

Geol. vjesnik	29	75—89	Zagreb, 1976
---------------	----	-------	--------------

576.12:564.1

VANDA KOCHLANSKY-DEVIDE

O PARALELIZMU U RAZVOJU ORGANIZAMA I PONAVLJANJU JEDNAKIH OBLIKA, S OSOBITIM OBZIROM NA KONGERIJE (BIVALVIA)

Sve se češće utvrđuje ponavljanje oblika tijekom razvoja organizama, često nakon velikih vremenskih razmaka. Navode se primjeri: među njima ističu se homeomorfije u naših kongerija srednjeg miocena i mnogo mlađih miocensko-pliocenskih i pliocenrskih, što dovodi do pomutnje u biostratigrafskim zaključivanjima. Zaključno se iznose neke misli, koje mogu pridonijeti tumačenju pojave paralelizma i ponavljanja jednakih oblika u razvoju.

O POJAVAMA PODJEDNAKIH OBLIKA TIJEKOM EVOLUCIJE

Već je odavno zapažen paralelizam u razvojnim granama evolucionog stabla organizama koji dovodi do jednakih ili podjednakih oblika. Ima slučajeva da su takvi taksomi, osobito oni jednostavne građe, tako slični, da se ne mogu ni razlikovati. To je slučaj kod nekih fosilnih organizama, gdje su sačuvani samo skeleti i gdje nije moguća primjena niti karioloških niti genetičkih metoda istraživanja. Takvi podjednaki oblici najčešće su zapaženi u rodova iste porodice (npr. *Dasycladaceae*), ali se mogu naći i u vrsta istog roda (npr. *Alveolana*, *Congerina*) ili pak u rodova različitih, ali srodnih porodica (npr. Foraminiferida *Archaediscus* i *Involutina*), pa i viših sistematskih kategorija (npr. Litopterna i Equida).

Abel je već 1929. opisao pojavu paralelnog, no heterohronog razvoja različitih taksona. Upoznavanjem sve većeg broja fosilnih oblika u novije vrijeme sve se češće iznose takva zapažanja. Iznijet ću nasumce nekoliko primjera:

A. D. Mikluš-Maklaj (1959) piše o značenju homeomorfije u fuzulinida na primjeru rodova *Schwagerina* i *Pseudoschwage-*

rina, koji postižu podjednaki oblik u odraslom stadiju, dok različiti juvenarij, sačuvan u sredini kućice kao prvih nekoliko zavoja, svjedoči o različitom filogenetskom porijeklu tih rodova. U fuzulinida, kraj njihovih oko 150 rodova i preko 3000 vrsta, često je ponavljana oblika. Lećasti oblik s odvijenom zadnjom polovicom zavoja pojavljuje se u fuzulinida na kraju razvoja familije *Ozawainellidae* u gornjem permu (*Reichelina*), te na kraju paralelne razvojne grane porodice *Staffellidae* u donjem permu (*Pseudoreichelina*) (Leven, 1970). Spomenuti su rodovi potpuno homeomorfni, razlikuju se samo mikrostrukturom stijenke. — Zapažena je zbirka rasprava o evolucionim smjerovima foraminifera (1963), među kojima o paralelizmu u razvoju pišu Hottinger i Glaessner. Prvi autor zaključuje da su se Alveolinidae polifiletski razvijale: uz divergentne razvojne grane ima i paralelnih, koje dovode do jednakih oblika. Glaessner pak kod revizije sveukupne filogenije foraminifera nailazi na paralelizme kod filogenetski različitih foraminifera u svim kriterijima, koji se uzimaju u obzir za razlikovanje njihovih kućica. — Remane (1971) u raspravi o kalpionelidama priopćuje također zapažanja o paralelnom razvoju s ponavljanjem podjednakih skeletnih oblika, što dolazi osobito do izražaja u prikazu razvojnog stabla. Posebno je to neželjena pojava kod determinacije tako jednostavnih oblika. Remane smatra pače sličnost lorika kalpionelida i tintinida samo paralelnom prilagodbom na planktonski život. Iako su morfološke značajke lorika u spomenutih skupina homologne, različit im je kemijski sastav, pa Remane misli, da te skupine nisu ni srodne i da treba Calpionellidae uvrstiti u Protozoa inc. sed. — Fuchs (1975) je u svojim razmatranjima o porijeklu planktonskih foraminifera mezozoika također istaknuo njihovu homeomorfiju, osobito u roda *Trochammina* koji nalikuju jurskim »globigerinama«. — Već odavno se raspravlja o istovjetnosti devonskog roda *Megalodon* i poznatih gornjotrijaskih ljuštura zvanih *Megalodon*, *Neomegalodon*, *Conchodus* i drugačije, te su mišljenja o njihovoj srodnosti podijeljena.

Sovjetski su autori na osnovi zakonitosti, koje je zapazio poznati ruski genetičar N. I. Vavilov, a koje su šire prihvaćene tek nakon publiciranja njegovih izabranih djela 1967, pristupili istraživanju različitih fosilnih skupina sa stanovišta Vavilovljevog zakona homolognih redova. Taj zakon glasi: Srodne vrste i rodovi karakterizirani su sličnim homolognim nizovima u okviru njihove genetske varijabilnosti. Tj. iz srodnih taksona paralelno proizlaze varijacijski redovi, u kojima se ponavljaju podjednaki oblici. Genotip neke vrste sastoji se od stalnih interspecifičnih gena i labilnih intraspecifičnih gena, koji donose promjene, a stalni dio genotipa kontrolira ih te ih usmjeruje u homologne oblike. Homologni nizovi nastupaju tako pravilno, da možemo, poznavajući jedan vari-

jacioni niz, koji proizlazi iz nekog taksona, predskazati kakvi će se oblici ili druga svojstva pojaviti u paralelnom varijacionom nizu, proizašlom iz drugog, srodnog taksona (Roemer, 1936).

Moram priznati da mi smeta naziv homologni redovi (gomologičeskie rjady). U našem bi jeziku bilo bolje označiti ih kao »nizovi«, jer je red taksonomska kategorija (ordo), da ne bude zamjene. I naziv homologni u smislu Vavilova, kao i Lipine & Rozanova (1973), ne podudara se sa starim pojmom vezanim za homologne organe. Stari se pojam održao do danas: tako ga npr. nalazimo u knjizi Voigta (1973), kome homologija predstavlja bitnu jednakost struktura srodnih organizama, koja proizlazi iz njihova zajedničkog porijekla. Misli se na jednakost zametaka organa, koja rezultira iz jednakih dijelova genskih struktura. Kod toga mogu biti odrasli organi i te kako heteromorfni, te Voigt kao primjer navodi listove, vitice i trnje.

