

Originalni naučni rad
UDK 581.522.5:582.949.2(497.1)

MILORAD M. JANKOVIĆ

VARIJABILNOST, MORFOLOGIJA I ONTOGENETSKO RAZVIĆE
LISTOVA RELIKTNE VRSTE GINKGO BILOBA L.
(sa ikonografijom listova)

Institut za botaniku i Botanička bašta,
Biološki fakultet PMF, Beograd, Jugoslavija

M.M. Janković (1988): *Variability, morphology and ontogenetic development of leaves of the relict species Ginkgo biloba L. (with leaves iconography)*. — Glasnik Instituta za botaniku i botaničke baštne Univerziteta u Beogradu, Tom XXII, 63—106.

In the paper are presented results of the several years lasting observations of the variability and development of leaves of the species *Ginkgo biloba* L., and are noticed and described in details: (1) square leaves on seedlings, (2) fanshaped leaves, (3) cuneate leaves, and (4) „pseudostipules, the lateral leaflets around the base of the „normal great leaf on long-shoots. The causality of the leaves variability of the Ginkgo, its typology, phylogenetic significance and the other relevant questions are to be discussed.

Key words: *Ginkgo biloba* L., square leaves, fanshaped leaves, cuneate leaves, „pseudostipules”

Ključne reči: *Ginkgo biloba* L., četvrtasti listovi, „pseudozalisci”, lancetasto zaobljeni listovi, uzano režnjeviti listovi.

UVOD

U ovom radu izlažu se rezultati morfoloških i ontogenetskih proučavanja listova *Ginkgo biloba* L., u kojima su otkriveni i opisani (1) četvrtasti listovi kljanaca i mladica, kao i proistekli iz uspavanih pupoljaka odraslih stabala u donjem regionu do 80 cm visine od površine podlage, (2) „pseudozalisci” pri osnovi glavnog lista, po pravilu do tri primerka, pretežno na još uvek sterilnim (neplodonosećim) stablima, (3) lancetasto zaobljeni listovi koji izbijaju iz panja, pri dnu stabla, i (4) uzano režnjeviti listovi sa različitim nivoom razdvajanja lobusa na liski. Pored detaljnog opisa listova i njihovog variranja, izvršena je i klasifikacija listova na nekoliko tipova; ukazano je na značaj sterilnosti odnosno fertilitetu stabala za variranje listova; analizovana je i, u opštim crtama, filogenetska veză *Ginkgo biloba* sa nekim drugim fosilnim rodovima i vrstama, kao i širim sistematskim grupama (familijama, na primer), i to upravo na osnovu nekih lisnih varijanti.

Ginkgo biloba L. jedina je vrsta jedinstvenog i reliktnog monotipskog roda *Ginkgo* L. i familije *Ginkgoaceae*, odnosno grupe *Ginkgoales*, nekada (u toku trijasa, jure i donje krede) bogatih vrstama i drugim blizim i daljim srodnicima (vrste, rodovi, familije, i dr.) vrste *Ginkgo biloba*: *Ginkgo adiantoides*, *Ginkgoites pluripartitus*, *Baiera muensteriana*, *B. brauniiana*, *Stephanophyllum solmsii*, *Arctobaiera flettii*, *Stephanobaiera horniana*, i dr.; što se može predstaviti sledećom šemom (od njih je do sada ostao samo rod *Ginkgo* i njegova jedina vrsta *C. biloba*, dok su svi ostali izumrli).

Kako je već rečeno, *Ginkgo biloba* je reliktna vrsta, istovremeno i endemična: spontano se javlja samo na nekim mestima u Kini, gde je autohton. Međutim, budući da je najčešća oko budističkih hramova (čime se i objašnjava njen opsatanak, dakle pod zaštitom kaludera) postoji sumnja da se i tamo nalazi neautohton, tj. da su je tu preneli kaluderi. Ima i nekih nejasnih i oskudnih podataka da se u tim (kineskim) oblastima nalazi i u mešovitim šumarcima, sa određenim vrstama liščarskog deveća. Ipak, kako je već rečeno, ostaje pitanje da li su i ta nalazišta oko budističkih hramova autohtonija jer postoji mogućnost da su ga tu naknadno introdukovali kaluderi, doneveši ga sa nekih drugih mesta iz divlje prirode (donekle su slična pitanja u vezi sa autohtonošću i spontanošću javljanja, posebno oko crkava i na grobljima, vrste *Cupressus sempervirens* f. *pyramidalis* u području severnog Mediterana, mada se u slučaju piramidalnog čempresa radi, naravno, o vrsti veoma brojnoj i široko rasprostranjenoj).

Kada je u pitanju vrsta *Ginkgo biloba* treba istaći da pored njene stenoendemičnosti, što se odnosi na pomenute „kaluderske” lokalitete u Kini, postoji i njena sekundarna, odnosno antropogena kosmopolitnost, s obzirom da se ova prastara vrsta nalazi na mnogim mestima u svetu, introdukovana zbog svoje izuzetnosti u pogledu neverovatno velike starosti (oko 200 miliona godina — otuda naziv „živi fosil”), istorije i niza starih osobina morfologije (kao što su, pre svega, dihotomo grananje nervature listova i pokretljivi spermatozoidi), odnosno izuzetne dekorativnosti (naročito u bogatstvu jesenjih boja listova, u vezi sa jesenjim listopadom). Njena su sekundarna mesta života botaničke baštne, parkovi, dvoredi, i sl. Odlično podnosi klimatske uslove umerene zone u pojasu nizjih i brdskih termofiltih šuma; ekološki je vrlo prilagodljive, otporna je na različite parazite kao i na aerozagadivanja.

Vitalnost ove prastare vrste je velika, što se vidi ne samo po njenim ekološkim osobinama, već i po izvanrednoj plodnosti: izuzetno veliki broj plodova po jednom ženskom stablu i njihova izuzetno dobra i brojna klijavost.

Pa ipak, koliko ja znam, nije zapaženo, bar ne kod nas (SR Srbija, Jugoslavija), da *Ginkgo biloba* (subspontano) napušta svoje antropogene lokalitete i da se uspešno introdukuje u okolnu sredinu „zadivljavajući” u njoj (npr. u šumi); šta je uzrok ovoj neuspjnosti vrste *Ginkgo biloba* u ponovnom osvajanju novih prostora nije poznato, ali je, s obzirom na napred pomenute njene odlične ekološke i vitalne kvalitete, ipak začuđujuće; utoliko više ako se podsetimo da je čitav niz vrsta drveća, neautohtonih za naše evropsko područje već u njega slučajno unetih, uspeo da se ne samo ekološki dobro snađe u novim uslovima, već i da osvoji veće ili manje prostore (npr. *Robinia pseudoacacia*, *Ailanthus glandulosa*, *Amorpha furticosa*), često u velikom broju i gustini svojih populacija postajući sada prirodni i nezaobilazni deo vegetacije i flore (pre svega bagrem — *Robinia pseudoacacia*), ili da svojom brojnošću ili izuzetnom aktivnošću, u gradskim prostorima na primer (naročito na ruševinama i zidinama), zasludi pogrdan epitet nepoželjnih „korova” (npr. *Ailanthus glandulosa*). Nemoć *Ginkgo-a*, u ovom smislu, zaslužuje da bude brižljivo istražen s obzirom na njegov izuzetno veliki naučni značaj, a možda i praktičan. Moguće da je ova nemoć spontane ekspanzije u njegovim

slabim konkurenčkim sposobnostima (a to može, možda, biti i jedan od uzroka iščezavanja ove vrste u dalekoj prošlosti, kada je ona bila evroazijsko—američki kosmopolit).

U svakom slučaju, eventualno vraćanje vrste *Ginkgo biloba* na evroazijski i severoamerički kontinent, bilo bi ustvari i vraćanje ovoj vrsti **statusa (semi) kosmopolita**, kakav je ona imala u dalekoj prošlosti. To bi bio veličanstven eksperiment, koji bi doveo do niza predviđljivih i nepredviđljivih posledica.

Reliktna i endemična vrsta *Ginkgo biloba* opšte je poznata kako među naučnicima tako i među laicima. Ipak, mnogo stvari u vezi sa njom ostalo je nepoznato i, čak, zagonetno: njena istorija, biogeografija, fiziologija, morfologija, itd. Zato i jeste čudno da je ona, nekako, prerano napuštena kao objekat naučnog istraživanja; kao da je profesionalno odusevljenje ovom neobičnom bilnjom vrstom vremenom naglo splasnulo, kao da su se naučnici radije bavili njenim „leševima” i „leševima” njenih srodnika (dosta su brojni paleontološki radovi o fosilnom, tj. „mrtvom” *Ginkgo*-u, a daleko manje ih je posvećeno sada živućim njegovim potomcima). Mislim da se ovoj čudesnoj vrsti treba ponovo vratiti, jer se o njoj još uvek ne zna sve. Mi smo pokušali da naučne zadatke u vezi sa istraživanjima vrste *Ginkgo biloba* skoro programski definišemo, a takođe i da donekle proučimo njenu fiziološku ekologiju, u vezi sa njenim vodnim režimom (M. M. Janković, B. Stevanović, 1982, 1983).

