

O GENETSKOM ODNOSU PELAGIJALA PREMA BENTALU

GENETIC RELATIONSHIP BETWEEN PELAGIC AND BENTHAL ORGANISMS

Jovan Hadži

Slovenska akademija znanosti i umjetnosti, Ljubljana

Već u knjizi »Turbelarijska teorija knidarija« (SAZU, Ljubljana, 1944) zastupao sam gledište da je pelagijal, čiji dio predstavlja plankton, sekundarno postao iz bentala. Većina biologa zastupa protivno mišljenje. U svojoj knjizi »Život u moru« (str. 32) i Ante Ercegović se odlučno zauzeo za tezu o primarnosti bentala. Ipak smatram korisnim da se još jednom pozabavim tim problemom, jer mislim da mogu navesti još nekoliko daljih indicija u korist hipoteze o primarnosti bentala ispred planktona, a na temelju problematike o općem razvoju životinjstva, a posebno o nastanku eumetazojâ i s tim u vezi iz kritike tobožnjeg temeljnog biogenetskog zakona u formulaciji Ernsta Haeckela.

Danas smijemo tvrditi da teza o primarnosti bentala u genetskom smislu nije više puka radna hipoteza, nego dobro utvrđena nauka s velikim stupnjem vjerovatnoće.

Nije poteklo više od stotinu godina otkako je znameniti njemački biolog Johannes Müller došao na srećnu misao, da cijedi vodu otvorenog mora kroz fino tkivo mlinarske svile u obliku planktonske mreže i da u staklenoj posudi skupljeni sitniš učini vidljivim i prostim okom. Tada naučnici nisu mogli ni pomisliti, koliku važnost za gospodarstvo u moru, a posebno i za prehranu ljudstva ima ta najveća zajednica sitnih organizama — planktonska. Priprosti ribari sjevernih mora međutim su već znali da su crvenkaste mase u vodi riblja hrana, i da su to račići.

Poznata dioba morske biomase u bental i pelagijal (sa planktonom) je opće priznata, a dobro je poznat i uži međusobni odnos između ta dva glavna dijela morske biomase. Po jednoj strani znatan broj bentalskih životinja šalje svoj podmladak u plankton — na pašu. Po drugoj strani poginuli planktoni tonu kao tzv. organska kiša ka dnu. Njime se ishranjuje znatan dio životinja živećih u bentosu. To su samo dva primjera tih međusobnih odnosa.

Između brojnih i raznolikih drugih odnosa među organizmima bentosa i planktona nas ovdje naročito zanima pitanje genetskih odnosa, dakle pro-

blem primarnosti. Svjesni smo da je to pitanje posve teoretskoga značaja i da se uopće ne može riješiti matematskom sigurnošću, nego se moramo zadovoljiti većom ili manjom mjerom vjerovatnoće. O događajima prastare prošlosti možemo samo zaključivati na osnovu poznatih pojava i činjenica u sadašnjosti.

Talasobiologija počela se naprednije razvijati uporedo sa usvajanjem evolucionizma. Tako je došlo do toga da je prvoborac za »darwinizam« u Srednjoj Evropi Ernst Haeckel raščistio pojmove talasobiologije i tim pojmovima dao odgovarajuće, lijepe starogrčke izraze kao imena. Haeckel je, obrađujući bogati materijal dignut na palubu »Challenger« dredžom iz većih dubina, mislio da je otkrio praprvotnu još bezobličnu živu tvar (t. i »Bathylbius«), što bi govorilo u korist primarnosti bentala. Ipak nije bilo tako. Uglavnom su dva razloga zašto je pod uticajem Haeckela prevladalo mišljenje da treba tražiti kolijevku života u slobodnim vodama mora.