Interesantan je prikaz Lipine & Rozanova (1973), koji iznose tri homologna reda kambrijskih foraminifera porodice Tourmayellidae i dva homologna niza arheocijata. Kod svih vidimo sličnosti u pojedinim stadijima evolucije, kao i u završnim oblicima. Autori također navode dosta ranijih radova o toj temi.

Kupzow (1975) je pokušao proširiti Vavilovljev zakon o homolognim nizovima, koji se razvijaju iz blizo srodnih taksona i na udaljene taksone. Pokazao je paralelnu varijabilnost homolognih značajki i u nekih taksonomski udaljenih vrsta.

Naši istraživači suočili su se s problemom homeomorfije prilikom nalaza vrste »*Cladocoropsis mirabilis*« u senonu (Polšak & Milan, 1965). Kod stratigrafskog raspona malm—senon teško je vjerovati da je malmska vrsta *C. mirabilis* živjela do senona; vjerojatnije je, da se u gornjoj kredi radi o postizavanju jednakog oblika i veličine skeleta u nekoj drugoj razvojnoj grani. Zbog jednostavne građe ne možemo po samom skeletu razlikovati jursku vrstu *C. mirabilis* od senonske »*Cladocoropsis mirabilis*«.

U našoj paleontologiji bilo je više pokušaja da se prikaže postizavanje jednakih oblika zbog paralelizma u filogenetskom razvoju, koji su oblici zapravo velika smetnja u taksonomskom studiju i u biostratigrafskim zaključivanjima. U radu Kochansky-Devidé (1969) prikazan je paralelizam u razvoju fuzulinidnih filogenetskih grana. — Kochansky-Devidé & Gušić (1971) iznose sličnosti pojedinih svojstava u različitim dasikladaceja, kojima se zbog toga pripisuje usko genetsko srodstvo. — Nadalje Gušić (1975) na temelju izomorfije nekih paleozojskih (Archaeodiscidae, Lasiodiscidae) i mezozojskih (Involutinidae) foraminifera izvlači i zaključke taksonomskog značaja. Izvršena je podjela roda *Involutina* na dva podroda, analogno paleozojskim rodovima *Permodiscus* i *Archaeodiscus*. Uočena je izomorfija paleozojskih lasio-

discida i tzv. aberantnih involutinida, iz čega se zaključuje da bi Lasiodiscidae mogle predstavljati aberantne ili veoma specijalizirane Archaediscidae. — U raspravi Herak & al. (1975) naglašena je istovjetnost većeg broja svojstava dasikladaceja, ali zbog velikog vremenskog razmaka između doba kad su živjeli ti oblici, veliko je pitanje radi li se o istom rodu. Naglašava se vraćanje (rekurencija) pojedinih svojstava, pa i jednakih oblika čitavih skeleta, nakon dužeg vremenskog razmaka. — Conrad & Radoičić (1972) opisuju homeomorfizam između dasikladaceja i haraceja, jer obje skupine imaju cjevaste stapke, vapnenačke omotače i ogranke u pršljenima. Autori iznose veliku sličnost fosilnih ostataka haraceje *Munieria baconica* i dasikladaceje *Clypeina? solkani* Conrad & Radoičić, koju u tom radu opisuju, a ranije su je mnogi smatrali munijerijom. — Ramovš (1976 — usmeno saopćenje) me je upozorio na homeomorfiju u vrsta roda *Uncinulus* s. l. (Brachio-poda), gdje permske uncinuneline iz trogkofelskih naslaga Ortneka izrazito ponavljaju oblik devonskih pripadnika superfamilije Rhynchonellacea.

U velikom broju radova o paralelnom razvoju sa zaključnim ili ranijim postizavanjem često upadljivih homeomorfija možemo opaziti da se pretežni broj radova odnosi na foraminifere, vapnenačke alge i druge jednostavnije građene skupine. To je i razumljivo: što je skelet nekog organizma kompliciranije građen, manja je vjerojatnost da će podudarnosti biti potpune. Tek u onih skupina gdje je osobito velik broj rodova i vrsta, ako su i kompliciranije građene, može doći do ponavljanja nekoliko svojstava što tad dovodi do sličnosti, npr. u redova Fusulinida i Ammonoidea.

HOMEOMORFIJE U VRSTA RODA CONGERIA

Mnogi su autori zamijetili veliku podudarnost među značajkama pojedinih vrsta kongerija. Kraj njihove jednostavne građe, kod koje dolazi u obzir za razlikovanje samo njihov obris, izbočenost i oblik središnjeg brida, a uz njihov golemi broj (Andrusov u svojoj monografiji već 1897. navodi 120 vrsta, a otada još su mnoge vrste uočene) nije čudo što dolazi do homeomorfija i do pojave vraćanja podjednakih oblika u različito geološko doba. U našoj biostratigrafskoj literaturi ta je činjenica unijela mnoge zabune.

Varijabilnost vrste *C. banatica* Hoernes vidi se već iz 4 slike, koje su publicirane uz originalni opis (R. Hoernes 1875, tab. III, sl. 2—5); najveće su razlike u odnosu dužine i širine, u kutu između gornjeg i stražnjeg ruba, u usmjerenosti brida, te u zaobljenosti donjeg okruglasto ili rombično izvučenog ruba, zbog čega ljušturice dobivaju subsferičan do rombičan oblik. Već Andrusov (1897)