Ovaj morfološki rad koji predlažem pažnji čitalaca, i koji se odnosi na varijabilnost, morfologiju i razviće lista, potvrđuje, sa svoje strane, da *Ginkgo biloba* još uvek ima šta da „pokaže”.

Klasični opis vrste *Ginkgo biloba* i njegovih morfoloških osobina, listova.

Evo, kao primer, dva klasična opisa vrste *Ginkgo biloba*:

(1) Flora SR Srbije, obradio B. Jovanović.

1. Red *GINKGOALES*
Fam. GINKGOACEAE Engl.
1897. Pflzam. Nachtr.: 19.

Familija sa 17 rodova i mnoštvom vrsta, od kojih danas živi samo jedan **reliktni** rod i jedna vrsta. Pojavljuje se u donjem permu, a puni razvitak imaju u juri i donjoj kredi.

1. Rod *GINKGO* (*Ginkyo*) L.
1771. Mantissa 2: 313, 314; Nt. Pfl. 2. L: 108;
1. *G. biloba* L. 1771. Mant. 2 : 313, 314; Salisburia adiantifolia Sm. 1797. Trans. Linn. Soc. 3 : 330. — Ginko. (Tab. XV, Sl. 1, 1a).

Listopadno drvo, sa ± piramidalnom krošnjom. Dostiže starost do nekoliko stotina godina; visoko do 40 m, sa prečnikom do oko 2,5 m. Kora (na deblu) siva; na starim stablima duboko ispučala. Lišće na dugorastima **naizmenično**, na kratkorastima u **pramenovima**; lepezasto, u proleće svetlozeleno, preko leta tamnozeleno, **dosta kožasto**, široko 5—8 cm, sa dugom drškom sa dva ili više režnjeva i paralelnim i račvastim nervima. Biljka dvodomna, a cvetovi (kod nas u aprilu) jednopolni, na vrhovima kratkorasta. Muški cvet na dugo peteljci u vidu rese duge oko 3 cm i široke oko 0,5 cm, sa brojnim, labavo stojećim prašnicima. Ženski cvet na dugo peteljci; peteljka na zadebljalom kraju sa dva

naspramno stojeća semena zametka. Zrelo seme (oktobra) slično koštunici, dugo do 3 cm, široko do 2,5 cm; spoljni sloj semenjače mesnat i u zrelosti neprijatnog mirisa, a unutrašnji koštičavo tvrd, sa dva rebra i jestivim jezgrom. Seme klija hipogeično, dok svj četinari klijaju epigeično.

S t a n i š t e. Kod nas je ginko kultivisan u pojasu hrastova po parkovima (najstarija stabla do blizu 100 godina) kao dekorativna vrsta. Naročito su lepa stabla u jesen, kada lišće dobija intenzivno žutu boju. Ženski primerci su, zbog semena neprijatnog mirisa, manje poželjni.

O p š t e r a s p r o s t r a n j e n j e. Autohton samo u nekim krajevima istočne Kine, podivlja i u nekim krajevima Japana. Oko 1730. godine unet u Evropu iz Japana; sada rasprostranjen po celoj Evropi.

P r i v r e d n i z n a č a j. Drvo je kao u četinara. Nema smolnih kanala. Srčevina i beljika se jedva mogu razlikovati; drvo žutobele boje, meko. Specifična težina vazdušno—suvog drveta oko 0,45. Može se koristiti u drvodeljstvu. Poželjan prvenstveno u parkovima, alejama, naročito u školskim baštama (primer reliktnog drveta).

(2). Dekorativna dendrologija, napisala E. V u k i ē v i č, Beograd, 1987., „Naučna knjiga”.

Red *GINKGOALES*

Obuhvata samo jednu familiju — Ginkgoaceae, a ova jedan rod — *Ginkgo*.

Fam. Ginkgoaceae Engl.

Rod *Ginkgo* L. — *Ginkgo*.

Ime: prema kineskom narodnom nazivu.

G. biloba L. — ginkgo. Listopadno drvo poreklom iz Kine, Koreje i Japana: tercijarni relikt. Dostiže visinu preko 30 m a prečnik stabla preko 2 m. Krošnja mladog stabla je piramidalna a odraslog široko ovalna. Kora je svetlosiva, u starosti ispucala. Listovi na dugorastima spiralno raspoređeni i pojedinačni, a na kratkorastima u pramenu po 3–5; oblika su lepeze i kožasti, 5–8 cm široki, na peteljci dugoj do 7 cm. Liska je sa brojnim paralelno dihotomo deljenim nervima i sa jednim ili više ureza; u proleće je svetlozelene, preko leta tamnije zelene a pred opadanje limun žute boje. Vrsta je dvodomna. Cvetovi se nalaze na vrhovima kratkorasta, muški u visećim evastima (2–3 cm dugi i široki 6 mm), a ženski na dršci, koja na zadebljanom vrhu nosi obično 2 semena zametka. Semenjača je spolja, u doba zrenja, žutozelena, mesnata i neprijatnog mirisa. Po obliku i veličini lići na slijivu.

Ginkgo je česta parkovska vrsta u srednjoj i zapadnoj Evropi. U nas se takođe nalazi po parkovima i dobro uspeva na dubljim i svežim zemljistima. U Vagnerovom parku u Somboru zabeležen je (K a r a v l a 1972) primerak 23,5 m visine i obima 197 cm. Otporan je prema niskim temperaturama. Dobro podnosi gradski vazduh u kome ima dosta i prašine. Razmnožava se setvom semena i reznicama.

Od većeg broja kultivara se navode:

'Aurea' — listovi zlatno žuti;

'Fastigiata' — krošnja piramidalna do valjkasta;

'Laciniata' (Syn.: *G.b. macrophylla* Hort.) — listovi vrlo veliki (20–30 cm široki), duboko režnjevito deljeni;

'Pendula' — malo drvo, grane manje više; krošnja štitastog oblika;

'Variegata' — listovi sa zlatno žutim prugama.

Ginko je veoma dekorativna vrsta. Originalan oblik i lepa boja listova čine je efektnom za vreme čitave vegetacije. Koristi se pojedinačno, za grupe pa i za drvorede.

Posle mojih istraživanja opis listova vrste *Ginkgo biloba* moraće da se znatno dopuni i izmeni.

Metodologija i materijal

Istraživanja varijabilnosti, morfologije i razvića listova reliktne vrste *Ginkgo biloba* vršio sam na materijalu sakupljenom u Botaničkoj bašti Biološkog fakulteta u Beogradu: (1) reproduktivno veoma aktivna i obilno cvetonošna i plodonosna stabla (uz to i izuzetno vitalna), odlično prilagođena klimatskim i drugim ekološkim uslovima koji vladaju u beogradskoj Botaničkoj bašti; dva stabla su muška a dva ženska – jedno žensko stablo nalazi se neposredno pored jednog muškog, i to je upravo par koji je dao i najviše materijala za obradu (pre svega listove, ali takođe i plodove, kljance i još uvek nereprodukтивne mladice i mlađe drveće različitog uzrasta (od, približno, 3 do 15 godina); (2) materijal dobijen eksperimentalnim putem, što znači listova koji su izbili iz malih (uskih) panjeva dobijenih odsecanjem stabljika.

Na ovom materijalu, podvrgnutom uporedno-morfološkom metodu, praćeni su oblik i veličina listova (posebno dubina usečenosti lobusa, kao i njihov broj, odnosno njihovo potpuno odsustvovanje), raspored i razviće duž dugačkih i kratkih izdanaka; zatim to isto na kljancima i sasvim mlađim izdanциma (starosti 2 do 3 godine). Izuzetna pažnja posvećena je uporedno-morfološkom proučavanju listova starih, fertilnih stabala, i mlađih, još uvek nereprodukтивnih jedinki.

Naravno, u ovoj studiji koristio sam i gotovo svu postojeću literaturu o vrsti *Ginkgo biloba*, uvek sa pitanjem zbog čega se na ovoj izuzetno interesantnoj i značajnoj vrsti nije više radilo. S obzirom na neka morfološka otkrića do kojih sam došao u ovoj studiji, podvlačim da sam koristio **gotovo svu** postojeću literaturu o *Ginkgo*-u, sa dopuštanjem da mi je nešto i promaklo (mada mislim da je to malo verovatno).

