se „produbljuju“ i više nisu pogodni kao staništa za močvarne biljke, naročito za zahtevne fanerofitne forme kakve su bili i *Lepidodendrlaes*. Takodje kada plitki kontinentalni baseni postanu duboki smanjuje se njihova evaporacija a samim tim i vlažnost vazduha što postepeno vodi ka

kserotermizaciji klime. Upravo to se desilo na prelazu karbona u perm, kao i na granici miocen-pliocen.

Velike naslage uglja karakterišu samo karbonsku i tercijarnu periodu, svi ostali geološki periodi odlikuju se gotovo neznatnom količinom uglja. U prilog ovoj tvrdnji govori i činjenica da od ukupne količine uglja na planeti 50% pripada tercijarnim ugljevima a nešto manje od 40% gornje karbonskim i permskim ugljevima. U ostalim geološkim periodima nešto veća količina uglja zabeležena jedino tokom gornjeg trijasa i jure, ali ona predstavlja svega 4% ukupnih zaliha svetskog uglja. Karbonski ugljevi u najvećoj meri potiču od tropskih šuma *Lepidodendrales* dok tercijarni ugljevi uglavnom potiču od močvarnih suptropskih šuma u kojima su edifikatori bili u prvom redu močvarni četinari *Taxodium* i *Glyptostrobus*.

Nastanak uglja se u najvećoj meri odigrava u močvarnim staništima gde velika količina biomase usled anaerobnih uslova močvarnog dna ostaje nerazgradjena i predstavlja osnovnu sirovinu za stvaranje uglja. Biljna masa, koja prvenstveno potiče od vegetativnih delova, se zahvaljujući nizu biohemijskih (menjanje biljne mase putem razlaganja) i geohemijskih (temperatura i pritisak) procesa tokom dugog geološkog vremena pretvara u ugalj (Pantić & Nikolić 1973).

## **PROBLEMATIKA REKONSTRUKCIJE HABITUSA I OPIS MORFO-ANATOMSKIH OSOBINA LEPIDODENDRALES**

Prilikom determinacije pojedinih makro-fosila, ili dugim rečima pojedinih vegetativnih i reproduktivnih delova biljaka nadjenih u fosilnom obliku javljaju se značajni problemi u taksonomskoj klasifikaciji. Tokom 150 godina sakupljanja i proučavanja *Lepidodendrales* uočeno je da se kod svih rodova, bez razlike, u najvećem broju slučajeva fosilizovala ili kora (sa lisnim jastučićima) ili rizomorfni/korenski sitem. Tako su, u zavisnosti od tipa lisnih jastučića prvobitno utvrđjena tri roda: *Lepidodendron*, *Lepidophloios* i *Sigillaria*. Vrste ovih rodova određivane su na osnovu veličine i anatomije lisnog jastučića. Ovaj sistem je relativno dobro funkcionisao niz godina, ali je na kraju doveo do ogromnog broja vrsta, posebno u okviru roda *Lepidodendron*. Kako se broj fosila, a samim tim i broj informacija o *Lepidodendrales*, uvećavao, tako se dolazilo i do novih zaključaka. Istraživanja su se naročito intenzivirala od druge polovine 20. veka, najviše zahvaljujući novim i boljim tehničkim mogućnostima za proučavanje fosilnih ostataka. Takodje, zahvaljujući sve bržim komunikacijama, došlo je do značajne razmene informacija, što je u radu sa fosilnim

materijalom od neprocenjive važnosti. Komparacijom fosila iz različitih kolekcija i zbirki, moglo se doći do zaista značajnih zaključaka u vezi morfo-anatomije, paleoekologije i bioloških mogućnosti ove grupe biljaka. Naime, tek veoma veliki broj fosilnih ostataka neke biljne vrste omogućava rekonstrukciju celog habitusa. Kako su saznanja napredovala ustanovljeno je da sistem determinacije na osnovu veličine lisnih jastučića nije zadovoljavajući budući da njihova veličina varira u zavisnosti na kom se delu stabla nalaze, što je posebno izraženo zbog njihovog ograničenog rasta. Naime, za razliku od svih drugih kopnenih biljaka tog vremena, *Lepidodendrales* su imali ograničen ili determinisan rast, (Andrews and Murdy, 1958; Eggert, 1961). Eggert (1961) je prilikom poredjenja poprečnih preseka stabala *Lepidodendron*-a došao do zaključka da se gradnja biljnih organa i tkiva, pa, prema tome i listova i lisnih jastučića, sve više smanjuje i postaje sve jednostavnija idući od baze stabla ka vrhu. Baze i donji delovi stabala imaju stelu a vršni delovi i grane protostelu. Listovi i lisni jastučići takodje su u bazi stabla daleko krupniji, nego u krošnji. Eggertova istraživanja su u mnogome promenila pogled na gradnju *Lepidodendrales* i njihovu taksonomiju, jer su ukazivala na mogućnost da su mnogi fosilni ostaci koji su na osnovu veličine lisnih jastučića, ili tipa stele, determinisani kao različite vrste, zapravo pripadali jednoj istoj organskoj vrsti. Ovo je na kraju dovelo do zaključka da je broj različitih *Lepidodendrales* u nekoj paleofitocenozi daleko manji nego što se to moglo zaključivati na osnovu determinisanih fosilnih ostataka.

Pored toga, brojni fosilni ostaci *Lepidodendrales* predstavljaju ne samo različite organe iste biljke, već i različite stadijume raspadanja tih organa, posebno kore stabla. *Lepidodendrales* su karakteristične po veoma debeloj kori stabla koja se kod svih, ovde analiziranih, rodova sastoji od 3 zone: tanke unutrašnje kore, debljeg sloja središnje kore i veoma debelog i čvrstog sloja spoljašnje kore u kome se nalazilo sklerenhimsko tkivo i osnovna mehanička potpora stablu. S obzirom da su *Lepidodendrales* imali sekundarno debljanje stabla, na površini se nalazio manje ili više dobro razvijen sloj periderma koji se kod *Diaphorodendron* i *Synchysidendron* histološki diferencirao na felem i feloderm, što ukazuje da su ova dva roda imala bifascikularni kabinjum (Bateman et al. 1992). Pretpostavlja se da je kod svih *Lepidodendrales* kora predstavljala osnovnu masu stabla i da je u većim komadima periodično otpadala. Zbog svoje izuzetno debele kore *Lepidodendrales* se ponekad nazvaju u i "korasta stabla", a kako navodi Blečić (1964) kod roda *Lepidodendron* kora je obuhvatala 88.4 % mase stabla a drvo svega 11.6 %, dok je kod današnjih drvenastih biljaka taj odnos suprotan: drvo obuhvata 85.5% a kora 13.5%.

Zbog veoma debele kore koja je periodično otpadala medju fosilima *Lepidodendrales* postoji veliki broj onih koji predstavljaju različite stadijume raspadanja kore ili delova stabla na kojima je kora otpala. Tako da se ponekad fosilizovao spoljašnji sloj kore a ponekad je spoljašnja kora već otpala pa su se fosilizovali unutrašnji slojevi. Takođe se dešava da mnogi fosilni nalazi ne predstavljaju spoljašnju, već unutrašnju stranu kore – „kalup“, koji se formira tako što sedimentni materijal ispuni centralnu šupljinu stabla (slično kao kalupi kalamita). Svi ovi tipovi fosilizacije dobijali su svoja posebna taksonomska imena. Otisci stabala na kojima se nalaze krupni okrugli ožiljci, pretpostavlja se grana, takodje su dobili svoje posebne taksonomske nazive. S obzirom na ovako različite fosilne ostatke koji su se mogli povezati sa različitim stupnjevima u razvoju ili raspadanju biljke, kao posebne taksonomske kategorije opisani su sledeći rodovi:

*Halonia* – na stablu se javljaju spiralno rasporedjeni ožiljci otpalih grana (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Diaphorodendron* i *Synchysidendron*)

*Ulodendron* – na stablu se nalaze naspramno rasporedjeni ožiljci otpalih grana (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Diaphorodendron* i *Synchysidendron*)

*Syringodendron* – unutrašnji slojevi kore kod *Sigillaria*

*Knorria* – unutrašnji slojevi kore (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Diaphorodendron* i *Synchysidendron*)

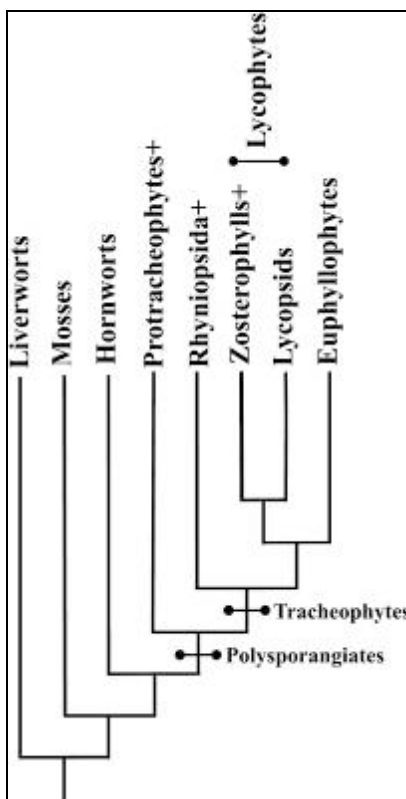
*Bothrodendron* - lisni ožiljci se ne nalaze na izdignutim lisnim jastučićima, već su spljošteni, u ravni sa korom. Raspored ovih lisnih ožiljaka je široko spiralan ili čak člankovit. Neki autori smatraju da je *Bothrodendron* zaseban rod drvenastih prečica, dok drugi zastupaju mišljenje da je ovo samo još jedan oblik dekortikacije stabla (*Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Diaphorodendron* i *Synchysidendron*).

Daljim i svestranije urađenim analizama došlo se do zaključka da svi ovi rodovi predstavljaju samo morfološke adaptacije uslovljene „trenutnim“ (i često netipičnim) stanjem biljke prilikom fosilizacije, te u taksonomskom smislu nemaju značaj i vrednost koja im je pripisivana u starijoj literaturi..

S obzirom na prethodno navedene činjenice, u analizi koja sledi odabrani su samo rodovi / morfotipovi, za koje je, zahvaljujući velikom broju različitih fosilnih nalaza utvrđen relativno tačan izgled habitusa. Pored već utvrđenih rodova *Lepidodendron*, *Lepidophloios* i *Sigillaria*, krajem dvadesetog veka opisana su još dva nova roda *Synchysidendron* i *Diaphorodendron* koja su izdvojena iz roda *Lepidodendron* zahvaljujući novim saznanjima dobijenim na osnovu proučavanja fosila iz „ugljenih lopti“.

## RED LEPIDODENDRALES:

Mnoge filogenetske analize pokazuju da su Lycopodiophyta (uključujući tu i Zosterophyllopsida) sestrinska grana (klada) onoj grani koja se odnosi na sve ostale vaskularne biljke ili Euphyllophytes (Bateman. & DiMichele 1991; Raubeson & Jansen 1992; Kran & Huss 1996; Kenrick & Crane 1997; Qiu et al. 2006, 2007; Wellman et al. 2009). Fosilni nalazi ukazuju da su se prečice pojavile među prvim kopnenim biljkama, još krajem silura (pre oko 400 miliona godina), a filogenetske analize potvrđuju da je grana prečica još u to vreme bila odvojena od grane drugih vaskularnih biljaka (Sl. 7).



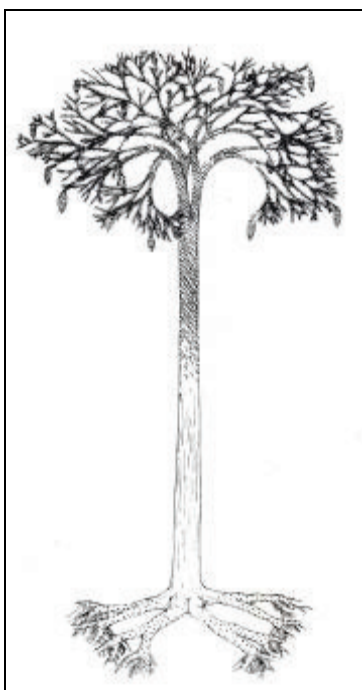
Slika 7. Kladogramski prikaz filogenetskih veza između osnovnih grupa kopnenih biljaka (Wellman et al. 2009)

S obzirom da su Lycopodiophyta a samim tim i Lepidodendrales filogenetski značajno udaljeni od drugih vaskularnih biljaka (Euphyllophyta) smatra se da se celokupan njihov habitus razvio nezavisno od razvoja ostalih vaskularnih biljaka i ta pojava se karakteriše kao paralelna evolucija (Banks 1968; Kenrick and Crane 1997; Gensel and Berry 2001; Gensel 2008). Ili kako bi to naglasio DiMichele (DiMichele & Bateman 1992) Lepidodendrales se, na osnovu različitih nezavisno formiranih osobina kao što su sekundarno debljanje, drvoliki habitus, listovi, strukture slične semenima, centralni korenski sistem, sifonostela, vaskularni

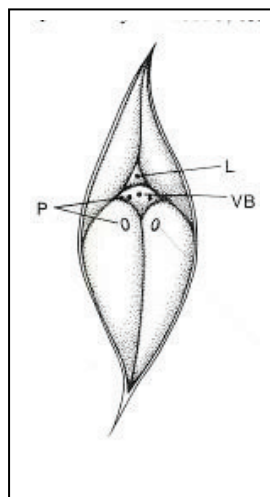
kambijum, felogen kore i bipolarni rast mogu posmatrati kao jedinstveni (izuzetni) „eksperiment“ paralelne evolucije. Ovakvom mišljenju doprinosi i činjenica da svi pripadnici drvolikih Lepidodendrales: *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Lepidophloios*, *Diaphorodendron* i *Synchysidendron* imaju nekoliko zajedničkih osobina koje su svojstvene samo biljkama ovog reda i ne mogu se naći kod ostalih vaskularnih biljaka. Ovde na prvom mestu treba navesti stigmarije i fotosintetski aktivne lisne jastučice.

#### MORFO-ANATOMSKI OPIS ODABRANIH RODOVA

##### Rod *Lepidodendron* Sternberg 1820



Slika 8. Morfotip *Lepidodendron* (Taylor et al. 2009)



Slika 9. Izgled lisnog jastučića (Taylor et al. 2009) . P- Parihnos otvori (folijarni i nrafolijarni). L- jamica ligule, VB- vaskularni (lisni) ožiljak.

Rod je opisan na osnovu morfo-anatomije lisnih jastučića, a vrste u okviru roda takodje su opisane na osnovu morfoanatomskih varijacija lisnih jastučića. Tako su vrste dobijale imena u odnosu na veličinu ili odnos dužine i širine lisnoj jastučića, položaju ili odsustvu parihnos otvora, obliku vaskularnog ožiljka itd. Medjutim, tokom vremena je otkrivan sve veći broj fosilnih ostataka na kojima se videlo da veličina, pa i oblik jastučića pokazuju veoma velike varijacije čak i na istom stablu. Bilo je gotovo sigurno da u masi makro ostataka koji su determinisani kao različite vrste, mnogi zapravo pripadaju istoj vrsti. Takodje je ustanovljeno



da mnogi otisci koji su determinisani kao rod *Lepidodendron* najverovatnije pripadaju drugim rodovima. Stoga je, s obzirom na nedovoljno preciznu determinaciju na osnovu različito fosilizovanog materijala, kako je to već naglašeno, taksonomija ovog roda pretrpela znatne izmene. Tako je vrsta *Lepidodendron vasculare* prebačena u rod *Diaphorodendron*, vrsta *Lepidodendron dicentricum* je najpre prebačena u okvir roda *Diaphorodendron*, a kasnije u rod *Synchysidendron*, dok je *L. brevifolium* prebačen u rod *Paralicopodites* (syn. *Anabathra*).

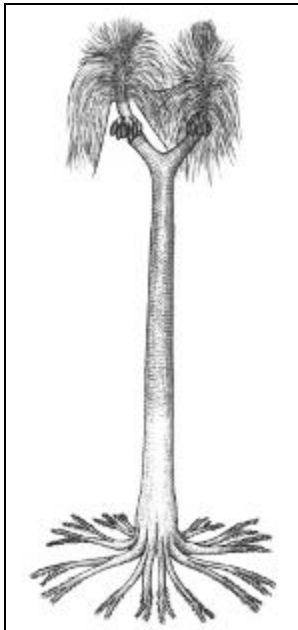
Osnovne karakteristike roda *Lepidodendron* su:

- Visina stabla do 40 m ili više
- Stuboliko stablo sa terminalnom krošnjom
- Izotomno dihotomno grananje krošnje
- Nema lateralne anizotomne grane na stablu, već samo u krošnji
- Monokarpan rod
- Položaj reproduktivnih organa je na granama terminalne krošnje
- Listovi sa jednim provodnim snopićem (*Lepidophylloides*)
- Postojanje infrafolijarnih parihnos otvora na lisnom jastučiću, ispod lisnog ožiljka
- Oblik lisnih jastučića je romboidalan, vertikalno izdužen (mada kod nekih grana mogu biti i horizontalni, slični *Lepidophloios*).
- Ligula prisutna, u jamici iznad lisnog ožiljka.
- „Korenski“ sistem je *Stigmaria*

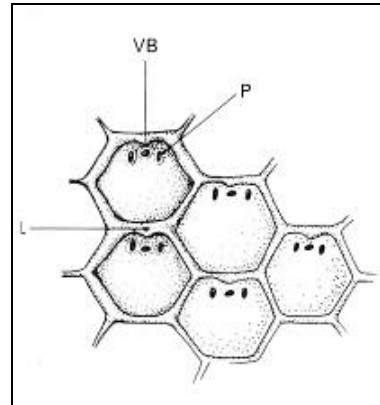
Tipična staništa koja je naseljavao *Lepidodendron sensu stricto* su močvare ili zamočvareni prostori gde se nalazio u zajednicama sa kalamitima (*Calamites*), kao i priobalna vlažna mesta gde je ulazio u sklop polidominantnih zajednica sa različitim vrstama meduloznih pteridospermi (*Neuropteris* spp. i *Alethopteris* spp.).

Važno je napomenuti da je pri opisivanju tipičnih staništa lepidodendrona u obzir uzet *Lepidodendron sensu stricto*, koji podrazumeva samo drvolike forme sa dobro razvijenom terminalnom krošnjom koja se izotomno dihotomno grana i vertikalno izduženim lisnim jastučićima koji imaju infrafolijarne parihnos otvore (DiMichele, 1983, 1985; Bateman et al. 1992). Tipičan predstavnik je morfotip *Lepidodendron hickii* čije su ekvivalentne organ-vrste utvrđene na osnovu petrifikovanih stabala *L. hickii*, i *L. obovatum*, a organ-vrsta *L. aculeatum* na osnovu otisaka lisnih jastučića.

## Rod *Sigillaria* Brogniart 1822



Slika 10 . Morfotip *Sigillaria*  
(Taylor et al. 2009)



Slika 11. Izgled lisnog jastučića (Taylor et al. 2009) . P- Parihnos otvori (folijarni). L- jamica ligule, VB- vaskularni (lisni) ožiljak

Rod *Sigillaria* je opisan na osnovu morfo-anatomije lisnih jastučića koji su heksagonalni (šestougaooni), i po tome se jasno razlikuju od lisnih jastučića svih ostalih *Lepidodendrales*. *Sigillaria* je jedini predstavnik *Lepidodendrales* koji se po obliku lisnih jastučića vidno razlikuje od ostalih rodova i zato bi, eventualno, njegovu sistematsku pripadnost višim taksonomskim kategorijama trebalo drugom prilikom detaljnije razmotriti.

### Osnovne karakteristike

- Visina stabla je uglavnom oko 25 m, mada je nadjeno i stablo od 34.5 m.
- Stuboliko stablo sa terminalnom krošnjom koja se sastoji od svega dve, redje četiri masivne grane na čijim vrhovima su busenovi dugih listova.
- Grananje je izotomno dihotomno, međjutim veoma slabo izraženo, sa dve ili četiri grane.
- Nema lateralne grane duž stabla
- Polikarpan rod
- Položaj reproduktivnih organa je na stablu, kratke drške reproduktivnih konusa formiraju prsten oko stabla

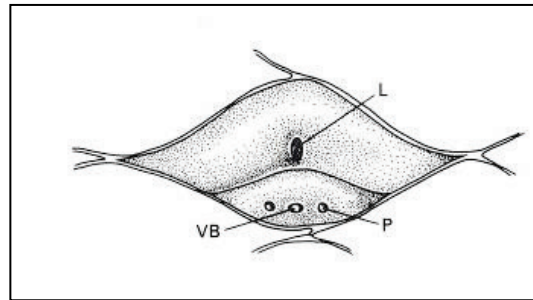
- Listovi sa jednim (morfortip *Lepidophylloides*) ili dva (morfortip *Sigillariopsis*) provodna snopića
- Nema infrafolijarne parihnos otvore
- Oblik lisnih jastučića je heksagonalni.
- Ligula je prisutna, u jamici iznad lisnog ožiljka
- „Korenski sistem“ je *Stigmaria*

Tipična staništa su uglavnom priobalna ili plitka kopnena muljevita staništa. Fosilni ostaci *Sigillaria* ukazuju da su one imale širu ekološku valencu od ostalih *Lepidodendrales*. Za razliku od vrsta rodova *Lepidodendron* ili *Lepidophloios*, pretpostavlja se da nisu gradile monodominantne zajednice, jer se njihovi fosilni ostaci obično nalaze u tafocenozama gde postoje i drugi *Lepidodendrales*, što ukazuje da su rasle u polidominatnim zajednicama. Tokom stefana i u permu od reda *Lepidodendrales* uglavnom preostaje samo rod *Sigillaria*, dok su ostali rodovi postepeno izumirali. Pretpostavlja se da su *Sigillaria* poslednje izumrle zato što su mogle bolje da se prilagode suvljim staništima od ostalih *Lepidodendrales*. Stoga se kao tipična staništa *Sigillaria* obično navode „prosušeni“ močvarni predeli ili oblasti dalje od obalske linije. Međutim, treba napomenuti da fosilni ostaci sigilarija iz namira i vestfala ne ukazuju uvek na tu mogućnost. Ovo se posebno odnosi na izrazito krupne i masivne ostatke stabala koji su po tipu fosilizacije gotovo isti kao i fosilni ostaci *Lepidodendron sensu lato*, što ukazuje da se radi o izrazito krupnim jedinkama koje su rasle u samoj močvari, verovatno na istim staništima kao i *Lepidodendron*.

## Rod *Lepidophloios* Sternber 1825:



Sl. 12. Morfotip *Lepidophloios*,  
(DiMichele & Philips 1985)



Sl. 13. Izgled lisnog jastučića (Teylor et al 2003). P-  
Parihnos otvori (folijarni). L- jamica ligule, VB- vaskularni  
(lisni) ožiljak

Rod *Lepidophloios* je veoma sličan rodu *Lepidodendron*. Najupadljivija razlika je u obliku romboidalnih lisnih jastučića koji su kod vrsta ovog roda horizontalno izduženi. Rod je opisan na osnovu makro otisaka i oblika lisnih jastučića.

### Osnovne karakterstike:

- Visina stabla oko 30-35 m
- Stuboliko stablo sa terminalnom krošnjom
- Izotomno dihotomno grananje krošnje
- Nema leteralne anizotomne grane duž stabla, već samo u krošnji
- Monokarpan rod
- Položaj reproduktivnih organa je na granama terminalne krošnje
- Listovi sa jednim provodnim snopićem (*Lepidophylloides*)
- Postoje infrafolijarni parihnos otvori na lisnom jastučiću, ispod lisnog ožiljka
- Oblik lisnih jastučića je romboidaln, horizontalno izdužen
- Ligula je prisutna, u jamici iznad lisnog ožiljka.
- „Korenski“ sistem je *Stigmaria*

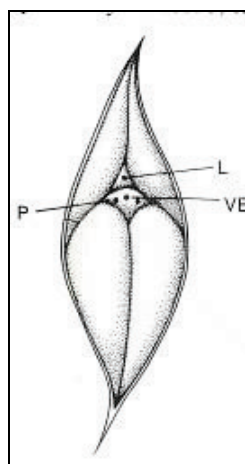
Tipična staništa vrsta ovog roda su plitki delovi močvara. Česte su bile zajednice u kojima je ovaj rod dominirao, tako da u nekim tafocenezama čak 70% ukupnog florističkog materijala

pripada ostacima *Lepidophloios*. U ovakvim zajednicama konstatovana je smanjena prisutnost biljaka koje su, inače, česte u prizemnim spratovima šumske vegetacije, što ukazuje na česte i verovatno ne-periodične fluktuacije na prvom mestu abiotičkih faktora, kao što je nepredvidljivo povećanje i smanjenje količine vode u močvari ili izloženost požarištima. Pretpostavlja se da se ovaj rod prilagodio plitkim močvarnim staništima sa čestim promenama i da nije ulazio u sastav obalske polidominantne vegetacije.

### **Rod *Diaphorodendron* DiMichele 1985**



Sl. 14. Morfotip *Diaphorodendron*  
(DiMichele & Philips 1985)



Sl. 15. Izgled lisnog jastučića P- Parihos otvori (folijarni).  
L- jamica ligule, VB- vaskularni (lisni) ožiljak.  
Modifikovano iz Tavler et al. 2009

*Daphorodendron* je rod koji je 1985. godine opisao DiMichele (DiMichele 1985), a izdvojen je na osnovu novih podataka morfo-anatomske gradje vegetativnih i reproduktivnih organa vrsta *Lepidodendron vasculare* Binney, *Lepidodendron scleroticum* Panell, *Lepidodendron dicentricum* Felix i *Lepidodendron phillipsii* DiMichele, nadjenih u ugljenim loptama. Sve četiri navedene vrste *Lepidodendron*-a su, u početku, svrstane u rod *Diaphorodendron* (*D. vasculare*, *D. scleroticum*, *D. dicentricum* i *D. Phillipsii*), a kasnije je vrsta *Diaphorodendron dicentricum* prešla u rod *Synchysidendron*.

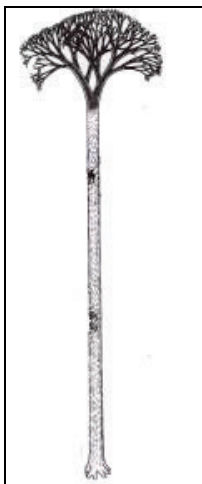
#### Osnovne karakterstike:

- Visina stabla oko 20-25 m
- Izrazito anizotomno dihotomno grananje koje je dovelo razvoja masivnih lateralnih grana duž stabla. Ove grane periodično opadaju ostavljajući krupne ožiljke na stablu

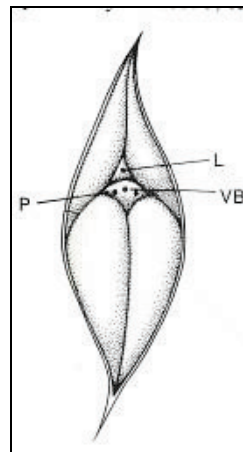
- Terminalna krošnja je slabije razvijena nego kod rodova *Lepidodendron* i *Lepidophloios*. Karakterišu je i izotomno dihotomne grane, kao i anizotimno dihotome (lateralne) grane
- Polikarpan rod
- Položaj reproduktivnih organa je na lateralnim granama
- Listovi sa jednim provodnim snopićem (*Lepidophylloides*)
- Nema infrafolijarne parihnos otvore
- Oblik lisnih jastučića je vertikalno izdužen i romboidalno bez varijacija u odnosu na položaj (bilo da se nalaze na granama ili na stablu)
- Ligula je prisutna, u jamici iznad lisnog ožiljka
- „Korenski“ sistem je *Stigmaria*

Tipična staništa vrsta roda *Diaphorodendron* su polidominantne klimaks zajednice gde su se kao prateći cenobionti pojavljivale brojne vrste pteridospermi i paprati. Za razliku od monokarpnih vrsta (*Lepidodendron*, *Lepidophloios* i *Synchysidendron*) nije naseljavao predele na kojima je postojala veća i neperiodična fluktuacija vodnog režima ili drugih abiotičkih faktora.

### **Rod *Synchysidendron* DiMichele & Bateman 1993**



Sl. 16. Morfotip *Synchysidendron* (DiMichele & Philips 1985 cf. *Lepidodendron dicentricum*)



Sl. 17. Izgled lisnog jastučića P- Parihnos otvori (folijarni). L- jamica ligule, VB- vaskularni (lisni) ožiljak. Modifikovano iz Tayler et al. 2009

Rod je opisan 1992. godine od strane DiMichele i Bateman (DiMichele & Bateman, 1992), kada je, na osnovu novih analiza, izvršena revizija karakteristika vrste *Diaphorodendron dicentricum* (Felix) DiMichele (Basionim: *Lepidodendron dicentricum* Felx) prilikom čega je uspostavljen novi rod *Synchysidendron*. Postojanje ovog roda utvrđeno je zahvaljujući mikroskopskim nalazima iz ugljenih lopti i shodno tome moglo bi se pretpostaviti da određeni broj *Lepidodendron sensu lato* ili *Lepidodendron* sp. (determinacije koje se često javljaju u fosilnim zbirka) pripada zapravo ovom rodu.

#### Osnovne karakteristike:

- Visina stabla preko 30-40 m
- Stuboliko visoko stablo sa terminalnom krošnjom
- Duž stabla se javljaju masivne lateralne anizotomne grane kao kod *Diaphorodendrona*, dok u krošnji preovladjuju izotomno dihotome grane
- Monokarpan rod (?)
- Položaj reproduktivnih organa je na granama terminalne krošnje, a moguće i na lateralnim granama na stablu (DiMichele, personalna komunikacija 2012)
- Listovi sa jednim provodnim snopićem (*Lepidophylloides*)
- Nema infrafoliarne parihnos otvore
- Oblik lisnih jastučića je vertikalno izduženi romboidalni i bez velikih varijacija u veličini
- Ligula je prisutna, u jamici iznad lisnog ožiljka.
- „Korenski“ sistem je *Stigmaria*

Tipična staništa roda *Synchysidendron* su kako plitkovodni močvarni predeli, tako i priobalne zone. Međutim, karakteristično je da se nikada ne javlja veliki broj primeraka ovog roda i do sada nisu zabeležene njegove monodominantne zajednice. Često se javlja u polidominantnim zajednicama, ali ne kao njihov dominantni element. Mada je ovaj rod opisan kao monokarpan (DiMichele & Bateman 1992, Bateman et al. 1992, Philip & DiMichele 1992), novi dokazi (neobjavljeni podaci, personalna prepiska sa DiMichele 2012) bi mogli da, tokom budućih istraživanja, pokažu da rod *Synchysidendron* nije bio monokarpan. Na osnovu pomenutih neobjavljenih nalaza, utvrđeno je da su neke vrste ovog roda imale masivne lateralne grane duž stabla. Lateralne grane su kao i kod *Diaphorodendron* periodično opadale. Ukoliko bi se utvrdilo da su se na njima kao i na granama stabala iz roda *Diaphorodendron* razvijali

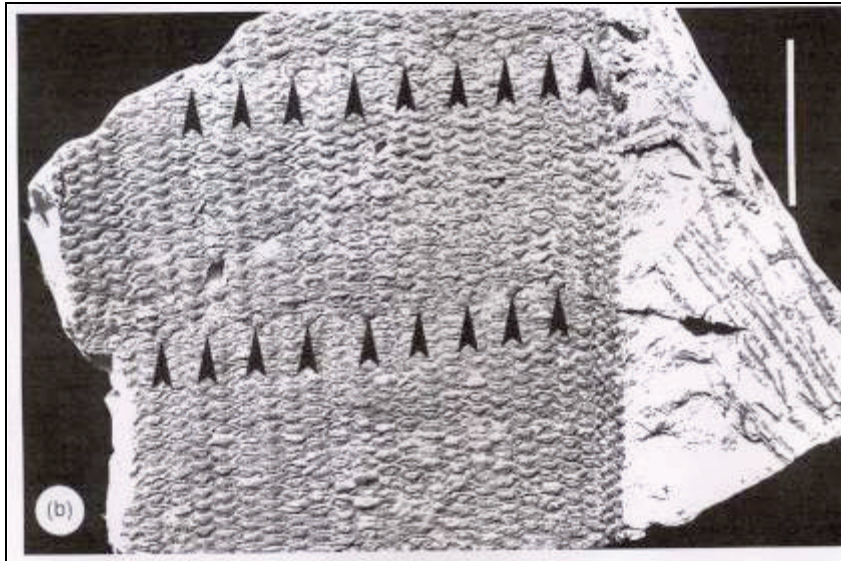
reproduktivni konusi, onda bi to ukazivalo da je ovaj rod (ili bar neke njegove vrste) bio polikarpan jer su starije grane vremenom otpadale a mlađe se formirale. S obzirom da su se na lateralnim granama nalazili reproduktivni konusi to ukazuje da su novi konusi periodično sazrevali, što odgovara polikarpiji a ne monokarpiji.