ističe da *C. banatica* stoji posve blizu vrsti *C. dalmatica* i navodi neznatne razlike (manju izbočenost i manje okrugli oblik kod *C. banatica*). *C. banatica* bi mogla biti poistovječena s oblicima razvojnog niza *C. scaphula-cvitanovici-dalmatica-drvarensis*, koje su sve veoma slične varijabilnoj vrsti *C. banatica*. Jedina je bitna razlika nedostatak malog zubolikog ispupčenja sprijeda pod vrhom, koje se vidi kod dobro sačuvanih primjeraka niza *C. scaphula-cvitanovici-dalmatica*. Kako se taj nastavak rijetko jasno vidi, a *C. banatica* je obično lošije sačuvana, ostajemo na tome, da vrstu *C. banatica* praktički ne možemo razlikovati od starijih vrsta spomenutog razvojnog niza. Homeomorfija je potpuna. Ne treba se čuditi, što je u raspravama i elaboratima izrađenim na srednjobosanskom, južnobosanskom i hercegovačkom tercijarnom materijalu tako često navedena *C. banatica* ili *C. cf. banatica*, uz vrste tipične za srednjemiocenske naslage tih krajeva. U Blaguši pod Medvednicom nalazimo kongerije s nitastim bridom i ostalim značajkama kakve nalazimo u vrste *C. banatica*. Na kongerijskim naslagama Blaguše leže debele naslage tortona, donjosarmatski i Croatica-slojevi, a tek tada slijedi Banatica-horizont i Abichi-naslage. *C. banatica* nalazi se u Banatica-slojevima i Abichi-slojevima, dakle značajna je za najviši horizont miocena i najniži pliocena. Kongerijski slojevi Blaguše bili su smatrani gornjoooligocenskima, sada ih se drži donjim helvetom (otnang). Načeni oblik kongerije kod Blaguše označen je kao prelaz *C. dalmatica/drvarensis*. Nakon razvojnog niza *C. scaphula-cvitanovici-dalmatica-drvarensis-friči*, koji se razvoj odvijao razmjerno brzo kroz srednji miocen, pojavila se kasnije razvojna linija sa savršenom homeomorfijom u vrsti *C. banatica*, koju nikako ne možemo uvrstiti među starije miocenske vrste. Razvijeniji primjerci *C. drvarensis*, a osobito zaključni član niza, *C. friči*, već su tako veliki, splošteni i okrugli, da se na njih *C. banatica* ni u kom slučaju ne može nadovezati. Preci vrste *C. banatica* su nepoznati.

Da postoji homeomorfija između poznate pliocenske vrste iz Rhomboidea-naslaga *C. croatica* Brusina i nalaza iz srednjeg miocena Bosne i Hercegovine, označenih kao *C. croatica*, *C. cf. croatica*, *C. antecroatica* Katzer ili *C. kucici* Brusina, također je očito. Ne valja poistovjećivati vrstu iz romboidejskog nivoa s mnogo starijom bosanskom vrstom iako je sličnost znatna, a jednake su i varijacione tendencije obiju vrsta: i jedna i druga vrsta koji put su upadljivo izvučenih stražnjih krila. Sličan oblik, oštrog brida i također koji puta jako krilat, može se naći i u srednjemiocenskim slatkovodnim naslagama jugoistočnog predgorja Medvednice. I tu se dakle radi o dva paralelna razvoja, koji su doveli u pliocenu do gotovo jednakog oblika kakav se razvio u srednjem miocenu.

Još je Pilar (1873) u slatkovodnim miocenskim naslagama Dugosela u Glinskom pokuplju odredio dvobridnu vrstu *C. triangularis* Partsch, smatrajući naslage sarmatskima. Andrusov (1897) navodi da su dugoselske naslage starije, jer leže pod slojevima s *Ostrea crassissima*, te ih uspoređuje sa slojevima Grunda, odnosno smatra ekvivalentima Oncophora-slojeva. Zanimljivo je, da navodi odanle tri vrste kongerija, ali vrstu *C. triangularis* (poznatu iz Radmanesta — pješčanog ekvivalenta Banatica-naslaga) ne. On je znao da radmanesku vrstu ne može uvrstiti u listu starije faune, ma kako bila slična nađenoj. Pilarova mala *C. triangularis*, iako ima dva brida, bez sumnje je druga vrsta, pretpostavljam da je nova i opisat ću je pod imenom *C. pilari* (Kochansky-Devidé, 1977). Vrsti *C. pilari* nalik je i *C. socialis* n. sp., koja dolazi masovno u srednjem miocenu Medvednice. I tu imamo heterohrone oblike: manje, srednjemiocenske, i veću, ali sličnu vrstu *C. triangularis* iz najvišeg miocena, koje po svojoj prilici nisu s iste razvojne grane. Što se u bosansko-hercegovačkom srednjem miocenu krije u starijoj literaturi pod imenom *C. triangularis*, još je stvar studija.

U mnogim radovima o tercijaru Bosne i Hercegovine nalazimo još odredbe pliocenskih vrsta bez rezerve, što je dosta doprinijelo tome da se pitanje starosti slatkovodnog tercijara zakomplicira, pa čak i da se starost pomakne prema mlađim naslagama. U nekim raspravama (Neumayr 1880, Stojčić 1968) označene su mlađe vrste uvijek kao slične (cf.), iako postoji doista velika podudarnost značajki poznatih pliocenskih vrsta s ranije razvijenim vrstama, čije su razvojne grane paralelne, ali vremenski dosta udaljene. Međutim su spomenuti autori shvatili da među starijim vrstama ne može nastupiti odjednom neka mnogo mlađa.

Čtyrský (1972) kod opisa donjohelvetske vrste *C. andrusovi* Rzehak upućuje na veliku sličnost ove vrste s Brusininim vrstama *C. vuki* (iz Radmanesta) i *C. gnezdai* (iz Černomerca u Zagrebu — Rhomboidea-slojevi), što je već i Andrusov opazio. Čtyrský zaključuje: (str. 125): »Diese morphologische Ähnlichkeit weist daraufhin, dass morphologisch ähnlich gestaltete Congeria-Klappen polymorph in verschiedenen Zeitspannen des europäischen Miozäns und Pliozäns entstanden sind«.