Po poznatoj Haeckellovoj hipotezi mnogostanične životinje morale bi postati od slobodno plivajućih zooflagelata, dakle bičaća, kao tobože primarnih planktonata. Druga hipoteza nekako se nadovezuje na prvu. Haeckel je opet tu hipotezu — a radi se o ponavljanju filogeneze u ontogeneza — digao na stupanj temeljnog biogenetskog zakona. Budući da je u morima veoma raširena pojava, da se jaja ili zameci bentoskih tipova dižu u plankton i tamo razvijaju u ličinke, koje — kad porastu — tonu, uz manju ili veću metamorfozu, na dno i tek se ondje razvijaju u odrasle životinje, zaključivalo se da je u planktonu kolijevka svih tih bentoskih tipova i da se u planktonskoj fazi ponavljaju stanja prvotno u planktonu nastalih i živućih tipova. Obje ove hipoteze naišle su i pored pojedinačnih, katkad oštih kritika na dobar prijem među biolozima i zato je razumljivo da je i prevladavalo mišljenje o primatu planktonske zajednice organizama i da se do danas očuvalo. Međutim se pokazalo da ni jedna ni druga od spomenutih hipoteza nema dokazne moći. U obaranju vrijednosti obiju hipoteza i sâm sam nešto pridonio.

Mnogo je vjerojatnije da je golema većina mnogostaničnih životinja — s jednim samim izuzetkom spužava — nastala ne iz kolonija ili korma flagelata, nego iz mnogojedernih cilijata. Za takav način razvića nije uopće bilo podobno življenje u planktonu. Značajna je činjenica da u morskom planktonu uopće nema mnogostaničnog bilja.

Za Haeckelov (»tobožnji«) temeljni biogenetski zakon o odnosu između ontogeneza i filogeneze se pokazalo da je pogrešno formuliran, iako stvarno nalazimo pojedinačnih rekapitulacija u ontogeneza savremenih vrata. Treba ipak priznati da je teza o primarnosti pelagijala bolje odgovarala tadašnjem znanju i općem poimanju razvića.

Pored toga što smo mogli dokazati da spomenuti Haeckelov zakon u toj formulaciji ne valja i da je vjerojatnije da je nastanak mnogostaničara vodio preko, na dnu mora živućih, cilijata i turbelarija, možemo navesti još cijeli niz pojava i činjenica koje svjedoče u korist teze o primarnosti planktona.

Sama protoplazma kao bivstveni dio svih organizama specifično je teža od morske vode, a pored toga voda praoceana bila je vjerojatno manje slana, tako da je razlika u specifičnim težinama bila još veća nego što danas. Iz toga smijemo zaključivati da su prvi organizmi nastali na dnu plitkog mora, da su

kasnije ipak dospjeli u gornje, slobodne slojeve vode. Ti pradavni — još samo jednostaničnjaci — organizmi morali su zadobiti nove uređaje da bi savladali svoju pretegu. Iz krpastih pseudopodija protoplazme, dobrih za gmiženje po dnu, morali su se izdiferencirati preko tankih filopodija aktivno i opetovano udarajući, kontraktilni undulipodiji — najprije bičevi, a iz tih kasnije nastale treplje ili cilije kao lokomotorni organeli. Ovako opremljeni protisti — a možda i uz pomoć konvekcijskih struja — mogli su napustiti samo dno i neposredno nad dnom ležeći sloj vode, te su se dignuli sve do površine. Pored aktivnog gibanja mogli su pomoći još i drugi uređaji za smanjivanje specifične težee i pretege koje vidimo i danas, kao npr. zračne mjehure, vodenastu hladetinu, kapljice ulja, živi i neživi izraštaji itd. Isti ti uređaji su kasnije pomogli bentoskim mnogostaničnjacima da se dignu u gornje slojeve vode — među planktonte, do tada samo jednostaničnjake. Na višem stupnju razvika prevladuje rad mišica s moćnim aktivnim plivanjem, na osnovu čega se razvio nekton. Ukratko izraženo: protivno od životinja bentala morali su planktoni pridobiti posebne uređaje; da su mogli takvima postati, morali su se posebno prilagoditi ili adaptirati.

I sam sastav zooplanktona svjedoči u korist sekundarnosti planktonskog načina života. Prije svega pada u oči da u planktonu ne nalazimo velik broj životinjskih tipova koji postoje u bentalu. Dalje, u planktonu nema predstavnika baš ni jednog većeg životinjskog tipa kojeg ne bi bilo u bentalu, iako je pouzdano da je i sam plankton geološki jamačno veoma star. Od nekih većih životinjskih skupina, sa mnogo vrsta na dnu, vidimo u planktonu samo pojedine veoma specijalizirane vrste, tako da moramo zaključivati da su te pojedine vrste postale naknadno članovi planktonske zajednice. Naprotiv poznajemo malo većih skupina životinja koje su sastavljene isključivo ili pretežno iz planktonskih vrsta. Takve su npr. tintinide među infuzorima, ktenofore, trahiline meduze i sifonofore među hidrozojima, hetognati, apendikularije i tri manje skupine tunikata (pirosome, salpe i dolirole).