Tabela 3. Zastupljenost zajedničkih morfo-anatomskih osobina kod pojedinih morfotipova reda Lepidodendrales

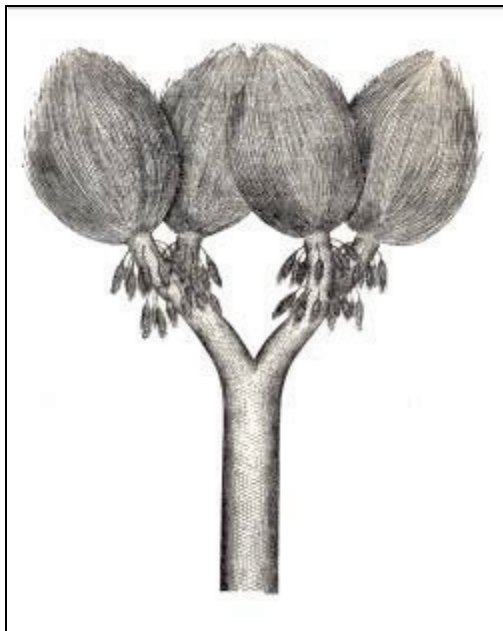
DRVOLIKI HABITUS	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i> <i>Sigillaria</i> <i>Diaphorodendron</i> <i>Syncisyndendron</i>			
PRISUSTVO LIGULE	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i> <i>Sigillaria</i> <i>Diaphorodendron</i> <i>Syncisyndendron</i>			
KORENSKI SISTEM <i>STIGMARIA</i>	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i> <i>Sigillaria</i> <i>Diaphorodendron</i> <i>Syncisyndendron</i>			
TERMINALNA KROŠNJA I LATERALNE GRANE NA STABLU	terminalna krošnja bez lateralnih grana	slaba terminalna krošnja i masivne lateralne grane	terminalna krošnja i slabe lateralne grane	dve ili četiri masivne terminalne grane
	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i>	<i>Diaphorodendron</i>	<i>Syncisyndendron</i>	<i>Sigillaria</i>
REPRODUKTIVNA SPOSOBNOST	monokarpni	polikarpni		
	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i> <i>Syncisyndendron</i>	<i>Sigillaria</i> <i>Diaphorodendron</i>		
POLOŽAJ REPRODUKTIVNIH ORGANA	na granama	na stablu		
	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i> <i>Diaphorodendron</i> <i>Syncisyndendron</i>	<i>Sigillaria</i>		
OBLIK LISNOG JASTUČIĆA	romboidalni		heksagonalni	
	vertikalno izduženi  <i>Lepidodendron</i> <i>Diaphorodendron</i> <i>Syncisyndendron</i>	horizontalno izduženi  <i>Lepidophloios</i>	<i>Sigillaria</i>	
BROJ PROVODNIH SNOPIĆA U LISTU	jedan	dva		
	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i> <i>Sigillaria</i> <i>Diaphorodendron</i> <i>Syncisyndendron</i>	<i>Sigillaria</i>		
PARIHNS OTVORI	foliarni	infracoliarni		
	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i> <i>Sigillaria</i> <i>Diaphorodendron</i> <i>Syncisyndendron</i>	<i>Lepidodendron</i> <i>Lepidophloios</i>		



Najveća odstupanja od više-manje sličnih, zajedničkih morfo-anatomskih odlika javljaju se kod roda *Sigillaria* koji se od ostalih rodova Lepidodendrales razlikuju u sledećim osobinama: heksagonalni lisni jastučići, atipična forma grananja, dva vaskularna snopića u listu i reproduktivni organi razvijeni direktno na stablu. Važna karakteristika *Sigillaria* je i njeno vremenski dugo razdoblje postojanja (od namira do sredine perma), koje je najverovatnije bilo uslovljeno njenom adaptivnom morfologijom i ekološkim zahtevima. Naime, svi rodovi Lepidodendrales na području Evroamerike izumiru najskasnije sredinom stefana, osim sigilarije koja opstaje u močvarnim zajednicama, promenjenog sastava, sve do perma. Zašto su *Sigillaria* opstale u uslovima u kojima su Lepidodendrales i ostale drvolike prečice izumrle, a zamenile ih semene i drvenaste paprati, još uvek nije u potpunosti objašnjeno. Mnogi autori smatraju da je opstanku sigilarija doprineo specifičan oblik stigmarija pronadjen kod grupe Eusigillaria. Tačnije, smatra se da su stigmarije nekih sigilarija imale grane koje su rasle pozitivno geotropno, spuštajući se dublje u tlo (zemljište) i da su zbog toga ove biljke bile sposobne da duži vremenski period prežive i u kserotermnijim uslovima staništima. Međutim, mora se uzeti u obzir da su stigmarije uniformni organi pa se teško može sa sigurnošću tvrditi da je njihov oblik razlog opstanka sigilarija. S druge strane, treba pomenuti jednu drugu, jedinstvenu karakteristiku *Sigillaria* (koje se javlja samo kod ovog roda) a odnosi se na specifično postavljene rasplodne organe. Kod monokarpnih Lepidodendrales, kao i kod polikarpnog *Diaphorodendron* reproduktivne šišarke su postavljene na vegetativnim granama. Kod *Diaphorodendron* lateralne grane sa šišarkama opadaju periodično, dok se kod monokarpnih formiraju samo jednom i nakon rasejavanja drvo umire. Kod *Sigillaria* se, međutim, između dva niza listova formira fertilna zona u kojoj se na kratkim lateralnim drškama razvijaju reproduktivni (sporonosni) konusi/šišarke (Sl.18). Veoma sličan položaj reproduktivnih organa javlja se kod današnjih palmi. Položaj drški jasno ukazuje da su se sporofili formirali periodično. Dve reproduktivne zone su kružnog oblika i njih razdvaja nekoliko slojeva lisnih jastučića koji predstavljaju jedan odredjeni period u rastu biljke. Nakon reproduktivne zone opet dolazi period rasta pa nov niz drški (pedunkula). Sve ovo ukazuje na izvesnu vremensku periodičnost u formiranju sporofila i na polikarpiju.



Sl. 18. Položaj reproduktivnih zona, strelice označavaju ožiljke od drški. (Wang et al. 2009)



Sl. 19. Položaj reproduktivnih konusa na stablu sigilarije (Hirmer 1927.)

Položaj reproduktivnih konusa (šišarki) mogao bi da ukaže na periodičnost, odnosno na takav razvojni ciklus ovog roda koji je imao relativno češću reprodukciju i time i učestalije rasejavanje. Kod monokarpnih rodova faza reprodukcije se javljala samo jednom. Za vrste roda *Diaphorodendron* nema konkretnih podataka, ali se pretpostavlja da su lateralne grane na kojima su bili reproduktivni organi opadale, pa bi, u tom slučaju, ponovna reprodukcija zavisila od potencijala biljke za formiranjem novih grana. Pored toga, važno je napomenuti i da najveće i najbrže posledice globalnih klimatskih i ekoloških promena odražavaju na biljke specijalizovanog tipa reprodukcije i rasejavanja, a to su prvenstveno monokarpne karbonske vrste. Iz

položaja reproduktivnih konusa na stablu može se pretpostaviti da su *Sigillaria* imale bržu, sigurniju i „manje zahtevnu“ reprodukciju od monokarpnih *Lepidodendron*, *Lepidophloios* i *Synchysidendron* ili od polikarpnog *Diaphorodendron* koji je morao svaki put da formira nove lateralne grane.

#### POREDJENJE OPISANIH PREDSTAVNIKA LEPIDODENDRALES SA PREDSTAVNICIMA RECENTNE DENDROFLORE

Primenom aktuelističkog principa, odnosno poređenjem sa recentnim drvenastim biljkama, mogu se utvrditi najvažnije paleoekološke odlike Lepidodendrales, karakteristike njihovih staništa, njihove ekološke neophodnosti (potrebe, zahtevi), kao i njihov uticaj na prateću vegetaciju i formiranje šumske mikro-klime. Medjutim uprkos formiranju okvirne slike o ekologiji Lepidodendrales na osnovu aktuelističkog principa, neke njihove osobine se i dalje ne mogu u potpunosti shvatiti i objasniti. Naime, ovaj izumrli red biljaka poseduje određene karakteristike koje ne postoje kod recentnog drveća, zbog čega nije moguće u potpunosti shvatiti njihovu ulogu, te se o njoj može samo nagađati. To se prvenstveno odnosi na značaj i funkciju lisnih jastučića i stigmarija, kao i na determinisan rast stabla.

Uporedne analize izmedju drvolikih Lepidodendrales i određenih predstavnika recentne dendrofore, prvenstveno semenih biljaka koje se odlikuju krupnim, fanerofitnim habitusom, bazirane su u prvom redu na visinu stabla, oblik i veličinu krošnje, tip i učestalost granjanja, povezanost monokarpije i heteroblastije habitusa, kao i na sličnosti i razlike izmedju rizomorfnih stigmarija i pravog korena.

#### EKOMORFOLOŠKE ODLIKE STABLA

##### **Visina stabla Lepidodendrales**

U paleobotaničkim istraživanjima utvrđivanje visine nekog fosilnog stabla predstavlja jedan od najvećih problema, jer se obično fosilizuju samo mali fragmenti na osnovu kojih se visina ne može čak ni pretpostaviti. Zbog toga je ostatak jednog fosilnog stabla roda *Lepidodendron* od koga se sačuvalo i stablo i deo krošnje (Thomas & Watson 1976) bio od neprocenjive vrednosti za utvrđivanje moguće

visine lepidodendrona. Ovo fosilizovano stablo zajedno sa krošnjom bilo je visoko oko 40 m, i to je visina koja se u kasnijoj literaturi navodi kao visina lepidodendrona. Mada raspoložemo samo sa jednim jedinim nalazom sigurne visine lepidodendrona, na osnovu njega posrednim putem može se utvrditi i pretpostavljena visina drugih primeraka ovog roda ako je poznata širina donjeg dela stabla. Ovo je moguće zahvaljujući Niklasovom metodu određivanja visine stabla (Niklas 1976) na osnovu koga se može izračunati visina ako nam je poznat prsni prečnik stabla (DBH), tj prečnik na visini od 130 cm. Niklas je u radu upravo uzeo primer pomenutog lepidodendrona od 40 m (Thomas & Watson 1976) i na osnovu njegovog prsnog prečnika koji je iznosio 76 cm izračunao da bi pretpostavljena visina stabla bila 34 m. Mada se izračunata visina ne poklapa sa stvarnom, ipak su dobijene približne vrednosti što je pokazalo da se na ovaj način u nekom širem okviru mogu utvrditi i visine stabala drugih *Lepidodendrales* ukoliko nam je poznata širina stabla na visini od 130 cm ili bar pri bazi. Drugim rečima potrebno je naći permineralizovane panjeve tj. ostatke stabala *in situ*, jer jedino u tom slučaju znamo da prečnik koji merimo potiče od baze stabla. Jedan takav lokalitet, sa *in situ* panjevima, je Herrin Coals u Illinoisu, SAD (DiMichele & DeMaris 1987). Na ovom lokalitetu je otkriveno 39 panjeva roda *Lepidodendron* čiji dijametar varira od 34 cm do 144 cm. Mada je visina panjeva najviše 90 cm (ne dostiže visinu prsnog prečnika), ipak na osnovu poredjenja sa primerkom koji su opisali Thomas i Watson (1976) i primenom Niklasovog metoda možemo zaključiti da su stabla lepidodendrona iz Herrin Coals, koja imaju prečnik 144 cm, verovatno mogla biti i mnogo viša od 40 m.

$$76 \text{ cm} : 40 \text{ m} = 144 \text{ cm} : x$$

$$x = 75.8 \text{ m}$$

Visina dobijena na osnovu gornje proporcije je gotovo dvostruko veća od visine lepidodendrona opisanog kod Tomas & Watson (1976), ali pošto nije uzeta mera sa visine DBH nego niže (gde je stablo šire, mada ne mnogo), može se pretpostaviti da je panj sa Herrin Coals lokaliteta ostatak stabla koje je bilo niže od 75.8 m, ali najverovatnije dosta više od 40 m.

Na osnovu ovakvih i sličnih podataka može se pretpostaviti da su stabla nekih vrsta *Lepidodendron* dostizala visinu daleko višu od 40 m. Medjutim s obzirom da su ovo sve posredni podaci a da se jedini siguran podatak odnosi na visinu od 40 m u daljem

radu je ova visina uzeta kao prosečna visina roda *Lepidodendron* a takodje i kao visina najvišeg šumskog sprata.

Poredjenje sa recentnom florom: Najveći broj vrsta recentnog drveća, gotovo sve *Angiospermae* i veliki deo *Gymnospermae*, niži je od nekadašnjih Lepidodendrales. Prosečna visina današnjih drvenastih dikotila uglavnom je između 10-30 m, dok je relativno malo vrsta koje dostižu visinu preko 40 m (Coombes 1992; Gibbons 2003, King et al 2006). Visina šumskih krošnji nekih predstavnika Lepidodendrales od preko 40 m, odgovara, više ili manje, visini najvišeg drveća današnjih tropskih kišnih šuma, što je, obično, između 40-60 m, vrlo retko do ili preko 80 m.

Tabela 4. Odabrane vrste recentne dendroflore čija visina stabla ide do 40 m

Pinopsida	Magnoliopsida	Liliopsida <sup>2</sup>
<i>Calocedrus decurrens</i>	<i>Catalpa speciosa</i>	<i>Attalea colenda</i>
<i>Chamecyparis nootkatensis</i>	<i>Liquidambar formosiana</i>	<i>Borassus aethiopum</i>
<i>Chamecyparis obtusa</i>	<i>Liquidambar styraciflua</i>	<i>Kentiopsis oliviformis</i>
<i>Ginkgo biloba</i>	<i>Quercus</i> spp.	<i>Roystonea regia</i>
<i>Abies alba</i>	<i>Notofagus dommbeyi</i>	<i>Roystonea oleracea</i>
<i>Abies bracteata</i>	<i>Notofagus obliqua</i>	<i>Syagrus sancona</i>
<i>Abies concolor</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Washingtonia robusta</i>
<i>Abies magnifica</i>	<i>Eucryphia cordifolia</i>	
<i>Cedrus atlantica</i>	<i>Arbutus menziesii</i>	
<i>Cedrus libanii</i>	<i>Fraxinus</i> spp.	
<i>Larix decidua</i>	<i>Platanus occidentalis</i>	
<i>Picea breweriana</i>	<i>Zelkova serrata</i>	
<i>Picea pungens</i>	<i>Fcus watkinsisana</i>	
<i>Picea smithiana</i>	<i>Acer saccharum</i>	
<i>Pinus ayacahuite</i>	<i>Carya</i> spp	
<i>Pinus densiflora</i>	<i>Platanus orientalis</i>	
<i>Pinus jeffreyi</i>	<i>Acer rubrum</i>	
<i>Pinus koraiensis</i>	<i>Acer sacharinum</i>	
<i>Pinus nigra</i>	<i>Aesculus flava</i>	
<i>Pinus pinaster</i>	<i>Fagus grandifolia</i>	

<sup>2</sup> Od Monocotyledonae jedino *Arecaceae* imaju predstavnike više od 20 m

<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Junglas nigra</i>	
<i>Pinus walichiana</i>	<i>Ficus watkinsiana</i>	
<i>Pseudolarix amabilis</i>		
<i>Metasequoia glyptostroboides</i>		
<i>Taxodium distichum</i>		

Vrste koje daleko premašuju visinu nekih predstavnika roda *Lepidodendron*, odnosno visoki su preko 40 m, mogu se naći među četinarima, a veoma retko i među cvetnicama (Coombes 1992; Gibbons 2003; Stevanović & Janković 2001; King et al 2006.)

Tabela 5. Prosečna visina odabranih vrsta recentne dendroflore čija visina stabla premašuje 40 m.

Pinopsida		Magnoliopsida		Liliopsida	
taxon	pros.vis. (m)	taxon	pros.vis. (m)	taxon	pros.vis. (m)
<i>Pinus spp.</i>	50	<i>Liriodendron tulipifera</i>	45	<i>Pigafetta filaris</i>	50
<i>Picea spp</i>	15-60	<i>Dipterocarpus incana/alata</i>	60	<i>Cedroxilon quinduiense</i>	60
<i>Cedrus deodara</i>	50-60	<i>Lophira procera</i>	50		
<i>Abies ssp.densa alba.</i>	25-60	<i>Eucaliptus regnans</i>	80-100		
<i>Thuja plicata</i>	65-70				
<i>Fitzroya cupressioides</i>	40-70				
<i>Cupressus sempervirens</i>	30-50				
<i>Chamecyparis pisifera</i>	50				
<i>Araucaria araucana</i>	50				
<i>Pseudotsuga mensiesii</i>	60 (115)				
<i>Cunninghamia lanceolata</i>	50				
<i>Tsuga heterophylla</i>	50-60 (80)				
<i>Taiwania cryptomeria</i>	60-75				
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	80-100				
<i>Sequoia sempervirens</i>	80-100 (112)				

Predstavnici roda *Lepidodendron* čija su stabla bila visoka četrdeset ili više metara, verovatno su predstavljali najviše drveće karbonske šumske zajednice, dok su prateće

biljne vrste (semene i prave paprati, kalamiti i kordaiti) bile znatno nižeg rasta. Tako velika visina vrsta roda *Lepidodendron* može imati značajne ekološke implikacije i posledice, jer se listovi i reproduktivni organi nalaze na gornjem delu stabla, nezaštićeni šumskom mikroklimom, te bivaju izloženi jakim vetrovima, insolaciji i isušivanju. Ne samo kod roda *Lepidodendron*, već i kod drugih monokarpnih rodova (*Lepidophloios* i *Synchysidendron*) ova visina dobija svoje konkretno opravdanje, s obzirom da se krošnja, razvija iznad prateće vegetacije – prostorno na mestu odakle može nesmetano da se vrši „oprašivanje“ i rasejavanje. Ukoliko bi samo monokarpne *Lepidodendrales* imale stabla visoka 40 m i više, gornji šumski sprat bi činila njihova sporadična adultna stabla. Dominantni sprat ovakvih šuma bio je izgrađen od pratećih biljnih vrsta, visine između 10-30 m i on je presudno uticao na fito-mikroklimatske uslove. Može se pretpostaviti da su se monokarpne vrste granale tek kada predju visinu glavnog šumskog sprata. Prema nekim procenama grananje *Lepidodendron sensu stricto* je počinjalo kada stablo dostigne visinu od oko 25-30 m, najverovatnije u zavisnosti od visine prateće vegetacije. Važno je napomenuti, imajući u vidu životni ciklus monokarpnih višegodišnjih biljaka, da su u šumama u kojima su dominirali monokarpni *Lepidodendrales* bili zastupljeni njihovi brojni generacijski stupnjevi (kohorte) od klijanaca i juvenilnih primeraka do različitih vegetativnih stadijuma. To je svakako, zajedno sa ostalim biljnim vrstama, usložnjavalo vertikalnu i horizontalnu strukturu karbonskih šuma.

### **Opšti izgled stabla - habitus**

Po spoljašnjem izgledu (habitusu) drvolike *Lepidodendrales* se mogu podeliti u tri grupe:

**1.** Vrste izuzetno visokog stubolikog stabla (kod *Lepidodendron* do 40 m visine ili više) sa relativno retkom terminalnom krošnjom koja se sastoji od izotomno dihotomnih grana. U ovu grupu spadaju monokarpne drvolike prečice rodova *Lepidodendron*, *Lepidophloios* i *Synchysidendron*. Rastresite krošnje su mogle biti široke i do 12 m ali nisu u većoj meri redukovale insolaciju ka nižim šumskim spratovima (Bateman 1994; Bateman & DiMichele 1991). Posebno su predstavnici roda *Lepidodendron* bili izrazito visoki (Thomas & Watson 1976) i izdizali se više metara iznad okolne vegetacije. Prostorni položaj ovih visokih monokarpnih *Lepidodendrales* može ukazivati da su ova tri roda bila anemofilna i/ili anemohorna.

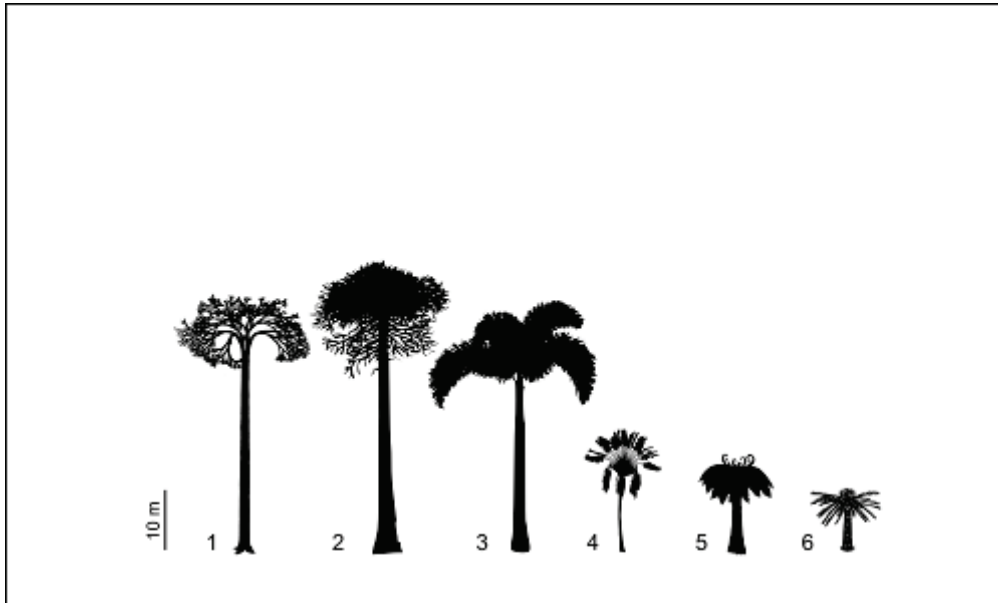


Fig. 1. Sličnosti habitusa monokarpnih Lepidodendrales i recentnih fanerofita.:1. *Lepidodendron*; 2. *Araucaria araucana*; 3. Arecaceae; 4. *Ravenala madagascariensis*; 5. drvenasta paprat; 6. *Cycas revoluta*. (rekonstrukcija 1: Eggert, 1961)

Poređenje sa recentnom florom: Kod recentnih biljaka sličan tip habitusa – visoko stubasto stablo sa krošnjom na vrhu, svojstveno je različitim biljnim grupama, ali prvenstveno nekim četinarima i većini rodova iz familije Arecaceae (Fig. 1). Od četinarara posebno treba izdvojiti vrstu *Araucaria araucana*, čije stablo dostiže visinu preko 50 m, a krošnja se kod odraslih jedinki nalazi samo na vršnom delu. Takođe i kod nekih vrsta roda *Pinus* starija stabla dostižu i do 50 m visine, a krošnja se nalazi samo terminalno (npr. *P. nigra*). Arecaceae su takodje sličnog habitusa<sup>3</sup> posebno zbog svog visokog, tankog i negranatog stabla koje kod *Ceroxylon quindiuense* distiže visinu i do 60 m. Kod drugih biljaka kao što su *Cordyline* spp, *Dracena* spp, *Ravenala madagascariensis*, *Pandanus spiralis*, *Cycadophyta* ili drvenaste paprati takodje se može naći sličan tip habitusa, ali su sve ove biljke znatno niže od Lepidodendrales. Najviša od njih, *Ravenala madagascariensis*, dostiže 20 m visine, dok su ostale između 10 -15 m, pa se s obzirom na različitu visinu stabla ove recentne vrste mogu porediti sa Lepidodendrales samo po opštem izgledu i položaju grana, odnosno krošnje.

<sup>3</sup> Različite sličnost palmi i *Lepidodendrales* uočene su i ranije (e.g. Andrews & Murdy 1958, Bateman 1994..).



**2.** Vrste kod kojih se stabla terminalno granaju dajući dve ili četiri masivne izotomno-dihotomne grane sa grupom dugačkih listova na vrhu. Visina stabala je oko 25 m. Ovo je tipična forma za većinu vrsta roda *Sigillaria*.

Poredjenje sa recentnom florom: U recentnoj dendroflori nije nadjen adekvatno analogan tip habitusa. Ipak, izvesna sličnost se može uočiti u formi stabla vrste *Dendrosenecio keniodendron* (Asteraceae), koje se, nakon cvetanja, na terminalnom delu račva u dve masivne kratke grane (Fig. 2). Svaka grana nosi rozetu krupnih i širokih listova dugih oko 80 cm. Stablo *D. keniodendron*, kao i stabala nekih drugih pahikaulnih fanerofita (*Espeletia*, *Lobelia* itd.) visoko je 6-8 m i može se porediti sa habitusom karbonskih *Sigillaria* jedino u donekle najopštijem ukupnom spoljašnjem izgledu. U suštini i bez obzira na vremensku distancu, to su, ekološki posmatrano, biljke potpuno različitih zahteva i mogućnosti, imajući u vidu, pre svega, staništa na kojima su rasle vrste roda *Sigillaria*, odnosno ona koja danas naseljavaju vrste roda *Dendrosenecio*.

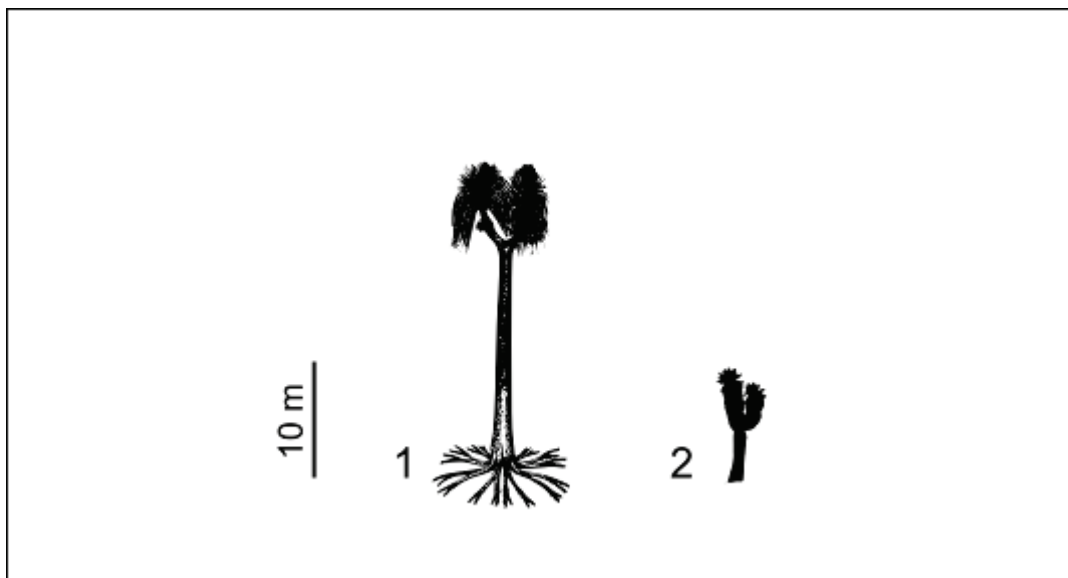


Fig. 2. Izgled habitusa kod: 1. *Sigillaria* sp. (prema Stewart & Rothwell 1993) i 2. *Dendrosenecio keniodendron*.

Vrste roda *Dendrosenecio* ulaze u sastav ekvatorijalnih afro-alpijskih travnih formacija, mada su džinovskih razmera u odnosu na ostale biljke koje ih okružuju, tako da su direktno izložene, često ekstremnim uslovima staništa, pre svega velikim dnevno-noćnim temperaturnim variranjima, snažnim vetrovima i padavinama. Nasuprot tome, *Sigillaria* je šumsko drvo koje se razvijalo u tropskim uslovima

veoma povoljne i ujednačene temperature i vlažnosti, a osim toga, zaštićeno je šumskom fitoklimom. Terminalni položaj džinovske lisnate rozete na 6-8 m od podloge, na stablu vrsta *Dendrosenecio* je od izuzetnog adaptivnog značaja, jer se na taj način štite mlada tkiva u centru rozete, kako od visokih dnevnih, tako i od niskih noćnih temperatura, kada se listovi još i savijaju i zatvarajući apikalni deo biljke. Od velikih temperaturnih amplituda, karakterističnih za ova tropska visokoplaninska područja, donji delovi stabla su zaštićeni „omotačem“ od suvih listova. U poređenju sa ovakvim savremenim uslovima, karbonska, šumska *Sigillaria* je živela u veoma povoljnim paleotropskim uslovima i terminalni položaj njenih listova bio je, najverovatnije i pre svega, u skladu sa potrebom za svetlošću, izbegavanjem konkurencije sa drugim vrstama i dostupnošću reproduktivnih organa oprašivanju i rasejavanju pomoću vetra.

**3.** Vrste kod kojih su stabla sa izraženim anizotomnim grananjem što uslovljava pojavu izraženih lateralnih grana. Ovakav habitus ima rod *Diaphorodendron*. Primarne lateralne grane su masivne i dominantne, one se dalje izotomno ili anizotomno dele na grane drugog i trećeg reda. Tokom vremena najniže grane otpadaju, formirajući tako karakteristične ožiljke koji ostaju na stablu. Rod je polikarpan i njegovo stablo, koje obično dostiže do 30 m, niže je od stabala monokarpnih vrsta.

Poredjenje sa recentnom florom: Zahvaljujući izraženoj anizotomiji ova stabla veoma liče na monopodijalno granata stabla četinara, naročito nekih vrsta borova i ariša (Fig. 3). Za sada ima isuviše malo podataka o celokupnom habitusu roda da bi se napravila konkretnija poredjenja sa recentnim vrstama. Medjutim, podatak da je kod *Diaphorodendron* dominirao anizotomni tip grananja od velike je važnosti za poznavanje opštih odlika Lepidodendrales. Time se pokazuje da su se kod Lepidodendrales razvila dva različita tipa dihotomnog grananja: anizotomno i izotomno, što je analogno osnovnim tipovima grananja semenih biljaka: monopodijalno kod golosemenica i simpodijalno kod cvetnica.



Fig. 3. Sličnosti habitusa polkarpnog *Diaphorodendron* sa pseudomonopodijalnim (dihotomno anizotomnim) lateralnim granama i recentnih monopodijalnih četinara. 1. *Diaphorodendron sclertocum*; 2. *Taxodium distichum*; 3. *Sequoia sempervirens*; 4. *Tsuga heterophylla*; 5. *Sequoiadendron giganteum*. (1: Dimichele & Phillips, 1985; 2, 3, 4, 5: Simon, 1965).