DISKUSIJA I ZAKLJUČAK

Kako bismo mogli protumačiti ponavljanje oblika često nakon veoma dugih vremenskih razmaka? Pomislimo li primjerice na kongerije, bliza nam je pomisao da je selekcijom u jednakim prilikama došlo do održanja podjednakih genskih kombinacija (tzv. mutacija). Da je moglo doći heterohrono do oblikovanja jednakih svoj-

stava, moramo pretpostaviti da su ta svojstva u tog roda genetski programirana. Ta se genetska osnova morala održati u nekom primitivnijem taksonu koji je preživljavao kroz duže vremena u nekim nepromijenjenim prilikama. Predstavljao je gensku zalihu potencijalnih mutacija koje su se heterohrono jednako održavale u ojednakim okolnim utjecajima, što je dovelo do ponovne pojave homeomorfija. Fosilni takav takson ne možemo prepoznati kao »praoblik«, a velika je vjerojatnost da nije ni nađen, jer je bio prostorno ograničen, pa prema tome i individuima malobrojan. Teže si zamišljamo ponavljanje oblika unutar viših taksonomskih kategorija i u golemim vremenskim razmacima, npr. devon—trijas: 130 milijuna godina u megalodona i neomegalodona. U grebenskom okolišu mogli su se održati samo školjkaši debelih velikih ljuštura, jakih brava i zato i masivnih, povijenih kljunova. To je bio jedan tip prilagodbe školjkaša na grebenski život; drugi je onaj gdje je jedna ljuštura fiksosésilna. Nema sumnje da je mogućnost ovakvih prilagodbi sadržana u genetskoj konstituciji školjkaša — možda svih, možda samo nekih razvojnih grana. Prema tome moguće je da pojava neomegalodontida nastupa iz iste razvojne linije na kojoj su Megalodontidae iz devona, ili se pak radi o dalekom paralelnom razvoju unutar udaljenih filogenetskih nizova školjkaša.

Druga ideja, koja se ne kosi s prvim zaključkom, je ova: Već od E. Haeckela dalje divimo se raznolikosti prirode, pa ipak i to bogatstvo oblika ima svoje granice. Pokušajmo zamisliti npr. neku foraminiferu s datim svojstvima skeleta, koje poznajemo u drugih foraminifera i kombinirajmo ih: teško da ćemo doći do kombinacije koje već nema u prirodi, ili će biti zamišljena kombinacija nemoguća, neodrživa s obzirom na druga svojstva. Organizacija mekih dijelova organizma određene skupine postavlja granice svojstava. Prilikom evolucije, tj. održavanja najprikladnijih oblika u okolišu koji se mijenja, na podjednaki okoliš određeni taksoni reagirat će mijenjanjem oblika u svom genetskom okviru, i to srodni taksoni više-manje podjednako. Hoće li jednaka reakcija (pojavom jednakih oblika) doći do izražaja samo jednom ili više puta u toku geoloških doba, stvar je različitih faktora: stupnja specijalizacije, razvijenosti određenih organa čiji se korelativni organi ili svojstva mogu ili ne mogu više pojaviti i, dakako, stupnja očuvanosti prvobitne genske garniture, osobito onog dijela, koji određuje za dati okoliš potrebna svojstva. Da se genetska konstitucija u nepromijenjenom okolišu može sačuvati od donjeg paleozoika do danas, svjedoče nam održani jednaki oblici »živih fosila« (npr. *Neopilina*, *Lingula*, *Lattimeria*), kakve poznajemo još iz davne geološke prošlosti.

Razlikujemo više mogućnosti kako dolazi do homeomorfije:

1) Jednaka svojstva odnosno oblici nastaju izvođenjem iz genske zalihe zajedničkog pretka: »praoblika«. Paralelizam postoji u vre-

menskoj dimenziji, ali ponavljanje je samo onda moguće, ako se negdje održe nespecializirani zajednički preci. S vremena na vrijeme, u jednakim uvjetima okoliša pojavljuju se selekcijom u paralelnim razvojnim granama podjednaki oblici. (Npr. *Congeria*).

Došla sam neovisno do slične zamisli kao Vavilov, samo što on pretpostavlja da sve vrste nose sačuvan varijabilni dio genske garniture koji proizvodi paralelne homologne nizove i razvija homeomorfne oblike.

2) Jednaki oblici nastaju paralelnim razvojem iz dokazano različitih predaka (npr. u različitim porodicama fuzulinida). Međutim u većoj vremenskoj udaljenosti nalazi se ipak zajedničko porijeklo (u reda Fusulinida to su devonske Endothyrida).

3) Ne znamo da li je novija skupina direktni nastavak starije (npr. Megalodontidae) ili se svodi na drevno zajedničko porijeklo (Lamellibranchiata).

U sva tri slučaja »praoblik« je samo vremenski manje ili više udaljen.

4) Oblik je tako jednostavan da se jedva može govoriti o homeomorfiji, a o porijeklu se ne može ništa zaključiti (npr. Calpionellidae).

5) Broj taksona je tako velik da nužno mora doći do ponavljanja oblika (Foraminifera uopće).

Mislim da ne treba sumnjati u funkcionalnost oblika koji se ponavljaju. Ta se funkcionalnost to lakše uočuje što su taksoni udaljeniji. Možda se održava i neko svojstvo koje ne smeta, pa čak se i ponavlja, samo mi njegovu funkciju ne možemo uvijek znati te nam se čini da je neutralno, ni korisno ni štetno.

Zaključno treba naglasiti da su svi paralelizmi i homeomorfije fosilnih oblika samo prividni i za organizam kao cjelinu možda i nebitni, jer se radi o fosiliziranim skeletima, a koliko su međusobno nalikovali organski dijelovi ne ćemo nikada saznati. Možemo samo zamišljati bijele polipe u jurskog kladokoropsisa a ljubičaste ili crvene u krednog...

Primljeno 30. 03. 1976.

Geološko-paleontološki zavod,
Prirodoslovno-matematički fakultet,
Soc. revolucije 8, 41000 Zagreb

LITERATURA

- Abel, O. (1929): Paläobiologie und Stammesgeschichte. X+423, Verl. Gustav Fischer, Jena.
- Andrusov, N. (1897): Iskopaemyja i živuščija Dreissensidae Evrazii. — Trudy Sib. obšč. estestv. po Otdel. geol. i mineral., 25, 1—115, Atlas XX tab., S. Peterburg.