Tri osnovna stanja u individualnom razviću vrste *Ginkgo biloba*

Listovi *Ginkgo*-a veoma su varijabilni, uopšte uzev i u okviru nekoliko lisnih tipova, i to čak i u okviru ovako male populacije u Botaničkoj bašti; pa čak i na jednom istom stablu to variranje je veliko. Variranje listova kreće se između krajnjih varijanti nekog karaktera, i to u okviru nekoliko lisnih tipova, te zahvataju sledeće: osnova liske (klinasta, ravna, na dole spuštena), oblik liske (lepezast, klinast, četvrtast), dužina peteljke (vrlo kratka, vrlo dugačka), asimetričnost, dubina useka između režnjeva (nije usečen, veoma usečen, usečen sve do osnove liske), mali listovi, srednje veličine, veoma krupni listovi, broj režnjeva (bez režnjeva, više režnjeva), itd.

U krajnjem slučaju možemo razlikovati sledeće osnovne tipove lista: (1) mali, šupljasti listovi koji se prvi javljaju na kljancu (ima ih 2 do 3); (2) četvrtasti listovi, koji se javljaju na kljancu i mlađici staroj 2 do 3 godine; (3) klinasti listovi, više ili manje uzani, više ili manje klinasti, sa većim ili manjim srednjim urezom, ili bez njega; (4) lepezasti listovi, više ili manje urezani, ili bez ureza, bez režnjeva ili sa dva ili više režnjeva, zasvođene, ravne ili više-manje na dole savijene osnove; (5) pseudozalisci, različitog oblika, javljaju se pri osnovi krupnih „normalnih“ listova.

Različiti tipovi i oblici variranja listova *Ginkgo*-a biloba vezani su za određene faze razvića stablike, od kojih imamo tri faze i tri osnova zbirna tipa lista. U njihovoj osnovi je (1) reproduktivno stanje biljke, i (2) inseracija lista duž stablove ose. Evo ta tri lisna tipa, i nekih elemenata njihovog razvića i varijabilnosti.

I. Sterilni stadijum (nereprodukтивна фаза).

1. Klijanci i mladice stare 2–3 godine (prvo mali ljuspičasti listovi, zatim četvrtasti listovi – visina stablike do 25 cm).

2. Mlada biljka (do 15 ? godina), visine do 10 m, sa dugim izdancima (bez kratkih izdanaka) lepezasti ili klinasti listovi, većinom duboko usečeni, sa izraženim srednjim usekom i 2 lobusa, često sa više lobusa, ponekad i do 9, ponekad vrlo krupni listovi, i do 22 cm u širini; kasni pseudozalisci, po 2 do 3 uz glavni veliki list, pored same osnove njegove peteljke, na zajedničkom nodusu, i dr.).

II. Fertilni stadijum (reprodukтивна фаза)

3. Stablike, fertилне, sa dominacijom listova na kratkorastima; diferencija na ženske i muške individue, obilno cvetajuće i obilno plodonoseće. Listovi manje variraju u odnosu na listove sterilnih jedinki (nereprodukтивnih), većinom su bez režnjeva i sa plitkim urezom između lobova (ukoliko uopšte i postoje), ili bez useka i lobova, od veoma sitnih do krupnih listova (normalna veličina), ali su u masi uočljivo manji od krupnih listova fertilenih jedinki. Veličina prosečna kreće se do 10 cm (širina), odnosno 6 cm (visina); peteljke, duge, približno od 3 do 8 cm. Najčešće listovi su lepezasti, ali ima i dosta klinastih. Najveća masa listova je na kratkim izdancima, ali ih ima i na dugorastima. Preovladavanje, kao normalna karakteristika odraslih fertilenih stabala, kratkorasta u vezi je sa nemogućnošću daljeg grananja u širinu i rast u visinu putem dugorasta.

Velike razlike koje postoje između listova *Ginkgo biloba* kod ove tri faze rezultat su pre svega hormonalne aktivnosti (sterilna i fertila faza), kao i mesta na stabljici na kojima se javljaju; pojava specifičnih listova i potpuno različitih od osnovnog tipa lista odrasle biljke *Ginkgo*-a na mladićama (četvrtast list prema klinastom i lepezastom listu), nije dovoljno jasna, ali se uklapa u opšte pravilo variranja i redosledivanja listova kod širokolisnog drveća cvetnica da su ti donji listovi (Niederblätter) više ili manje drukčiji od listova na odrasлом stablu. Teorija retencije podvlači nejednorodnost pojedinih mesta, po visini, na stablu, te da će određeno mesto /u ovom slučaju sasvim donji sektor na stablu/ čuvati svoju genomorfologiju, zbog čega će se oblik lista koji se pojavi na donjem delu, sasvim pri dnu, koji izbija iz uspavnih pupoljaka, biti više ili manje identičan obliku listova klijanaca ili mladica čija visina odgovara visini na stablu na kojoj se javljaju donji listovi; ustvari, donji listovi su i listovi na klijancu (to se posebno dobro zapaža na klijancima i donjim delovima stabla lužnjaka – *Quercus robur*).

Opis tri stadijuma razvića stablike (i listova) vrste *Ginkgo biloba*.

1. Klijanci i mladice stare 2–3 godine.

Pošto iz ginkovog semena (u okruglom plodu) u proleće isklija mladica (klijanac) naraste ona do 20 cm najviše) u okviru veličine od 10 cm do 15 cm. Prvo se, na donjem delu stablike, razvija nekoliko (2–3) malih, izduženih i neuglednih listova (dugačkih oko

6–7 mm), ljušpičastog izgleda, ili pak više—manje četvrtastog oblika. Posle njih, kako stabljika raste, razvija se nekoliko (oko 6) **veoma specifičnih listova četvrtastog oblika**, koji, po svojoj formi, nemaju gotovo nikakve veze sa **lepezastim** listovima odraslih biljaka (sl. 3). Ovi četvrtasti juvenilni (donji) listovi klijanaca i dvo-tro godišnjih mladica široki su oko 4 cm a dugački oko 4,5 cm, sa središnjim usekom liske i dva izražena glavna lobusa. Ono što je za njih izuzetno karakteristično jeste da je, u tipičnom slučaju, **osnova liske ravna** (horizontalna) a bočne strane režnjeva su **pravo vertikalne**, što i čini njihov više—manje **četvrtast oblik**; gornja ivica je presečena srednjim usekom, ali su i vrhovi dva glavna režnja ravna, više ili manje izrezuckana ili pak sa više ili manje izraženim dodatnim režnjevima, uglavnom plitkim (ova poslednja osobina prisutna je i kod listova odraslih stabljika, zbog čega se i može govoriti o listovima ginka sa čak i od 9 do 10 režnjeva).

Neki listovi klijanaca ili dvo- i trogodisnjih mladica više ili manje odstupaju od ovog gotovo pravilnog četvrtastog oblika: osnova nije strogo horizontalna (tj. ravna), već od svojih spoljašnjih ivica pruža se koso prema osnovi lisne peteljke, više ili manje se uklinjava.

Ovakvi „četvrtasti” listovi karakteristični su za klijance i 2–3. godišnje mladice. Međutim, javljaju se oni i na grančicama na donjim delovima stabljika, izbiljih (grančica) iz tzv. uspavanih pupoljaka. Mi smo konstatovali da se ovo javlja na ovakvim graničicama sve do visine od 80 cm, na stabljikama (stablima), od podloge.

Ovaj značajan problem vezivanja određenih oblika listova za određene delove stabljike (donji listovi, srednji listovi, gornji listovi), odnosno za klijance, s jedne strane, i stabljike starije od 3 godine, s druge, može se, ali samo donekle, objasniti različitim genetičkim potencijalom meristematskih ćelija na različitim nivoima stabljike, ili, naprotiv, istovetnim genetičkim potencijalom meristema na svim nivoima, ali se različitim unutrašnjim fiziološkim i biohemiskim uticajima na svakom nivou, ili pak sa uticajima različitih faktora spoljašnje strane (npr. temperatura, vlažnost i svetlost); ovde su dva shvatanja od bitnog značaja; (1) teorija retencije, i (2) zakon Zaljenskog.

Ukoliko bacimo težište na genetsku osnovu, tj. genetički sadržaj (potencijal) u meristematskim ćelijama možemo poći do prepostavke da, kako je već rečeno, on biva u celini prenošen od najnižih delova stabljike pa sve do najviših, pri čemu se na neki način uključuje odnosno isključuju oni delovi koji su odgovorni za ovakav ili onakav oblik lista (kakav je ekološki smisao ovoga mehanizma, drugo je pitanje); ili, može se prepostaviti da meristimsko tkivo, rastući stabljikom uvise, gubi usput, malo po malo, pojedine delove odgovorne, pre svega, za oblik juvenilnih listova (za tzv. forme Niederblater), te nije (njegove ćelije) više „totipotencijal” već je njegova potencija svedena samo na neke stvaralačke mogućnosti. Samo je, relativno, mali broj vrsta sposoban za stvaranje potpunih biljaka iz svuda razbacanih „totipotencijalnih” ćelija, što se vidi iz primera begonije (*Begonia*), koja je u stanju da reprodukuje čitavu biljku iz malih delova lista. Ali, kakav je značaj razlika između donjih (listova) delova biljke i njenih gornjih delova? Ako je u pitanju juvenilnost i ponavljanje filogenije kroz ontogeniju, tada bi donji delovi stabljike i donji listovi bili filogenetski stariji prema gornjim delovima i gornjim listovima, odnosno tada bi se stari karakteri grupe (roda, familije, i dr.) bili najizraženiji upravo na donjim delovima stabljike i na donjim listovima. Ti stari karakteri bili bi u našem slučaju sledeći: veća usečenost liske, više režnjeva i više useka, tanki režnjevi (ponekad ispoljeni, kao atavistička pojava, izduženo ovalni režnjevi—listovi, itd.). A to se upravo nalazi kod donjih delova stabljike ginka, kod donjih listova, itd. U vezi s tim treba napomenuti da mi ove stabljike i ove listove nazivamo juvenilnim (mladice, klijanci), mada su oni ustvari filogenetski stariji od istih kod odraslih reproduktivnih stabala.