#### MONOKARPIJA I HETEROBLASTIJA

Rodovi *Lepidodendron* (*sensu stricto*), *Lepidophloios* i *Synchysidendron* su bili dugoživeće monokarpne biljke (Bateman 1994), koje su najveći deo života provodile u obliku negranatih vegetativnih adulta (Andres & Murdi 1958, Phillips & DiMichele 1992). Za njih je karakteristična izražena heteroblastija između vegetativnog i reproduktivnog adultnog oblika, koja se ogledala u tome da su terminalnu krošnju razvijali tek kada dostignu polnu zrelost (Fig. 5. 1a, 1b, 1c). U formi reproduktivnog adulta one su se granale, razmnožavale i nakon toga umirale.

Poredjenje sa recentnom florom: Većina današnjih monokarpnih biljaka (npr. fam. Asteraceae, Agavaceae, Bromeliaceae, Acanthaceae) uglavnom se odlikuje krupnom rozetastom životnom formom. U mnogo manjoj meri postoje i drvenaste monokarpne biljke, kako monokotile, kao što su vrste rodova *Carypha* (Arecaceae), *Ensete* (Musaceae), *Bamboosa* (Poaceae), tako i dikotile, kao što su vrste roda *Tachigali* (*Fabaceae*) i vrsta *Cerberiopsis candelabrum* (Apocynaceae). Kod rozetastih formi dolazi do značajne promene u izgledu biljke u vegetativnom i reproduktivnom

stadijumu, dok kod monokarpnih drvenastih vrsta uglavnom nema upadljivih promena habitusa tokom razvoja od juvenilnog do adultnog oblika biljke. Jedan od najpoznatijih primera drvenastih monokarpnih vrsta je rod *Tachigali* (Kitajima & Augspurger 1989; Poorter et al. 2005). Vrsta *Tachigali vasquezii* se odlikuje brzim rastom i sazrevanjem, i kako navodi Poorter (Poorter et al, 2005), sazreva brže nego ostale polikarpne vrste iz njenog okruženja, a nakon rasejavanja semena, mrtvo stablo još nekoliko godina stoji uspravno obezbeđujući time prostor klijancima i mladima svoje vrste. Rast ove vrste je kontinuiran i nema velike promene u ukupnom izgledu biljke, odnosno stabla u vegetativnoj i reproduktivnoj adultnoj fazi.

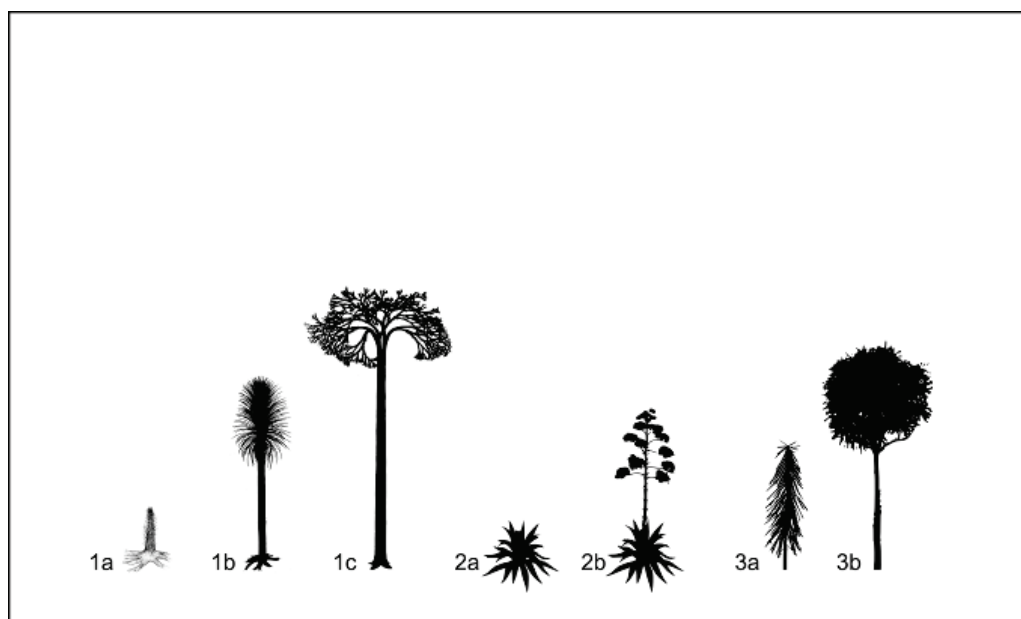


Fig. 4. Heteroblastija između vegetativnih i reproduktivnih stadijuma. *Lepidodendrales*: 1a juvenilni stadijum, 1b vegetativni adult, 1c reproduktivni adult; *Agave americana*: 2a vegetativni adult, 2b reproduktivni adult; *Pseudopanax ferrox*: 3a. vegetativni adult, 3b reproduktivni adult (1a, Philips & DiMichele, 1992; 1b, Andrews & Murdy, 1958; 1c Eggert 1961.)

S druge strane, rozetaste forme kakve su npr. *Agave* i *Puya*, tokom reproduktivne faze značajno menjaju fiziogonomiju. *Agave americana* živi oko 30 godina u formi vegetativnog adulta. Kada dodje u reproduktivnu fazu za kratko vreme formira granatu stabljiku sa cvastima visine do 8 m (Fig.5: 2a, 2b.) a nakon reprodukcije i rasejavanja semena, biljka umire. Habitusi vegetativnog i reproduktivnog adulta vrste *A. americana* međusobno se upadljivo razlikuju. Slično je i sa vrstama *Puya* (Bromeliaceae) kod kojih se habitus takodje uveliko menja u reproduktivnoj fazi biljke, pri čemu na terminalnom delu rozete izrasta masivna

stabljika visoka oko 6 m. Endemičan rod sa Havaja *Argyroxiphium* (Asteraceae) takodje pokazuje osobine slične rodu *Puya*.

Monokarpne odlike *Lepidodendrales* mogu se, donekle analogno povezati i sa nekim drvenastim, kao i sa nekim rozetastim recentnim monokarpnim biljkama. Analogija sa vrstama roda *Tachigali* ogleđa se u opštem izgledu stabla sa krunom u vršnom delu i njegovim „trajanjem“ kao „mrtve“ biljke i posle rasejavanja semena. Pretpostavlja se da je i stablo drvolikih prečica posle „umiranja“ još neko vreme ostajalo uspravno, kao i kod vrsta roda *Tachigali*, najverovatnije iz sličnih razloga, odnosno u cilju zaštite mladica. S druge strane, monokarpne drvolike prečice, slično kao i rozetaste vrste roda *Agave*, u toku reproduktivne faze su izrazito menjale oblik habitusa, formirajući razgranati terminalni deo stabla na kojem su se nalazili reproduktivni organi. Za razliku od semenih biljaka primarna uloga krošnje *Lepidodendrales* bila je u funkciji reprodukcije i rasejavanja, a ne povećanja fotosintetske površine (Bateman et al.1992).

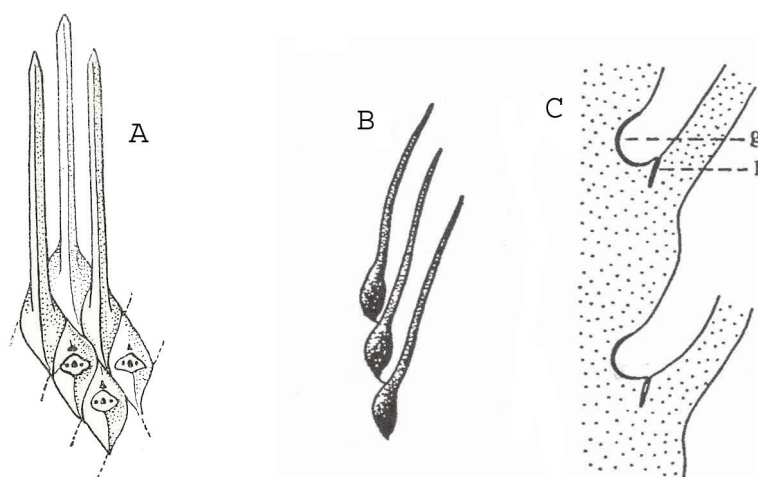
Heteroblastija *Lepidodendrales* može se porediti i sa recentnim polikarpnim vrstama *Pseudopanax ferrox* i *Pseudopanax crassifolia* (Horrel et al. 1990). Kod obe ove vrste mlado stablo je negranato, tanko i sa dugim listovima koji su usmereni nadole, i takvu formu biljka zadržava sve dok ne dostigne visinu od oko 8 m. Takvo vegetativno stablo u potpunosti menja fiziognomiju kada udje u reproduktivnu fazu u kojoj dolazi do grananja, formira se terminalna krošnja i razvijaju se krupni lancetasti listovi (Fig.5: 1c, 2c). Po jednoj od teorija obe vrste *Pseudopanax* počinju da se granaju i razvijaju cvetove u trenutku kada predju visinu do koje su dosežale i mogle da ih obrste danas izumrle moa ptice (Atkinson & Greenwood 1989). Analogno tome moguće je da su i monokarpne vrste *Lepidodendrales* razvijale granate forme tek kada predju gusti šumski sprat, u ovom slučaju, najverovatnije, zbog sigurnijeg anemofilnog oprašivanja.

#### VEGETATIVNI MIKROFILNI LISTOVI

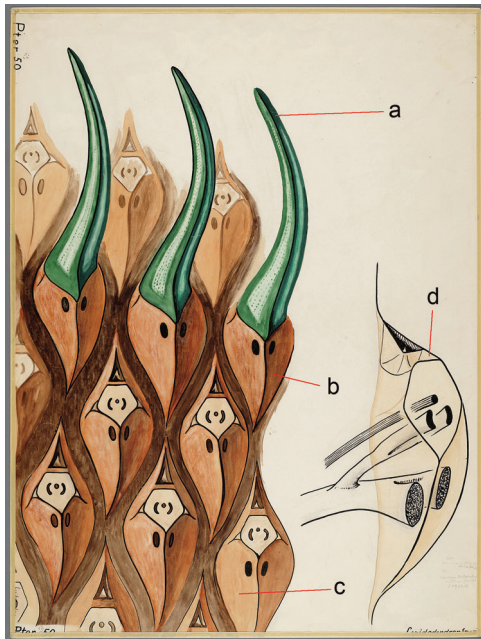
Tokom evolucije kopnenih biljaka razvila su se dva tipa fotosintetskih listova: megafili kod paprati, rastavića i semenih biljaka i mikrofili kod *Lycopodiophyta* (Friedman et al. 2004). Poreklo megafila se objašnjava telomskom teorijom, dok o poreklu mikrofila postoji više teorija. Po Enacionoj teoriji, mikrofili su nastali vaskularizacijom emergenci ili enacija koje su se javile na stablima kod predstavnika

Zosterophyllus razdela Lycopodiophyta. Po drugoj teoriji mikrofilii su evoluirali redukcijom i sterilizacijom fertilnih grana Zosterophyllus, u kojima su već bili razvijeni provodni snopići (Kenrick & Crane 1997). Bez obzira na poreklo mikrofila i megafila, očigledno je da između ova dva tipa listova postoji kako morfološka, tako i anatomska konvergencija. S druge strane možda je upravo drugačije poreklo mikrofila i megafila uslovalo da su se kod listova Lepidodendrales razvile određene osobine koje se ne mogu precizno korelisati sa listovima recentnih biljaka.

Listovi različitih vrsta Lepidodendrales su međusobno veoma slični i sastoje se iz dve morfološke celine: neuobičajeno proširene i zadebljale lisne baze i kraće ili duže lamine. Listovi vremenom opadaju, nakon čega funkciju fotosinteze preuzima modifikovana (razrasla i uvećana) lisna baza odnosno lisni jastučić (Sl. 20, 21). Lisne ploče su kopljaste (travolike), zašiljene na vrhu i sa paralelnim marginama. Najveće međusobne razlike između pojedinih listova javljaju u dužini lisne ploče i u broju vaskularnih snopića kojih može biti jedan, kao kod morfogenusa *Lepidophylloides* ili dva kao kod morfogenusa *Sigillariopsis*. Kod *Sigillaria* se javljaju listovi i tipa *Lepidophylloides*, kao i tipa *Sigillariopsis* (Graham 1935; Wang et al. 2002; Wang et al. 2009), dok se kod rodova *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Synchisidendron* i *Diaphorodendron* javljaju samo listovi tipa *Lepidophylloides* (Graham 1935, Bateman 1994). Kod nekih vrsta, na primer kod *Sigillariopsis decaisnei* Ren. dva paralelna nerva (provodna snopića) se u vršnom delu lista spajaju u jedan. Ni veličina lista ni broj snopića nisu specijes specifične osobine.



Sl. 20. A. Izgled listova i lisnih jastučića koji ostaju po opadanju lista, B i C bočni izgled, g-lisna drška, l-jamica ligule (modifikovano iz Thomas 1967b)



Sl. 21. Izgled listova i lisnih jastučića: a. lisna ploča; b. lisna baza; c. lisni jastučić; d šematski prikaz rasporeda vaskularnih i parihnos kanala na lisnom jastučiću. (modifikovano iz Pelourde & Zeiller 1914).

Listovi *Lepidodendrales* si bili hipostomatični, a stome su bile rasporedjene u dva paralelna niza s obe strane centralnog nerva. Kod mnogih vrsta, kao što su *Lepidophyllum sewardi*, *Lepidophyllum papillonaceum*, *Lepidophyllum angulatum*, *Sigillariopsis sulcata*, *Sigillariopsis halifaxensis*, *Sigillaria brardi* stome su bile u žljebovima, uvučene, dok su kod nekih bile u nivou površine lista, kao kod *Lepidodendron velihemianum*, *Lepidophyllum minor*, *Lepidophyllum latifolium*, *Lepidophyllum equilaterale*, *Lepidophyllum thomasi* (Graham 1935). Iznad lamine nalazi se jamica sa ligulom čija funkcija još uvek diskutabilna. Kod *Lepidodendron* i *Lepidophloios* javljali su se i infrafolijarni parihnos otvori<sup>4</sup> (Sl. 9).

Na poprečnim presecima osnovni oblik listova je većinom trouglast (Sl. 5), posebno kod listova koji nemaju stomatalne žljebove (Graham 1935). Kod vrsta sa listovima kod kojih su stome u žljebovima, osnovni oblik liske (ili lamine) varira od polukružnog do trouglastog (Sl. 6). Mali je broj vrsta kod kojih listovi odstupaju od ovih modela: takav je na primer list vrste *Lepidophyllum thomasi* koji ima široku lisnu ploču i neobično jak centralni nerv usled koga je liska ispupčena i na licu i na naličju (Graham 1935).

<sup>4</sup> Folijarni parihnos otvori nisu uzeti u razmatranje, jer su oni deo opšte morfologije lisnih jastučića a ne listova. Dok je list na stablu folijarni parihnos otvori se ne vide.

Poredjenje sa recentnom florom: List Lepidodendrales koji ima tri jasno diferencirana dela: a. lisku ili laminu, b. lisnu bazu koja po opadanju lamine prelazi u lisni jastučić i nastavlja da vrši fotosintezu i c. ligulu, samo uopšteno se može porediti sa megafilima recentnih biljaka, pa čak i sa mikrofilima recentnih *Lycopodiophyta*. Međutim, detaljna poredjenja se moraju vršiti uvek na nivou nekog od pojedinačnih delova lista (lamine, lisnog jastučića i/ili ligule).

### **Lamina**

Lamina listova Lepidodendrales najviše sličnosti pokazuju sa igličastim listovima borova (*Pinus*), koji su takođe tanki i izduženi, sa paralelnim marginama, zašiljenim vrhom i jednim (subgenus *Haploxyton*) ili dva (subgenus *Diploxyton*) vaskularna snopića. U listu bora stome su takođe raspoređene u nizovima sa jedne, ređe i druge strane iglica što ukazuje na paralelan raspored provodnog tkiva duž ovih igličastih listova. Graham (1935) dugačke listove *Lepidodendron longifolium* poredi sa listovima *Pinus longifolium*<sup>5</sup>, međjutim treba napomenuti da i mnoge druge vrste roda *Pinus* takođe imaju relativno dugačke igličaste listove kao *P. halepensis*, *P. wallichiana*, *P. ayachuite*, itd. Za razliku od dugih, kratke listove Lepidodendrales je mnogo teže upoređivati sa listovima neke konkretne grupe četinara. Graham (1935) poredi kratke i široke listove *L. sternbergii* sa listovima *Taxus baccata*, mada se oni isto tako mogu porediti i sa drugim igličastim listovima pojedinih vrsta iz rodova četinara kao što su *Picea*, *Abies* ili *Cunninghamia*.

Na porečnim presecima liske jasno se uočava sličnost između listova Lepidodendrales i vrsta roda *Pinus*. Naime, iglice vrsta roda *Pinus* pokazuju dve osnovne forme na poprečnom preseku: 1. trouglasta forma je karakteristična za grupu *Haploxyton* (*Pinus lambertana*, *P. wallichiana*, *P. peuce*, *P. strobus*), dok je 2. polukružna forma karakteristična za grupu *Diploxyton* (*Pinus nigra*, *P. silvestris*, *P. heldreichii*) (Vidaković 1982; Stevanović & Janković 1988). Posebno trouglasta forma lamine je veoma slična poprečnim presecima vrste *Lepidophyllum equilaterale* i *Lepidophyllum sewardi* (Fig. 5), dok je polukružna forma slična poprečnom preseku

---

<sup>5</sup> pri čemu verovatno misli ili na *P. palustris* Mill. (syn. *P. longifolia* Salisb.) ili na *P. roxburghii* Sarg. (syn. *P. longifolia* Roxb).



lista *Sigillariopsis sulcata* (Fig.6). Sličnost preseka listova nekih drugih vrsta *Lepidodendrales* i iglica recentnih četinarara nije tako izražena kao u ova dva primera.

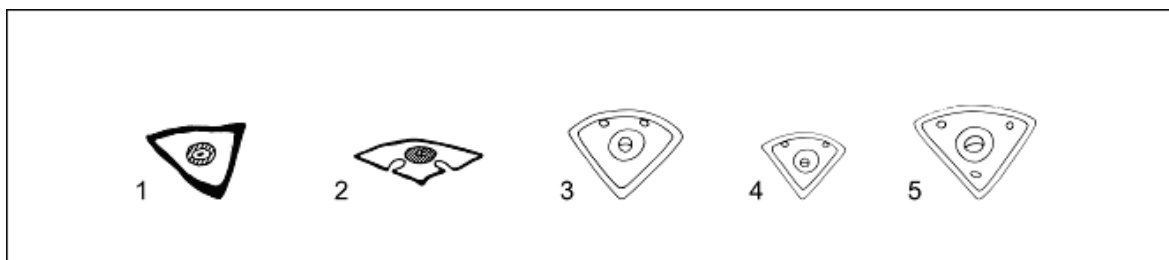


Fig. 5. Poprečni presek listova *Lepidodendrales* i listova *Pinus* iz grupe Haploxyylon. 1. *Lepidophyllum equilaterale*; 2. *Lepidophyllum sewardi*; 3. *Pinus strobus*; 4. *Pinus peuce*; 5. *Pinus cembra*. (Preuzeto iz Graham 1935 - 1,2; Vidaković 1982 - 2,3,5; Stevanović & Janković 1988 - 4)

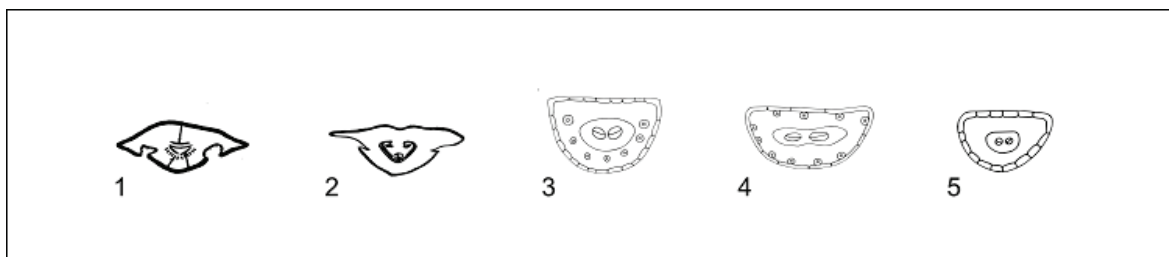


Fig. 6. Poprečni presek listova *Lepidodendrales* i listova *Pinus* iz grupe Diploxyylon. 1. *Sigillaria brardi*; 2. *Sigillariopsis sulcata*; 3. *Pinus heldreichi*; 4. *Pinus sylvestris*; *Pinus halepensis* (preuzeto iz Graham 1935 - 1, 2; Stevanović & Janković 1988 – 3; Vidaković 1982 - 4, 5)

Uopšte uzev, trouglasta forma roda *Pinus* iz grupe Haploxyylon slična je listovima *Lepidodendrales* koji nemaju stomatalne žljebove, a polukružna forma vrsta roda *Pinus* iz grupe Dyploxyylon onim listovima drvolikih prečica koji imaju žljebove. Treba napomenuti da kod *Lepidodendrales* oblik lista najviše zavisi od veličine i oblika stomatalnih kanala. a ne od broja provodnih snopića.

### **Ligula:**

Ligula je opnasta ili jezičasta tvorevina, bez hlorofila, koja se uglavnom nalazi u bazi lista, tačnije na prelazu baze u laminu. Kod paleotropskih *Lepidodendrales* postojanje ligule je utvrđeno na osnovu ostataka jamice koja se na lisnim jastučićima nalazi iznad listnog ožiljka<sup>6</sup>. Neke drvenaste prečice koje su naseljavale područja van tropskog pojasa nemaju ligulu (Iannuzzi & Pfefferkorn 2002). U recentnoj flori ligula

<sup>6</sup> Ligula se takodje nalazi i kod sporofila *Lepidodendrales*.

se javlja kod monokotila iz reda Poales (Poaceae, Cyperaceae) i heterospornih prečica *Isoetes* i *Selaginella*. Kod roda *Isoetes* je smeštena u jamici, u proširenoj bazi lista i sastoji se od ligule i bazalnog dela ligule ili glosopodiuma (Sharma & Sing 1984).

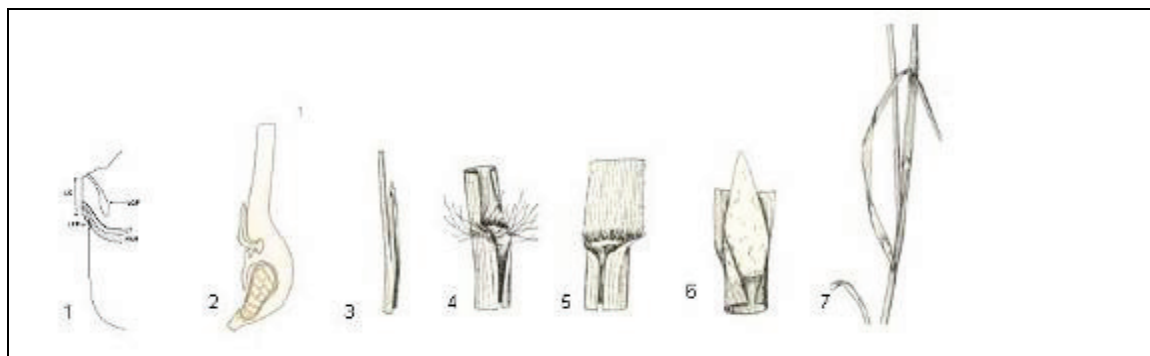


Fig. 7. Položaj ligule kod reda *Lepidodendrales*, roda *Isoetes* familije *Poaceae* 1. *Lepidodendron hickii*, listni jastučić: LS listni ožiljak, LGP jamica ligule; 2. Fertilni list *Isoetes*; 3. *Corynephorus canescens*; 4. *Sieglingia decumbens*; 5. *Tragus racemosus*; 6. *Beckmannia eruciformis*; 7. *Beckmannia eruciformis*, položaj ligule u odnosu na stabljiku i list. (preuzeto iz-1: DiMichele 1983; 3 Buia, 1972a , 4: Buia, 1972b; 5: Csuros, 1972; Ravarut, 1973).

Kod familije *Poaceae* ligula ima sličan položaj, na prelazu sare u laminu i obično je u obliku opnastog jezička ili grupe trihoma (Fig. 7). Uloga ligule ni kod Isoetales ni kod Poales još uvek nije dovoljno razjašnjena, a smatra se da ima sekretornu funkciju i/ili da štiti mlade listove od dehidracije (Sharma & Sing 1984; Chaffey 2000). Interesantno je zapažanje Sharma & Sing (1984), da se ligula razvija brže od lista, tako da je ona potpuno razvijena već kod mladih listova roda *Isoetes*, što može ukazivati na njenu zaštitnu funkciju. Takodje isti autori navode da veličina ligule zavisi od veličine lista, ako je list manji, manja je i njegova ligula i obrnuto.

### **Polimorfizam listova:**

*Lepidodendrales* se odlikuju izrazitim polimorfizmom dužine listova koja varira od nekoliko milimetara do jednog metra (Graham 1935; Kosanke 1979). Na osnovu različitog fosilnog materijala utvrđeno je da veličina i dužina listova nisu species specifične osobine već da u najvećoj meri zavise uglavnom samo od položaja lista na stablu. Najduži i najkrupniji listovi se javljaju na stablima najvećeg dijametra (Chaloner & Meyer-Berthaud 1983), dok se sitni i kratki javljaju na vršnim delovima grana. Može se pretpostaviti da su listovi stabla veći od listova grana, a listovi grana prvog reda veći od listova grana drugog reda, pa bi takav odnos trebalo da postoji sve do najtanjih grana.

Poredjenje sa recentnom florom: Razlika u veličini listova posebno je karakteristična za dikotile i najviše zavisi od položaj lista na stablu i od njegove izloženost sunčevom zračenju: listovi sunca su manji i kseromorfiji, jer se nalaze na vršnom delu ili obodu krošnje i izloženi su jakoj insolaciji i vetrovima, dok se listovi senke, veći i mezomorfiji, nalaze u unutrašnjosti krošnje gde je insolacija smanjena i svi mikroklimatski uslovi ublaženi. Razlika u veličini između listova sunca i listova senke kod angiospermi može biti izuzetno velika, kako kod biljaka iz umereno-kontinentalnih oblasti (na primer kod različitih vrsta roda *Quercus*), a posebno je izražena kod vrsta tropskih kišnih šuma s obzirom na veliku razliku u mikroklimi donjih i gornjih šumskih spratova (na primer kod vrste *Myrianthus arboreus* iz fam. Moraceae ili kod vrste *Anthocleista orientalis* iz fam. Gentianaceae (Breckle, 2002).

Zakovitost između opštih odlika listova i njihovog položaja na stablu može se zapaziti kod nekih izrazito visokih Lepidodendrales (npr. *Lepidodendron*, *Lepidophloios* i *Syncysidendron*), čija su stabla bila mnogo viša od stabala okolne vegetacije, tako da su njihovi listovi, tokom rasta i sazrevanja, bili izloženi različitim fluktuacijama u intenzitetu insolacije i humiditeta. Listovi mladih stabala razvijali su se u prizemnim šumskim spratovima, u okviru glavnog šumskog sklopa, koje karakteriše vlažnija mikroklima i smanjena insolacija, što je moglo usloviti razvoj dužih listova krupnije lamine, odnosno veće fotosintetske površine. S druge strane listovi vršne krošnje, naročito kod visokih stabala kao što su *Lepidodendron hickii* ili *Syncysidendron dicentricum* bili su izloženi jakoj insolaciji, smanjenoj vlažnosti i dodatnom isušivanju vetrovima, tako da su, shodno abiotočkim uslovima, bili sitni, čvrsti i kseromorfiji. Ovo bi značilo da su se dugi listovi nalazili na mladim jedinkama i na donjim delovima stabala, a kratki listovi na terminalnim delovima stabala, u krošnjama. Ukoliko se prihvati ovakvo objašnjenje da je dimorfizam listova roda *Lepidodendron* uslovljen različitim mikroklimom, a pre svega insolacijom, u prizemnom i gornjim spratovima karbonskih šuma, onda se može pretpostaviti da je Kosankeov primerak fosilizovane grane sa listovima dužine preko 80 cm, deo mladog, niskog stabla sa listovima senke (Kosanke 1979). Listovi terminalnih krošnji najvišeg drveća današnjih tropskih kišnih šuma takođe se odlikuju kseromorfnim karakteristikama (debela kutikula koja sprečava neregulativnu kutikularnu transpiraciju, višeslojno palisadno tkivo i veliki broj sitnih stoma), što se dovodi u vezu sa intenzivnom insolacijom i otežanim snabdevanjem vodom. Problem

transporta vode duž stabla veoma visokog drveća i održavanje pozitivnog vodnog balansa i u listovima u terminalnim krošnjama, najverovatnije da je postojao i kod visokih drvolikih *Lepidodendrales* kao i kod današnjih megafanerofita iz tropskih kišnih šuma. Drveće najvišeg sprata današnjih tropskih šuma odlikuje se veoma visokim i relativno uskim stablom koje veoma brzo raste da bi što pre „iznelo“ slabo razgranatu krunu sa rastresito raspoređenim, ponekad veoma krupnim listovima, iznad gustih šumskih slojeva i izložilo ga direktnom sunčevom zračenju. Zbog toga se može reći da se habitus tropskog drveća karakteriše nesrazmenim odnosom džinovske visine stabla prema slabo razvijenoj vršnoj kruni male zapremine. Na sličan način i drvolike prečice se odlikuju nesrazmerno malom krošnjom u odnosu na veoma visoko stablo, relativno male širine.

### **Opadanje listova:**

Drvolike prečice su imale idealne uslove za fosilizaciju listova, jer su rasle u neposrednoj blizini depozicione sredine, listovi su im bili brojni, opadali su i imali su čvrstu i kompaktnu lisku (ovo su sve karakteristike koje u većini slučajeva obezbeđuju da se u fosilnom materijalu nađe veliki broj listova). Uprkos tome fosili pojedinačnih listova *Lepidodendrales* su retki, čak i u *in situ* zajednicama, tako da je očigledno da iz nekog razloga nisu lako dospevali u depozicionu sredinu. Jedno od objašnjenja moglo bi biti da su se listovi zadržavali i sušili na stablu i tek kasnije otpadali u fragmentima (listovi koji se suše na stablu imaju daleko manju mogućnost fosilizacije).

Poredjenje sa recentnom florom: Među današnjim biljnim vrstama nema analognog primera da posle opadanja listova, lisne baze preostaju i preuzimaju fotosintetičku ulogu. Štaviše, ne samo da nije razjašnjeno kako se i zašto ovakav proces odvijao kod *Lepidodendrales*, već ne postoji ni direktan dokaz da su se listovi sušili na stablu, već je to samo pretpostavka izneta u ovom radu, s obzirom da je listova na stablu bilo mnogo, a u fosilnim nalazima ih je malo. U recentnoj flori suvi listovi koji se i dalje zadržavaju na stablu konstatovani su kod nekih drvenastih paprati, kao što su vrste *Dicksonia fibrosa* ili *Cyathea smithii* kod kojih stari, suvi frondovi ne opadaju već stvaraju debeo omotač od suvog lišća koji štiti stablo od raznih parazita, ali i od naseljavanja epifitama i lijanama (Dawson & Lucas 2003). Medjutim, kod *Lepidodendrales* suvi listovi nisu imali sličnu funkciju, tim pre što bi na taj način

prekrili lisne jastučice i onemogućili njihovu fotosintetičku aktivnost. Kod nekih recentnih biljaka umerenog klimatskog pojasa (vrste roda *Quercus* i drugih) suvi listovi se dugo, ponekad tokom čitave zime zadržavaju na granama.