- Conrad, M. A. & Radoičić, R. (1971): On *Munieria baconica* Deecke (Characeae) and *Clypeina?* solkani n. sp. (Dasycladaceae). A case of homomorphism in calcareous green Algae. — C. R. Soc. phys. hist. nat. Genève, (N. S.), 6/2—3, 87—95. Genève.
- Čtyroky, P. (1972): Die Molluskenfauna der Rzehakia- (Oncophora) — Schichten Mährens. — Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 76, 41—141. Wien.
- Fuchs, W. (1975): Zur Stammesgeschichte der Planktonforaminiferen und verwandter Formen im Mesozoikum. (Eine vorläufige Betrachtung.) — Jb. Geol. R. A., 118, 193—246. Wien.
- Glaessner, M. F. (1963): Major trends in the evolution of the Foraminifera. In: Evolutionary trends in Foraminifera. Elsevier, 9—24, Amsterdam—London—New York.
- Gušić, I. (1975): Upper Triassic and Liassic Foraminiferida of Mt. Medvednica, northern Croatia (Families Involutinidae, Nubeculariidae). — Palaeont. Jugosl., 15, 1—45, Zagreb.
- Herak, M., Kochansky-Devidé, V. & Gušić, I. (1975): The development of the Dasyclad Algae through the Ages. — Intern. symp. fossil Algae, Erlangen. (U štampi.)
- Hoernes, R. (1875): Tertiär-Studien. — Jb. Geol. R. A. 25, 63—77, Wien.
- Hottinger, L. (1963): Les Alvéolines paléogènes, exemple d'un genre polyphylétique. — In: Evolutionary trends in Foraminifera, Elsevier, 298—314, Amsterdam—London—New York.
- Kochansky-Devidé, V. (1969): Parallel tendencies in the evolution of the Fusulinids. — Rocznik Polsk. tow. geol., 39/1—3 (Jubil. vol. J. Grzybowski), 35—40, Kraków.
- Kochansky-Devidé, V. (1977): Srednjemiocenske kongerije Hrvatske, Bosne i Hercegovine. Manuskript.
- Kochansky-Devidé, V. & Gušić, I. (1971): Über einige Evolutions-tendenzen der Dasycladaceen, mit besonderer Berücksichtigung neuer Funde in Jugoslawien. — Pal. Z., 54, 1/2, 82—91, Stuttgart.
- Kupzow, A. J. (1975): Vavilov's law of homologous series at the fiftieth anniversary of its formulation. Economic botany 29, Nr. 4, 372—379, New York.
- Leven, E. Ja. (1970): Novyj rod aberrantnyh fuzulinid. — Paleont. žurnal, 4, 16—20, Moskva.
- Lipina, O. A. & Rozanov, A. Ju. (1973): O gomologičeskoj izmenčivosti foraminifer i archeociat. In: Problemy paleontologii i biostratigrafii nižnego kembrija Sibiri i Dal'nego Vostoka. Trudy inst. geol. geofiz. A. N. SSSR, Sibirskoe otdelenie, 49, 13—31, Novosibirsk.
- Mikluho-Maklaj, A. D. (1959): Značenje gomeomorfii dlja sistematiki fuzulinid. — Učen. zap. Leningr. GU, 268, Ser. geol. 10, 155—172, Leningrad.
- Neumayr, M. (1880): Die tertiären Binnenconchylien aus Bosnien und Hercegowina. — Jb. Geol. R. A., 30/2, 463—486, Wien.
- Pilar, Gj. (1873): Trećegorje i podloga mu u Glinskom pokupju. — Rad Jugosl. akad., 25, 53—179, Zagreb.
- Polšak, A. & Milan, A. (1965): *Cladocoropsis mirabilis* u senonskim naslagama Plitvičkih jezera. — Geol. vjesn., 18/2, 263—267, Zagreb.
- Remane, J. (1971): Les Calpionelles, Protozoaires planctoniques des mers mésogéennes de l'époque secondaire. — Ann. Guébbard, 47, 1—25, Neuchâtel.
- Roemer, T. (1936): Die Bedeutung des Gesetzes der Parallelvariation für die Pflanzenzüchtung. — Nova Acta Leopoldina, 4, 351—365, Halle/S.
- Stojčić, B. (1968): Pregled razvoja tercijskih naslaga u Spoljnim Dinaridima u Bosni i Hercegovini. — Prvi kolokvij geol. Dinaridov, I, 149—154, Ljubljana.

- Vavilov, N. I. (1967): Zakon gomologiĉeskikh rjadov v nasledstvennoj izmenĉivosti. — Izbr. proizvedenija v 2 T.; I. M. Nauka, Moskva. (cit. po Lipina & Rozanov).
- Voigt, W. (1973): Homologie und Typus in der Biologie. 123 str., VEB Gustav Fischer Verl. Jena.

V. KOCHANSKY-DEVIDE

ÜBER DIE WIEDERHOLUNG GLEICHARTIGER FORMEN IN DER ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER ORGANISMEN, MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER CONGERIE N (BIVALVIA)

Ein Parallelismus, der in verschiedenen Zweigen des Stammbaumes der Organismen zu gleichen oder fast gleichen Formen führt, ist schon lange bekannt. In manchen Fällen sind die fossilen Skelettreste solcher Taxa, besonders jene von einfachem Bau, so ähnlich, dass man sie überhaupt nicht unterscheiden kann. Dies ist der Fall meist bei den Gattungen der gleichen Familie (z. B. Dasycladaceae), oder bei den Arten grosser Gattungen (*Alveolina*, *Congeria*), oder bei den Gattungen verschiedener, jedoch verwandten Familien (Foraminiferida *Archaeodiscus* und *Involutina*) wie auch höheren taxonomischen Kategorien (Lithopterna und Equida).

Diese alte Erkenntnis (Abel 1929) bekommt in neuerer Zeit immer neuere Bekräftigungen. Ich erwähne wahllos noch einige Beispiele aus der Literatur:

A. D. Miklukho-Maclay (1959) schrieb über die Bedeutung der Homöomorphie der Fusuliniden am Beispiel von *Schwagerina* und *Pseudoschwagerina*, die im erwachsenen Zustand eine gleichartige Form erreichen, während ihre verschiedene Juvenarien ihre phylogenetisch verschiedene Abstammung bezeugen. Fusuliniden (mit etwa 150 Gattungen und über 3000 Arten) zeigen oft eine Wiederholung ähnlicher Formen. Eine linsenförmige Gestalt mit abgewundener letzten Windungshälfte erscheint am Ende der Entwicklung der Familie Ozawainellidae im obersten Perm (*Reichelina*) sowie am Ende des parallelen Entwicklungszweiges der Familie Staffellidae im unteren Perm (*Pseudoreichelina*) (Leven 1970). Die erwähnten zwei Gattungen sind völlig homöomorph und unterscheiden sich nur nach der Mikrostruktur der Spiralwand. — In der bekannten Sammlung der Abhandlungen über die Entwicklungsrichtungen der Foraminiferen, schreiben Glaessner und Hottinger über den Parallelismus. Glaessner (1963) findet bei der Revision der phylogenetischen Entwicklung der Foraminiferen Parallelismen bei phylogenetisch verschiedenen Foraminiferengruppen in allen Kriterien, die für die Unterscheidung ihrer Gehäuse in Betracht kommen. — Hottinger (1963) schliesst, dass die Familie Alveolinidae sich polyphyletisch entwickelt hat: neben divergenten Entwicklungszweigen gibt es auch parallele, die zur gleichen Formen führen. — Auch Remane (1971) teilt in seiner Abhandlung über die Calpionelliden seine Beobachtungen über ihre parallele Entwicklung durch Wiederholung gleichartiger Skelettformen mit. Das kommt besonders zum Ausdruck in der Darstellung ihres Stammbaumes. Es handelt sich um eine beim Bestimmen so einfach gebaute Skelette besonders ungewünschte Erscheinung. Remane hält sogar die Ähnlichkeit zwischen den Calpionelliden und Tintinni-