Međutim, ova razmišljanja u vezi sa razvićem i morfologijom listova kod vrste *Ginkgo biloba* imaju jedan ozbiljan nedostatak: upravo četvrtasti listovi nemaju svoga fosilnog dvojnika, takvi fosilni listovi, koliko ja znam, nisu nađeni! Kao što se iz svega ovoga može zaključiti, pitanje odnosa filogenije i ontogenije kod vrste *Ginkgo biloba* ostaje otvoreno! Nadamo se da će naša buduća istraživanja doprineti da se u sve ove probleme bliže uđe i da će se time oni jasnije osvetliti.

U svakom slučaju, ova osnovna pitanja ontogenetskog razvića biljaka, odnosno listova duž stablove ose od podloge pa sve do vrha, odnosa prema filogeniji i poreklu predaka i srodnika, nejednake genetičke vrednosti meristematskih tkiva na pojedinim visinskim nivoima stabla, unutrašnjih i spoljašnjih uticaja na varijabilitet i ontogenetsko razviće listova, i tako dalje, rasmatraće se na drugom mestu i drugom prilikom (M. M. Janković: Problem varijabilnosti listova u ontogenetskom razvoju biljaka u odnosu na genetiku, filogeniju i ekologiju. — osnovne karakteristike i uzroci. — Manuskript, Beograd, 1989.).

2. Mlade biljke, nereprodukтивне (stare do 15 godina?).

Iz ranog juvenilnog stupnja klijanci i mladice *Ginkgo*—a razvijaju se postepeno sve do zrelog juvenilnog stanja, odnosno sve do svoje 15—godišnje starosti (konstatovali smo toliko godina sterilnog stanja, ali je još uvek otvoreno pitanje u kojoj godini života jedinke *Ginkgo* stiču reproduktivnu sposobnost, tj. posle koliko godina života i razvića prelaze u seksualnu zrelost i počinju da cvetaju i plodnose). Pokušaćemo da u toku ,daljeg istraživanja i ovo utvrđimo, za naše podneblje i naše ekološke prilike u Botaničkoj bašti u Beogradu.

Ove mlade, nereprodukтивne biljke dostigle su u uslovima Botaničke baštete, približno, od 5—7—10—15 godina (kako koja), i visinu od 3 do 5 m. Mi ćemo pratiti u kojoj godini života, dakle u kome trenutku će ove sterilne biljke preći u fertilno stanje i početi da reprodukuju muške i ženske cvetove, odnosno trenutak u kome će početi da plodonose; to se do sada još uvek nije dogodilo (mislim na mlade biljke u Botaničkoj bašteti).

Upoređujući listove sterilnih i fertilnih jedinki, zapazamo vrlo upadljivu razliku: (a) sterilne biljke imaju prosečno znatno veće listove od (b) u proseku manjih listova fertilnih jedinki; osim toga, u prvom slučaju središnja usečenost listova i njihova režnjevitost je daleko izraženija nego kod fertilnih biljaka, čiji su listovi uopšte uzev manji, slabije usečeni i manje režnjeviti (vrlo često listovi su bez središnjeg useka i bez režnjeva; to se odnosi kako na listove lepezastog oblika, tako i na listove klinastog oblika).

Što se tiče veličine, ona se kod listova mlađih sterilnih biljaka kreće od više—manje 16 cm u širinu i do više—manje 10 cm u dužinu liske.

Međutim, u nekim slučajevima listovi dostižu i širinu od 22 cm, odnosno dužinu od 12 cm; to su pravi „džinovi“ među listovima *Ginkgo*-a! Po pravilu su usečeni gotovo do same osnove lisne drške, gotovo potpuno odvajajući među sobom lisne režnjeve. Ovakvi izrazito veliki listovi javljaju se prizemno, u našem slučaju samo na izbojcima iz panjeva mlađih stabljika. Pored svoje veličine odlikuju se ovi listovi i „mesnatošću“ (lagom sukulentnošću), tj. visokim sadržajem vode u svojim tkivima.

Takvi „džinovski“ listovi zabeleženi su kao kultivara *laciniata* (Syn.: *Ginkgo biloba macrophylla* Hort.), čije je širina 20—30 cm, sa duboko režnjevito deljenim liskama (po E. Vukovićević, 1987). Međutim, u našem slučaju smatram da se radi o modifikacijama, tj. veličini i obliku lista vezanim za mesto (osnova stabljike) i za njih jakim i efikasnim

korenovim sistemom, koji je ranije snabdevao čitavu biljku. Uz to, pri dnu stabljike, uz samu podlogu, vladaju i vlažniji i senovitiji uslovi sredine, nego u zoni vršnih i središnjih delova krune.

Razviće stabljike i listova kod mladih sterilnih biljaka

Na mladim sterilnim biljkama *Ginkgo*-a nema kratkih izdanaka, već samo dugih; na njima se razvijaju i listovi koji su dvojakog karaktera: (1) „obični”, relativno krupni listovi, lepezastog i klinastog tipa, i (2) pseudozalisci (ovaj naziv dao sam uslovno, jer njihova priroda i poreklo još nisu ustanovaljeni — samo im je mesto karakteristično za zaliske, tj. bočne pored same osnove lisne peteljke).

Dugorast sterilnih biljaka izbija iz vrha prošlogodišnje stabljike, ali i iz različitih pazuha (koji se sve više pojavljuju ukoliko se glavna osovina, tokom godina, sve više razvija razgranjavajući se pri tome sve više i više).

U početku, u proleće, u populiju su listovi raspoređeni u čuperku, da bi se kasnije, rastući i sami, sve više međusobno udaljavali u skladu sa rastenjem i izduživanjem grane: u toku tog procesa listovi zauzimaju naizmeničan raspored, a udaljenost između njih kreće se, približno, od 3 cm do 5 cm. Kratkih izdanaka još nema, bar ne izraženih, ali se pojedinačno čuperci listova pojavljuju i bočno na granama, ne razdvajajući se ako se na tome mestu ne javlja i dugorast; ustvari, na tim mestima se odigrava proces začinjavanja kratkorasta. Znači, kratkih izdanaka još nema jer je jedinka *Ginkgo biloba* još uvek skromnih razmara, ona se slobodno grana na sve strane težići da osvoji što veći vazdušni prostor pomoću maksimalno razvijene i razgranate krune — težište u tome je na dugačkim izdancima, a ne na kratkim (oni doprinose što je moguće boljoj olistalosti krune, a prostorni kapacitet krune počiva na dugorastima. Dakle, kod odraslog i zrelog fertilnog stabla dimenzije i oblik krune dostigne su više ili manje svoj maksimalni kapacitet, te se rastenje i inseracija listova ostvaruje uglavnom samo na račun kratkorasta).

Listovi u ovoj fazi mlade sterilne jedinke, kod kojih krunu obrazuju gotovo isključivo dugorasti, imaju sledeće osobine:

1. Lepezasti listovi.
2. Klinasti listovi.
3. Pseudozalisci (neobične lisne tvorevine kod ginka).

Posle izvesnog vremena (najviše do 2 meseca), od formiranja „normalnih” listova, pojavljuju se oko osnove njihovih peteljki, neobični listovi koje sam, uslovno, nazvao „pseudozalisci”, tj. lažni zalisci (jer zauzimaju slično mesto koje i pravi zalisci kod mnogih cvetnica); ovi pseudozalisci daleko su manji od prethodnih, velikih „normalnih” listova pored kojih se i javljaju: širina im je do 5 cm a dužina do 6 cm.

Po pravilu javlja se po tri zaliska pored svakog lista, od kojih su dva pored osnove peteljke većeg lista, postavljena bočno (i to više ili manje simetrično — ta simetrija se odnosi ne samo na položaj već i oblik listova), a jedan, veći, iznad te osnove. Raspored svih ovih listova je kao u kvadratu, sa inseracijom na njegovim vrhovima, pri čemu je jedan njegov vrh postavljen dole, kao osnova (tu je ustvari i učvršćena lisna peteljka velikog lista), dva vrha bočno (tu su učvršćeni bočni manji zalisci), a jedan je vrh postavljen gore, naspram donjeg vrha (za gornji vrh postavljen je gornji, od prethodna dva zaliska, po pravilu znatno veći gornji psuedozalistak).