No, i u pogledu tih skupina u novije doba je za mnoge postalo veoma vjerojatno da su postale sekundarno planktonske i to putem neotenizacije. Nastale su iz planktonskih ličinaka bentoskih vrsta, koje su se prestale vraćati uz metamorfozu na dno; ostale su u planktonu zadobijajući na takvom stupnju osobnog razvika spolnu zrelost. Za ktenofore i hetognate sam sâm to dokazivao, za apendikularije je to već davno postalo opće naziranje.

Dakle, već sama analiza sastava morskog planktona upućuje nas na mišljenje da se plankton razvio sekundarno na račun prvotnog bentala i da današnji plankton ima dugu vlastitu povijest — da se postepeno razvijao. Pri tome se možemo pozvati na novija gledanja o vjerojatnom nastanku života na našem planetu, po Oparinu, drugim biolozima i biokemičarima. Već prva koncentracija (polimerizacija) velikih biomolekula nužno je bila vezana radi svoje specifične težine na dno ili na sloj tijesno nad dnom. Još u primarnom jedinom bentoskom živom svijetu je moralo doći do diferenciranja većeg broja ekoloških tipova. Jedni su se na dnu razvili iz kemosintetizirajućih u biljke, a drugi u konzumirajuće životinje, koje su nužno postale gibljivije loveći plijen te su dijelom idući za bičastim algicama pošli u slobodnu vodu. Dakle fitoplankton je prethodio zooplanktonu u okviru protistâ.

Prijelaz iz jednostaničnog u višestanično stanje — što je bio velik korak odsudnog značenja u naprednom razviću organizama — bio je vjerojatno učinjen u krilu bentala (na dnu i neposredno nad dnom). U hodu daljeg razvića došlo je do velike razlike među biljem i životinjama. Metabolizam sa fotosintezom, značajan za bilje, doveo je do toga da je od svega početka razviće bilja u pelagijalu bilo vezano na jednostanično stanje. Dalje napredno razviće bilja odigralo se u bentalu. Samo u slatkoj vodi su se i u pelagijalu sačuvali poneki prijelazni tipovi algi — u stvari samo malostanični.

Za višestanične životinje je vjerojatno da su najprije u slobodne vode stigla njihova mlada ontogenetska stanja nošena strujama i uz plivanje s undulipodijima uz mikrofagnu prehranu. Iz takvih plivajućih mladih stanja razvile se tipične trepetljive ličinke ili larve. To je bio drugi stupanj u razviću planktona.

Na trećem stupnju pridružuju se starim planktontima i poneke vrste u odraslom stanju, malene i živahno plivajuće, npr. mnogi niži raci, kopepodni prije svih drugih. Pored toga se razviše putem procesa neotenije iz nekih stanovnika bentala, koje su slale svoje larve u plankton, pravi planktonski tipovi (kao ktenofore, hetognati, apendikularije itd.) pa i specijalne generacije u bentalu živećih tipova, kao npr. meduze ili su pojedini bentoski tipovi posve prešli među planktonte, kao npr. sifonofore, pirosome, salpe i dolirole. Neki već tipični planktoni su naknadno postali makrofagni grabežljivci, a neki su se opet vratili u bental (neke ktenofore i meduze, pa spadela među hetognatima). Na tom stupnju razvića planktona došlo je do diferencijacije u odnosu na veličinu primjeraka (individuâ) po jednoj strani zbog smanjivanja do nanoplanktona, po drugoj radi povećanja do makroplanktona, dok su treći planktoni ostali kao mezoplanktoni osrednje veličine.