### **Lisni jastučici:**

Lisni jastučici su jedinstvena karakteristika drvolikih Lepidodendrales. Oni prekrivaju stablo i grane, a slične tvorevine se javljaju i na rizomorfnim organima ili stigmarijama. Lisni jastučici su sitnije ili krupnije lisne baze određene debljine, koje su nakon otpadanja lamine preuzimale funkciju fotosinteze.

Svi predstavnici Lepidodendrales su imali lisne jastučice, a njihov oblik je bio specifičan za rod (genus specifičan), a često i specijes specifičan. Za analizu fosilnih nalaza, posebno otisaka, lisni jastučici su predstavljali glavni karakter za determinaciju. Prava uloga lisnih jastučica nije u potpunosti objašnjena, jer su nađeni samo kod Lepidodendrales, pa je nemoguće vršiti analogne analize, s obzirom da takvih tvorevina nema ni u fosilnoj, ni u recentnoj flori.

Poređenje sa recentnom florom: Kao što je rečeno sličnih tvorevina kod recentnih biljaka nema, tako da se samo u izvesnom smislu mogu pomenuti neke drvenaste paprati kod kojih posle opadanja listova ostaju lisne baze sa lisnim ožiljcima, kao i palme i cikasi kod kojih su vidljive lisne baze na stablu preostale posle opadanja listova. Ove tvorevine, međjutim, kod recentnih biljaka nemaju ulogu „novog“ fotosintetskog organa, kako se to dešavalo kod Lepidodendrales.

### RIZOMORFNI ORGAN –*Stigmaria* Brongniart 1822

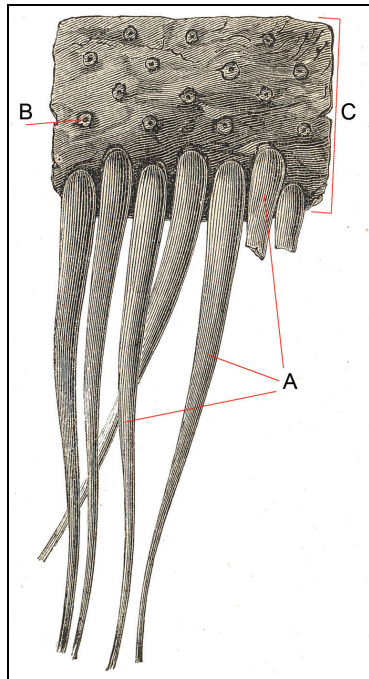
U celokupnoj evolutivnoj ili paleontološkoj istoriji kopnene vegetacije ne postoji ni jedna druga grupa biljaka kod koje koren ili deo biljke nalik na koren ima tako značajnu ulogu prilikom proučavanja fosilnih nalaza kao kod Lepidodendrales. Za razliku od ostalih biljaka, kod kojih se koren gotovo nikada ne fosilizuje, kod Lepidodendrales, ostaci specifičnog korenskog sistema, bolje reći rizomorfnog organa su veoma česti i uglavnom dobro očuvani.



Sl. 22 i 23. Izgled *Stigmaria* sa jednog od najpoznatijih nalazišta *in situ* Fossil grove u Škotskoj (Gunning 1995).

Fosilni nalazi ovakvih korenova su bili do te mere brojni i značajni za paleobotanička proučavanja da im je data i posebna taksonomska kategorija - rod *Stigmaria*.

Najviše podataka o spoljnoj morfologiji stigmarija dato je za vrstu *Stigmaria ficoides* (Sternberg) Brongniart koja je karakteristična za rodove *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Diaphorodendron* i *Synchysidendron* (Eggert 1961; Frankenberg & Eggert 1969; Phillips and DiMichele 1992; Bateman 1994). Osnovu stigmarije čine četiri masivne i jake korenske grane koje su nastale duhotomnim grananjem u bazi stabla. Sa baznog dela stabla dihotomno su polazile dve grane koje su se ponovo dihotomno račvale stvarajući tako 4 snažne, gotovo horizontalne korenske grane koje su bile glavni nosioci velikog i teškog stabla (Sl. 22, 23). Glavne grane su se dalje dihotomno razgranavale stvarajući mrežu lateralnih, sve tanjih i jednostavnijih grana. Najduža nadjena grana stigmarije imala je 13 m (DiMichele & Gastaldo 2008). Lateralne dihotome grane bile su prekrivene spiralno raspoređenim cilindričnim bočnim izdancima koji su prekrivali celu površinu stigmarija polazeći od glavne osovine pod skoro pravim uglom (Sl.24). Oni su periodično opadali ostavljajući karakteristične kružne ožiljke na stigmarijama (otud i naziv *stigma* – ožiljak).



Sl. 24. Izgled bočnih izdanaka na stigmariji (modifikovano iz Pelourde & Zeiller 1914). A. bočni korenski izdanci; B ožiljci nastali nakon otpadanja korenskih izdanaka; C. deo stigmarije.

Poredjenje sa recentnim biljkama: Stigmarije se teško mogu porediti sa korenovima recentnih biljaka, jer za razliku od pravih korenova nisu imale korensku kapu ni korenske dlačice - fundamentalne karakteristike korenova semenih biljaka (Phillips & DiMichele 1992). Međutim, kako je kod stigmarija utvrđeno postojanje mikorize (Krings et al. 2011), može se pretpostaviti da je to bio razlog nedostatka korenskih dlačica. Takodje još uvek nije sa sigurnošću poznato da li je stigmarija, ili bar njen osnovni deo (4 glavne grane) bila podzemni ili nadzemni organ<sup>7</sup>. Pored toga ne raspolaže se ni dovoljnim dokazima o ukupnoj veličini ovog rizomorfno organa, jer moguće je pretpostaviti da je *Stigmara* samo površinski deo jednog mnogo većeg i dubljeg korenskog sistema.

Na prvi pogled stigmarije svojim debelim, gotovo horizontalnim glavnim granama najviše sličnosti pokazuju sa plitkim korenovima biljaka koje rastu na rečnim obalama (*Populus*, *Salix*, *Alnus*) ili u zamočvarenim, više ili manje anaerobnim staništima (*Taxodium*), kao i sa skoro površinskim korenovima nekih tropskih vrsta koji se razvijaju u plitkom lateritnom zemljištu tropskih kišnih šuma (Breckle, 2002). Plitki korenovi recentnih biljaka variraju oblikom u zavisnosti od vrste i konfiguracije

---

<sup>7</sup> Zbog osobine opadanja koja je gotovo ista kao kod opadanja listova (nadjeno je i tkivo za odvajanje) pretpostavlja se da su bočni korenski izdanci analogni listovima i da je *Stigmara* bila autotrofni organ koji je snabdevao hranljivim materijama bazalni deo stabla.

podloge, dok je oblik stigmarija uglavnom uvek uniforman. Može se pretpostaviti da jednoličan izgled stigmarija ukazuje na dve mogućnosti:

1. Podloga za koju su se pričvršćivale nije pružala otpor: u ovom slučaju stigmarije su mogle biti uronjene u žitko i homogeno močvarno dno gde nisu imale većih prepreka prilikom rasta lateralno i u dubinu. U ovom slučaju moguće je pretpostaviti da su bočni korenski izdanci mogli da vrše aeraciju u zablacenim podlogama.

2. *Stigmaria* su bile nadzemni organi. Stigmarija je polazila od baze stabla i njene četiri glavne grane pružale su se horizontalno po tlu ili po močvarnom dnu. U ovom slučaju tek bi sistem korenskih grana trećeg i četvrtog reda pričvršćivao biljku za tlo. Površinski položaj stigmarije bi u boljoj meri mogao da opravda pretpostavku da su i one vršile određeni procenat fotosinteze.

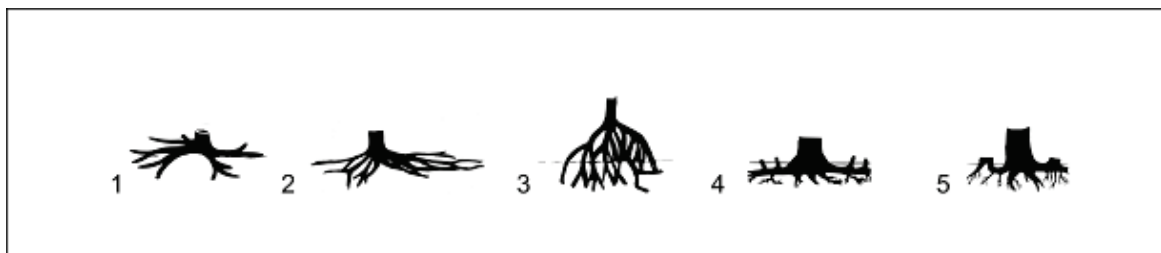


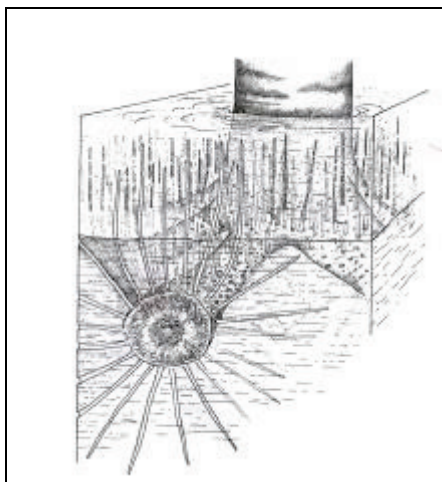
Fig. 8. Poređenje *Stigmaria* sa korenovima recentne močvarne dendroflore. 1. *Stigmaria ficoides*; 2. Plitki koren drveća galerijskih šuma (*Alnus*, *Populus*); 3. Koren mangrova vrsta; 4. i 5. Koren *Taxodium* sa korenskim sistemom za aeraciju.

Na jednu od ove dve mogućnosti ukazuje i položaj bočnih korenskih izdanaka na stigmarijama: oni su pravi, negranati, radijalno raspoređeni i pod pravim uglom u odnosu na glavnu granu. Dobija se utisak da bočni izdanci, ponekad dugački i do 50 cm, nisu bili čvrsto vezani za podlogu (Sl. 24, 25). Osobina bočnih korenskih izdanaka da opadaju poput listova na stablu može ukazivati da je stigmarija predstavljala modifikaciju stabla a ne koren. U tom slučaju pravi podzemni koren je polazio tek od stigmarije i do sada nije zabeležen u fosilnim anlazima.

Opšti izgled, jednoličnost i pravilnost glavnih grana i bočnih izdanaka upućuje na zaključak da su stigmarije bile snažan rizomorfni organ koji je mogao da daje potporu visokim stablima, ali se razvijao u homogenoj sredini gde nije nailazio na prepreke, suprotno korenovima današnjih biljaka koji se prilagođavaju zemljištima različitog mehaničkog sastava.



Na osnovu paleobotaničkih analiza smatra se da su Lepidodendrales, posebno vrste rodova *Lepidodendron* i *Lepidophloios* bile močvarne biljke čiji je donji deo stabla bio stalno ili periodično pod vodom. Najbliži recentni primerci koji žive u sličnim uslovima su močvarne vrste *Taxodium distichum*, *Nyssa aquatica* i *Glyptostrobus pensilis*. Međutim morfološki adaptivni odgovori ovih biljaka na močvarne uslove sredine - proširena baza stabla koja omogućava stabilnost drvetu i pneumatofore koji pospešuju aeraciju u zabarenim i muljevitim staništima, ne mogu se uočiti kod Lepidodendrales. Drugim rečima stigmarija ne pokazuje morfološku diferencijaciju na deo za pričvršćivanje i deo za aeraciju kao što je to karakteristično za korenove današnjeg močvarnog drveća (Fig. 8).



Sl. 25. Prikaz moguće aeracione funkcije stigmarije (Phillips & DiMichele 1992)

Najverovatnije je opšta građa stigmarija bila u funkciji bolje aeracije donjeg dela stabla Lepidodendrales sa močvarnih staništa. U tom slučaju bi za promet gasova i snabdevanje kiseonikom donjih delova rizomorfno organa posebno bili značajni bočni korenski izdanci. U recentnoj flori na sličan način problem anaerobije ili hipoksije rešava drveće mangrove vegetacije koja se razvija u muljevitoj priobalnoj podlozi u tropskim i ekvatorijalnim oblastima. Kod biljaka mangrove potporni korenovi i korenovi za disanje ili pneumatofori izbijaju na sve strane iz osnove stabla i pričvršćuju biljku za pokretnu (zbog plime i oseke) muljevitou podlogu i omogućavaju dobro snabdevanje korenovog sistema kiseonikom iz vazdušne sredine. Kod vrsta roda *Rhizophora* pneumatofori gube korensku kapu da bi lakše vršili aeraciju. Imajući to u vidu može se pretpostaviti da su bočni izdanci stigmarija takodje predstavljali korenove za aeraciju i da iz tog razloga nisu imali korensku kapu.

## SPECIFIČNE ODLIKE POJEDINIH RODOVA

Paleoekološke i eko-morfološke karakteristike predstavnika reda *Lepidodendrales* prvenstveno ukazuju na postojanje dve izrazito različite grupe drvolikih prečica: monokarpni i polikarpni rodovi. Očigledno je da su paleoekološke karakteristike šuma u velikoj meri zavisile od zatupljenosti jedne ili druge grupe *Lepidodendrales*, jer su opšte morfološke odlike i izgled čitavog habitusa određenih vrsta, odnosno monokarpnih ili polikarpnih rodova uticali na dinamiku i mikroklimu (fitoklimu) karbonskih šuma.

Monokarpne vrste, nezavisno od vremena postojanja, obično naseljavaju staništa nepovoljnih, ograničavajućih uslova (kao što su pustinje ili polupustinje). Na takvim mestima, monokarpne biljke formiraju semena u retkim povoljnim periodima. U povoljnim paleotropskim klimatskim uslovima, u kakvim su živeli *Lepidodendron*, *Synchysidendron* i *Lepidophloios*, monokarpnja bi se mogla povezati sa očuvanjem prostora za mlade biljke kao što je to slučaj sa recentnom monokarpnom vrstom *Tachigali vasquezii* (Poorter et al. 2005). Monokarpe vrste drvolikih prečica su najveći deo života postojale u negranatim, vegetativnim stadijumima, što znači da nisu zauzimale veliki „nadmorski“ prostor, niti su ozbiljnije redukovale insolaciju ka nižim šumskim spratovima. Stoga se može pretpostaviti da je u ovakvim paleocenoza postojala mogućnost da se na relativno malom prostoru nađe veći broj stabala, što, takodje može objasniti i postojanje velike količne biomase od koje je nastao karbonski ugalj (Sl. 27, 28).

Pored monokarpnih, u močvarnim karbonskim šumama je bilo i polikarpnih rodova, od kojih su, među fanerofitama, za analize prikazane u ovom radu, posebno interesantni rodovi *Diaphorodendron* i *Sigillaria*.

*Diaphorodendron* se od pomenutih monokarpnih rodova razlikovao izraženom anizotomnom dihotomijom i razvojem masivnih lateralnih grana, koje su periodično otpadale. Imao je niže stablo od monokarpnih vrsta, i čitava njegova fiziognomija (brojne lateralne grane) ukazuje da je najverovatnije živio u zajednicama sa monokarpnim rastinjem koje nije imalo lateralne grane duž stabla.

*Sigillaria* je takodje bila polikarpan rod, ali su i dalje savremena saznanja o opštem izgledu vrsta ovog roda nedovoljna. Brojni fosilni ostaci sigilarija ukazuju da su one imale masivna i jaka stabla i da su se na mnogim lokalitetima nalazile u

zajednicama sa ostalim likopsidama. Osim jasne razlike u izgledu habitusa i obliku lisnih jastučića, kao i činjenice da su opstale tokom stefana i perma, nakon izumiranja drugih Lepidodendrales, nema posebnih dokaza da su one tokom perioda namir - vestfal naseljavale staništa koja bi se vidno razlikovala od staništa drugih Lepidodendrales. Moguća je pretpostavka nekih autora da su naseljavale suvlja staništa, međutim to bi se odnosilo samo na podrod *Eusigillaria* čije su grane stigmarija išle vertikalno dublje u tlo, dok ostale *Sigillaria* imaju stigmarije vrste *Stigmaria ficoides* kao i većina drugih drvenastih prečica.

*Stigmaria*: Koren je najredji deo biljke koji se može naći u fosilnom obliku. Jedino kod klase Lepidodendrales korenovi – stigmarije su veoma brojni i dobro očuvani. Ponekad fosilizovane stigmarije mogu biti veoma velikih razmera (Sl. 26.)



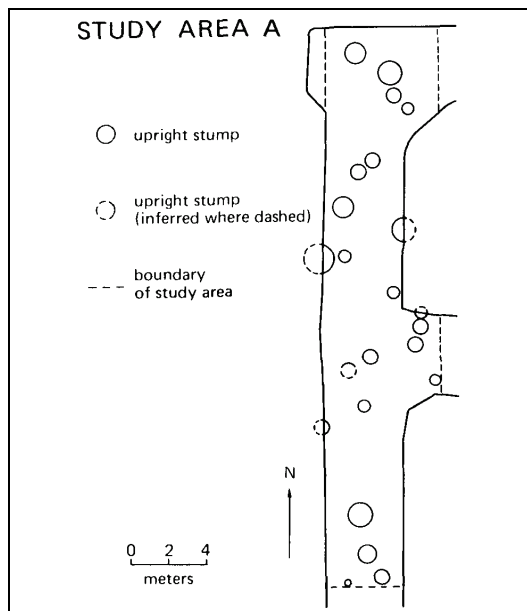
Sl. 26. *Stigmaria* in situ (original fotografije čuva se u Westfälische Wilhelms University in Münster).

Jedan od najvećih doprinosa utvrdjivanju paleokoloških karakteristika Lepidodendrales koji mogu pružiti *in situ* stigmarije je odličan uvid u raspored stabala Lepidodendrales u okviru neke zajednice (Sl. 27, 28). Ovo se posebno lepo može uočiti na lokalitetima Herrin Coals (DiMichele & Philips 1985) i Fossil grove (Gastaldo 1986). Raspored stigmarija na oba lokaliteta ukazuje da je razmak između

stabala bio relativno mali i da su ona bili gusto zbijena, što ukazuje na moguće postojanje monodominantne<sup>8</sup> zajednice na ova dva lokaliteta.



Sl. 27 Fossil grove (Glazgov, Škotska): raspored *Lepidodendrales in situ* (Gunning 1995). Uočava se mali razmak između pojedinih stabala.



Sl. 28. Bliski raspored stabala *Lepidodendron* na lokalitetu Herrin coals, SAD (DiMichele & DeMaris 1987).

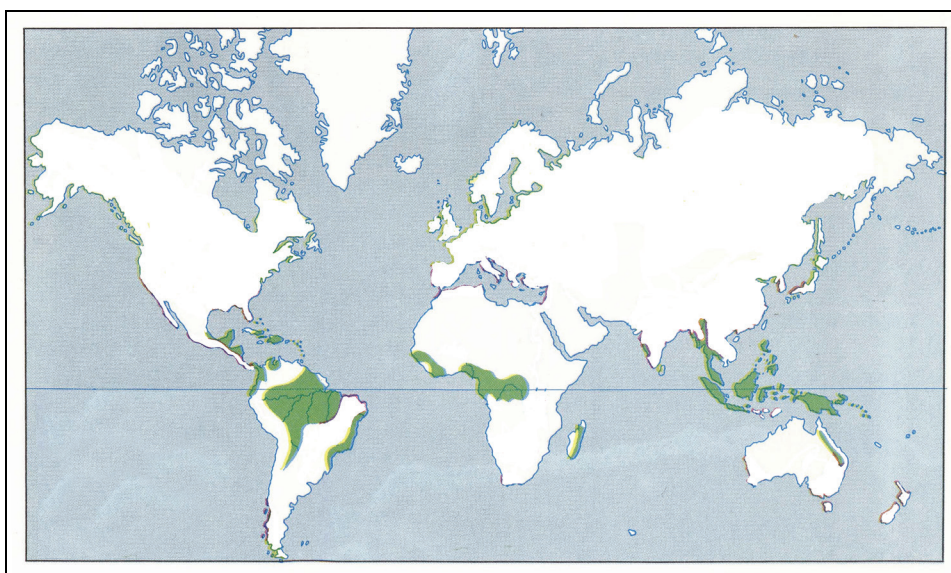
<sup>8</sup> Pod monodominantnim zajednicama ovde se misli na različite rodove reda *Lepidodendrales*, a ne na samo jednu vrstu

## POREDJENJE SA RECENTNIM BIOMIMA

Paleotropske šume *Lepidodendrales* svakako se ne mogu porediti direktno sa recentnim šumskim biomima, pre svega zbog toga što su edifikatori karbonskih šuma bile biljke čija je evolutivna grana u potpunosti izumrla, tako da danas ne postoje realni, referentni oblici koji makar donekle nalikuju paleozojskim predstavnicima. Ipak, na osnovu dosadašnjih saznanja o karbonskim šumama, može se reći da one pokazuju izvesne sličnosti sa recentnim šumskim zajednicama kao što su: 1. tropske kišne šume, 2. močvarne i plavne šume tropsko-suptropskih oblasti, pa čak i 3. četinarske šume tipa tajge.

### SLIČNOSTI I RAZLIKE SA KIŠNIM TROPSKIM ŠUMAMA:

Predeo oko ekvatora se uvek, tokom geološke istorije Zemlje, karakterisao postojanjem šireg ili užeg pojasa (u zavisnosti od geološke periode) vlažne tropske klime, izuzetno povoljne za razvoj šumske vegetacije. Može se reći da se to pravilo nije menjalo od silura (kada su prve biljke naselile kopno) do današnjeg vremena.

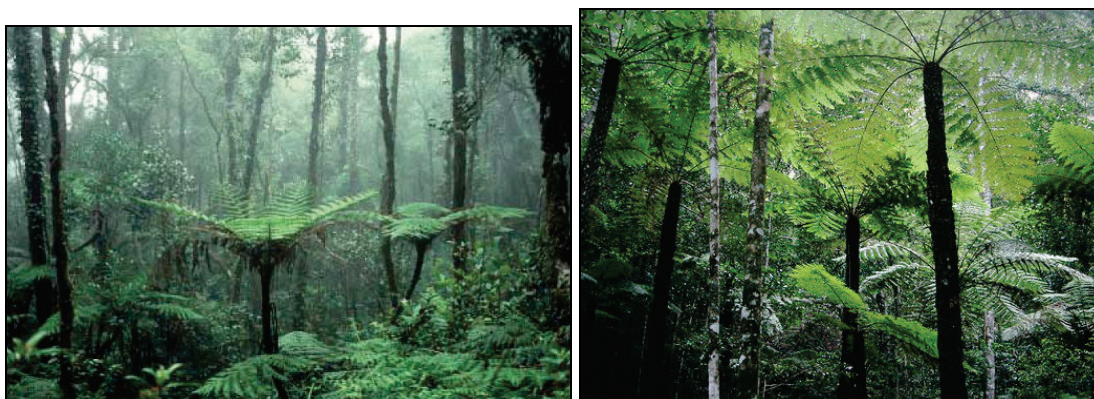


Sl. 29. Rasprostranjenje recentnih kišnih tropskih šuma (modifikovano iz Moore 1982)

Tropska večnozeleno šumska vegetacija danas se razvija u uslovima ujednačene srednje mesečne temperature, velike količine ravnomerno raspoređenih padavina tokom godine, velike vlažnosti zemljišta i vazduha, intenzivne insolacije i



otsustva izraženih sušnih ili hladnih perioda. Zbog ovako povoljnih okolnosti tropske kišne šume su najbujnija, strukturno najsloženija i taksonomski najraznovrsnija šumska zajednica. U karbonu, kao i danas, najbujnija vegetacija i najraznovrsnija flora postojala je upravo u tropskom pojasu, a tokom geološke istorije, od silura do pleistocena, tropske zajednice su se, evoluirajući, menjale i kvalitativno usložnjavale. Gotovo preko 90% svih paleobotaničkih nalaza karbonske vegetacije odnosi se na vegetaciju nizijskih predela paleotropskog pojasa, dok o vegetacijama većih južnih i severnih geografskih širina ima mnogo manje podataka.



Sl. 30 i 31. Izgled današnjih kišnih tropskih šuma u predelima koje naseljavaju drvenaste paprati.

Najveća sličnost recentnih i karbonskih tropskih šuma ogleda se u takoreći istovetnosti ekoloških uslova u kojima se razvijaju, tačnije u optimalnim, tokom čitave godine ujednačenim uslovima veoma povoljne temperature i velike vlažnosti što je omogućavalo i nesmetani evolutivni razvoj čiji je krajnji rezultat današnje izuzetno florističko bogatstvo tropskih prašuma. Veliki diverzitet recentnih tropskih šuma ogleda se, pre svega, u velikom broju životnih formi fanerofita, lijana i epifita iz razdela Magnoliophyta koje su često filogenetski međusobno udaljene, a ekološki izrazito konvergentne. Raznovrsnost i raznolikost cvetnica u tropskim kišnim šumama je, tokom neometanog razvoja kroz dugo geološko vreme, dostigla zadivljujuće, ali i neverovatne adaptivne forme, počevši od ogromnih stubolikih stabala visokih 90 m, preko lijana i epifita, pa sve do ekstremnih oblika holoparazitizma kao kod vrste *Rafflesia arnoldii* kod koje se nad zemljom, na površini korena domaćina, javlja samo cvet gigantskih razmera. Verovatno da nikada ranije na Zemlji nije postojao ovakav diverzitet i bogatstvo adaptivnih formi, već je to uslovljeno dugom evolucijom,

odnosno historijom razvoja skrivenosemenica (Magnoliopyta), kao i činjenicom da neki recentni tropski biomi (npr. delovi Amazonije) postoje već oko 50 miliona godina (Jaramillo et al. 2010).

Tokom gornjeg karbona (namir, vestfal, stefan) najraznovrsniji floristički sastav takodje se nalazio u šumama tropskog pojasa, odnosno paleotropikuma. Međutim, karbonske tropske šume nisu imale ni približno tako veliki spektar adaptivnih ekomorfī, a posebno su bili retki biljni oblici tipa lijana ili penjačica kakve su bile vrste roda *Sphenophyllum* i *Mariopteris* (Oluštil et al. 2009). Tadašnji floristički diverzitet svodio se, pre svega, na gotovo podjednaku zastupljenost pet različitih grupa biljaka, a ne na različite životne forme. Paleotropske šume izgrađivale su biljke iz različitih razdela, i to: paprati (Pteridophyta), rastavića (Equisetophyta), semenih paprati (Pteridospermatophyta), prečica (Lycopodiophyta) i pra-četinara kordaita (*Cordaites*, Pinophyta). Ovaj podatak govori ne samo o sastavu, već i o veoma raznovrsnom genetskom potencijalu tadašnjih šuma. Naime, bez obzira što su današnje tropske šume bujnije, taksonomski raznovrsnije i sa neuporedivo više životnih formi, u njima dominira jedan razdeo, cvetnice ili Magnoliophyta (u okviru koje postoje samo dve klase), dok su paleotropske šume likopsida bile filogenetski raznovrsnije, jer su ih činile biljke iz različitih razdela i više različitih klasa u okviru tih razdela. Izrazita osobenost ovih šuma bila je u prisustvu Lycopodiophyta, kojima pripada i red *Lepidodendrales*, a koja predstavljaju paralelnu, sestrinsku, grupu svih ostalih viših biljaka.

Između recentnih tropskih i karbonskih paleotropskih zajednica postoje razlike ne samo u sasvim drugačijem taksonomskom sastavu cenobionata koji su filogenetski veoma udaljeni, već i u 1. intenzitetu razgradnje organske materije, 2. spratovnosti, kao i 3. svetlosnom režimu.

1. U recentnim tropskim šumama razgradnja je brza i temeljna, a „oslobodjeni“ mineralni elementi se odmah ponovo ugrađuju u novosintetisanu biljnu masu, zbog čega je akumulativni horizont plitak. Međutim, na osnovu velikih količina uglja iz perioda karbona može se zaključiti da je razgradnja organske supstance u paleotropskom pojasu tog perioda bila veoma usporena, a u dubokom močvarnom zemljištu postojao je debeli talog nerazgradjene biljne mase (treset, detritus). Zbog toga su se u depozicionoj sredini (dno močvare) formirali anaerobni uslovi što je bilo pogodno i za fosilizaciju. U tom periodu je, takodje, bilo daleko manje razlagača nego danas, pa, na primer, lignin i celuloza, kao nove evolutivne strukturne tvorevine, još

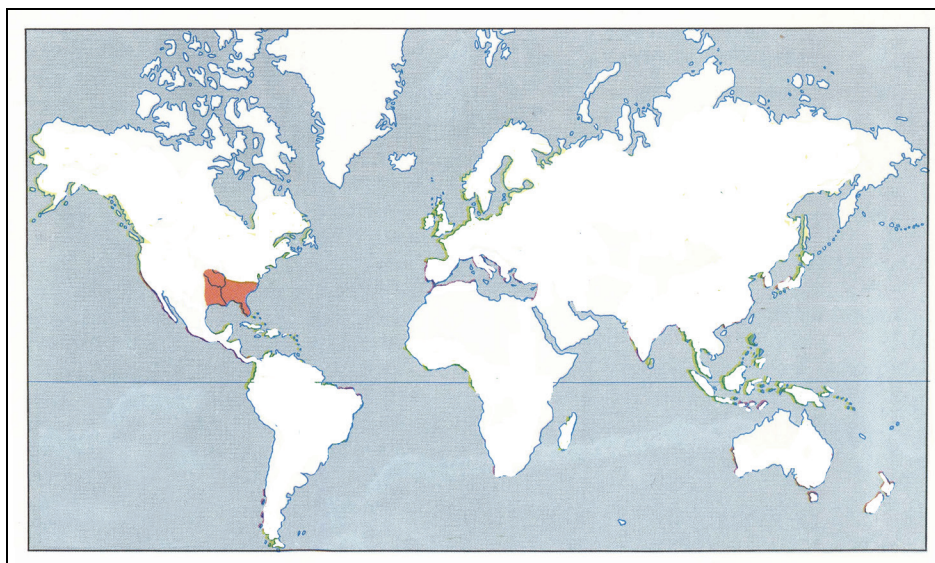
uvek nisu imale veći broj specijalizovanih razlagača, tako da je velika količina drvenastih tkiva ostala nerazložena i time dala osnovnu sirovinu za formiranje uglja. U prilog ovome posebno govori podatak da su gljive bazidiomicete (Basidiomycota), koje danas predstavljaju primarne razlagače celuloze i lignina u karbonu bile slabo zastupljene (Hibbert and Thorn, 2001). Veća pojava ovih organizama zabeležena je tek od mezozoika (Taylor & Krings 2005).

2. Uzimajući u obzir fiziognomiju, ili bolje reći izraženu uniformnost predstavnika svih pet zastupljenih razdela u paleotropskim šumama, kao i nedostatak različitih životnih formi, može se zaključiti da su spratovnost i celokupna prostorna i vremenska organizacija šume bili daleko jednostavniji nego što je to slučaj kod recentnih tropskih šuma.

3. Karbonske šume su se odlikovale drugačijim svetlosnim režimom od recentnih tropskih kišnih šuma; najverovatnije da je usled slabo granatih stabala *Lepidodendrales* intenzivnija insolacija dopirala do nižih šumskih spratova, te su, na taj način, i stigmarije delimično mogle da obavljaju proces fotosinteze.

#### MOČVARNE ŠUME U KOJIMA DOMINIRA ROD *TAXODIUM*

Plitko močvarno zemljište i opšti izgled drvolikih *Lepidodendrales* i pravilnih, slabo granatih i u bazi proširenih stabala recentnih četinara roda *Taxodium* ukazuju na određenu generalnu sličnost karbonskih močvarnih šuma i recentnih močvarnih šuma Okifenoki tipa.