Bočni zalisci su asimetrični, ali često postavljeni i simetrično oblikovani, kao predmet i njegov lik u ogledalu, te je opšta slika njihovog rasporeda simetrična i pored

asimetričnosti svakog od njih pojedinačno; ustvari, ovi bočni psuedozalisci najčešće se svojom asimetričnošću dopunjaju jer deluju kao „levogiri” i „desnogiri”, svojom asimetričnošću se dopunjaju kao jedna jedinstvena simetrična slika. Gornji pseudozalistak je po pravilu simetričan, i dosta je različitog oblika.

Bočni pseudozalisci imaju oblik lepezasto izdužen do klinasto izdužen većinom nepravilan, asimetričan.

Kako je već rečeno, uloga ovih neobičnih pseudozalistaka nije sasvim jasna. Jedino se može reći da njihova pojava, svojom opštrom fotosintetičkom površinom, povećava i fotosintetičku aktivnost čitave biljke. Međutim, pitanja kao što su „zašto se ovi pseudozalisci ne pojavljuju istovremeno kada i „normalni”, „krupni”, već znatno kasnije (čak i posle 2 meseca), kakva je njihova priroda i zbog čega imaju takav raspored, kao i to kakvo je njihovo poreklo(?), ostaju za sada bez pravog odgovora; do njih ćemo doći, nadamo se, daljnijim istraživanjima, posebno anatomskim.

Međutim, može se učiniti jedna vrlo verovatna pretpostavka. Naime, pseudozalisci se javljaju posle razvijanja glavnih listova, čak i dva meseca kasnije. U to vreme, odnosno i znatno ranije, u pojedinim godinama, glavni listovi stradaju od parazita te se njihove liske redukuju na znatno manju površinu, čak i do polovine površine liske. Tada su pseudozalisci sasvim zdravi i u punoj fotosintetičkoj delatnosti. Kada se ima u vidu da sva tri pseudozaliska čine površinu koja je jednaka čak i polovini lisne površine „njihovog” glavnog lista, nije neumesna pretpostavka da oni u znatnoj meri nadoknađuju izgubljenu površinu glavnog lista, i da, kada se uzme u obzir čitava površina svih psuedozalistaka, čitave individue, oni u fotosintetičkoj delatnosti znatno doprinose prevaziđenju krize i potpomažu sveukupnu fiziološku delatnost, posebno fotosintetičku, koja je upravo i najugroženija usled pojačane aktivnosti parazita i njihovim većim ili manjim uništavanjem lisne površine glavnih listova.

Prilog diskusiji o filogeniji vrste *Ginkgo biloba*

Ginkgo biloba, vrsta stara oko 200 miliona godina, zagonetna je u mnogo čemu pa i u pogledu svoje filogenije. U fosilnom stanju nađen je dosta veliki broj vrsta roda *Ginkgo*, ali je njihova stvarna vrednost u pogledu sistematskog položaja i vrednosti dosta nejasna. To se odnosi i na niz bliskih rodova samog roda *Ginkgo*, kao i na njegove veze sa njima, a takođe i rodbinske i sistematske veze i vrednosti i u odnosu na ostale veće ili manje sistematske grupe u sistemu (npr. *Ginkgodium*, *Arctobiera*, *Rhipidopin ginkgooides*, *Ginkgoides digitata*, *Ginkgo digitata*, *Ginkgo adianthoides*, i dr.).

Varijabilnost organa, pre svega listova, individualna i grupna, (u ovom slučaju radi se o variranju listova *Ginkgo*-a, utvrđivanje njihove širine (dijapazona), veoma je značajno. Pokazalo se, naime, da neadekvatno sakupljanje herbarskog materijala i neodgovarajuća obrada dovodi do sasvim pogrešnih zaključaka, te se za vrste, podvrste ili varijetete proglašavaju čak i obične forme (fluktuacije variranja) listova jednoga istoga stabla! Kada je reč o fosilnim ostacima listova ove greške su čak i češće, rekao bih čak i uobičajene. Kod savremenih taksona savremenih biljaka često se dešava, a obzirom na neadekvatno sakupljen materijal (recimo grančice sa listovima iz donjih regiona krune, nasuprot nezavisno sakupljenih graničica sa vrhova krune), da se različit sistematski rang (sve do vrste!) daje oblicima sa jednog istog stabla! Zato je neminovno da se u sistematici vrste drveća obezbedi materijal iz svih delova krune jednog istog stabla, (individualni varijabilitet), iz jedne iste populacije (grupni varijabilitet), i drugi u istom smislu. Ali je

bitno da se utvrdi individualni varijabilitet (tj. variranje listova, ako je o njima reč, u okviru jednog istog stabla). Za potrebe sistematskog istraživanja (i opisivanja) fosilnih ostataka, neophodno je da sa savremenih predstavnika imamo što veći uvid u njihovo variranje (listova), posebno listova sa iste jedinke, kako se ne bi fosilne varijante proglašavale predstavnicima različitih vrsta, mada se radi o jednoj istoj vrsti, čak o jednoj istoj individui.

U ovome radu o tome je veoma vodeno računa, tako da je u njemu prikazan, detaljno i ispravno, individualni varijabilitet listova, sakupljenih sa nekoliko individua *Ginkgo-a*. Pokazalo se da listovi savremenih individua vrste *Ginkgo biloba*, veoma variraju, što je iskazano i njihovim grupisanjem u nekoliko grupa (tipova listova), po obliku. Po taksonomskim kriterijumima paleofitosistematike, na fosilnom materijalu, kriterijumima vrlo slobodnim i ne baš sasvim jasno definisanim, varijante listova koje sam ja obradio, na mladicama i četiri odrasla stabla, pripadajućim bez ikakve sumnje jednoj istoj vrsti (tj. vrsti *Ginkgo biloba*), mogle bi se odvojiti u dvadesetak „dobrih“ vrsta, pa čak i u dva roda (ako bi se uporedivali samo listovi na klijancima i listovi na odraslim stablima – i kada se, naravno, ne bi znalo da su ovi bitno različiti listovi samo listovi iz različitih faza individualnog razvića vrste *Ginkgo biloba*).

Još su neki raniji autori prikazali varijabilnost listova vrste *Ginkgo biloba* (ali samo odraslih biljaka), ukazujući da ukoliko su listovi bliži donjim delovima stabljike, ili pak mlađim stabljikkama, imaju lisku dublje usečenu, nasuprot starijim stablima kod kojih su listovi čak i potpuno bez centralnog ureza (a što znači i bez režnjeva). Međutim, koliko je meni poznato, dalje od ovoga se nije išlo.

Da bi se poslo ispravnim putem u tumačenju filogenetskih odnosa, kao i evolucijskih procesa, naravno misli se na osnovu anatomske i morfološke pokazatelja, treba poći od nekoliko osnovnih činjenica i pokazatelja: (1) klijanci i mlade biljice pokazuju, po pravilu, primitivije odlike; (2) listovi na njima često se bitno razlikuju od listova odraslih biljaka; (3) na donjim delovima stabla, koji odgovaraju visini klijanaca i mladica, iz uspavanih pupoljaka, razvijaju se listovi koji, po pravilu, oblikom odgovaraju listovima tih istih klijanaca i mladica; (4) ovo je jedan od dokaza ponavljanja filogenije kroz ontogeniju; (5) po pravilu, klijanci i mladice filogenetski su stariji, te ta ontogenetska starost klijanaca i mladica jeste izraz tzv. retencije, tj. zadržavanja ovih mladih i donjih meristematičkih tkiva na starijem filogenetskom nivou uz bogatsvo totipotencijalnih ćelija. Drugo je pitanje, koje sam ovde već napred dotakao, koji su činioci koji blokiraju ili pak puštaju u dejstvo pojedine segmente genetičkog kompleksa.

U svakom slučaju, na klijancima i mladicama, dakle u donjim, pre svega prizemnim, delovima stabla, takođe i izbojcima iz panjeva, formiraju se listovi sa najstarijim oblicima: duboka usečenost liske, kod velikih listova (pre svega onih iz panja); ta usečenost skoro da deli lisku na dva gotovo odvojena režnja (kao da su u pitanju dve liske); veliki broj režnjeva (čak i do deset); posebno je značajno da se neki listovi dele na tanke režnjeve, na različitim nivoima divergencije, a takođe da postoje i listovi jednorežnjeviti, dugačko ovalni ili lancetasto ovalni – kao pojedinačni režnjevi kod višerežnjevitih listova *Ginkgoites sibirica*, ili kao pojedinačni ovalni listovi kod *Ginkgoites*. Ovi fenomeni vezuju našu vrstu *Ginkgo biloba* sa *Torellia*, *Eremophyllum saighaneusa* i *E. pubescens*, i dr.