den nur für eine parallele Anpassung an die planktonische Lebensweise. Obschon die morphologischen Merkmale beider Gruppen homolog sind, ist die chemische Zusammensetzung der Lorica bei ihnen verschieden, so dass Remane denkt, die erwähnten Gruppen wären überhaupt nicht verwandt und die Calpionelliden sollten in die Protozoa inc. sed. eingereiht werden. — Fuchs (1975) hat in seinen Betrachtungen über die Abstammung planktonischer Foraminiferen des Mesozoikums auch ihre Homöomorphie hervorgehoben, besonders bei der den jurassischen »Globigerinen« ähnelnden *Trochammina*.

Sowjetische Autoren haben — auf Grund des Gesetzes, das der bekannte russische Genetiker N. I. Wawilow feststellte (die erst nach dem Publizieren seiner auserwählten Werke 1967 angenommen wurden) — Untersuchungen verschiedener fossilen Gruppen vom Standpunkt seines Gesetzes der homologen Reihen unternommen. Gemäss dem Wawilow'schen Gesetz sollten genetisch nahe stehende Arten und Gattungen eine Ähnlichkeit in Reihen von erblichen Veränderlichkeiten der Merkmale aufweisen. Aus den verwandten Gattungen oder Arten entstammen also parallele homologe Reihen, in den zu den Wiederholungen ähnlicher Formen bzw. Merkmale vorkommt.

Der Terminus »homologe« stimmt allerdings nicht ganz mit der alten Auffassung überein, die an die homologen Organe gebunden ist. Mitunter wurde die alte Auffassung bis heute erhalten. So finden wir sie im Buche Voigt's (1973), wo die Homologie die wesentliche Übereinstimmung der Strukturen, die eine gemeinsame Herkunft haben, darstellt. Man denkt an die Gleichheit der Keime der Organe, die aus den gleichartigen Genkombinationen resultiert. Dabei können die erwachsene Organe heteromorph sein; Voigt führt als Beispiel die Blätter, Ranken und Dornen der Pflanzen an.

Bei Wawilow ist ein Teil der Gen-Struktur als übereinstimmend angenommen, der die anderen, labilen Gene kontrolliert und führt zur homologen — hier ähnlichen — Merkmalen.

Interessant ist die Darstellung von Lipina & Rozanov (1973), die drei homologe Reihen der kambrischen Foraminiferen der Familie Tourayellidae und zwei homologe Reihen der Archaeocyathiden besprechen. Bei allen sehen wir die Ähnlichkeiten in einzelnen Stadien der Evolution sowie in den Endformen.

Die jugoslawischen Forscher trafen auf das Problem der Homöomorphie anlässlich des Fundes von »*Cladocoropsis mirabilis*« im Senon (Polšak & Milan 1965). Bei der Zeitspanne Malm-Senon ist es schwer zu glauben, dass die bisher für das Malm leitende Art *C. mirabilis* bis Senon lebte; es scheint wahrscheinlicher, dass es sich in der oberen Kreide um das Erreichen derselben Form und Grösse des Skeletts, jedoch in einem anderen Entwicklungsast handelt. Wegen des einfachen Baues können wir die jurassische *C. mirabilis* nach dem Skelett nicht von der oberkretazischen »*C. mirabilis*« unterscheiden. — In dem Beitrag von Kochansky-Devidé (1969) wurde Parallelismus in der Entwicklung der verschiedenen Fusulinidenreihen dargestellt. — Im Jahre 1971 zeigten Kochansky-Devidé & Gušić die Ähnlichkeiten der einzelnen Merkmale bei den verschiedenen Dasycladaceen, denen deswegen die enge genetische Verwandtschaft zugeschrieben wurde. — Weiter zieht Gušić (1975) anhand der Isomorphie einiger paläozoischer (Archaeodiscidae, Lasiodiscidae) und mesozoischer (Involutinidae) Foraminiferen Folgerungen taxonomischer Bedeutung. Es wurde die Spaltung der Gattung *Involutina* in zwei Untergattungen, wie beim paläozoischen *Perrnodiscus* und *Archaeodiscus* durchgeführt. Auch die Isomorphie der paläozoischen Lasiodisciden und der sog. aberranten Involutiniden wurde ins Auge gefasst, woraus sich ergibt, dass es sich bei den Lasiodiscidae um aberrante oder hoch spezialisierte Archaeodiscidae handeln könnte. — In der

Abhandlung von Herak & al. (1975) wurde die Gleichartigkeit einer grösseren Anzahl der Merkmale bei den Dasycladaceen betont, jedoch wegen der grossen Zeitspanne zwischen den Zeiten, als diese Formen lebten, ist es sehr fraglich, ob es sich dabei überhaupt um dieselbe Gattung handelt. Es wurde das Zurücktreten (Rekurrenz) vereinzelter Eigenschaften oder ganzer Formen manchmal sogar nach längerer Zeit hervorgehoben. — Conrad & Radoičić (1972) beschrieben Homöomorphismus zwischen den fossilen Resten der Characee *Munieria baconica* und Dasycladacee *Clypeina? solkani* Conr. & Rad., die früher oft für eine *Munieria* gehalten wurde. — Ramovš (1976 — mündliche Mitteilung) machte mich aufmerksam auf die Wiederholung der Formen bei den Arten der Gattung *Uncinulus* s. l. (Brachiopoda), indem die permischen Uncinunellinen aus den Trogkofel-Ablagerungen von Ortnek in Slowenien die Form der devonischen Angehörigen der Superfamilie Rhynchonellacea wiederholen.