Sl. 32. Položaj močvarnih šuma u kojima dominira rod *Taxodium* (modifikovano iz Moore 1982)



Pretpostavlja se da je široko močvarno područje na teritoriji Floride staro oko 5000 godina (ostatak pleistocenske estuarije), nastalo tokom porasta nivoa Atlantskog okeana i plavljenja plitke obalne zone (Craighead 1971). Celokupan živi svet ovog ekosistema prate periodične promene - fluktuacije nivoa vode, velike godišnje temperaturne amplitude, uragani, požari – kojima su i biljke i životinje u potpunosti prilagodjene. Pored Okifenoki močvarne vegetacije, u priobalnim močvarama Floride razvija se mangrova vegetacija, koja se, inače, može naći u priobalnim lagunama tropsko-suptropskog pojasa širom sveta.



Sl. 33 Izgled tipične močvarne šume u kojoj dominira močvarni čempres – *Taxodium*.



Sl. 34 Plitki delovi močvare naseljeni taksodijumima.

Poredjenja izmedju karbonskih i recentnih močvarnih šumskih zajednica mogu se odnositi na opšti, medjusobno sličan izgled ovih evolutivno udaljenih zajednica, kao i na makromorfološku sličnosti izmedju vrsta roda *Taxodium* i fosilnog roda (morfofenusa) *Lepidodendron*, kao najkarakterističnijeg predstavnika karbonskih močvarnih staništa.

Određena poduparnost u okviru pomenutih, recentnih i fosilnih, šumskih zajednica svodila bi se na sledeće odlike:

1. Raspored stabala vrsta roda *Taxodium* je više ili manje nasumičan (slučajan), bez veće pravilnosti i pretpostavke gde će izrasti novo stablo. Uzrok ovakvog rasporeda je nestabilna močvarna sredina, kao i pomenute periodične promene u njoj (DiMichele & DeMaris 1987). Raspored *Lepidodendrales*, posebno *Lepidodendron* i *Lepidophloios* koji su naseljavali dublje delove močvarnih staništa u karbonu takodje je bio nasumičan, što se najbolje može videti na primeru okamenjenih panjeva nadjenih na lokalitetu Herrin coals (SAD), kao i panjeva nadjenih na lokalitetu Fossil grove u Škotskoj. (Gastaldo 1986)
2. Recentne močvarne šume, a pre svega Okifenoki vegetaciju, pored vrsta roda *Taxodium*, kako navodi Schlesinger (1978), gradi samo još nekoliko fanerofitnih vrsta, kao što su *Ilex cassine*, *Nyssa sylvatica* var. *biflora*, *Magnolia virginiana* i *Persea borbonia*. Nalik ovakvim oligodominatnim zajednicama su i karbonske močvarne šume u kojima su od fanerofitnih vrsta dominirali uglavnom samo *Lepidodendrales*
3. I u recentnim, kao i u karbonskim močvarnim šumama najveći procenat biomase (85%) se nalazio u snažnim, debelim i visokim stablima vrsta *Taxodium*, odnosno u stablima karbonskih *Lepidodendrales* (od koje su i nastale moćne naslage uglja).

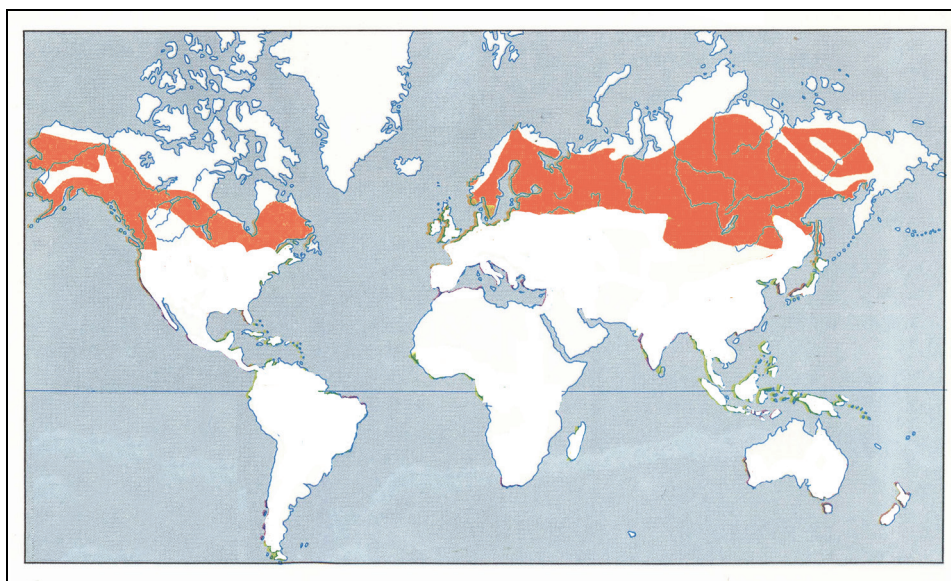
Sličnosti izmedju vrsta recentnog roda *Taxodium* i fosilnog roda *Lepidodendron* svode se na sledeće:

1. Oba roda odlikuje sličan opšti spoljašnji izgled stabala, koja su izrazito krupna, prava, slabo granata i sa relativno retkom krošnjom. Kod predstavnika roda *Taxodium* više od 90% biomase se nalazi u stablu, dok na krošnju otpada manje od 10%. (Cohen 1974). Vrste svih rodova *Lepidodendrales* takodje su imale visoka i krupna stabla i relativno male krošnje, koje su bile beznačajne u formiranju uglja, naročito kod monokarpnih predstavnika *Lepidodendron* ili *Lepidophloios*, s obzirom da su veći deo života provodili u obliku negranatog vegetativnog adulta.
2. Vrste iz recentnih močvarnih ekosistema, kao i one iz karbonskih šuma odlikuje plitak korenov sistem, sa puno adventivnih izdanaka koji su kod današnjih močvarnih biljaka veoma

značajni za poboljšanje uslova aeracije u hipoksičnoj močvarnoj sredini. Smatra se da su sličnu funkciju imali i bočni korenski izdanci kod stigmarija.

Močvarne šume sa *Taxodium*, su izuzetno dobar referentni sistem za rekonstrukciju karbonskih močvarnih šuma, jer i od njih takodje nastaju velike količine uglja<sup>9</sup>, što ukazuje da je dinamika zajednice koja vlada u močvarnim predelima Okifenoki veoma slična dinamici koja je vladala u karbonskim tropskim močvarama. Kod recentnih zajednica Okifenoki (Cohen 1973a; 1973b), je utvrđeno da je razgradnja materije veoma usporena. Cohen (1974) je utvrdio da treset (osnovna materija za formiranje uglja) u prosečnoj močvarnoj zajednici taksodijuma ima debljinu od oko 2.91 m, od čega gornji sloj od 91.5 cm u najvećoj meri čine ostaci različitih delova *Taxodium*-a. Na osnovu ovog podatka možemo pretpostaviti da je i situacija u karbonskim šumama Lepidodendrales bila slična i da je močvarno tlo i u ovom slučaju bilo prekriveno debelim slojem treseta.

#### SLIČNOSTI I RAZLIKE SA TAJGAMA:



Sl. 35. Cirkumpolarno rasprostranjenje recentnih borealnih šuma (modifikovano iz Moore 1982)

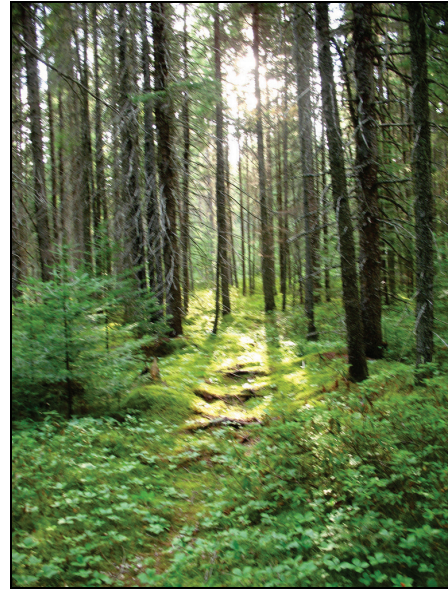
Odredjena sličnost se takodje može uočiti i izmedju paleotropskih šuma i recentnih tajgi. Najveće sličnosti izmedju ova dva, na prvi pogled potpuno različita bioma, su sledece:

---

<sup>9</sup> Na to ukazuju velike količine uglja iz neogena koji je nastao od močvarnih zajednica u kojima je dominirala fosilna vrsta *Taxodium dubium*.



1. Oba bioma su, svaki u svom vremenu, zauzimala ili još uvek zauzimaju ogromna prostranstva. Tropske šume karbona prostirale su se, što se može zaključiti po naslagama uglja, na veoma velikom području paleotropskog pojasa. Današnje tajge takodje obuhvataju veoma veliku cirkumpolarnu kopnenu površinu severne hemisfere i čine oko 30 % svetske šume.



Sl. 36 i 37. Borealne šume – tajge, odlikuju se taksonomskim siromaštvom i malim brojem životnih formi

2. U obe zajednice dominira svega nekoliko fanerofitnih rodova koji izgradjuju mono-oligodominantne zajednice. U recentnim, borealnim četinarskim šumama, naročito severno od graničnih područja sa listopadnim šumama, javljaju se vrste svega četiri roda: *Picea*, *Abies*, *Pinus* i *Larix*. Slično tome i u karbonskim šumama duž čitavog paleotropskog pojasa Evroamerike javljale su se, takodje, vrste svega nekoliko visokih fanerofitnih rodova: *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Synchysidendron*, *Diaphorodendron*, *Sigillaria* i u maloj meri pra-četinar *Cordaites*.

## PRISUSTVO LEPIDODENDRALES NA PODRUČJU BALKANA

Na području Balkanskog poluostrva fosilni ostaci *Lepidodendrales* su malobrojni, slabo proučeni i obično loše očuvani. Ovo je uglavnom s toga što se veliki deo kopna koje danas ulazi u sastav Balkanskog poluostrva u vreme egzistencije paleotropskih šuma (tokom namira i vestfala) nalazio pod vodom i ulazio u sklop tadašnjeg okeana Paleotetisa (Sl.34). Samo manji delovi današnjeg Balkanskog kopna predstavljali su kopnene mase koje su bile prekrivene šumskom vegetacijom.



Sl. 38. Položaj glavnih paleogeografskih / paleotektonskih jedinica tokom vestfala u oblasti današnje Evrope i severne Afrike. Kopnene površine (belo), kontinentalni baseni (tačkasto), brakični i pltkovodni marinski baseni (svetlo sivo), dubokomorski okeanski baseni (tamno sivo), vulkanske zone (crno), modifikovano iz G.B.Vai (2003).

Medjutim pored toga što je samo manji deo današnjeg Balkana predstavljao kopnene predele prekrivene šumom, što znači da je verovatnoća da se nadju fosilni ostaci kopnene flore mala, treba takodje dodati da se na Balkanskom području istraživanja karbonske makroflore nikada nisu ni preduzimala u većem obimu. Takodje veliki broj sakupljenih fosila nije sistematski obradivan niti publikovan, tako da se za postojanje mnogih fosilnih nalaza

Lepidodendrales gotovo i ne zna. Takav je, na primer, slučaj sa velikom zbirkom iz ugljonosnih basena Svoge i Dobrudža u Bugarskoj, koja nikada nije bila objavljena u celosti, a sastoji se od više stotina fosilnih primeraka medju kojima ima i dosta pedstavnika Lepidodendrales. Iz ove zbirke obradjen je ulavnom samo palinološki materijal (spore i ostali delovi reproduktivnih organa) na osnovu koga nije moguće uraditi paleoekološku rekonstrukciju vrste, roda ili staništa. Makro-fosili Lepidodendrales iz pomenute zbirke samo se pominju da su prisutni, ali nisu detaljnije analizirani (Cleal et al. 2003; Cleal et al. 2004; Tenchov 2007; Tenchov 2011). Najviše publikovanih podataka o fosilnim nalazima vrsta postoji sa područja zapadnog i centralnog Balkana. Najbogatije i najinteresantnije zajednice Lepidodendrales nadjene su u Sloveniji (Takšić 1947; Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek 1985; 1986; 1990, 2002a; 2002b, 2007; Pantić & Dulić 1991). U paleoflori Srbije, pored različitih taksona Lepidodendrales iz namira i vestfala, nađeni su i *Sigillaria* i *Stigmaria* stefanske starosti (Djordjević-Milutinović 2010 a). U Hrvatskoj su otkriveni samo pojedinačni primerci *Sigillaria* na planini Samoborska gora (Herak 1956), dok su iz Bosne i Hercegovine publikovana samo dva slabo proučena lokaliteta (Pantić 1961; Pantić & Dulić 1991). Nasuprot tome, u Makedoniji, Crnoj Gori i Grčkoj nije zabeleženo prisustvo Lepidodendrales, a za Albaniju nema podataka.

Treba napomenuti da jedini sigurni dokaz da je na nekom mestu postojala karbonska šumska vegetacija pružaju upravo makro ostaci biljnih organa. Fosilni ostaci Lepidodendrales takodje imaju još jednu veoma korisnu osobinu, a to je da tačno ukazuju na postojanje određenog i relativno kratkog geološkog vremena – namir-vestfal (eventualno i početak stefana). Ovo je jedna od retkih grupa biljaka na osnovu čijih fosilnih nalaza se sa većom sigurnošću može utvrditi starost sedimenata u kojima su nadjeni<sup>10</sup>. Treba takodje dodati da ako se u zajednici nadju samo *Sigillaria* i *Stigmaria*, bez učešća ostalih rodova Lepidodendrales, na osnovu ova dva roda se ne može utvrditi da li zajednica pripada paleotropskim šumama koje su se razvijale tokom namira i vestfala, ili šumama koje su postojale i nešto kasnije - u donjem i srednjem stefanu. Takodje je, za utvrdjivanje starosti na ovaj način, neophodno da fosili Lepidodendrales potiču iz paleotropskog pojasa Evroamerike.

---

<sup>10</sup> Drugi takav slučaj je vegetacija pliocena, medjutim ona po mnogo čemu odgovara planinskoj vegetaciji srednjeg miocena, pa nije dobra reporna flora (osim u slučaju kada se u njoj nadje roburodni tip *Quercus*-a, jer se on na području Balkana ne javlja u miocenu).

PRIKAZ REKONSTRUKCIJA POJEDINIH PALEOTROPSKIH ZAJEDNICA LEPIDODENDRALES  
SA PODRUČJA BALKANSKOG POLUOSTRVA

Na osnovu publikovanih podataka o taksonomskom sastavu različitih paleoflora sa područja Balakanskog poluostrva uradjena je rekonstrukcija mogućeg/pretpostavljenog staništa paleotropskih taksona. Prilikom rekonstrukcije u obzir je uzet paleofloristički sastav, procentualna i uopštena zastupljenost pojedinih taksona kao i njihove morfoanatomske i paleoekološke karakteristike. Osnova svake rekonstrukcije je aktuelistički pristup i zakonitosti koje vladaju u današnjim šumskim zajednicama.

**Močvarna šuma Lepidodendrales i Calamites**

Na području između Janče i Polšnika u okolini Ljubljane nadjeno je čak 35 lokaliteta (Prilog 1) paleoflore namirsko-vestfalske i vestfalske starosti (Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek 1990). Po florističkom sastavu i širini rasprostranjenja ova paleoflora pruža veliki broj konkretnih informacija o paleoekološkim odlikama staništa, prisustvu biljaka karakterističnih za to vreme, kao i o dinamici drevne fitocenoze.

**Spisak nadjene paleoflore (Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek 1990)**

LEPIDODENDRALES

*Lepidodendron* cf. *aculeatum*  
*Lepidodendron* sp. (*Bergeria*)  
*Lepidodendron* sp. (*Aspidos*)  
? *Lepidodendron*  
*Sigillaria* *boblay*  
*Sigillaria* *mammilaris*  
*Syringodendron* sp.  
*Stigmaria* *ficoides*  
*Stigmaria* cf. *ficoides*

*Calamites* *sachsei*  
*Calamites* *schuetzeiformis*  
*Calamites* sp.  
? *Calamites* sp.  
*Equisetites* cf. *hemigway*

KORDAITI

*Cordaites*  
? *Cordaites* sp.  
*Artisia* *aproximata*  
*Artisia* sp.

KALAMITI

*Calamites* *roemeri*  
*Calamites* *cistiiformis*  
*Calamites* *haueri*  
*Calamites* *ramifer*  
*Calamites* *sucowi*

PTERIDOSPERME (SEMENE PAPERATI)

*Trigonocarpus* sp.  
? *Carpolitus* sp.

Za rekonstrukciju staništa uzete su sledeće karakteristike: Na osnovu dostupnih literaturnih podataka (Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek 1990) može se zaključiti da su se svih 35 lokaliteta odlikovali sličnim paleoflorističkim sastavom, pri čemu su dominirale dve grupe biljaka – kalamiti i Lepidodendrales (obe stanovnici močvara), dok je znatno manje bilo semenih i

drvenastih paprati, kao i izvestan broj kordaita. Iz florističkog spiska se vidi da je ovo oligodominantna i samim tim dobro definisana asocijacija (jednostavna za rekonstrukciju), koja je u najvećoj meri (sub)autohtona, i obuhvata jednu široko rasprostranjenu močvarnu zajednicu koja je postojala tokom namira i vestfala. Praktično, ona se sastojala najvećim delom od dominantnih močvarnih taksona drvenastih prečica (*Lepidodendrales*) i kalamita (*Calamites*). Podatak da nema semenih paprati, osim semena roda *Trigonocarpus* (a ima dosta fosilnog materijala), ukazuje da su suvlja obalska područja bila udaljena od depozicione sredine i da je unutar širokog plitkog dela močvare rasla bujna vegetacija u kojoj su dominirali *Lepidodendron* i *Calamites*. S obzirom da je *Stigmaria* nadjena na istom lokalitetu gde i *Lepidodendron* (Prilog 1) najverovatnije je pripadala upravo ovom rodu. Sigilarije su zastupljene na nešto manje lokaliteta od lepidodendrona i uglavnom svi nalazi pripadaju rodu *Syringodendron* (Prilog 1), što ukazuje da ili su pretrpele duži transport ili da su u pitanju stara stabla kod kojih su otpadali krupniji delovi kore.

#### Rekonstrukcija:

Paleoflora je rasla na velikom prostoru plitkih močvara, gde se muljeviti plicak zadržavao i na većoj udaljenosti od obalske linije. Močvarom su dominirali kalamiti i lepidodendroni, dok su sigilarije mogle naseljavati nešto uzvišenija mesta, bliže obali.

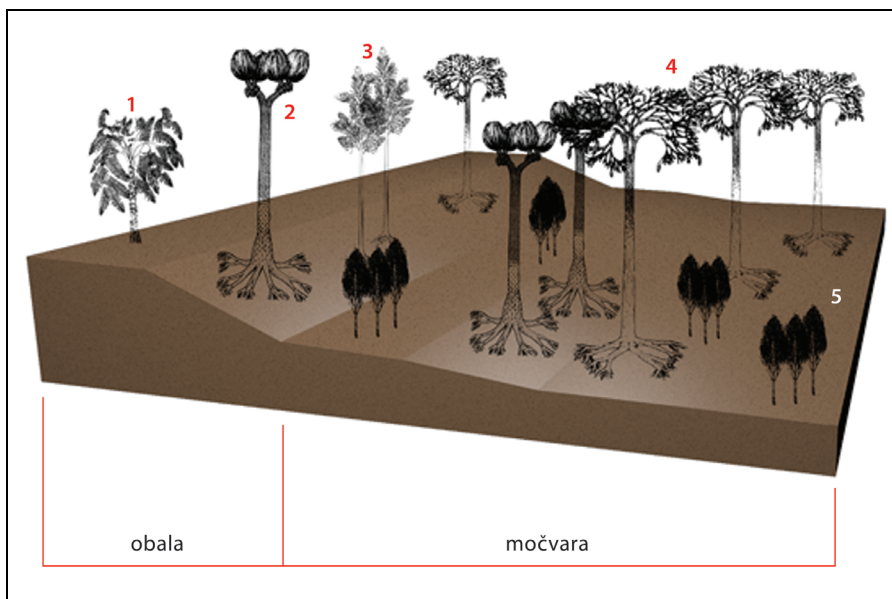


Fig. 9. Šematski prikaz rekonstrukcije močvarnog staništa sa lokaliteta Janče-Polnšnik na osnovu paleoflore. 1. pteridosperma (semena paprat); 2. sigilarija; 3. kordait; 4. lepidodendron; 5. kalamit.



S obzirom da su se one javljale na različitim staništima moguće je da su naseljavale mesta gde je bila manja kompeticija, što je verovatno bilo tamo gde su bile veće fluktuacije vodnog režima.

Nedostatak semenih i drvenastih paprati ukazuje da je obalska linija bila daleko, njihovo odsustvo se ne bi trebalo tumačiti na drugi način.

### **Polidominantna močvarna šuma**

Sa područja Golice, Karavanke, opisana je paleoflora čija je starost određena kao vestfal D (Takšić, 1947). U ovoj paleoflori najčešće se nalaze fosilni ostaci vrsta *Alethopteris grandinii*, *Neuropteris* sp., *Annularia stellata*, *Calamites* sp. i *Lepidodendron rimosum*, dok su ostali taksoni, navedeni u paleoflorističkom spisku, bili malobrojni.

#### Spisak nadjene paleoflore (Takšić, 1947):

LEPIDODENDRALES	<i>Neuropteris ovata</i> Hoffm.
<i>Lepidodendron rimosum</i> Sternb.	<i>Neuropteris</i> sp.
DRVENASTE PAPERATI:	KALAMITI:
<i>Pecopteris</i> aff. <i>arborescens</i> Brgt.	<i>Sphenophyllum</i> sp.
PTERIDOSPERME (SEMENE PAPERATI)	<i>Annularia stellata</i> (Shloth.) Wood.
<i>Alethopteris serlii</i> Brgt.	<i>Calamites ramosus</i> Artis.
<i>Alethopteris grandinii</i> Brgt.	<i>Calamites</i> sp.

Za rekonstrukciju staništa uzete su sledeće karakteristike: Nadjeno je nekoliko stabala *Lepidodendron rimosum* relativno dobre očuvanosti. Prisustvo roda *Sphenophyllum* čije su vrste u većini slučajeva lijane ili puzavice (Opluštil et al. 2009), kao i prisustvo fosilizovanih listova kalamita – morfo species *Annularia stellata* ukazuje da stanište obuhvata uglavnom prosušene delove močvare. I ovde se zbog prisustva lepidodendrona i kalamita uočava da je tafocenoza imala kako (sub)autohtonih, tako i alohtonih elemenata – semene paprati. Takšić (1947) navodi: „...kalamiti su česti ali loše očuvani“, mada u većini slučajeva loša očuvanost fosila ukazuje da su oni pretrpeli duži transport do depozicione sredine, ovde ne bismo mogli uzeti u obzir da su kalamiti transportovani sa veće udaljenosti, jer su to močvarne biljke koje upravo rastu u neposrednoj blizini depozicione sredine.

Rekonstrukcija: Na ovom području je postojala polidominantna šumska zajednica koja je naseljavala šira obalska područja i u kojoj su ko-dominirali monokarpni visoko izdignuti

(emergentni) lepidodendroni i dosta niže semene paprati (prvenstveno *Neuropteris* i *Alethopteris*). Zbog nedostataka *Cordaites* i *Sigillaria*, koje su više od semenih paprati, a niže od lepidodendrona, visinska razlika između poslednjeg i pretposlednjeg šumskog sprata verovatno je bila jasno izražena i iznosila je možda i do 20 m. Shodno tome i razlike u insolaciji, vlažnosti, jačini vazdušnih struja, stepenu isušivanja i temperaturi između gornjih i donjih spratova šume bile su velike (što je tipično i za današnje tropske kišne šume). Prisustvo puzavica ili lijana *Sphenophyllum*, koje su u nekim karbonskim paleoflorama nalažene na fosilnim stablima *Pecopteris* ili *Lepidodendrales* (Opluštil st al. 2009) može ukazivati da je na određenom području rastao veliki broj jedinki, što je moglo dovesti do kompeticije za prostor i insolaciju.

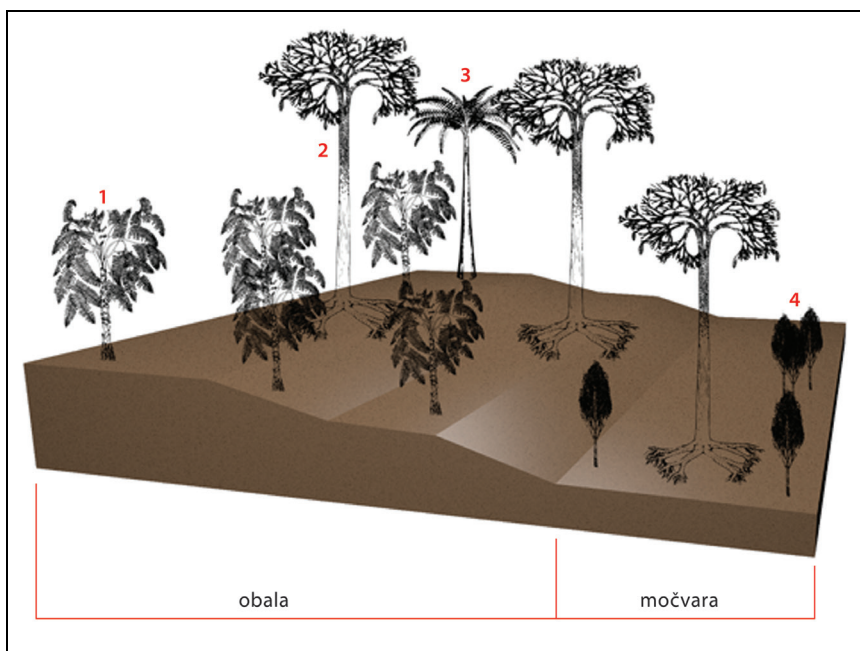


Fig. 10. Šematski prikaz rekonstrukcije močvarnog staništa sa lokaliteta Golice. 1. pteridosperma (semena paprat); 2. lepidodendron; 3. drvenasta paprat; 4. kalamit.

### **Polidominantna šuma sa visokim procentom fosilizovanih pteridospermi i kalamita**

Na području mesta Bizovik kod Ljubljane nadjeno je bogato nalazište vestfalske paleoflore (Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek, 2002a; 2002b.). Zastupljeno je svih pet glavnih grupa karbonskih biljaka: kalamiti, kordaiti, *Lepidodendrales*, pteridosperme i drvenaste paprati. Ovakav sastav ukazuje prvenstveno na polidominantnu zajednicu od koje su se u tafocenozi sačuvali i autohtoni i alohtoni elementi, i to u neuobičajenim odnosima (procentima).

Spisak nadjene paleoflore: (Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek, 2002a;2002b.)

KALAMITI:

*Calamites cf. ramifer*  
*Calamites cf. roemeri*  
*Calamites suckowi*  
*Calamites cf. cisti*  
*Calamites undulatus*  
*Calamites sp.*

LEPIDODENDRALES:

*Lepidodendron cf. aculeatum*  
*Lepidodendron lycopodites*  
*Lepidodendron sp.*  
*Lepidostrobos*  
*Asolanus comptotaenia*  
*Sigillaria sp.*  
*Stigmaria ficoides*

DRVENASTE PAPRATI:

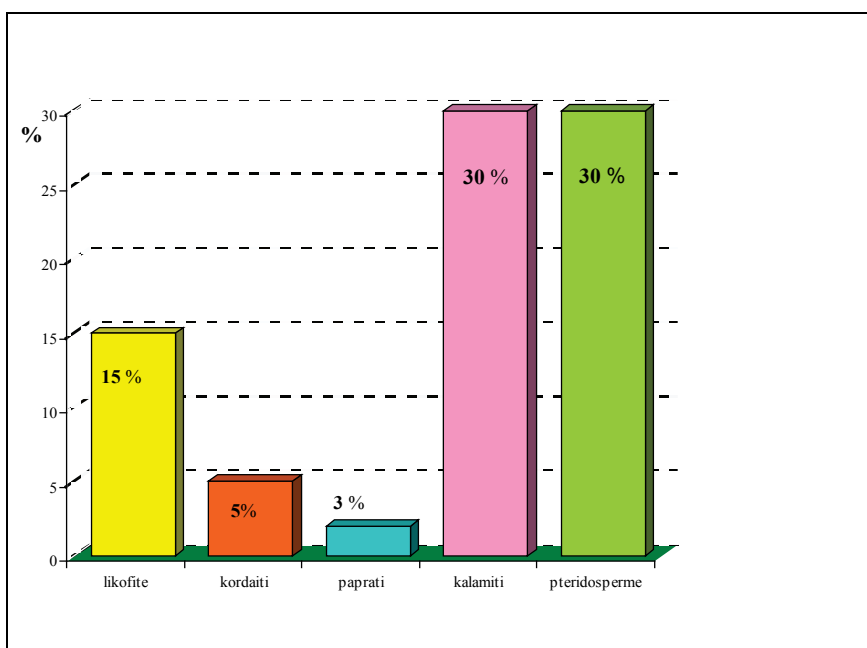
*Pecopteris cf. plumosa*  
*Pecopteris sp.*

PTERIDOSPERME (SEMENE PAPERATI):

*Trigonocarpus sp.*  
*?Mariopteris sp.*  
*Eusphenopteris sp.*  
*Neuropteris tenuifolia*  
*Neuropteris sp.*  
*?Neuropteris sp.*  
*Linopteris neuropteroides*  
*Linoptersi sp. vel Reticulopteris sp.*

KORDAITI:

*Cordaites cf. principalis*  
*Cordaites sp.*  
*Cordaicladius sp.*



Dijagram 2. Procentualna zastupljenost osnovnih taksona u paleoflori Bizovika. Dijagram je napravljen na osnovu literaturnih podataka o broju fosila datih u radu Kolar-Jurkovšek i Jurkovšek (2002b)

Za rekonstrukciju staništa uzete su sledeće karakteristike: Visoki procenat kalamita (30 %) ukazuje na autohtonu ili subautohtonu zajednicu, jer su kalamiti tipične močvarne biljke. Medjutim, suprotno tome, veliki procenat semenih paprati (30%) koje rastu na obalama i dalje na kopnu, ukazuje da je veliki broj fosilnih ostataka alohtonog porekla. Predstavnik

Lepidodendrales nema mnogo ali prisustvo stigmarija ukazuje da su neki od njih bili ukorenjeni u blizini ili u samoj depozicionoj sredini.

Rekonstrukcija: Ova tafocenoza se odlikuje brojnim fosilnim nalazima, što bi, po pravilu, trebalo da olakša rekonstrukciju, ali se u ovom slučaju to ne može obaviti na jednostavan način, jer se u florističkom sastavu javljaju neke nepravilnosti (nelogičnosti). Pre svega je ovde relativno mali procenat Lepidodendrales, koji po pravilu naseljavaju ista staništa kao i kalamiti koji su se fosilizovali u velikom broju.