Međutim, ono što najviše začduje jeste četrvrasta liska na mladicama i klijancima, ili izbiljih iz uspavanih pupoljaka prizemnog dela stabljike. **Takvih listova četrvrastog oblika gotovo da i nema kod savremenih i fosilnih cvetnica!** Međutim, kod fosilnih biljaka nalazimo listove više ili manje slične četrvrastim donjim listovima vrste *Ginkgo biloba*, što

bi ukazivalo na filogenetsku vezu između ove vrste i tih vrsta, koje takođe poseduju četvrtaste listove. Ali, veoma je čudno što do sada nisu nađeni četvrtasti fosilni listovi u okviru roda *Ginkgo* (bar autor ovoga teksta nije u literaturi koju je koristio našao takve, odgovarajuće podatke).

Što se tiče pseudozalistaka, o njihovom filogenetskom značaju za sada je teško govoriti.

Najzad, mislim da treba da ovde podvučem svoje mišljenje o trajnosti pojedinih gena ili genetskih kompleksa, odgovornih za pojedine strukture. Naime, ja sam ubeden da se pojedini geni, odnosno genski kompleksi (čitava struktura i većina DNK i RNK, njihovi veći ili manji delovi), održavaju u određenim uslovima i situacijama i neograničeno dugo, takoreći od nastanka života na Zemlji. Nema sumnje da je genski kompleks vrste *Ginkgo biloba* očuvan do sada verovatno u celosti, što znači oko 200 miliona godina. Utoliko pre očuvaće se veći ili manji deo strukture DNK, čak i iz najstarijih perioda života odredene vrste. Ti reliktni delovi nasledne osnove javljaće se, u određenim situacijama kao atavističke forme, ili daleko češće, kao normalni fenotipski karakter, sa proređenom frekvencijom realizacije.

O svim ovim pitanjima evolucije i filogenije biljaka, odnosno genetičke fitoekologije, raspravljaće se na drugom mestu (M. M. Janković, 1989, Genetička ekologija; Manuskript, Beograd).

Za razumevanje filogenetskih i evolucijskih odnosa u okviru grupe *Ginkgoales* i njima srodnih, ali i dosta udaljenih, od velikog značaja su različiti oblici **pseudozalistaka**, zatim **lancetasto ovalnih listova** iz donjih regionala stabla (jednostavnih i dvostrukih), listova sa **tankim režnjevinama** koji se odvajaju na drugim nivoima od ostalih delova liske, i najzad **velika variranja listova u okviru samog roda Ginkgo** (duboka usečenost liske na dva lobusa sve do samog počekta lisne drške, više režnjevitost – sve do 10 režnjeva, itd.); sve to povezuje rod *Ginkgo* sa prastarim izumrlim vrstama i grupama. S druge strane, pokazaće se, vrlo verovatno, da su mnoge vrste roda *Ginkgo*, fosilne i danas izumrle, samo različiti varijeteti vrste *Ginkgo biloba* L. No, sve te diskusije biće predmet posebnih rasprava, kada se postojeći materijal detaljnije i specifičnije prouči (M. M. Janković, 1989: Rasmatravanja o evoluciji i filogenetičkim odnosima u okviru grupe *Ginkgoales* i njima srodnih prastarih grupa viših biljaka; Manuskript, Beograd).

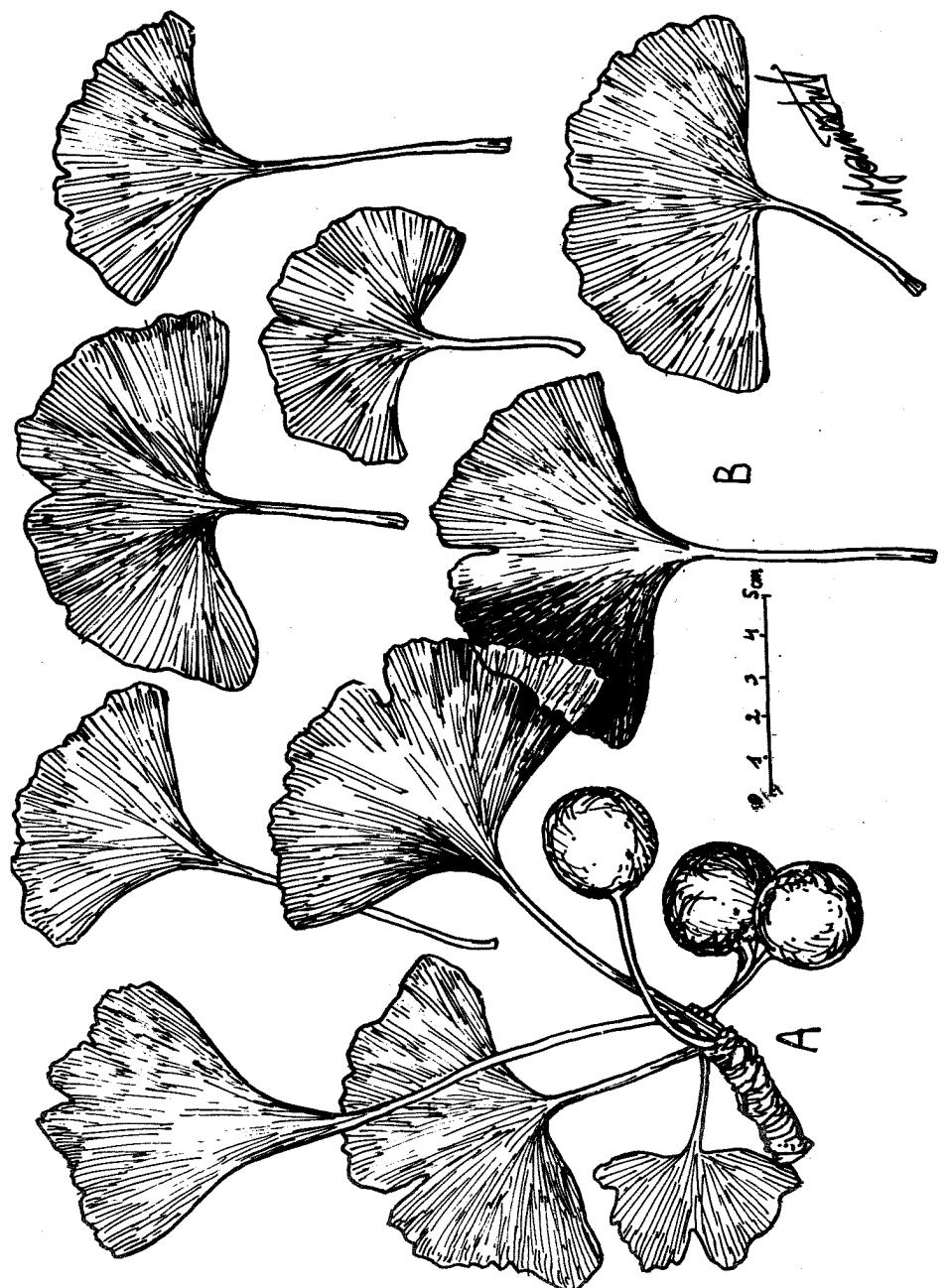
Kratki zaključci

U toku višegodišnjeg istraživanja utvrđeno je da oblik varijabilnosti i razvića listova vrste *Ginkgo biloba* koji veoma variraju, zavisi od starosti biljke: (1) klijanac, (2) mlada sterilna biljka, i (3) odrasla fertilna biljka, kao i od mesta (po visini) na stabljici, odnosno stablu, kao i na samoj grani. Filogenetski stariji su listovi na klijancu (četvrtasti listovi), zatim listovi na donjim delovima mlađih biljaka, i najzad filogenetski su najmladi (?) listovi na višim (gornjim) delovima odraslih fertilnih biljaka. Starost listova *Ginkgo*-a odgleda se pre svega u broju režnjeva (lobusa), kao i u dubini usečenosti liske, pre svega središnjeg useka. Odrasle fertilne biljke (tj. cvetonoseće i plodonoseće) imaju slabo režnjevite i slabo usečene listove (često su listovi bez useka i režnjeva), čak i sa liskom + izbočenom na sredini, na gornjoj ivici, na mestu gde inače počinje usek. Na mladicama listovi mogu imati čak i do 10 režnjeva, a na donjim delovima mlađih stabljika režnjevi su gotovo odvojeni jer središnji usek ide skoro sve do same osnove liske. Razlikujemo četiri osnovna tipa lista: (1) četvrtast list na klijancima, (2) lepezast list na sterilnim i fertilnim