S tim su bili dani uslovi potrebni za razviše zaključnog stupnja pelagijala tj. za pojavu nektona i s tim stanja kakvo vidimo danas. Nekton sačinjava razmjerno mali broj vrsta, a i tipova. Tu vidimo pored manjeg broja najvećma razvijenijih molusaka grabežljivih glavonožaca uglavnom ribe, pa nešto očito mladih naseljenika viših kralješnjaka, sisavaca (najviše kitova); od nekadašnjih pelaških gmizavaca ostalo je samo nešto kornjača i po koja zmija. Mnoge ptice žive na račun nektona, ali se nijedna vrsta nije razvila u pravog nektonta. Manji nektonti, naročito sitnija plava riba, žive na račun planktona, veći, kao grabežljivci, na račun manjih nektonata, a rjeđe većih planktonata. Za nekton uopće ne može biti sumnje da se razvio sekundarno.

Zaključno možemo utvrditi da se nesumnjivo pelagijal počeo razvijati iz plitkog bentala, što vrijedi i za dubokomorsku faunu, pa i slatkovodnu i kopnenu, da se poslije usporedo razvijao sa bentoskom dobijajući uvijek nove elemente s time, da su se ti elementi u samom pelagijalu dalje razvijali u specijalizirane planktonte, dok su se neki vratili opet u bental. Najkasnije je došlo do razvića nektona. Dakle su bental i pelagijal od svoga početka u svakojakim međusobnim vezama. Važnost planktona postala je sve to veća i za prehranu samog bentala. Za uzvrat je postao pelagijal ovisan od bentala s njegovom florom bakterija i u tome, da posredstvom okomitih struja obnavlja iz dubine zalihu različitih soli koje bujni rast sitnog planktona u velikim masama troši.

GENETIC RELATIONSHIP BETWEEN PELAGIC AND BENTHAL ORGANISMS

Jovan Hadži

SUMMARY

Having to choose between two alternatives, the primariness of benthal or of pelagic organisms, the author prefers the first, adding some new arguments to the listed old ones in favour of his opinion. The author's propositions that Eumetazoa have not developed from protozoa colonies but from infusoria with several nuclei, and that the relationship between ontogeny and phylogeny as formulated by Haeckel are incorrect, facilitate the argumentation in favour of the primariness of benthos. Since the specific gravity of protoplasms, from the very beginning, has exceeded that of sea water, the transition from benthos to plankton required special adaptations. The very composition of plankton as we know it at present indicates that its development must have taken place at the expense of benthos. There is no higher organic form among plankton organisms that cannot be found among benthal organisms. Benthos, on the contrary, contains a variety of higher forms either not occurring among plankton organisms at all or found only among some plankton species and representing, more than probably, later additions. The purely planktonic groups, coming from benthal groups, have either gone through a neoteinic evolution or it can be supposed, with a considerable amount of certainty, that some benthal groups have subsequently joined plankton retaining their original forms.

The development of pelagic organisms can be divided into three stages. The first to appear were minute autotrophic protophyta from the bottom layer actively motile by means of undulating flagella. Heterotrophic protista, protozoa, came after them. In the course of the second stage, when eumetozoa developed on the sea bottom, their free ontogenetic forms, i.e. their larvae, joined plankton as microphage, but returning, as a rule, to the bottom as soon as their metamorphosis was completed.

Attracted by the abundance of minute phytoplankton, even some adult metazoe (crustaceans) joined plankton and the larvae of some benthos species discontinued to return to the bottom. Plankton itself went through the process of natural development and differentiation becoming what is now known as nanoplankton, microplankton, and macroplankton. The conditions were thus

created for pelagic organisms to reach the third stage of their development and for the appearance of nekton, partly preying upon smaller nekton.

It can be stated, in conclusion, that the early development of pelagic organisms was at the expense of shallow-water benthos. This is equally true of the deep-sea fauna, of the freshwater one, and even of the land fauna. The further development of pelagic organisms paralleled that of benthic ones, new elements having been added to the former, among which some of the new elements grew into specialized plankton species while others rejoined the benthic species. Nekton was the last to appear. Plankton, representing the source of nourishment even for benthic organisms, thus grew in importance. Benthos with its bacteria, in return, became important for the sustenance of plankton, renewing the supply of salts required by the metabolic process and used up so quickly by the lush growth of plankton.