Die überwiegende Zahl der Mitteilungen über Parallelismus in der Entwicklungsgeschichte mit abschliessender oder auch früherer Erreichung der Homöomorphien bezieht sich auf Foraminiferen, Kalkalgen und andere einfacher gebaute taxonomische Gruppen. Das ist leicht verständlich: je komplizierter ein Skelett gebaut ist, desto kleiner ist die Wahrscheinlichkeit einer völligen Übereinstimmung. Nur in jenen Familien oder Ordnungen, wo eine ausserordentlich grosse Zahl der Gattungen oder Arten vorkommt, könnte es zu einer Wiederholung einiger Eigenschaften kommen, was zu einer Ähnlichkeit (Fusulinida, Ammonoidea) führt.

Homöomorphien der Congerien-Arten

Bereits viele Autoren haben eine grosse Übereinstimmung der Congerienformen bemerkt. Schon 1897 wurden in Andrussov's Monographie etwa 120 Arten angeführt; die Zahl wächst fortwährend. Für das Unterscheiden gibt es wenige Anhaltspunkte: Umriss, Wölbung und Kiefform; es ist also kein Wunder, dass es zu einer Rückkehr zu den gleichartigen Formen in geologisch verschiedenen Zeitabschnitten vorkommt. In jugoslawischer biostratigraphischer Literatur verursachte diese Tatsache manche Irrtümer.

Schon Andrussov (1897) hebte hervor, dass *C. banatica* R. Hoernes der Art *C. dalmatica* Brusina sehr nahe steht und gab unbedeutende Unterschiede an (kleinere Wölbung und weniger kreisrunde Form der *C. banatica*). Von der phylogenetischen Reihe *C. scaphula-cvitanovici-dalmatica-drvarensis-friči*, die erst jetzt im mittleren Miozän festgestellt wurde (Kochansky-Devidé 1977) ist die mehr schräge und kleinere *C. cvitanovici* der *C. banatica* noch ähnlicher. *C. banatica* wiederholt die mittelmiozäne Form im obersten Miozän und untersten Pliozän (Banatica- und Abich-Schichten im Pannonischen Becken); ihre Ahnen sind nicht bekannt. Doch muss es sich um eine parallele Entwicklungsreihe handeln, da das letzte Glied der erwähnten Ahnenreihe, *C. friči*, schon sehr gross und plattgedrückt ist.

Die häufigste Art in den pliozänen Rhomboidea-Schichten des Pannonischen Beckens, *C. croatica* Brusina, wurde oft in bosnisch-herzegowinischen mittelmiozänen Congerien-Ablagerungen angeführt. In Wirklichkeit handelt es sich jedoch um die Art *C. antecroatica* Katzer, die von der pontischen *C. croatica* schwer zu unterscheiden ist; auch haben die beiden dieselbe Variationstendenz zur Bildung eines flügelartig erweiterten hinteren Teiles der Schale. Auch hier haben wir zwei parallele Entwicklungen, die zu fast gleichen Formen führen: die eine im Mittelmiozän, die andere im Pliozän (Pont).

Pilar (1873) bestimmte in den miozänen Süsswasserschichten von Glinško Pokuplje (an dem Kupa-Fluss) die zweikielige Art *C. triangularis*

Partsch. Die Art ist gegenüber der erwähnten zwar viel kleiner, hat jedoch ähnliche Form, einen scharfen Kiel und den kaum bemerkbaren zweiten Kiel (was sonst sehr selten ist), wie *C. triangularis* aus Radmanest (oberster Miozän — sandige Fazies der Banatica-Schichten). Da es heute bekannt ist, dass die Congerien-Ablagerungen von Glinsko Pokuplje unter dem Leithakalk liegen, ist es klar, dass die ähnliche Art vortortonisch ist und nicht *C. triangularis* sein kann. Sie wurde deshalb jetzt als *C. pilari* beschrieben (Kochansky-Devidé 1977).

Čtyroký (1972) weist bei der Beschreibung der unterhelvetischen Art *C. andrussovi* Rzehak auf die grosse Ähnlichkeit dieser Art mit Brusina's Arten *C. vuki* (aus Radmanest) und *C. gnezdai* (Rhomboidea-Schichten aus Zagreb) hin, was auch schon Andrussov bemerkte. Čtyroký schliesst (S. 125): »Diese morphologische Ähnlichkeit weist darauf hin, dass morphologisch ähnlich gestaltete *Congeria*-Klappen polymorph in verschiedenen Zeitspannen des europäischen Miozäns und Pliozäns entstanden sind.«

Diskussion und Schlussfolgerungen

Wie könnten wir Homöomorphie, die mit einer Wiederholung der Formen, oft nach längeren Zeitabschnitten, verbunden ist, erklären? Wenn wir z. B. an Congerien denken, liegt der Gedanke nahe, dass es durch die Selektion in gleichen Verhältnissen zu den gleichartigen Gen-Kombinationen kommen kann. Damit es zu einer heterochronen Ausbildung dergleichen Merkmale kommen könnte, müssten wir voraussetzen, dass solche Merkmale in dieser Gattung genetisch programmiert sind. Diese genetische Anlage müsste in einem primitiveren Taxon, der eine längere Zeit in einer unveränderten Umwelt überlebte, erhalten werden. Dieser stellte den Gen-Vorrat der künftigen Mutanten dar, auch von solchen Genen, die sich heterochron in den gleichartigen Umwelt-Einflüssen gleicherweise erhalten könnten, was zu einer Wiederholung der Formen führte. Einen solchen fossilen Taxon können wir nicht als »Urform« erkennen; es ist sehr wahrscheinlich, dass er überhaupt nicht gefunden wurde, da er räumlich beschränkt und dafür auch an Zahl gering war. Noch wahrscheinlicher ist es, dass wir mit Wawilow einen ständigen Teil der Genstruktur aller Congerien voraussetzen, der führt in verschiedenen Entwicklungsreihen zu ähnlichen Formen homologer Herkunft.