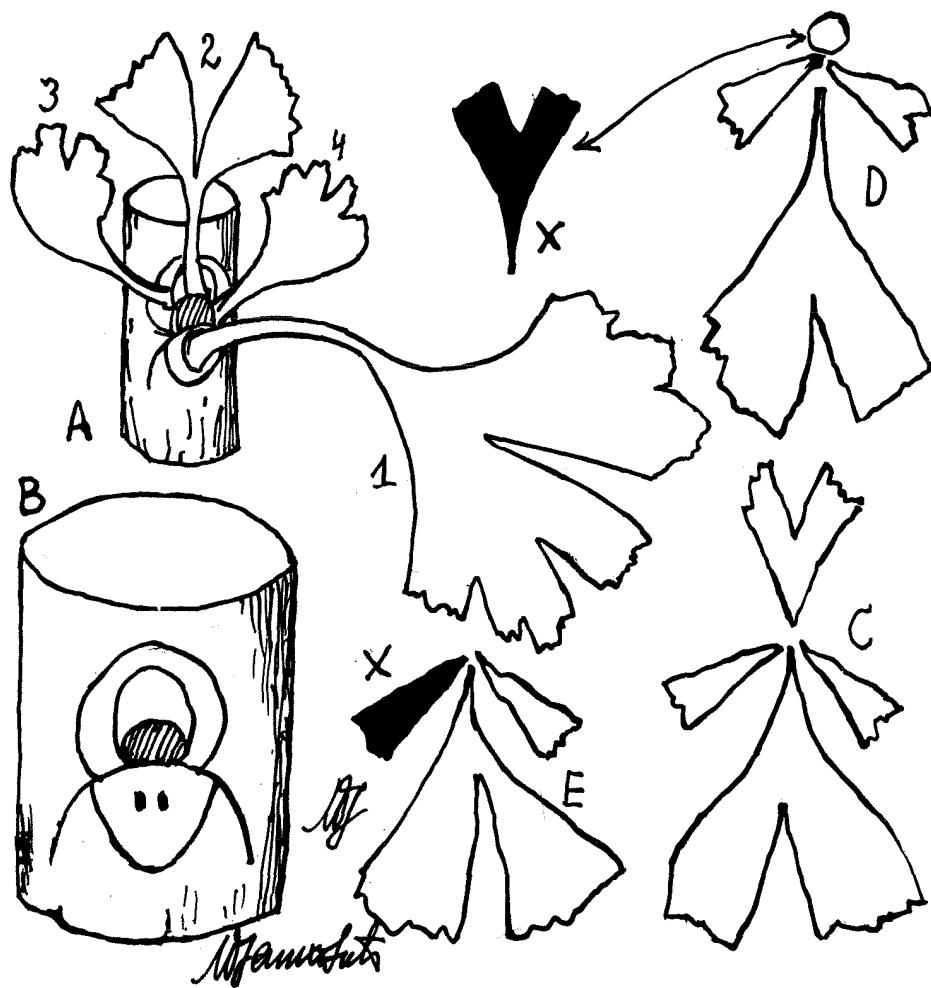
stablima (bez obzira na sterilnost odnosno fertilnost, samo što su kod sterilnih — tj. mlađih stabljika, listovi u proseku izrazito krupniji i višereznjeviti), (3) **klinast list**, na **sterilnim i fertilnim listovima**, i (4) **pseudozalistak**, po pravilu tri pseudozalistka oko osnove lisne drške na „normalnim” listovima dugorasta pretežno sterilnih mlađica. **Četvrtasti listovi klijanaca i pseudozalisci** listova svakako su najinteresantniji, iz mnogih razloga, i do sada, verovatno, u literaturi nezabeleženi. **Ovalno lancetasti listovi**, koji se veoma retko javljaju, predstavljaju poseban interes.

LITERATURA

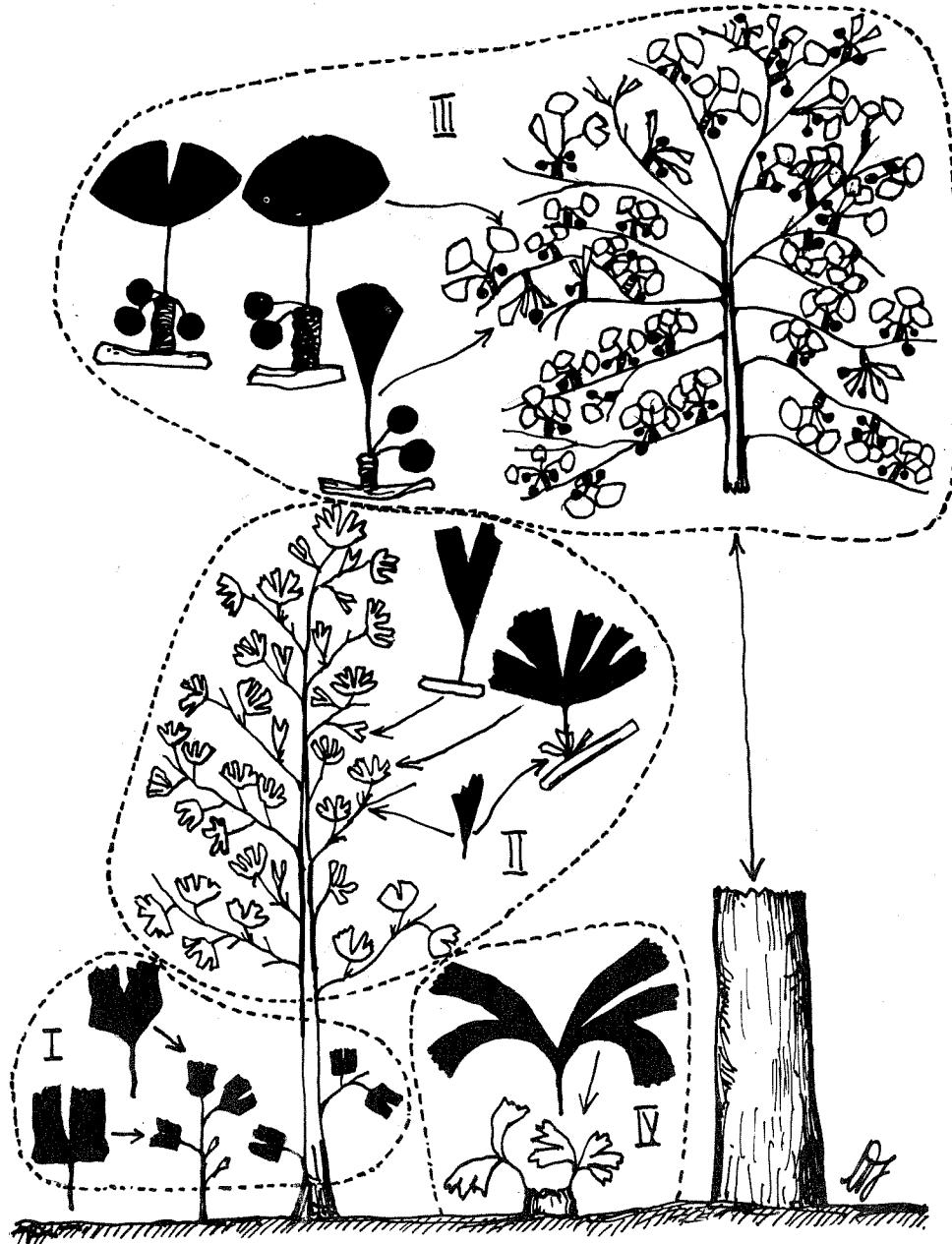
- Barclay, J. G. (1944): The name Ginkgo. — Jour. Roy. Hort. Soc., London.
- Esser (1928): Ausbildung der „Tschitschi” an einem Ginkgobaum im Schlossgarten Dyck. — Mitt. DDG.
- Fankhauser, J. (1882): Die Entwicklung des Stengels und des Blattes. — Bern, Stampfli sche Buchdruckerei.
- Foster, A. S. (): Structure and Growth of the Ahoot Apex in *Ginkgo biloba*.
- Gothan, W., Weyland, H. (1946): Lehrbuch der Palaeo botanik. — Ak. — Verlag, Berlin.
- Gunckel, J.E., Wetmore, R.H. (1946): Studies of development in long shoota and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I. The origin and pattern of development of the cortex, pith and procambium. — Amer. Journ. of Bot., Vol. 33, No. 4.
- Janković, M. M. (1985): Fitogeografija. — Beograd, Jug. z. prod.
- Janković, M. M. (1963): Fitoekologija sa osnovama fitocenologije i pregledom tipova vegetacije na Zemlji. — Naučna knjiga, Beograd.
- Janković, M. M. & Stevanović, B. (1982): *Ginkgo biloba* L., /problem i perspektive istraživanja. — Ekologija, 17(2): 109—118, Beograd.
- Jovanović, B. (1985): Dendrologija. — Šumarski fakultet, Beograd.
- Lyon, H.L. (1904): The embryogeny of Ginkgo. — Minnesota Bot. Studies 3rd ser. part III.
- Magdefran, K. (1968): Palaobiologie der Pflanzen. — Fischer V., Stuttgart.
- Petrović, D. (1951): Strane vrste drveća (egzota) u Srbiji. — Srpska akad. n. i um. Pos. izd. lenj. CLXXXII, Inst. za fiziol. nezv., gen. i selekciju, knj. 1, Beograd.
- Pulle, A. (1940—1946): Over de Gynkgo alias Ginkyo. — Jarb. Nederl. Dendr.
- Seward, A. C. (1919): Fossil plants; Ginkgoales, Coniferales, Gnetales. — Cambridge, University Press.
- Seward, A. C., Gowran, J. (1900): The Maidenhair tree (*Ginkgo biloba* L.). — Ann. Bot.
- Sprecher, A. (1907): Le *Ginkgo biloba* L. — Geneve.
- Stevanović, B. & Janković, M. M. (1982): Prilog poznavanju hidrature vrste *Ginkgo biloba* L. — Ekologija 17(2): 109—118, Beograd.
- Stevanović, B. & Janković, M. M. (1983): Prilog poznavanju vodnog režima vrste *Ginkgo biloba* L. — Ekologija 18(2): 107—120, Beograd.
- Stewart, N. W. (1983): Paleobotany and the evolution of plants. — Cambridge University Press.
- Vuković, E. (1987): Dekorativna dendrologija. — Naučna knjiga, Beograd.