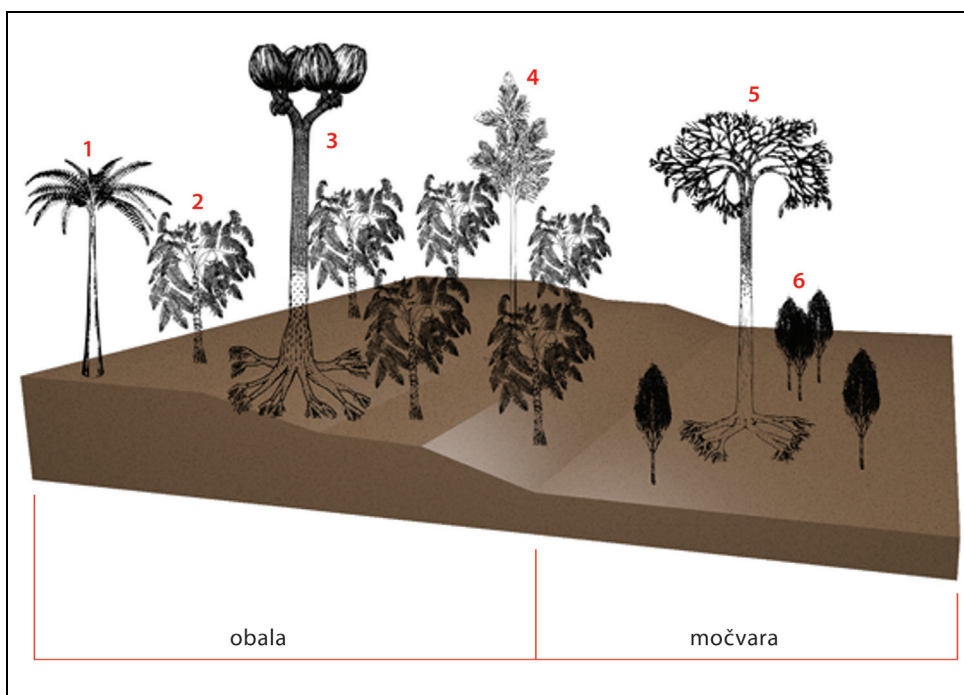


Fig. 11. Šematski prikaz rekonstrukcije močvarnog staništa sa lokaliteta Bizovik na osnovu nadjene paleoflore. Praktično zajednica je predstavljala tipičnu polidominantnu šumu u kojoj su relativno jednako bile zastupljene sve grupe biljaka, ali se tokom fosilizacije ovaj taksonomski sadržaj promenio. 1. drvenasta paprat; 2. pteridosperma (semena paprati); 3. sigilarija; 4. kordait; 5. lepidodendron; 6. kalamit.

Nameće se pitanje zašto se zajedno sa kalamitima nisu sačuvali i Lepidodendrales? Druga nelogičnost je visok procenat pteridospermi (semenih paprati) koje su alohtoni elementi, i koje su kao takve rasli dalje od depozicione sredine obično u zajednicama sa kordaitima i drvenastim papratima. Zašto je fosilizacijom favorizovano toliko pteridospermi, a pri tom gotovo da nema ni kordaita ni drvenastih paprati. koje su rasle na sličnim staništima. I najzad, zbog čega je procenat alohtonih pteridospermi mnogo veći od procenta (sub)autohtonih Lepidodendrales? Odgovor na ovo pitanje najverovatnije se nalazi u selektivnoj fosilizaciji određenih morfoloških oblika. Naime, fosilni materijal obiluje morfogenusima koji se odlikuju nižim rastom i fragilnijim habitusom (kalamiti i semene

paprati), dok se broj fanerofitnih biljaka (kordaiti, drvolike prečice, drvenaste paprati) fosilizovao u mnogo manjem broju, bez obzira da li su one živele u okviru močvarne ili obalske vegetacije. Ovakva morfološka selekcija pri fosilizaciji može ukazivati na brzu sedimentaciju uslovljenu izrazito jakim bujicama, olujama, uraganom ili nekom drugom elementarnom nepogodom. Bujice i nanosi su mogli da za sobom povuku i polome veliki broj frondova niskih semenih paprati i da zatrpaju kalamite, a da pri tom ne oštete i ne povuku za sobom visoke i dobro ukorenjene lepidodendrone, kordaite i drvenaste paprati.

Imajući sve to u vidu, gotovo je sigurno da fosilni materijal koji se sačuvao do naših dana (prema paleoflorističkom spisku) ne daje pravu sliku o stvarnoj zastupljenosti taksona u ovoj zajednici. Generalno, ovo je jedna tipična polidominantna zajednica u kojoj su likopside i kalamiti dominirali močvarnim eko-sistemima, dok su semene paprati i drvenaste paprati (*Pecopteris*) naseljavale obalska i prosušeniya područja, a kordaiti su, najverovatnije, takođe ulazili u sastav suvljih delova močvare. Ovo bi predstavljalo realni izgled ispitivane paleofitocenoze koji se, tokom fosilizacije, dosta promenio u smislu brojnosti pojedinih taksona.

### **Zajednica Lepidodendrales, bez tipičnih pteridospermi**

Na području istočne Bosne sa lokaliteta Prača opisana je manja zbirka donjokarbonske fosilne flore (Pantić & Dulić 1991). O ovoj paleoflori nema mnogo podataka. U pomenutom radu nije precizno naveden lokalitet, izuzev da je u pitanju reka Prača u Bosni, i određena je samo uopštena „donjokarbonska starost“ ove flore. Paleofloristički spisak je veoma siromašan, utvrđeno je svega nekoliko taksona, ali je pojava lepidodendrona u svakom slučaju značajna.

#### **Spisak nadjene paleoflore: (Pantić & Dulić 1991)**

##### KALAMITI

*Asterocalamites scorbiculatus* Schlotheim

*Lepidodendron losseni* Weiss

##### LEPIDODENDRALES

*Lepidodendron* sp.

##### PTERIDOSPERME (SEMENE PAPERATI)

*Diplotmema patentissimum* Ett.

*Diplotmema* sp.

*Sphenopteris* sp.

Za rekonstrukciju staništa uzete su sledeće karakteristike: Kao i kod velikog broja drugih lokaliteta, stabla lepidodendrona ukazuju da bi asocijacija mogla biti autohtona ili subautohtona. Rod *Asterocalamites* je tipičan predstavnik plitkih močvara i verovatno se nalazio u zajednicama sa rodom *Lepidodendron*. Interesantno je da su nadjene relativno retke semene paprati rodova *Diplotmema* i *Sphenopteris*, od kojih rod *Diplotmema* nije zabeležen u drugim analiziranim paleoflorama sa Balkana. Suprotno tome, nema nalaza uobičajenih semenih paprati kakve su vrste roda *Neuropteris* i *Alethopteris*. Takodje nema stigmarija koje bi kao korenovi ukazivale da su Lepidodendrales rasli u neposrednoj močvarnoj sredini.

Rekonstrukcija: Na osnovu vrlo skromnog florističkog spiska ne može se uraditi dovoljno pravilna rekonstrukcija staništa. Eventualno se može zaključiti da je, s obzirom da nema *Sigillaria* koje su niže, niti *Cordaites* koji bi predstavljali medjusprat u zajednici, postojala izrazito velika visinska razlika između najvišeg šumskog sprata, koji činila visoka stabla monokarpnih lepidodendrona, i sledećeg visinskog sprata koji su, u ovom slučaju, gradile semene paprati, a čija visina obično nije premašivala 15-20 m. Međutim, pošto nema stigmarija na osnovu kojih bi se moglo zaključiti sa većom sigurnošću da se radi o autohtonim vrstama, mora se uzeti u obzir da fosilni nalazi možda uopšte ne pripadaju tipično močvarnom rodu *Lepidodendron*, već rodu *Diaphorodendron* koji naseljava malo suvlja staništa na obali.

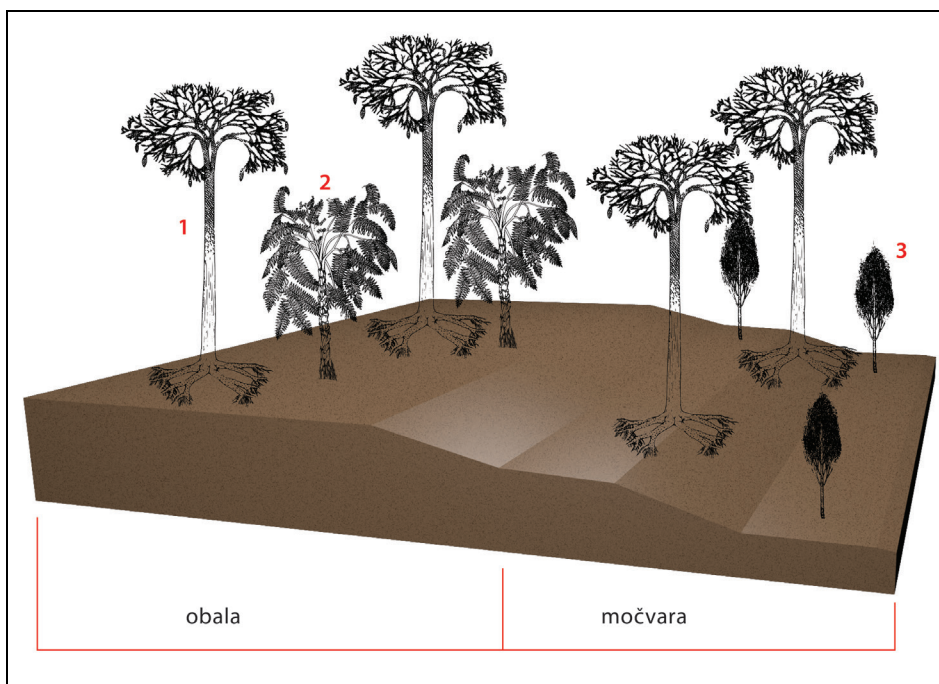


Fig. 12 Šematski prikaz rekonstrukcije močvarnog staništa sa lokaliteta Prača na osnovu paleoflore. 1. lepidodendron; 2. pteridosperma (semena paprat); 3. kalamit.

To bi značilo da su ovde mogle javljati vrste koje su ulazile i u sastav obalske vegetacije, a ne one koje su rasle u močvarama kao tipični predstavnici roda *Lepidodendron*.

### Zajednica *Sigillaria* i pteridospermi

U severozapadnoj Bosni na obalama potoka Ljubija kod istoimenog grada nadjena je omanja fosilna zajednica čija starost se procenjuje na vestfal C (Pantić 1961; Pantić & Dulić 1991). Ova zajednica je posebno interesantna, jer je ovde kopnena makro-flora nadjena u marinskim sedimentima zajedno sa faunom brahiopoda.

#### Spisak nadjene paleoflore (Pantić 1961; Pantić & Dulić 1991)

##### KALAMITI

*Calamites* sp.

##### LEPIDODENDRALES

*Sigillaria*

*Stigmaria ficoides* Brong.

##### PTERIDOSPERME (SEMENE PAPRATI)

*Neuropteris gigantea* Stern.

*Neuropteris* sp.

*Alethopteris lonchitica* Schl.

*Reticulopteris* cf. *munsteri* Eichwald

Za rekonstrukciju staništa uzete su sledeće karakteristike: Od Lepidodendrales javljaju se *Sigillaria* i *Stigmaria*. *Sigillaria* kao najotporniji i najprilagodljiviji predstavnik drvenastih prečica mogla je rasti i na suvljim staništima, dalje od depozicione sredine, međutim prisustvo *Stigmaria ficoides* tipičnog plitkog, širokog i dihotomno granatog rizofora, ukazuje da su sigilarije verovatno subautohtone ili autohtone i da u ovom slučaju nisu rasle na suvljim staništima. Organ-vrsta *Stigmaria ficoides* karakteristična je za jedinke koje su rasle u samim močvarama. Postoji i mogućnost da delovi nadjene stigmarije nisu pripadali sigilarijama, ali s obzirom da nisu nadjene druge Lepidodendrales, verovatno da stigmarija ipak potiče od njih. Pored *Sigillaria* i *Stigmaria*, mofogenus *Calamites* takodje ukazuju da se radi o subautohtonoj ili autohtonoj zajednici plitko-močvarnog područja. Semene paprati rodova *Neuropteris*, *Alethopteris* i *Reticulopteris* uobičajeni su u sastavu prateće vegetacije vestfalskih močvarnih šuma, i obično su naseljavali zablacena priobalja.



Rekonstrukcija: Dogod u tafocenozi dominiraju vrste roda *Lepidodendron* i kalamiti, nema mnogo poteškoća za rekonstrukciju datog staništa. Međutim, kada se, kao u ovom slučaju javlja samo rod *Sigillaria* koji ima širu ekološku valencu od ostalih Lepidodendrales, svrsishodnije je dati bar dva ili, čak, više modela (predloga) mogućeg rasporeda. Prostorni raspored ostalih predstavnika u vestfalskoj tropskoj flori obično nije pokazivao veće varijacije: kalamiti su se mogli nalaziti u samoj močvari ili na njenim obalama, pteridosperme uglavnom nisu zalazile u močvaru dalje od zablacenih obalskih delova, dok su, s druge strane, sigilarije mogle naseljavati i obalski pojas, a takodje i delove močvare dalje od obale, posebno kada nisu trpele kompeticiju ostalih Lepidodendrales, kao u slučaju ove paleofitocenoze. Međutim, nejasno je zašto se na ovom staništu, u vestfalu C, odnosno u periodu kada su šume drvolikih prečica bile dominantna vegetacija, pojavljuju samo sigilarije?

Model 1. S obzirom na relativno siromašan floristički spisak postoji mogućnost da su ostali rodovi Lepidodendrales bili zastupljeni, ali nisu nadjeni u fosilnom obliku. U tom slučaju sigilarije su verovatno naseljavale nešto suvlja, možda kamenita ili izdignuta staništa.

Model 2. Ako zaista nije bilo drugih Lepidodendrales i pri tome se ima u vidu da se radi o marinskim sedimentima, onda je moguće da su sigilarije favorizovane zahvaljujući svojoj osobini da bolje podnose sušu, što bi ukazivalo da se radi o slabo slanoj ili brakičnoj močvari u kojoj su biljke mogle biti izložene fiziološkoj suši.

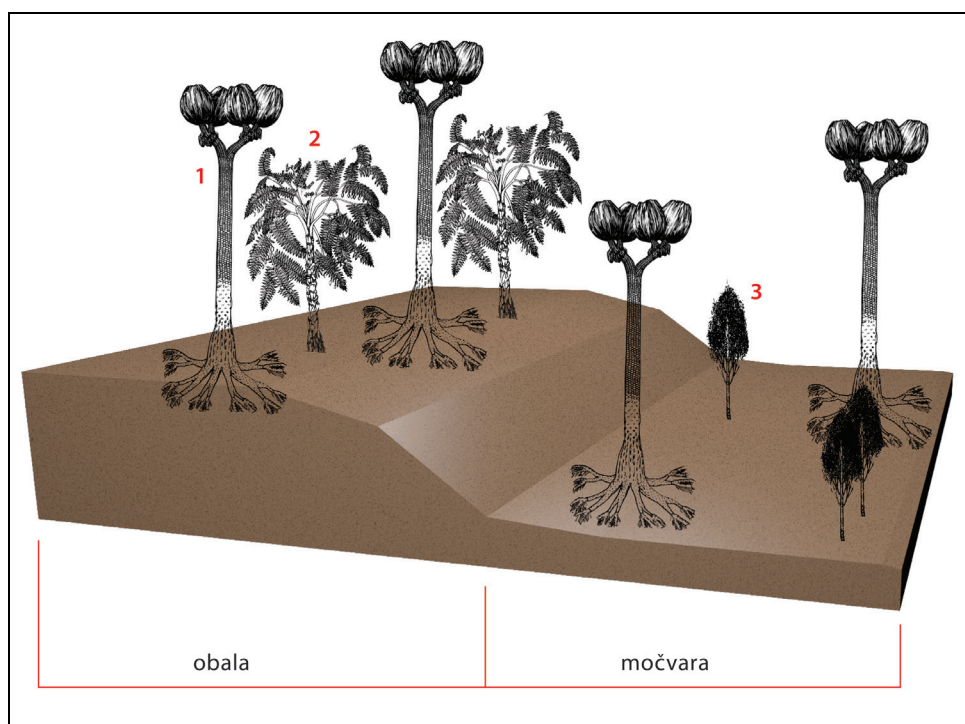


Fig. 13. Šematski prikaz rekonstrukcije močvarnog staništa sa lokaliteta Ljubija, na osnovu paleoflore (Model 2.). 1. sigilarija; 2. pteridosperma (semena paprat); 3. kalamit.



Na osnovu florističkog sastava može se pretpostaviti da visinska razlika između pojedinih šumskih spratova nije bila tako izražena kao u zajednicama u kojima su dominirali monokarpni lepidodendroni. Sigilarije nisu imale tako visoka stabla kao lepidodendroni, i njihova optimalana visina bila je oko 25-30 m. Medulozna stabla semenih paprati rodova *Neuropteris* i *Alethopteris* dostizali su visinu oko 15 m i bila su karakteristična po izrazito velikim frondovima.

Činjenica da je kopnena makro-flora nadjena u marinskim sedimentima je dosta neobična i retka, i mogla bi da ukazuje da su Lepidodendrales mogle da žive i u brakičnim vodama i/ili da formiraju zajednice slične recentnoj mangrova vegetaciji. Nasuprot tome, postojala je i mogućnost da se makro-flora tokom sedimentacije i fosilizacije nadje zajedno sa marinskom faunom, delovanjem cunamija i uragana koji bi marinsku faunu preneli u močvarnu sredinu, o čemu je često, tokom razgovora, hipotetično izlagao akademik dr Nikola Pantić. U svakom slučaju ova paleoflora se nalazila u blizini morske obale. Ostaci Lepidodendrales koji su se fosilizovali zajedno sa marinskom faunom nadjeni su takodje i u nekim primercima ugljenih lopti sa područja Evroamerike (Bateman et al. 1992.).

### **Polidominantna močvarna zajednica, bez *Pecopteris***

Paleofloristički materijal vestfalske starosti nadjen je na tri lokaliteta na Staroj Planini u Srbiji: Čuštica (Pantić 1955), Tovarnica i Zaskovci (Pantić & Cvetičanin 1962). S obzirom da je starost sve tri paleoflore određena kao vestfal C, i da su lokaliteti relativno blizu jedan drugom, opravdano se mogu tetirati kao fosilni ostaci jedne velike i dugotrajne močvarne zajednice koja je ovde sigurno postojala nekoliko miliona godina. Radi lakšeg uvida u fosilne nalaze data je tabela (Prilog 2) u kojoj su prikazani i nalazi po lokalitetima.

Spisak nadjene paleoflore sa sa sva tri lokaliteta na Staroj planini (Pantić 1955: Pantić & Cvetičanin 1962

KALAMITI

*Asterophyllites equisetiformis*

*Calamites* cf. *gigas*

*Calamites* sp.

*Sphenophyllum emarginatum*

LEPIDODENDRALES

*Bothrodendron* sp.

*Lepidodendron lanceolatum*

*Lepidodendron ophiurus*

*Lepidodendron simile*

*Lepidodendron* sp./*Lepidophyllum lanceolatum*

*Sigillaria scutelata*

*Sigillariophyllum* sp.

*Stigmaria ficooides*

PTERIDOSPERME (SEMENE PAPRATI)

*Dactylothea plymosa*

*Mariopteris sauveri*

*Neuropteris gigantea*

*Neuropteis* cf. *scheuchzeri*

*Neuropteris* sp.

*Sphenopteris* sp.

KORDAITI

*Cordaiantus* sp.

*Cordaites palmaeformis*

*Cordaites principalis*

Za rekonstrukciju staništa uzete su sledeće karakteristike: Na osnovu spiska paleoflore može se zaključiti da se delom sačuvala i autohtona i alohtona vegetacija močvarnog ekosistema. Važno je istaći da su u ugljenom sloju nadjeni korenski sistemi – *Stigmaria*, što govori da je bar deo Lepidodendrales (sub)autohtonog porekla. Listovi *Lepidophylloides* i *Sigillariophyllum* (syn. *Sigillariopsis*) takodje ukazuju da su Lepidodendrales rasle unutar močvare, jer su inače, fosilni nalazi listova veoma retki pa se može pretpostaviti da potiču od jedinki koje su rasle u okviru same depozicione sredine. U spisku paleoflore se nalazi i rod *Bothrodendron*, koji takodje pripada redu Lepidodendrales, a fiziognomski je veoma sličan lepidodendronu, medjutim on nije dovoljno proučen. Najverovatnije je naseljavao slična močvarna staništa kao i većina Lepidodendrales.

Neobično je značajno veće prisustvo kordaita, kao i potpuni nedostatak drvenastih paprati *Pecopteris* koje su naseljavale obično prosušeniya staništa, dalje od obala močvare. Nedostatak drvenstih paprati može ukazivati da nadjeni kordaiti nisu pripadali grupi kordaita koji naseljavaju suvlja staništa, često zajedno sa pekopterisima, već su pripadali kordaitima močvarnog tipa koji su obrastali obalska područja. Prisustvo pteridospermi naročito roda *Neuropteris* u potpunosti je očekivano, jer ovaj rod gotovo uvek ulazi u sastav prateće vegetacije močvarnih šuma Lepidodendrales.

Rekonstrukcija: Velike delove močvare naseljavali su kalamiti od kojih su nadjena fosilizovana stabla (morfojenus *Calamites*) i fosilizovani listovi (morfojenus

*Asterophyllites* ) i Lepidodendrales, prvenstveno rod *Lepidodendron*. Monokarpni lepidodendroni su se, kada dostignu formu reproduktivnog adulta, izdizali visoko iznad kalamita. S obzirom da predstavnici Lepidodendrales imaju retku krošnjju i da duži period života provode u nigranatom obliku, može se pretpostaviti da je do površinskih slojeva močvare dolazila znatna količina svetlosti, te da su nađene stigmarije obavljale proces fotosintese – što, takodje, opravdava mišljenje nekih autora da su stigmarije bile fotosintetički aktivne (Bateman et al. 1992; Bateman 1994). Obodni delovi močvare bili su naseljeni semenim papratima, kordaitima, kao i manjim brojem drvolikih prečica koje su živele i u samoj močvari, kao i u obalskim delovima (*Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Bothrodendron*).

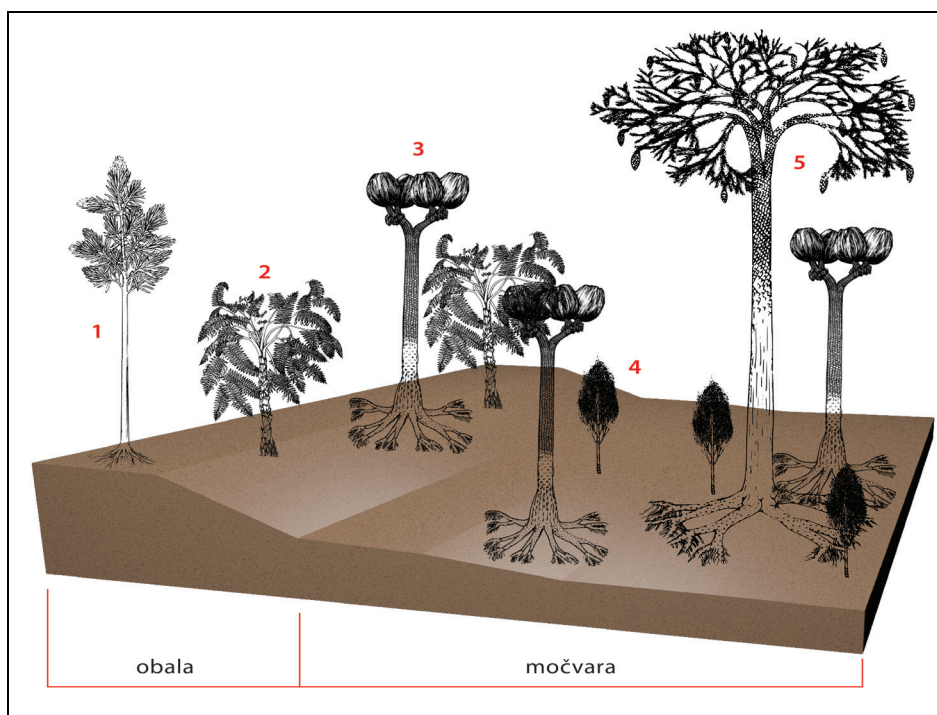


Fig. 14. Šematski prikaz rekonstrukcije močvarnog staništa sa lokaliteta na Staroj Planini, na osnovu paleoflore. 1. kordait; 2. pteridosperma (semena paprat); 3. sigilarija; 4. kalamit; 5. lepidodendron.

Važno je napomenuti da drvolike prečice (Lepidodendrales) ne treba striktno smestati u jedan (močvarni) ili drugi (priobalni) deo ekosistema. Brojni fosilni nalazi duž čitavog paleotropskog pojasa ukazuju da su one naseljavale i močvare i obalske predele i ovaj prelaz često nije bio jasno izražen. Štaviše, i same obale močvara su zapravo bile plitka močvarna staništa.

## **Polidominantna zajednica semenih paprati i reliktnih *Sigillaria***

Na širokom području između reka Mlava i Pek u istočnoj Srbiji, pronađena je veoma bogata makro-flora stefanske starosti. Jedan deo te flore objavljen je u radu N. Pantića (1952), ali se u publikovanim kolekcijama ne pominje prisustvo Lepidodendrales. Drugi deo ove paleo-flore nikada nije publikovan u celosti, a nalazi se u zbirkama Prirodnjačkog muzeja u Beogradu. Poslednjih godina ova kolekcija je intenzivno proučavana i prvi put je prezentovana 2010. godine (Djordjević-Milutinović 2010a). Tokom 2010. godine su dr Janaki Tenčov (Bugarska akademija nauka) i Desa Đorđević-Milutinović (Prirodnjački muzej, Beograd) uradili reviziju ove flore i utvrdili prisustvo nekoliko fosilnih ostataka *Sigillaria* i *Stigmara*, što je interesantan nalaz s obzirom da se radi o stefanskoj ili stefansko-permskoj flori kada su, na području Evroamerike, već gotovo svi predstavnici Lepidodendrales, osim *Sigillaria*, izumrli. Proučavana paleoflora iz muzejske kolekcije potiče sa višeložaliteteta na području između reka Mlava i Pek: Mišljenovac, Slani potok, Kladurova i Mustapić. Sakupljeni materijal pripada Opštoj paleobotaničkoj zbirci Prirodnjačkog muzeja u Beogradu: inv. 19, 22, 25, 71 – 172. i sadrži oko 400 primeraka različitih biljnih delova.

### Spisak nadjene paleoflore iz zbirke Prirodnjačkog muzeja u Beogradu :

#### KALAMITI

*Annularia stellata*  
*Annularia sphenophylloides*  
*Asterophyllites equisetiformis*  
*Sphenophyllum cf. costae*  
*Sphenophyllum verticillatum*  
*Sphenophyllum thonii*  
*Sphenophyllum* sp.  
*Calamites* sp.

#### DRVENASTE PAPERATI

*Asterotheca arborescens*  
*Pecopteris arborescens*  
*Pecopteris cadolleana*  
*Pecopteris feminaeformis*  
*Pecopteris* sp.  
*Pecopteris/Callipteridium*

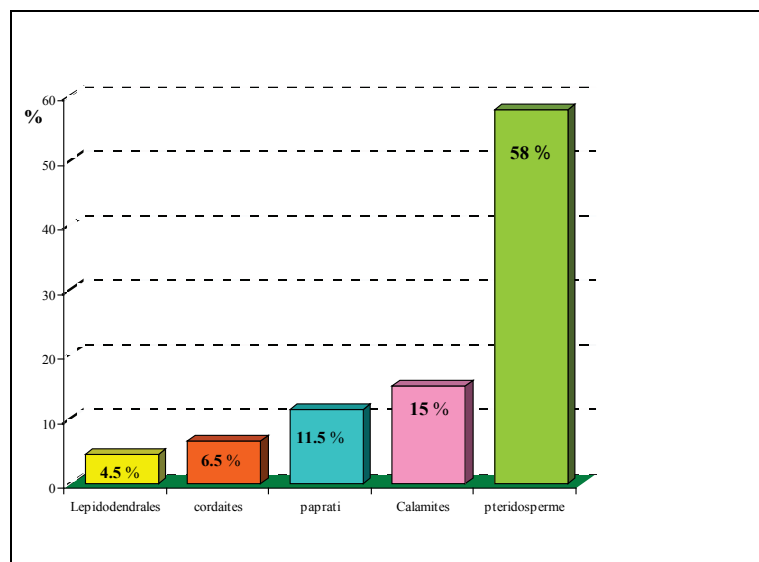
#### PTERIDOSPERME (SEMENE PAPERATI)

*Alethopteris davreuxi*  
*Alethopteris grandinii*

*Alethopteris subelegans*  
*Alethopteris subelegans*  
*Alethopteris valida*  
*Alethopteris zeilleri*  
*Alethopteris* sp.  
*Callipteris conferta*  
*Callipteris polymorpha*  
*Callipteridium* sp.  
*?Callipteridium* sp.  
*Linopteris muensteri*  
*?Linopteris brongniarti*  
*Linopteris* sp.  
*Neuropteris cf. schelehani fronda*  
*?Neuropteris* sp.  
*Odontopteris reichiana*  
*Odontopteris minor*  
*Sphenopteris* sp.  
*Sphenopteris baeumleri*  
*Trigonocarpus* sp.

KORDAITI  
*Cordaites principalis*  
*Cordaites palmaeformis*  
*Cordaites* sp.  
*Poacordites*

LEPIDODENDRALES  
 ?*Lepidodendron* cf *cimosum*  
 ?*Lepidophyta*  
*Sigillaria* sp.  
*Ulodendron* sp.  
 ?*Lepidodendron* sp.  
 ?*Lepidophyllum*  
*Stigmaria*



Dijagram. 3. Procentualna zastupljenost osnovnih taksona u paleoflori sa područja Mlava-Pek.

Za rekonstrukciju staništa uzete su sledeće karakteristike: Za ovu paleoasocijaciju je neobično što se i pored velikog broja pteridospermi, koje su veoma karakteristične i dominantne u stefanskim florama, ipak javljaju u Lepidodendrales i to, kako je i očekivati za period stefana, upravo otporne i prilagodljive sigilarije. S obzirom da se radi o stefanskoj, a ne vestfalskoj zajednici, nije lako utvrditi kakva su staništa predstavnici *Sigillaria* naseljavali, jer zbog velikog procenta semenih paprati zajednica nije tipična za drvenaste prečice.

Stefanska močvara se razlikuje od vestfalske pre svega po florističkom sastavu i rasporedu prisutnih taksona u okviru močvare. U vestfalskim močvarama, u kojima su dominirali Lepidodendrales, često je dolazilo do manje-više jasne razgraničenosti na plitkovodne delove same močvare koje su naseljavale Lepidodendrales i *Calamites* i obalske delove koje su naseljavale polidominantne zajednice semenih i pravih paprati, rastavića, kordaita i likopsida. Nasuprot tome, u stefanskim močvarama nema takvog razgraničenja. Naime, dobija se utisak da je pojas vegetacije u dubljim delovima močvare iščezao zajedno sa izumiranjem Lepidodendrales i da se u fosilnim ostacima stefanske starosti javljala samo vegetacija ševara i plitkih močvarnih oboda,

a da nema vegetacije koja ide dublje u močvaru. U prilog ovome ide i činjenica da se od stefana pa nadalje, ka holocenu, više nisu u tolikoj meri fosilizovali korenski organi kao siguran dokaz da je biljka autohtona u tafocenozi. To je bila ekskluzivna karakteristika drvenastih prečica (*Lepidodendrales*) i vremena u kojem su one postojale.