Schwerer können wir uns die Formenwiederholung im Rahmen grosserer taxonomischer Kategorien und in den mächtigen Zeitabständen vorstellen z. B. Devon-Trias: 130 Millionen Jahren bei den *Megalodon* und *Neomegalodon*. Im Biotop der Riffe konnten nur die Muscheltiere mit dicken, grossen Klappen, starkem Schloss und darum massiven, gekrümmten Wirbeln überleben. Das war ein Typus der Anpassung der Muscheln an das Leben an den Riffen, der andere ist jener, wo eine Klappe fixosessil ist. Es besteht kein Zweifel, dass die Möglichkeit solcher Anpassungen in der genetischen Konstitution der Zweischaler liegt — vielleicht aller, oder wohl nur einiger Entwicklungsweige. Danach ist es möglich, dass die Erscheinung der *Neomegalodontiden* aus derselben Entwicklungslinie kommt in welcher devonische *Megalodontiden* waren, oder handelt es sich um eine parallele Entwicklung zwischen den entfernten phylogenetischen Reihen der Muscheln.

Eine andere Idee, die mit der ersten Folgerung keinesfalls in Widerspruch steht, ist die folgende: Schon von E. Haeckel's Zeiten her bewundern wir die Mannigfaltigkeit der Natur und doch hat dieses Reichthum der Formen seine Grenzen. Wenn wir uns z. B. irgendeine Foraminifere vorstellen versuchen, mit so kombinierten Skeletteigenschaften, welche wir von verschiedenen anderen Foraminiferen kennen, werden wir schwer zu einer Kombination gelangen, die in der Natur nicht vorkommt. Die Organisation der weichen Teile der Organismen bedingt die Grenzen der Eigenschaften und Formen; andere Kombinationen wären in der Natur unerhaltbar.

Während der Evolution werden bestimmte Taxa auf die gleichartige Veränderung der Umwelt durch den Formwechsel im Rahmen ihrer genetischen Möglichkeiten reagieren, und zwar die verwandten mehr oder weniger gleichartig. Ob dieselbe Reaktion (mit dem Erscheinen gleichartiger Formen) durch die geologische Zeit ein- oder mehrmals zum Ausdruck kommen wird, hängt von verschiedenen Faktoren ab: dem Spezialisierungsgrad, der Entwicklung bestimmter Organe (dessen korrelative Organe oder Eigenschaften erscheinen können oder nicht) und, natürlich, von der Erhaltung der ursprünglichen Gen-Garnitur, besonders jenes Teiles, welcher die für die gegebene Umwelt erforderlichen Eigenschaften bestimmt. Dass eine genetische Konstitution in einer unveränderten Umwelt von unterem Paläozoikum bis heute bestehen kann, bezeugen uns die Formen der »lebenden Fossile« (z. B. *Neopilina*, *Lingula*, *Lattimeria*), die noch aus der uralten geologischen Vergangenheit erhalten sind.

Man könnte einige Möglichkeiten, wie es zu der Homöomorphie kommt, aus dem oben Gesagten folgern:

1) Gleichartige Eigenschaften bzw. Formen entstehen durch die Ableitung aus dem Gen-Vorrat eines gemeinsamen Ahnen: aus der »Urform«. Die Wiederholung ist nur dann möglich, wenn sich die unspezialisierten, gemeinsamen Ahnen irgendwo erhalten konnten. Von Zeit zur Zeit erscheinen durch die Selektion in den parallelen Entwicklungsreihen gleichförmige Arten oder andere taxonomische Kategorien (z. B. *Congeria*).

2) Gleichartige Formen entstehen durch die parallele Entwicklung aus den bewiesenen verschiedenen Ausgangsformen (z. B. in den verschiedenen Familien der Fusuliniden). Im grösseren zeitlichen Abstand kann man jedoch die gemeinsame Abstammung finden (für die Ordnung Fusulinida sind es die devonischen Endothyrida).

3) Wir wissen nicht ob die jüngere Gruppe (z. B. Neomegalodontidae) ein direkter Nachfolger der älteren ist, oder müssen wir sie beide (Megalodontidae und Neomegalodontidae) von uralten Vorfahren ableiten (Lamelli-branchiata im erwähnten Falle).

In allen drei Fällen ist die »Urform« jedoch nur zeitlich und daraus auch taxonomisch mehr oder weniger weit entfernt.

Wenn wir strikt dem Wawilow'sche Gesetz — das er vom Standpunkt des Pflanzenzüchters aufstellte — folgen wollen, müssen wir uns doch fragen: Woher kommt durch die ganze geologische Vergangenheit der »stabile« Teil der Genstruktur, der zu Homöomorphien und anderen Ähnlichkeiten homologer Herkunft führt? Ist das nicht dasselbe, was ich als Gen-Garnitur eines gemeinsamen Ahnen vorausgesetzt habe? Wenn es sich um einen zeitlich nicht weiten Taxon, d. h. Art oder Gattung handelt (*Congeria*), genügt das Wawilow'sche Gesetz. Wenn aber die »Urform« oder der »stabile Teil der Genstruktur« taxonomisch, also auch zeitlich, weiter steht, müssen wir an die Kupzow'sche Erweiterung des Wawilow'schen Gesetzes denken. Kupzow (1975: 374, 377) führt in diesem Zusammenhang eine Reihe von Beispielen an und spricht über die homologen Gene bei sehr weit verwandten Arten.

4) Die Form ist so einfach, dass man kaum über die Homöomorphie sprechen und über die Herkunft nichts schliessen kann (z. B. Calpionellidae).

5) Es gibt so viele Taxa, dass es notwendig zu einer Wiederholung der Formen kommen musste (Foraminifera im Ganzen).

Man darf nicht die Wirksamkeit der sich wiederholenden Formen bezweifeln. Sie ist umso leichter ersichtlich, wenn die Taxa entfernter stehen. Vielleicht erhält sich auch irgendwelche Eigenschaft, die uns neutral erscheint; sie kann sich auch wiederholen. Es ist möglich, dass wir den Vorteil für das Überleben nicht immer begreifen können.

Anschliessend will ich betonen, dass alle Parallelismen und Homöomorphien bei fossilen Formen nur anscheinend sind und für den Organismus als Ganzes eigentlich unwesentlich waren, obschon sie für uns staunenswert erscheinen. Es handelt sich ja nur um fossile Skelette. Wie ähnlich die Organismen mit erhaltenen organischen Teilen untereinander waren, werden wir nie erkennen. Wir können uns die Polypen bei dem jurassischen *Cladocoropsis* weiss und warzig und bei dem kretazischen violett und glatt vorstellen!

Angenommen am 30 März 1976

*Geologisch-paläontologisches Institut
Naturwissenschaftlich-mathematische Fakultät
Socijalist. revol. 8, YU-41000 Zagreb*