Rekonstrukcija: Na staništu sa područja Mlava-Pek može se pretpostaviti da se radi o priobalskoj i kontinentalnoj vegetaciji relativno niske i guste močvarne šume koja se sastojala prvenstveno od velikog broja različitih semenih paprati koje su svojim velikim frondovima gradile glavni šumski sprat. Iznad njih uzdizale su se krošnje brojnih vrsta drvenastih paprati iz roda *Pecopteris* i sporadičnih kordaita, koji su u ovom slučaju pripadali tipu kordaita koji naseljavaju obalska i kontinentalna područja i ne zalaze dalje od obale u plitkovodni deo močvare

Prema paleoflorističkom spisku u ovakoj zajednici su se nalazili i predstavnici *Sigillaria*. Međutim, pošto su oni, u zavisnosti od sastava zajednice i kompeticije drugih biljaka, mogli naseljavati i veoma vlažne kao i prosušeni delove močvare, moguće je pretpostaviti različit položaj (model) *Sigillaria* u okviru zajednice.

Model 1. Vrste *Sigillaria* su naseljavale uobičajene plitkovodne delove močvara, što bi odgovaralo staništima koje su neke vrste sigilarija imale i tokom vestfala. Ova pretpostavka je malo verovatno jer se ne slaže sa širom slikom postojanja i izumiranja reda *Lepidodendrales*. Kao što je poznato gotovo svi rodovi *Lepidodendrales* sa područja Evroamerike izumrli su već krajem vestfala i početkom stefana, što ukazuje da su se njihova staništa promenila. Ne može se pretpostaviti da je tokom stefana sigilarija nepromenjeno nastavljala da naseljava slična staništa u kojima je ranije rasla u kohabitaciji sa drugim rodovima *Lepidodendrales*.

Model 2. Predstavnici *Sigillaria* su zauzimali male prostore, plitkovodne refugijume, u kojima je predstavljala reliktni rod vestfalske vegetacije. Malo je verovatno da su kao reliktni rod ulazile u sastav polidominantnih šuma semenih paprati, već su živele u samoj močvari gde je kompeticija drugih biljaka bila smanjena. Mada su stefanske sigilarije imale drugačiji tip stigmarija, čije su korenske grane pokazivale tendenciju da idu dublje u podlogu, treba uzeti u obzir i mogućnost da to ne ukazuje da su one živele na sušnijim staništima od dominantne vegetacije, već da su se na taj način

prilagodile promenjenim plitko-močvarnim staništima. Što bi značilo da su naseljavale delove sa povećanim humiditetom u odnosu na okolnu vegetaciju semenih paprati i da su upravo zbog toga opstale kao reliktno vrste.

Model 3. Vrste *Sigillaria* su se javljale kao uobičajeni florni element polidominantne obalske šume. Veliki broj paleobotaničara smatra da su stefanske sigilarije zbog stigmarija čije su korenske grane bile delimično vertikalne a ne tipično horizontalne kao kod *Stigmaria ficoides* ulazile u sastav zonalne polidominantne šume semenih i drvenastih paprati i da su se zahvaljujući takvoj gradnji stigmarija, prilagodile priobalnim uslovima močvarnih šuma u kojima je humiditet tokom stefana bio manji nego tokom vestfala (što je i uslovalo izumiranje drugih rodova Lepidodendrales). U slučaju zajednice sa područja Mlava-Pek, ovakav položaj sigilarija ne bi bio prihvatljiv, jer kako je već pomenuto, na ovom veoma širokom lokalitetu je nadjen izuzetno veliki broj fosilnih ostataka, pri čemu je procenat sigilarija toliko mali, da se ne može pretpostaviti da je bila uobičajeni florni element zonalne vegetacije.

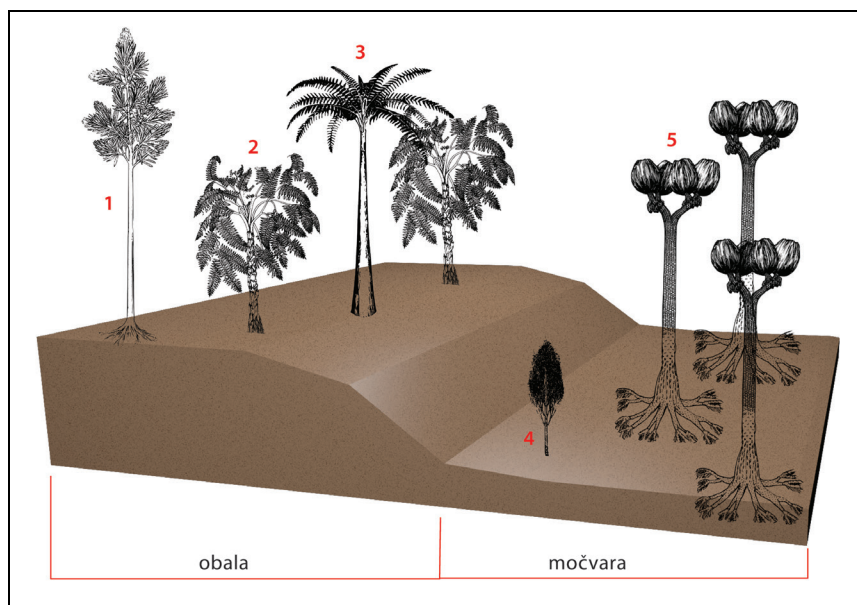


Fig. 15. Šematski prikaz rekonstrukcije močvarnog staništa sa područja između Mlave i Peka, na osnovu paleoflore. (Model 2.). 1.kordait; 2. pteridosperma (semena paprat); 3. drvenasta paprat; 4. kalamit; 5. sigilarija

Na osnovu svega iznetog najverovatniji bi bio Model 2, koji pretpostavlja da su predstavnici *Sigillaria* bili reliktno vrste „preostale“ od nekada bogate vestfalske vegetacije. Nalaz *Sigillaria* u stefanskoj flori je veoma značajan sa aspekta utvrđivanja postojanja reliktnih vrsta u nekoj paleofitocenozi. U ovom slučaju radi se

o izrazito prepoznatljivom fosilnom taksonu za koji se zna da pripada poslednjem preostalom predstavniku reda Lepidodendrales. Egzistencija sigilarija tokom stefana najverovatnije je bila osigurana potvrđenim postojanjem vlažnog perioda, posebno sredinom ovog perioda (Opluštil & Cleal 2007).

Fosilni ostaci sigilarija sa lokaliteta Mlava-Pek su u dosta lošem stanju, i sačuvani su samo unutrašnji delovi kore. Njihovom analizom uočeno je da to nisu ostaci grana, već da su to ostaci stabala koja su bila daleko tanja i slabija od stabala *Sigillaria* iz vestfalskih i namirskih slojeva.



# ZAKLJUČAK



Paleotropska karbonska šuma. Victoria Museum, Melburn, autor Walter Myers.

Karbonska paleotropska vegetacija, koja se u najvećoj meri sastojala od drvolikih prečica iz reda *Lepidodendrales*, predstavlja prvu pravu i veliku šumsku vegetaciju koja se razvila na našoj Planeti. Na karbonskom kopnu Evroamerike ovi šumski ekosistemi su postojali tokom perioda namira i vestfala (pre oko 315 do 306 miliona godina) i to tokom najjače i najduže glacijacije Karbonskog ledenog doba. Nakon početka interglacijacije, sredinom perioda stefana, gotovo svi predstavnici *Lepidodendrales* su izumrli. Nikada nakon toga sve do današnjih dana u razdelu *Lycopodiophyta* nisu se ponovo razvili drvoliki oblici.

Po svom taksonomskom sastavu, uslovima staništa, eko-klimatskim i edafskim faktorima koji su postojali tokom karbonskog perioda, paleotropske karbonske šume se veoma mnogo razlikuju od svih drugih šumskih vegetacija nastalih u kasnijim geološkim periodima. Najveća razlika između karbonskih i recentnih šuma ogleda se u tome što su edifikatori i najbrojniji članovi karbonskih močvarnih šumskih zajednica, red *Lepidodendrales*, danas potpuno izumrla grupa biljaka. Mada *Lepidodendrales* pripadaju razdelu prečica *Lycopodiophyta*, oni se ni na koji način ne mogu porediti sa recentnim prečicama, s obzirom da su *Lepidodendrales* bile krupne drvolike biljke čija su stabla dostizala i preko 40 m visine.

Za određivanje ekoloških osobina jedne potpuno izumrle grupe biljaka, kao i pri pokušajima delimične rekonstrukcije njihovih zajednica, neophodno je bilo korišćenje prvenstveno aktuelističkog metoda tj. poređenje dokazanih ili prepoznatljivih prostorno-vremenskih odlika izumrle zajednice sa dinamikom i zakonitostima odgovarajuće sličnih recentnih biocenoza. U slučaju drvolikih prečica, koje su i filogenetski značajno udaljene od recentnih kopnenih biljaka, aktuelistički pristup se pokazao kao najefikasniji, kako za utvrđivanje paleoekoloških osobina pojedinih rodova, tako i za rekonstrukciju njihovih zajednica.

Osnovni razlog zbog čega se u radu najveći deo ispitivanja zasniva na aktuelizmu jeste velika sličnost u pogledu eko-klimatskih i geo-morfoloških prilika i događaja koji su karakteristični za period gornjeg karbona i period neogen/kvartar i koji se mogu svesti na sledeće pojave i događaje: a) Pojava ledenog doba - u karbonu Karbonsko ili Karu ledeno doba, a u kvartaru Veliko ledeno doba; b) Migracija biljaka od polova ka ekvatoru – u karbonu od Južnog pola preko Gondvane, a u kvartaru od Severnog pola preko Amerike i Evrope do ekvatora; c) Izraženi vegetacijski pojasevi - u karbonu ekvatorijalne paleotropske šume *Lepidodendrales*, umereno kontinentalne zajednice semenih paprati, tundre na jugu Gondvane, a u

kvartaru tropski, suptropski, umereno-kontinentalni i hladni klimatski pojas i odgovarajuća zonalna vegetacija; d) U oba perioda je konstatovano formiranje velikih količina uglja koji nastaje od fitomase močvarnih šuma; e) Izdizanje planina (orogeneza) – u karbonu izdizanje Hercinsko-Variscinskih planina, a u neogenu planina Evroazije danas poznatih kao Catena Mundi u procesu Alpske orogeneze.

Na osnovu uporednih morfoloških karakteristika između *Lepidodendrales* i vrsta recentne dendroflore, ekomorfoloških, fiziognomskih i klimatskih karakteristika današnjih šumskih fitocenoza, kao i na osnovu zastupljenosti pojedinih rodova *Lepidodendrales* u fosilnom obliku u disertaciji su prikazani sledeći rezultati:

1. Osnovna razlika između paleotropskih šuma *Lepidodendrales* i recentne šumske vegetacije ogleda se u činjenici da u karbonskim šumskim zajednicama nisu postojale cvetnice (*Magnoliophyta*) dok su u recentnim one dominantne. Pri čemu osnovnu razliku između karbonskih i recentnih šuma ne treba povezivati sa pojavom samog cveta i načina reprodukcije već sa izvanrednom sposobnošću cvetnica, zapravo dikotila (*Magnoliopsida*) da formiraju veliki broj različitih životnih formi i da na taj način naseljavaju ekološke niše čiji su ekvivalenti u karbonskim šumama verovatno bili slabo naseljeni. Sigurno je da je morfološka ili fiziognomska struktura karbonskih šuma bila daleko jednostavnija nego što je to slučaj sa današnjim umereno-kontinentalnim, suptropskim a pogotovo tropskim zajednicama. Medjutim s druge strane nedostatak cvetnica u karbonskim šumama, i nemogućnost tadašnjih biljaka da formiraju veći spektar različitih životnih formi, očigledno su usloveli da se u ovim paleotropskim zajednicama gotovo ravnopravno razvijaju različiti razdeli biljaka čije su vrste ili rodovi bili prilagodjeni različitim ekološkim zahtevima. Veliki diverzitet paleotropskih šuma *Lepidodendrales* upravo se ogleda u zastupljenosti različitih biljnih razdela. Nakon nestanka ovih šuma, nijedna potonja zonalna vegetacija nije se odlikovala tolikom raznovrsnošću na nivou razdela. S druge strane nijedna vegetacija pre pojave cvetnica nije imala tako neverovatno veliki broj životnih formi i nijedna grupa biljaka nije bila toliko uspešna kao cvetnice-dikotile. Najjednostavniji, a opet izuzetno važan zaključak koji se iz svega iznetog može doneti jeste da se sposobnost biljaka da formiraju različite životne forme, pa makar to bilo i samo u okviru jedne klase (*Magnoliopsida* – dikotile), pokazala daleko važnijom za opstanak biljaka, nego što bi to bila potencijalna genetska raznovrsnost na nivou različitih razdela. Od pet razdela koji su kodominirali u paleotropskim šumama jedan više nepostoji (*Pteridospermatophyta*), dva su potpuno marginalizovana (*Lycopodiophyta* i

Equisetophyta), jedan nije dominantan ali je kosmopolitski zastupljen (Polipodiophyta) i u slučaju drvenastih paprati morfološki gotovo nepromenjen od karbona do danas, i samo jedan razdeo je dostigao svoj zenit u mezozoiku Pinophyta a i danas je relativno dobro zastupljen na pojedinim staništima (borealne šume, mediteranska vegetacija, planinska vegetacija).

2. Poredjenje rodova *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Sigillaria*, *Diaphorodendron* i *Synchsydendron* sa vrstama i rodovima recentnih fanerofitnih biljaka pokazalo je sledeće sličnosti i razlike:

-Neki rodovi, kao na primer monokarpni *Lepidodendron* ili *Synchsydendron*, bili su izrazito visoko drveće čak i u poredjenju sa današnjim drvećem. Mada se smatra da su dostizali visinu do 40 m, analizom u radu se došlo do zaključka da su pojedini primerci mogli biti i viši (moguće i do 70 m). S obzirom da su predstavnici ostalih grupa biljaka: kalamiti, kordaiti, semene i prave paprati, bili daleko niži od monokarpnih Lepidodendrales, može se pretpostaviti da su se ove drvolike prečice često izdizale i više desetina metara iznad glavnog šumskog sprata.

- U odnosu na recentne fanerofite, monokarpni Lepidodendrales su bili viši od većine današnjih cvetnica, odnosno približavali su se prosečnoj visini četinara

- Komparacijom spoljne morfologije, odnosno habitusa Lepidodendrales i recentnih predstavnika dendroflora ustanovljeno je da monokarpna stabla *Lepidodendron*, *Synchsydendron* i *Lepidophloios* pokazuju najviše sličnosti sa opštim izgledom stabala *Araucaria araucana* i brojnim vrstama drveća iz fam. *Arecaceae*. Međutim, stabla *Sigillaria* se ne mogu na pravilan način porediti ni sa jednom recentnom vrstom, mada su po obliku pokazuju izvesnu sličnost sa vrstama roda *Dendrosenecio*. Za morfogenus *Diaphorodendron* ima veoma malo podataka da bi se izvršilo preciznije poredjenje sa recentnom dendroflora, ali se može reći da habitus ovog izumrlog predstavnika najviše podseća na habituse monopodijalno granatih četinara.

3. Osobina monokarpnih Lepidodendrales da u reproduktivnoj fazi naglo izrastaju i granaju se formirajući terminalnu krošnju može se porediti sa sličnom osobinom recentnih monokarpnih rozetastih biljaka iz rodova *Agave* i *Puya*, koje u reproduktivnoj fazi razvijaju krupne, visoke i granate stabljike sa cvastima. Takođe se može pretpostaviti da su se monokarpne Lepidodendrales nakon završetka životnog

ciklusa ponašale kao današnja monokarpna cvetnica *Tachigali vasquezii* kod koje „mrtva“ stabla ostaju u uspravnom položaju još nekoliko godina, obezbeđujući time životni prostor juvenilnim jedinkama.

4. Velika razlika u fiziognomiji vegetativnog i reproduktivnog adultnog stadijuma nekih *Lepidodendrales* može se veoma dobro porediti i sa životnim ciklusom recentnih vrsta roda *Pseudopanax* sa Novog Zelanda, drveća visokog oko 15 i više metara, koje počinje da se grana tek posle 20-tak godina, kada juvenilna forma prelazi u adultnu, na visini na kojoj, prema predanju, mlado lišće više nije mogla da obrsti izumrla džinovska ptica moa (visoka preko 3.5 m). Analogno tome i monokarpni *Lepidodendrales* su se granali na velikim visinama, usled nekog određenog razloga – možda zbog bolje izloženosti krošnji vetrovima, što bi značilo da su najverovatnije bili anemofilne biljke.

5. Mikrofilni listovi *Lepidodendrales* se na osnovu više različitih morfoanatomskih karakteristika najpre mogu porediti sa listovima predstavnika *Coniferales* i *Poales*. Poprečni preseki listova *Lepidodendrales* najbliži su listovima vrsta roda *Pinus* i to morfogenus *Lepidophylloides* sa tipom listova haploksilonskih borova, a morfogenus *Sigillariopsis* sa tipom listova diploksilonskih borova. Najveća sličnost sa listovima predstavnika *Poales* je u prisustvu ligule koja je karakteristična za familije *Poaceae* i *Cyperaceae*, i koja se nalazi isto kao i kod *Lycopodiophyta* na prelazu lisne baze u lisnu ploču.

6. Rizomorfni organ označen i kao morfogenus *Stigmara* fiziognomski pokazuje veliku sličnost sa korenovim sistemom semenih biljaka. Međutim nema uočljivih morfoloških karakteristika koje bi ukazivale da je to bio podzemni organ. Za razliku od korenova semenih biljaka kod kojih oblik korena varira od jedinke do jedinke, jer se morfološki prilagođava podlozi (osovinski, difuzni, površinski ili dubinski, negranati ili razgranati), gornji delovi-grane *Stigmara* (posebno prve četiri grane) su manje više uniformni, a bočni izdanci isuviše pravilni da bi predstavljali organe koji se probijaju kroz podlogu ili oblikom prilagođavaju različitim preprekama u tlu. *Stigmara* ne pokazuje veću morfološku sličnost ni sa korenovima recentnih močvarnih biljaka iz rodova *Taxodium*, *Nyssa* i *Glyptostrobus*, niti sa korenovima mangrova vegetacije. Međutim, moguće da je stigmarija imala istu funkciju kao i proširenja bazalnog dela stabala današnjeg močvarnog drveća, odnosno održavala je ravnotežu drveta. Pored toga, verovatno da su, bočni izdanci na

stigmarijama obavljali aeracionu funkciju u zabarenim, močvarnim uslovima staništa *Lepidodendrales*. Stigmarija najverovatnije nije bila podezmeni organ.

7. Na osnovu komparacije sa recentnim šumskim zajednicama utvrđeno je da paleotropske šume *Lepidodendrales* pokazuju različite nivoe sličnosti sa nekoliko šumskih bioma, a pre svega sa tropskim kišnim šumama, suptropskim močvarnim šumama u kojima je dominantan rod *Taxodium*, a u određenoj meri čak i sa borealnim šumama ili tajgom.

- Podudarnost sa tropskim kišnim šumama ogleda se u sličnosti recentnih i gornjokarbonskih (paleo)klimatsko-geografskih uslova. Naime, paleotropske i recentne tropske šume bile su, odnosno danas opstaju u uslovima vlažne tropske klime na ekvatoru, sličnom svetlosom režimu i dužinu dana i noći. Međutim strukturna organizacija ove dve zajednice je različita, jer je broj i raznovrsnost životnih formi recentnih tropskih biljaka neuporedivo veći od relativno uniformnog izgleda paleotropskih šuma sa dominantnim *Lepidodendrales* i predstavnicima ostalih tadašnjih grupa biljaka kao što su drvenaste i semene paprati, kalamiti i pra-četinari kordaiti. Ogromno bogatstvo morfoloških i adaptivnih formi cvetnica u tolikoj meri menja i usložnjava strukturu današnjih kišnih tropskih šuma, da je veoma teško (ili moguće samo generalno) upoređivati čak i neke opšte ekološke odlike ove dve biljne zajednice, kao što su spratovnost, svetlosni režim ili razgradnja biomase.

- Suptropske močvarne zajednice tipa Okifenoki u Floridi u kojima je edifikator močvarni čempres *Taxodium distichum* pokazuju veliku sličnost sa paleotropskim močvarnim šumama *Lepidodendrales*. Sa velikom verovatnoćom može se reći da su recentne močvarne šume pomenutih četinara i karbonske močvarne šume određene sličnosti u strukturi i fiziognomiji. Oba šumska ekosistema, onaj u prošlosti, kao i ovaj u sadašnjosti, su oligodominantni, a edifikatori su vrste drveća koje imaju sličan odnos biomase krošnje, naspram biomase stabla, pri čemu je količina biomase krošnje zanemarljivo mala u odnosu na biomasu stabla. Močvarne šume taksodijuma su zbog slabe razgradnje biomase potencijalni izvori velike količine uglja kao što su to bile i karbonske tropske šume. Najveće razlike između ove dve zajednice se javljaju u klimi, jer se recentne močvarne šume sa vrstama roda *Taxodium* razvijaju u suptropskoj vlažnoj klimi sa velikom količinom padavina tokom vegetacijske sezone i

smanjenim padavinama zimi, ranom proleću i kasnoj jeseni dok se za močvarne šume *Lepidodendrales* smatra da su rasle pod uticajem tipične tropske, uvek vlažne, klime.

- Treći biom koji bi mogao da se navede da pokazuje izvesne sličnosti sa karbonskim tropskim šumama su borealne šume ili tajge. Naravno, borealne četinarske šume se razvijaju u uslovima hladne umerne klime te se u tom pogledu nikako ne mogu porediti sa paleoklimom tropskih šuma drvolikih prečica. Valja naglasiti da su četinari kao filogenetski stara grupa zauzeli nepovoljnije uslove severne hemisfere sklanjajući se od konkurencije cvetnica koje su postepeno u tercijaru bile sve više u ekspanziji. Takođe, mali je broj cvetnica fanerofita koje su uspele da uđu u borealnu zonu. Međutim, to nije bio slučaj sa drugim životnim formama cvetnica, pre svega hamefitama, hemikriptofitama i delimično geofitama koje su zajedno sa mahovinama osvojile različita staništa borealne zone, pre svega otvorena tresetišta i obode šuma. Broj cvetnica u gustim i tamnim tajgama je zanemarljivo mali i to je jedina karakteristika po čemu se mogu upoređivati donji spratovi tajge i karbonskih šuma prečica.

\*\*\*

Na primeru *Lepidodendrales* može se uočiti kako su u dve filogenetski udaljene grupe biljaka *Lyopodiophyta* i *Magnoliophyta* evoluirali morfološki slični vegetativni organi, što potvrđuje činjenicu da se gotovo istovetna evolutivna rešenja mogu javljati i više puta u toku evolucije biljaka.

Rezultati analiza su pokazali da drvolike karbonske prečice u zavisnosti od osobine koje se upoređuju imaju sličnosti sa veoma različitim predstavnicima recentne flore, pri čemu najviše sličnosti pokazuju sa monokotilama i četinarima, a najmanje sa dikotilama. Interesantno je zapaziti da su ove "primitivne biljke" u jednoj manje više homogenoj sredini (paleotropska močvarna šuma) razvile čitav spektar osobenih morfoloških odgovora koji se ponavljaju i kod savremenih biljaka i to u više različitih klasa, čak i razdela. Ovde u prvom redu svakako treba izdvojiti pojavu adsorpcionog organa stigmarije koji morfološki veoma podseća na koren semenih biljaka, kao i pojavu dva tipa grananja: izotomnog i anizotomnog dihotomnog kod *Lepidodendres* i monopodijalnog i simpodijalnog kod semenih biljaka. Rešenja stabilnosti velikih stabala tj. formiranje mehaničkog tkiva takodje se pojavljuje kod obe grupe biljaka: kod *Lepidodendrales* u kori a kod semenih biljaka u drvetu. I na

kraju svakako treba pomenuti i pojavu drvolike forme koja se razvila kod obe grupe, kao i pojavu monokarpije. S druge strane najkarakterističnija osobina Lepidodendrales - postojanje lisnih jastučića koji razrastaju nakon opadanja lisne ploče, ostaju trajno na stablu i preuzimaju funkciju fotosinteze umesto listova ne može se naći u recentnoj vegetaciji. To je očigledno osobina karakteristična samo za ovu grupu biljaka. Upravo zato što sličnih organa nema u recentnoj vegetaciji o funkciji lisnih jastučića se zna veoma malo uprkos velikom broju fosilnih ostataka.

### **Prsustvo Lepidodendrales na Balkanskom poluostrvu**

Na Balkanskom poluostrvu nema mnogo fosilnih nalaza šumske dendroflora iz perioda namira i vestfala pa samim tim nema ni mnogo fosilizovanih ostataka Lepidodendrales. Ovo je delimično zato što je veći deo današnjeg kopna koje ulazi u sastav Balkana bio pod vodom, a delimično zbog toga što se ovakva istraživanja nikada nisu ozbiljnije ni preduzimala. Zbog toga je svaki nalaz sa ovog područja od velike važnosti. Nalazi Lepidodendrales nedvosmisleno ukazuju da su neki delovi zapadnog i centralnog Balkana tokom namira i vestfala bili pod uticajem tropske klime i da su se nalazili na području tadašnjeg paleoekvatora. Od sedam ispitivanih paleoflora koje potiču sa područja Slovenije, Bosne i Hercegovine i Srbije posebno treba izdvojiti sledeće:

- Zajednica u kojoj dominiraju rodovi *Lepidodendron* i *Calamites* nadjena na lokalitetu Janče-Polšnik. Ova vestfalska paleoflora ima izuzetnu vrednost jer predstavlja ostatke gotovo u potpunosti autohtone močvarne zajednice u kojoj dominiraju svega dva morfogenusa, koja su naseljavala iste delove močvare. Ovakav sastav fosilnih biljaka u velikoj meri olakšava rekonstrukciju staništa i smanjuje mogućnost greške prilikom utvrđivanja rasporeda dominantnih biljaka i prateće vegetacije. Posebno, kao što je ovde slučaj, kada dominantni rodovi naseljavaju ista ili slična staništa. Ovu zajednicu zbog jednostavnosti i sigurnosti rekonstrukcije treba uvrstiti u reperne flore na osnovu kojih se može raditi rekonstrukcija drugih zajednica Lepidodendrales sa područja Evroamerike.

- Druga interesantna paleofitocenoza je zajednica *Sigillaria* i pteridospermi čiji su fosilni ostaci nadjeni u blizini grada Ljubija u Bosni, i to, što posebno treba naglasiti, u marinskim sedimentima tj. u sedimentima sa marinskom faunom. U ovoj zajednici od Lepidodendrales se javlja samo *Sigillaria* što je vrlo neobično za period



vestfala kada je različitih rodova drvenastih prečica bilo u izobilju. Pojava monodominantne zajednice *Sigillaria* i marinska fauna mogu zajedno ukazivati da su ovo bile brakične vode i moguće da su se usled fiziološke suše ovakvim staništima prilagodile samo Sigillarije, koje i inače pokazuju veći afinitet prema kseromorfnim uslovima od ostalih Lepidodendrales.

- Treća neobična zajednica koju treba pomenuti su polidominantne šume stefanske starosti u kojima se *Sigillaria* javlja najverovatnije kao reliktna vrsta. Ove zajednice, nadjene na području između reka Mlava i Pek u Srbiji, ne pripadaju tipičnoj paleotropskoj zajednici Lepidodendrales već tropskoj zajednici semenih i pravih paprati koja je postojala sredinom stefana, kada je u Evroamerici većina Lepidodendrales već izumrla. Velika vrednost ovog lokaliteta jeste upravo postojanje *Sigillaria* koje su kao poslednji preživeli rod drvolikih karbonskih prečica uspele da se prilagode klimatskim promenama (otopljanje) koje su nastupile početkom stefana usled interglacijacije.

- Takođe kao posebnu treba izdvojiti i paleofloru sa lokaliteta Bizovik u Sloveniji, u kojoj dominiraju različiti rodovi pteridospermi i kalamita, jer ona predstavlja tipičan primer da nadjena fosilna flora ne mora uvek da odgovara realnim odnosima biljaka u zajednici. Ovo je veoma instruktivna fosilna zajednica u kojoj su prilikom fosilizacije favorizovani samo taksoni slabijeg i nižeg habitusa (pteridosperme i kalamiti) dok su vrste visokih i jakih habitusa (Lepidodendrales, kordaiti i drvenaste paprati) zastupljene u mnogo manjem procentu. Vrlo je verovatno da je do ovakve, izrazito selektivne fosilizacije, došlo usled bujica ili nekih drugih uticaja koji su doveli do lomljenja i zatrpavanja biljaka niskog habitusa dok su jake fanerofitne vrste preživele. Zbog toga se u paleofitocenozi javlja veliki broj i močvarnih kalamita i obalskih pteridospermi, a veoma mali broj ostalih biljnih grupa.

Ostale ispitivane zajednice sa područja Balkanskog poluostrva uglavnom predstavljaju ostatke polidominantnih obalskih šuma u kojima se, na osnovu fosilnih nalaza, ne uočava veća dominacija Lepidodendrales.

Analizom i rekonstrukcijom pomenutih paleofitocenoza sa područja Balkana možemo bez sumnje zaključiti da su svi delovi današnjeg Balkanskog kopna na kojima je nadjena makro flora sa ostacima Lepidodendrales pripadali paleotropskom kopnenom pojasu tokom namira i vestfala i u slučaju *Sigillaria* tokom stefana. To

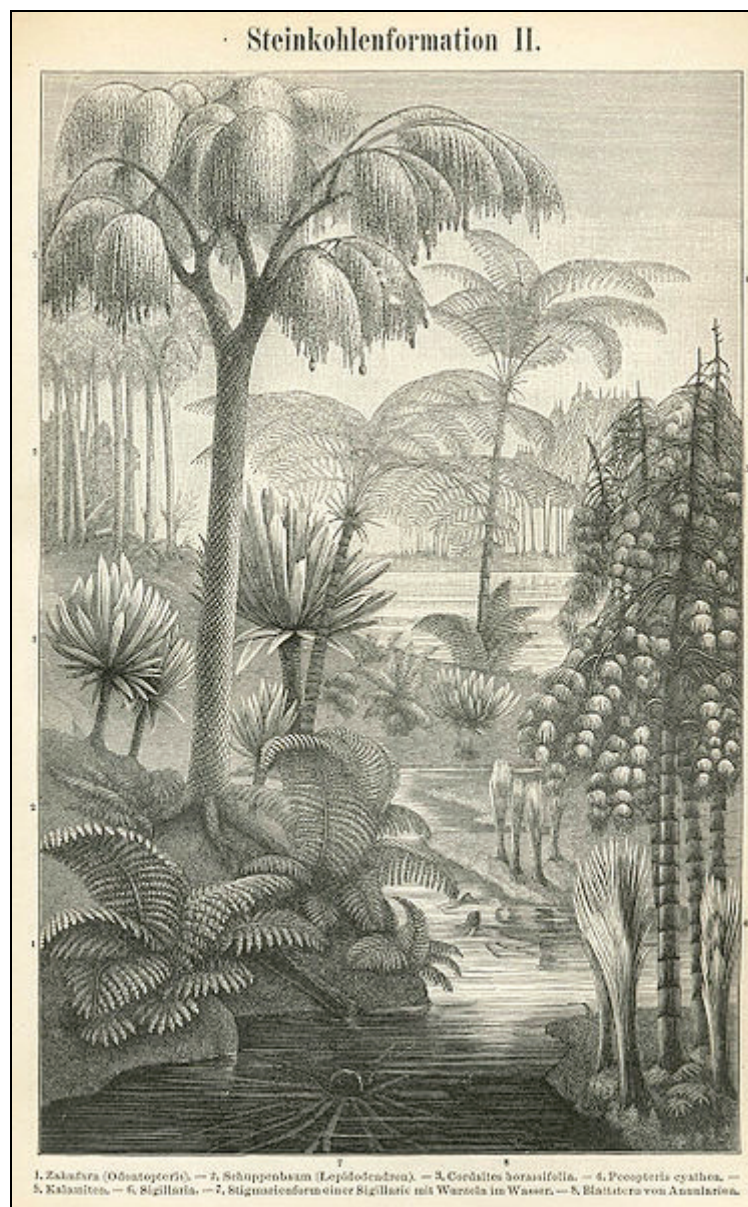
takodje ukazuje da su se ove kopnene mase nalazile u blizini paleoekvatora (jer je tropski pojas obuhvatao približno istu širinu kao i današnji)<sup>11</sup>. Medjutim nedostatak velikih ugljenih naslaga iz perioda namira i vestfala na području gde su ispitivane paleoflore nadjene, može ukazivati da ove zajednice nisu imale široko i dugotrajno kontinentalno rasprostranjenje, već su naseljavale prostore na kojima je postojao neki ograničavajući mikroklimatski i geomorfološki faktor. Moguće je takodje i da neke od ovih zajednica predstavljaju ostatke ostrvskih vegetacija.

Treba takodje napomenuti da ispitivanje paleotropskih šuma sa području današnjeg Balkana, ne može biti u potpunosti završeno dok se ne bude rasplagalo mnogo većim brojem fosilnih ostataka i dok se ti fosilni ostaci ne obrade na mikroskopskom nivou. Jer sasvim je moguće da neki od nadjenih rodova *Lepidodendron* spp. ne pripadaju ovom rodu već rodovima *Diaphorodendron* ili *Synchysidendron*. U tom slučaju, naročito ako bi se utvrdila pripadnost rodu *Diaphorodendron*, rekonstrukcija pojedinih, ovde prikazanih, pleotropskih zajednica bila bi nešto drugačija jer je rod *Diaphorodendron* ulazio u sastav polidominantnih zonalnih zajednica, često naseljavalo staništa dalje od močvarnih plicaka i bio dosta manje visine od *Lepidodendron sensu stricto*. To bi značilo da je visinska razlika između pojedinih šumskih spratova bila manja a insolacija drugačija što menja paleoekološku dinamiku šume. Na mogućnost da je na Balkanskom kopnu bio rasprostranjen *Diaphorodendron* koji ne zalazi dublje u močvaru mogu posredno ukazivati i male količine uglja, jer količina uglja direktno zavisi od rasprostranjenja tipičnih močvarnih biljaka koje su nosioci biomase potrebne za njegovo formiranje. U slučaju paleotropskih šuma to je bio *Lepidodendron* a ne *Diaphorodendron*.

---

<sup>11</sup> U slučaju mezozojske flore, posebno jurske kada je tropski pojas bio daleko širi, ne može se pretpostaviti da li je tropska vegetacija bila u blizini ekvatora ili dalje od njega ka severu i jugu.

# LITERATURA



Prikaz paleotropske karbonske šume iz Mejerovog leksikona  
(Meyers Konversations-Lexikon 1885-90)

Andrews, H.N. & Murdy, W. 1958, *Lepidophloios* and ontogeny in arborescent lycopods: American Journal of Botany, 45: 552-560

Atkinson I.A.E. & Greenwood R.M. 1989 Relationships between moas and plants. New Zealand Journal of Ecology 12: 67-97

Banks, H. P. 1968. The early history of land plants. In E. T. Drake [ed.], Evolution and the environment, 73 – 107. Yale University Press, NewHaven, Connecticut, USA

Bateman, R. M. 1994. Evolutionary developmental change in the growth architecture of fossil rhizomorphic lycopsids: scenarios conducted on cladistic foundations. Biological Reviews 69, 527- 597.

Bateman, R.M. and DiMichele, W.A. 1991. Hizemodendron, gen. nov., a pseudoherbaceous segregate of Lepidodendron (Pennsylvanian): Phylogenetic context for evolutionary changes in lycopsid growth architecture, Systematic Botany, 16:195-205

Bateman, R.M., DiMichele, W.A. & Willard, D.A. 1992. Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: An essay on paleobotanical phylogenetics. Annals of the Missouri Botanical Garden, 79 ( 3): 500-559

Besly, B.M. 1987. Sedimentological evidence for Carboniferous and Early Permian paleoclimates of Europe. Annales de la Societe Geologique du Nord 106, 131-143.

Blečić, V.1964. Sistematika viših biljaka I deo. Zavod za izdavanje udžbenika, Beograd.

Brack-Hanes, S.D. & Thomas, B.A. 1983. A re-examination of *Lepidostrobus* Brongniart. Bot J Linn Soc 86: 125–133

Breckle, S.W. 2002. Zonobiome of the Evergreen tropical rain forest. In *Walter's Vegetation of the Earth. The Ecological system of the Geo-Biosphere*. New York: Springer Publishing.

Buia, A. 1972a. Genul *Corynephorus* P.Beauv. In Săvulescu, T.: Flora Reipublicae Socialisticae Romania XII. Edit. Acad. Reipub. Social. Romania. 252-255.

Buia, A. 1972b. Genul *Sieglingia* Bernih. In Săvulescu, T.: Flora Reipublicae Socialisticae Romania XII. Edit. Acad. Reipub. Social. Romania. 299-300.

Chapman, M. G. & Smellie, J. L. 1992. Cretaceous fossil wood and palynomorphs from Williams Point, Livingston Island, Antarctic Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 74: 163-192.

Chaffey, N. 2000. Research review Physiological anatomy and function of the membranous grass ligule. *New Phytol.* (2000), 146, 5-21

Chaloner W.G. 2004. Proposal to clarify the application of the term „morphotaxon“ in fossil plant nomenclature. *Taxon* 53: 850-851

Chaloner, W.G.& Meyer-Berthaud, B. 1983. Leaf and stem growth in the *Lepidodendrales*: *Botanical Journal of the Linnean Society*, 86: 135-148

Cleal, C.J., Tenchov, Y.G. & Zodrow, E.L. 2004. Review of the late Westphalian – early Stephanian macrofloras of the Dobrudzha Coalfield, Bulgaria. *Geologica Balcanica* 34 (1-2): 11-20.

Cleal, C. J., Tenchov, Y. G., Dimitrova, T. Kh., Thomas, B. A. & Zodrow, E. L. 2007. Late Westphalian- Early Stephanian vegetational changes across the Variscan Foreland. In Wong, Th. E (ed.) *Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy*. Utrecht, the Netherlands, 10-16 August 2003. Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Amsterdam, pp. 367-377.

Cohen, A. D. 1973a. Petrology of some Holocene peat sediments from the Okefenokee swamp-marsh complex of southern Georgia. *Geological Society of America, Bulletin* 84:3867-3878. .

Cohen, A.D. 1973b. Possible influences of subpeat topography and sediment type upon the development of the Okefeno-kee swamp-marsh complex of Georgia. *Southeastern Geology* 15:141-151.

Cohen, A. D. 1974. Petrography and paleoecology of Holocene peats from the Okefenokee swamp-marsh complex of Georgia. *Journal of Sedimentary Petrology* 44:716-726.

Coombes, A.J. 1992. *Trees*. Dorling Kindersley, INC. New York, NY.

Craighead, F.C. 1971 *The Trees of South Florida* 1. University of Miami Press.

Csuros, S. 1972. Genul *Tragus* A.Hall. in Săvulescu, T. *Flora Reipublicae Socialisticae Romania XII*. Edit. Acad. Reipub. Social. Romania. 90-93.

Dawson, J. & Lucas, R. 2003. *Nature guide to the New Zealand forest*. Godwitt book, Aucland.

DiMichele, W.A. 1983. *Lepidodendron hickii* and generic delimitation in Carboniferous lepidodendrid lycopods: *Systematic Botany* 8: 317-333

DiMichele, W.A., 1985, *Diaphorodendron* gen. Nov., a sagregate from *Lepidodendron* (Pennsylvanian age): *Systematic Botany* 10: 453-458

DiMichele W.A. 2001 *Peleobiology* 2. p. 79. Briggs D. et al. eds. Blackwell Publishing.

DiMichele, W. A. & Bateman, R. M. 1992. Diaphorodendraceae, fam. nov. (Lycopsida: Carboniferous): Systematics and evolutionary relationships of *Diaphorodendron* and *Synchysidendron*, gen. nov. *American Journal of Botany* 79 (6): 605-617

DiMichele, W. A. & Bateman, R. M. 1996. The Rizomorphic Lycopsids: A Case-Study in Paleobotanical Classification. *Systematic Botany* 21 (4): 535-552

DiMichele, W.A. & DeMaris, P.J. 1987. Structure and dynamics of a Pennsylvanian age *Lepidodendron* forest: colonizers of a disturbed swamp habitat in the Herrin (No. 6) Coal of Illinois, *Palaios* 2:146-157

DiMichele, W.A. & Gastaldo, R.A. 2008. Plant paleoecology in deep time, *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95:144-198

DiMichele, W.A. & Phillips, T.L. 1985, Arborescent Lycopod reproduction and paleoecology in coal-swamp environment of late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois): *Review of Palaeobotany and Palynology* 44: 1-26.

DiMichele, W.A. and Phillips, T.L. 1988. Paleoecology of the Middle Pennsylvanian age Herrin coal swamp near a contemporaneous river system, the Walshville Paleochannel, *Review of Paleobotany and Palynology*, 56:151-176

DiMichele, W.A., Pfefferkorn, H.W. and Gastaldo, R.A. 2001. Response of Late Carboniferous and Early Permian plant communities to climate change, *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 29:461-487

Djordjević-Milutinović, D. 2010a. New contributions to Carboniferous and Early Permian flora of Serbia. In: Program and Abstracts - 8th European Paleobotany-Palynology Conference: 83. – Budapest.

Djordjević-Milutinović, D. 2010b. An overview of Paleozoic and Mesozoic sites with macroflora in Serbia. *Bulletin of the Natural History Museum*, 3: 27-46

Eggert, D.A. 1961. The ontogeny of Carboniferous arborescent Lycopsidea. *Paleontographica*, 108 B: 43-92

Falcon-Lang, H. J. 2004. Pennsylvanian tropical rain forests responded to glacial-interglacial rhythms. *Geology* 32: 689-692.

Frankenberg, J.M. and Eggert, D.A. 1969. Petrified *Stigmaria* from North America part I. *Stigmaria* ficoides, the underground portions of Lepidodendraceae. *Paleontographica* 128 B: 1-47.

Friedman, W.E., Moore, R.C. & Purugganan, M. D. 2004. The Evolution of land plant development 1. *American Journal of Botany* 91(10): 1726–1741.

Gastaldo, R.A. 1986 an explanation for lycopod configuration, „Fossil Grove“ Victoria Park, Glasgow. *Scott. J. Geol.* 22 (1): 77-83.

Gibbons, M. (2003), *Palms*. Chartwell books. New Jersey

Gensel, P. G. 2008. The earliest land plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 39: 459 – 477.

Gensel, P. G. & Berry, C. M. 2001. Early lycophyte evolution. *American Fern Journal Symposium Volume* 91(3): 74 – 108.

Graham, R. 1935 An Anatomical Study of the Leaves of the Carboniferous Arborescent Lycopods. *Ann. Bot.* 49: 587-608

Gunning, A. 1995. *The Fossil Grove*, Glasgow Museums.

Herak, M. 1956: *Geologie des Samoborer Gebirges*. *Acta geol.* 1: 49-73, Zagreb.

Hibbert, D.S. & Thorn, R.G. 2001. Basidiomycota: Homobasidiomycetes. 2001. In: *The Mycota VIII B Systematics and Evolution*. McLaughlin, D.J., McLaughlin, E.G., and Lemke, P.A., eds. Springer-Verlag, Berlin, pp. 121–168

Hieb, M. 2009. *Plant Fossils of West Virginia: Climate and the Carboniferous Period*. 2010. URL [http://www.geocraft.com/WVFossils/Carboniferous\\_climate.html](http://www.geocraft.com/WVFossils/Carboniferous_climate.html) (mart 2012).



Hilton, J. & Cleal, C. J. 2007. The relationship between Euramerican and Cathaysian tropical floras in the Late Palaeozoic: palaeobiogeographical and palaeogeographical implications. *Earth Sci Rev* 85: 85–116.

Horrell, B. A. Jameson, P. E & Bannister, P. 1990. Growth regulation and phase change in some New Zealand heteroblastic plants. *New Zealand Journal of Botany* 28: 187-193.

Huges N.F. 1978. Proposal for a new paleobotanical appendix for the International Code of Botanical Nomenclature. *Taxon* 27: 497-504.

Iannuzzi, R. & Pfefferkorn, H.W. 2002. A pre-glacial, warm-temperate floral belt in Gondwana (Late Viséan, Early Carboniferous). *Palaaios*, 17: 571-590.

Jaramillo, C., Hoorn, C., Silva, S., Leite, F., Herrera, F., Quiroz, L., Dino, R., & Antoniolli, L. 2010. The origin of the modern Amazon rainforest: implications from the palynological and paleobotanical record. In: Hoorn, M.C. and Wesselingh, F.P. (Eds.) *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Blackwell, Oxford: 317-334.

Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997. The origin and early diversification of land plants: A cladistic study. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.

King, D.A., Wright, S.J. & Connel, J. H. 2006. The contribution of interspecific variation in maximum tree height to tropical and temperate diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22(1): 11-24.

Kitajima, K. & Augspurger, C.K. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology*, 70 (4): 1102-1114

Kolar-Jurkovšek, T. & Jurkovšek, B. 1985 Nova najdišča paleozojske flore v posavskih gubah med Ljubljano in Litijo. *Razprave IV razreda SAZU* 24: 199-218.

Kolar-Jurkovšek, T. & Jurkovšek, B. 1986 Karbonska (vestfalijska) makroflora iz Zavrstnika. *Rudarsko-metalurški zbornik* 33: 3-34.

Kolar-Jurkovšek, T. & Jurkovšek, B. 1990 Karbonska makroflora med Jančami in Polšnikov v Posavskih gubah. Rudarsko-metalurški zbornik 37 (3) : 367-389.

Kolar-Jurkovšek, T. & Jurkovšek, B. 2002a Rastlinski fosili v karbonskih plasteh na terasi avtoceste pri Bizoviku. Geologija 45 (2) : 433-438.

Kolar-Jurkovšek, T. & Jurkovšek, B. 2002b. Karbonski gozd. Geološki zavod Slovenije, Ljubljana.

Kolar-Jurkovšek, T. & Jurkovšek, B. 2007. Zgornjekarbonska flora Grajskega hriba v Ljubljani. Geološki zavod Slovenije 50 (1): 9-18.

Kosanke, R.M. 1979. Along leaved spacement of *Lepidodendron*. Geological Society of America Bulletin 90: 431-434.

Kran, H.D. and Huss, V.A.R.. 1996. Molecular evolution of pteridophytes and their relationships to seed plants: evidence from complete 18S rRNA gene sequences. Plant Systematics and Evolution 202: 1 – 11.

Krings, M., Taylor, T.N., Taylor, E.L., Dotzler, N. & Walker, C. 2011 Arbuscular mycorrhizal-like fungi in Carboniferous arborescent lycopsids. *New Phytol.* 191(2): 311-4. doi: 10.1111/j.1469-137.2011.03752.x. Epub 2011 May 9.

Moore, D.M. 1982 Green Planet, The Story of Plant Life on Earth. Cambridge University Press.

Murphy, D.C. 2005. Devonian time. <http://www.devoniantimes.org> (updated 2005).

Niklas K. J. 1994 Predicting the Height of Fossil Plant Remains: An Allometric Approach to an Old Problem. *American Journal of Botany* 81 (10): 1235-1242.

Opluštil, S. & Cleal, C.J. 2007. A comparative analysis of some Late Carboniferous basins of Variscan Europe. *Geological Magazine* 144, 417-448

Opluštil, S., Pšenička, J., Libertín, M., Bashforth, A.R., Šimůnek, Z., Drábková, J. & Dašková, J. 2009. A Middle Pennsylvanian (Bolsovian) peat-forming forest preserved *in situ* in volcanic ash: The Whetstone Horizon in the Radnice Basin, Czech Republic. *Review of Palaeobotany and Palynology* 155(3-4): 234-274.

Pantić, N. (1952): Fosilna flora iz oblasti između Mlave i Peka. *Geološki Anali Balkanskog Poluostrva* 20: 87-123.

Pantić, N. (1955): Prilozi poznavanju paleoflore Srbije (I). *Zbornik radova Geološkog instituta „Jovan Žujović“* 8: 203-219

Pantić, N. 1961. Phytostратigraphy der jungpaläozoischen Ablagerungen in Jugoslawien. *Comptes rendus du 4 Congrès international de stratigraphie et de géologie du carbonifère*. Heerlen 1959. II Meastricht: 463-469.

Pantić, N. & Cvetičanin, R. (1962): Lias i karbon Stare Planine. *Zapisi Srpskog Geološkog društva za 1958. i 1959. god.* 1958-59: 129-133.

Pantić, N. & Dulić, I. (1991): Jungkarbonische Floren der Balkanhalbinsel und ihre paläobiogeographische Bedeutung. Palaeovegetational development in Europe, and regions to its palaeofloristic evolution. In: *Proceedings of the Pan-European Palaeobotanical Conference*: 371-375. Vienna.

Pantić, N. & Nikolić, P. (1973) *Ugalj*. Beograd: Naučna knjiga.

Phillips, T.L. & DiMichele, W.A. 1992 Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopsids in late Carboniferous swamps of euroamerica. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 560-588.

Pelourde, F. & Zeiller, M.R. 1914 *Paleontologie végétale. Cryptogames cellulaires et cryptogames vasculaires*. Octave Doin et fils. Paris.

Poorter, L., Zuidema, P.A., Pena-Claros, M. & Boot, R.G.A. 2005. A monocarpic tree species in a polycarpic world: how can *Tachigali vasquezii* maintain itself so successfully in a tropical rain forest community? *Journal of Ecology* 93: 268-278

Qiu, Y.-L., Wang, B., Chen, Z., Dombrowska, O., Lee, J., Kent, L., Li, R. et al. 2007. A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondria and nuclear genes. *International Journal of Plant Sciences* 168: 691 – 708 .

Qiu, Y.-L., Li, L., Wang, B., Chen, V. Z., Knoop, V., Groth-Malonek, M., Dombrowska, O. et al. 2006 . The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103: 15511 – 15516.

Raubeson, L.A. & Jansen, R.K. 1992. Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants. *Science* 255: 1697 – 1699 .

Ravarut, M. (1972) Genus *Becmannia* Host 135-36 in Săvulescu, T., *Flora Republicae Socialisticae Romania XII*. Edit. Acad. Reipub. Social. Romania.

Rowley, D.B., Raymond, A., Parrish, J.T., Lottes, A.L., Scotese, C.R. & Ziegler, A.M. 1985 Carboniferous palaeogeographic, phytogeographic and palaeoclimatic reconstruction. *International Journal of coal geology*. 5: 7-42.

Schlesinger, W. H., 1978, Community structure, dynamics and nutrient cycling in the Okefenokee cypress swamp-forest: *Ecological Monographs*, 48: 43-65.

Scotese, C. R., Boucot, A.J. & McKerrow, W.S. 1999. Gondwanan palaeogeography and palaeoclimatology. *Journal of African Earth Science*. 29:99-114

Scotese, C.R. (2003a). PALEOMAP, Earth History, Late Carboniferous. URL <http://www.scotese.com/late.htm> (mart 2012).

Scotese, C.R. (2003b). PALEOMAP, Earth History, Last Ice Age. URL <http://www.scotese.com/lastice.htm> (mart2012).

Sharma, D.B. & Singh, R. 1984 The ligule in Isoetes. *Amer. Fern J.* 74: 22-28

Simon, J. 1965. *L'Art de connaître les arbres*. Hachette, Paris.

Spicer, R.A. 1986. Comparative leaf architectural analysis of Cretaceous radiating angiosperms. *In: R.A. Spicer and B.A. Thomas (eds.) Systematic and Taxonomic Approaches in Paleobotany*. Systematics Association Special Volume 31, Oxford University Press: 221-232.

Stevanović, B. & Janković, M. 1988 Ekoanatomske odlike četina endemoreliktnih visokoplaninskih borova munike (*Pinus heldreichii* Christ.) i molike (*Pinus peuce* Gris.). *Bulletin de l'Institut et du jardin botaniques de l'Universite de Beograd*. 22:51-62

Stevanović, B. & Janković, M. 2001. *Ekologija biljaka sa osnovama fiziološke ekologije biljaka*. NNK International, Beograd.

Stewart, W.N and G.W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

Takšić, A. 1947. Prinos ponavanja gornjekarbonske flore Golice (Karavanke). *Geološki vjesnik* 1: 232-240.

Taylor, T.N. & Krings, M. 2005 Fossil microorganisms and land plants: Associations and interactions. *Symbiosis* 40, 119–135

Taylor, T.N.; Taylor, E.L. & Krings, M. (2009), *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants* (2<sup>nd</sup> ed.), Amsterdam; Boston: Academic Press

Tenchov, Y. G. 2007. The Carboniferous of Svoge Coalfield (Bulgaria). *Geologica Balcanica* 36 (1-2): 5-15.

Tenchov, Y.G. 2011. Peculiarities in the composition of the Carboniferous megafloora in Svoege and Dobrudzha coalfields (Bulgaria). *Buletin of the Natural History Museum* 4: 37-49.

Thomas, B.A., 1967a. The cuticle of two species of *Bothrodendron*. *Lycopsida: Lepidodendrales*. *J. nat. Hist.*, 1967, I : 53-60

Thomas, B. A. 1967b *Ulodendron*: Lindley and Hutton and its Cuticle. *Annals of Botany* 31 (4): 775-782.

Thomas, B.A., 1970. Epidermal studies In the Interpretation of *Lepidodendron* species. *Palaeontology* 13:145-173.

Thomas, B. A., and Watson, J., 1976, A re-discovered 114-foot *Lepidodendron* from Bolton, Lancashire: *Geological Journal*, v. 11, p.15-20.

Vai, G. B. 2003 Development of the palaeogeography of Pangaea from Late Carboniferous to Early Permian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 196 : 125-155

Vidaković, M. 1982. Conifers: morphology and variability. *Yugoslav Academy of Sciences and Arts*.

Wagner, R.H. 2003 Climatic changes as mirrored by Carboniferous and Permian floral distribution. *Monograf. Jard. Bot. Cordoba* 11: 29-39

Wang SJ, Tian BL, Chen GR. 2002. Anatomically-preserved Lepidodendrolean plants from Permian Coal Balls of China: *Sigillariopsis* Scott. *Acta Botanica Sinica* 44(1): 104–112.

Wang, J., Feng, Z., Zhang, Y., Wang, S.J., 2009. Confirmation of *Sigillaria* Brongniart as a coal-forming plant in Cathaysia: occurrence from an Early Permian autochthonous peat-forming flora in Inner Mongolia. *Geological Journal* 44, 480–493

Wellman, C.H., Gensel, P.G. and Taylor, W.A. 2009. Spore wall ultrastructure in the early Lycopoid *Leclercqia* (Protolepidodendrales) from the lower Devonian of North America: evidence for a fundamental division in the Lycopoids. *American Journal of Botany* 96(10): 1849–1860. 2009.

Weber, J, 2007 URL [http://en.wikipedia.org/wiki/File:Distribution\\_of\\_varisican\\_rogenies.png](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Distribution_of_varisican_rogenies.png)

# *PRILOZI*



Paleotropska karbonska šuma. Prikaz novijeg datuma.  
(Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek 2007, autor Barbara Jurkovšek)



# PRIOLOG 1.

Paleoflora nadjena na širem področju izmedju Janče i Polšnika (Kolar-Jurkovšek & Jurkovšek 1990).

Št. nahajališča Locality No.	Lokalnost - Locality	Flora																												
		<i>Lepidodendron cf. aculeatum</i>	<i>Bergeria (Lepidodendron sp.)</i>	<i>Aspidiopsis (Lepidodendron sp.)</i>	? <i>Lepidodendron</i>	<i>Sigillaria boblayi</i>	<i>Sigillaria mamillaris</i>	<i>Syringodendron (Rhytidolepis)</i>	<i>Stigmara ficooides var. undulata</i>	<i>Stigmara cf. ficooides</i>	<i>Calamites roemeri</i>	<i>Calamites cistiiformis</i>	<i>Calamites cf. cistiiformis</i>	<i>Calamites haueri</i>	<i>Calamites ramifer</i>	<i>Calamites roemeri</i>	<i>Calamites suckowi</i>	<i>Calamites sachsei</i>	<i>Calamites schuetzeiformis</i>	<i>Calamites sp.</i>	? <i>Calamites sp.</i>	<i>Cordaites sp.</i>	? <i>Cordaites sp.</i>	<i>Artisia approximata</i>	<i>Artisia sp.</i>	<i>Equisetites cf. hemingwayi</i>	<i>Trigonocarpus sp.</i>	? <i>Carpoifthus sp.</i>	Plodovi - Seeds	Detritus
1.	Zahodno od Zavrstnika																													
2.	Zahodno od Zavrstnika																													
3.	Jugozahodno od Zavrstnika																													
4.	Jugozahodno od Zavrstnika																													
5.	Jugovzhodno od Zavrstnika																													
6.	Južno od Zavrstnika																													
7.	Rafejletov gra en																													
8.	Mamolj - južno od Alfica																													
9.	Južno od Janč																													
10.	Južno od Zavrstnika																													
11.	Zahodno od Zavrstnika																													
12.	Zgornji Mamolj																													
13.	Mamolj - Žerj vica																													
14.	Mamolj - Žerjavica																													
15.	Mamolj - Žerjavica																													
16.	Mamolj - Žerjavica																													
17.	Mamolj - Žerjavica																													
18.	Mamolj - Žerjavica																													
19.	Mamolj - Žerjavica																													
20.	Polnski hrib																													
21.	Fajdiga																													
22.	Pustov mlin																													
23.	Polnski hrib																													
24.	Pod Kepovino																													
25.	Rakovnik																													
26.	Rakovnik																													
27.	Bedenov graben																													
28.	Veliki vrh																													
29.	Pustov mlin																													
30.	Fajdiga																													
31.	Pošcavnik																													
32.	Severno od Litije																													
33.	Svibno																													
34.	Zahodno od Zavrstnika																													
35.	Jugozahodno od Zavrstnika																													

## PRILOG 2.

Peloflora nadjena na lokalitetima Stare planine (Djordjević-Milutinović 2010 b)

TAXON	Ćuštica	Tovarnica	Zaskovci
<i>Asterophyllites equisetiformis</i>	X	X	X
<i>Bothrodendron</i> sp.	X		
<i>Calamites</i> cf. <i>gigas</i>	X		
<i>Calamites</i> sp.		X	
<i>Cordaiantus</i> sp.	X		
<i>Cordaites palmaeformis</i>	X		
<i>Cordaites principalis</i>	X		
<i>Cordaites</i> sp.		X	X
<i>Dactylothea plymosa</i>			X
<i>Lepidodendron lanceolatum</i>			X
<i>Lepidodendron ophiurus</i>		X	X
<i>Lepidodendron simile</i>		X	
<i>Lepidodendron</i> sp.			
<i>Lepidophyllum lanceolatum</i>	X	X	X
<i>Mariopteris saueri</i>			X
<i>Neuropteris gigantea</i>	X	X	X
<i>Neuropteis</i> cf. <i>scheuchzeri</i>	X	X	
<i>Neuropteris</i> sp.			X
<i>Sigillaria scutelata</i>		X	
<i>Sigillariophyllum</i> sp.	X		
<i>Sphenophyllum emarginatum</i>	X		X
<i>Sphenopteris</i> sp.			X

## BIOGRAFIJA

**Datum rođenja:** 14. 01. 1967.

### **Obrazovanje**

- 1993. Diplomirala na Biološkom fakultetu, Univerziteta u Beogradu, smer Ekologija biljaka.
- 1998. Magistrirala na Rudarsko-geološkom fakultetu, Univerziteta u Beogradu, smer Paleontologija.

### **Profesionalna karijera**

- 1993 – Kustos pripravnik. Prirodnjački muzej, Beograd.
- 1994 – Zvanje Kustos paleobotanike.
- 2006 – Zvanje Viši kustos.

### **Međunarodna usavršavanja:**

MUZEJI : Geološki muzej, Tel Aviv, Izrael; Geološki muzej Kingston, Jamajka; Karlov univerzitet u Pragu; Prirodnjački muzej u Otanu, Francuska; Prirodnjački muzej u Beču; Prirodnjački muzej u Parizu; Prirodnjački muzej u Londonu.

TERENSKA ISTRAŽIVANJA: Bariloće, Argentina; Otan, Francuska; Zonguldak, Turska;

SKUPOVI: Učešće na 14 međunarodnih paleobotaničkih konferencija

**Profesionalne aktivnosti:** IOP International Organisation of Palaeobotany; Muzejsko društvo Srbije; Srpsko Biološko Društvo; Srpsko Geološko Društvo; ICOM International Council of Museums; NECLIME Neogene Climate Evolution in Eurasia.

**Učešće u međunarodnim naučnim projektima:** IGCP 575 International Geological Correlation Programme 575: Pennsylvanian terrestrial habitats and biotas in southeastern Europe and northern Asia Minor and their relation to tectonics and climate. 2010 – 2015

### **Publikacije**

- Autor ili koautor 11 radova
- Autor ili koautor 19 apstrakta
- Autor ili koautor dve naučno popularne knjige za školski uzrast

### **Ostalo**

- Autor više stručnih i naučnih predavanja
- Stručni saradnik u većem broju naučno-popularnih emisija i publikacija
- Recenzent i prevodilac nekoliko enciklopedija za školski uzrast.
- Autor ili koautor velikog broj izložbi u organizaciji Prirodnjačkog muzeja.

Прилог 1.

## Изјава о ауторству

Потписани-а Деса Ђорђевић Милутиновић

број индекса \_\_\_\_\_

### Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

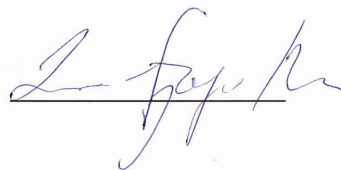
Палеоекологија карбонских дрвенастих пречица реда *Lepidodendrales*

са посебним освртом на регион Балканског полуострва

- резултат сопственог истраживачког рада,
- да предложена дисертација у целини ни у деловима није била предложена за добијање било које дипломе према студијским програмима других високошколских установа,
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио интелектуалну својину других лица.

Потпис докторанда

У Београду, \_\_02 06 2012\_\_



Прилог 2.

**Изјава о истоветности штампане и електронске  
верзије докторског рада**

Име и презиме аутора \_\_\_\_\_ Деса Ђорђевић-Милутиновић

Број индекса \_\_\_\_\_

Студијски програм \_\_\_\_\_

Наслов рада \_\_\_ Палеоекологија карбонских дрвенстих пречица реда  
Lepidodendrales са посебним освртом на регион Балканског  
полуострва \_\_\_\_\_

Ментор \_\_\_ Проф. др Владимир Стевановић, дописни члан САНУ

Потписани/а \_\_\_\_\_

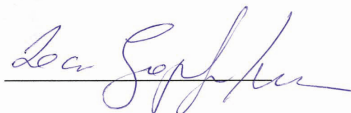
Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског звања доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

**Потпис докторанда**

У Београду, \_\_\_ 02 06 2012 \_\_\_\_\_



Прилог 3.

### Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

Палеоекологија карбонских дрвенастих пречица реда *Lepidodendrales* са

\_\_\_\_\_

посебним освртом на регион Балканског полуострва.

\_\_\_\_\_

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство
2. Ауторство - некомерцијално
3. Ауторство – некомерцијално – без прераде
4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима
5. Ауторство – без прераде
6. Ауторство – делити под истим условима

(Молимо да заокружите само једну од шест понуђених лиценци, кратак опис лиценци дат је на полеђини листа).

Потпис докторанда

У Београду, \_\_\_\_02 06 2012\_\_\_\_\_