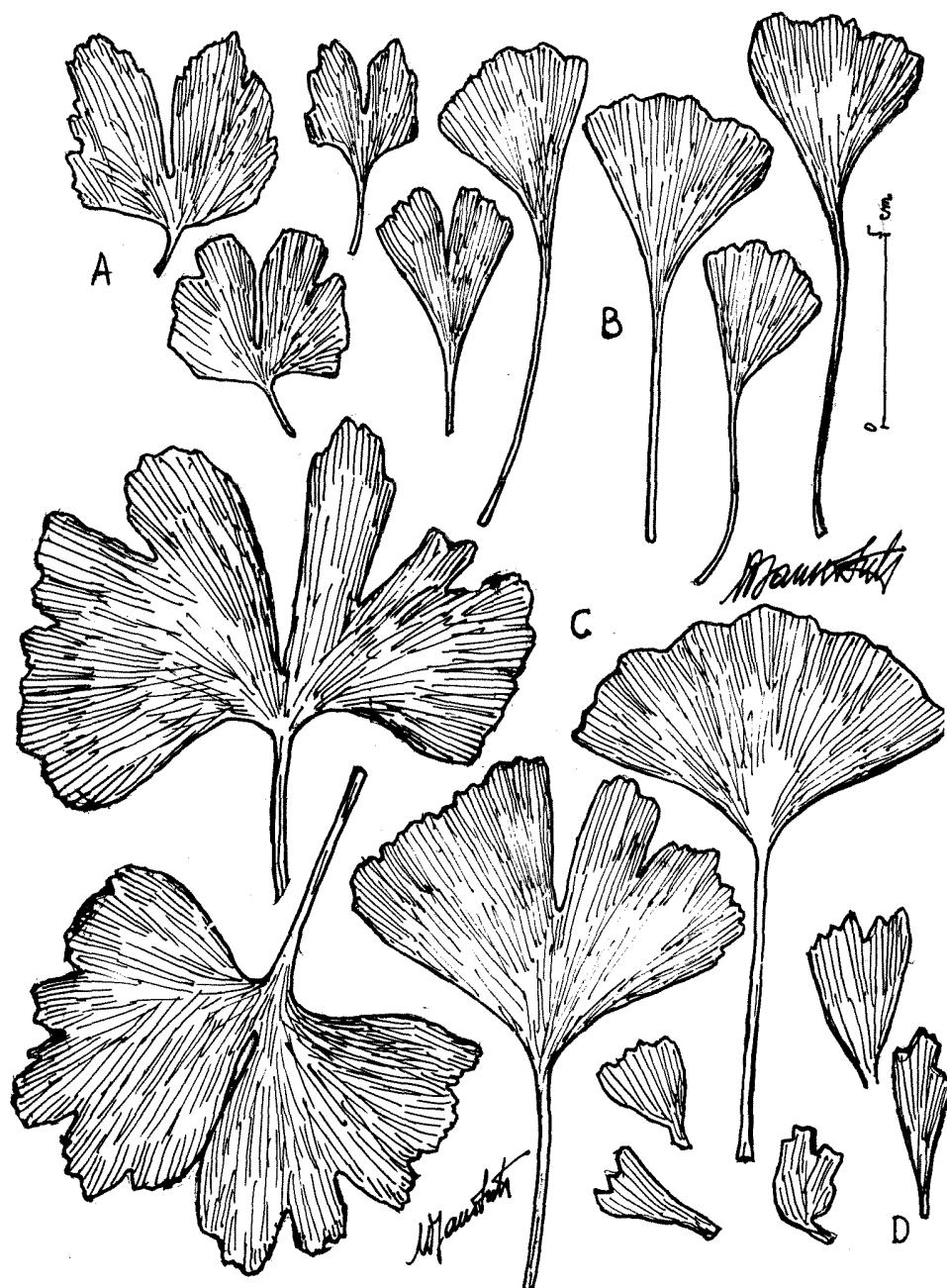
SL. 1.



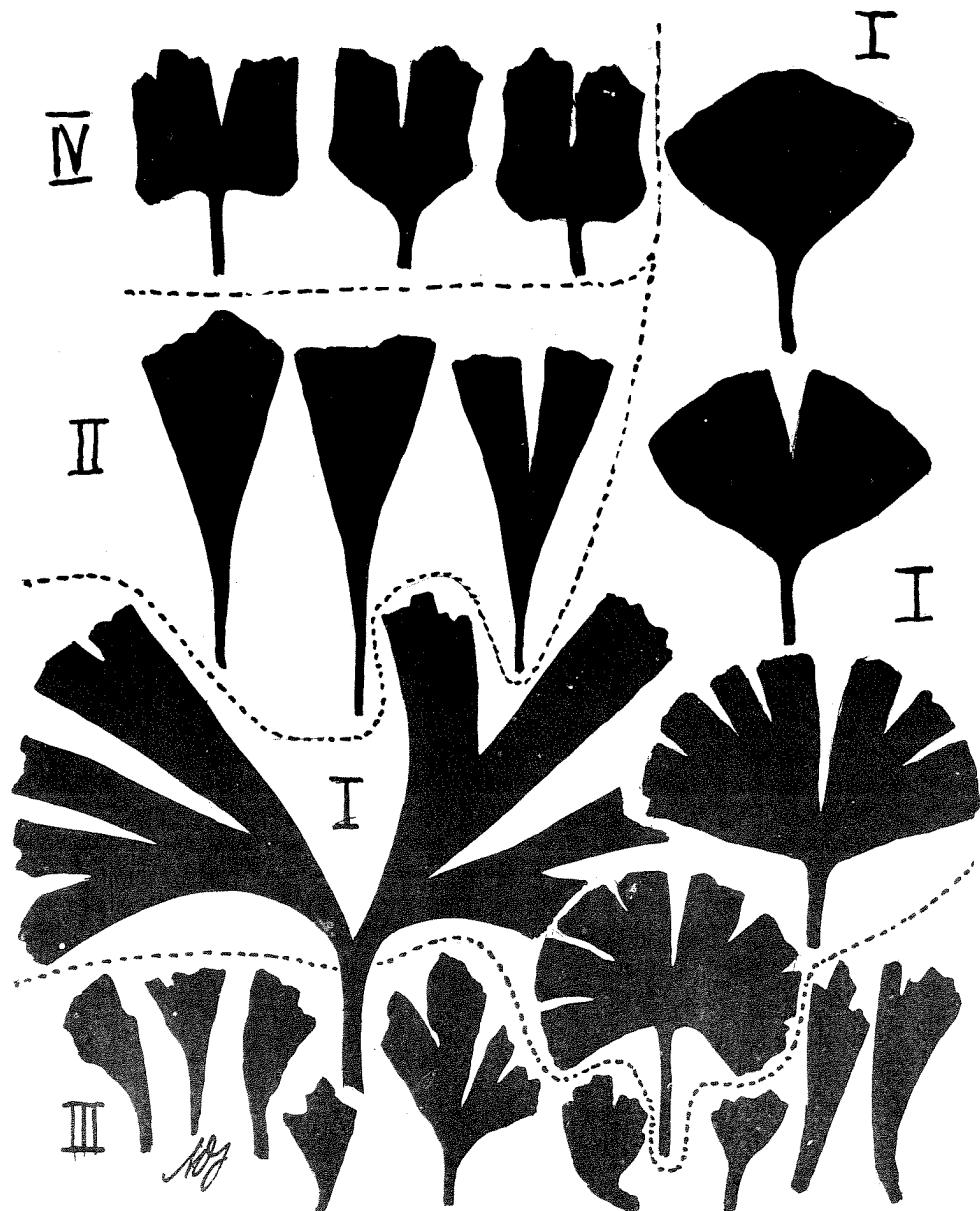
Sl. 2.



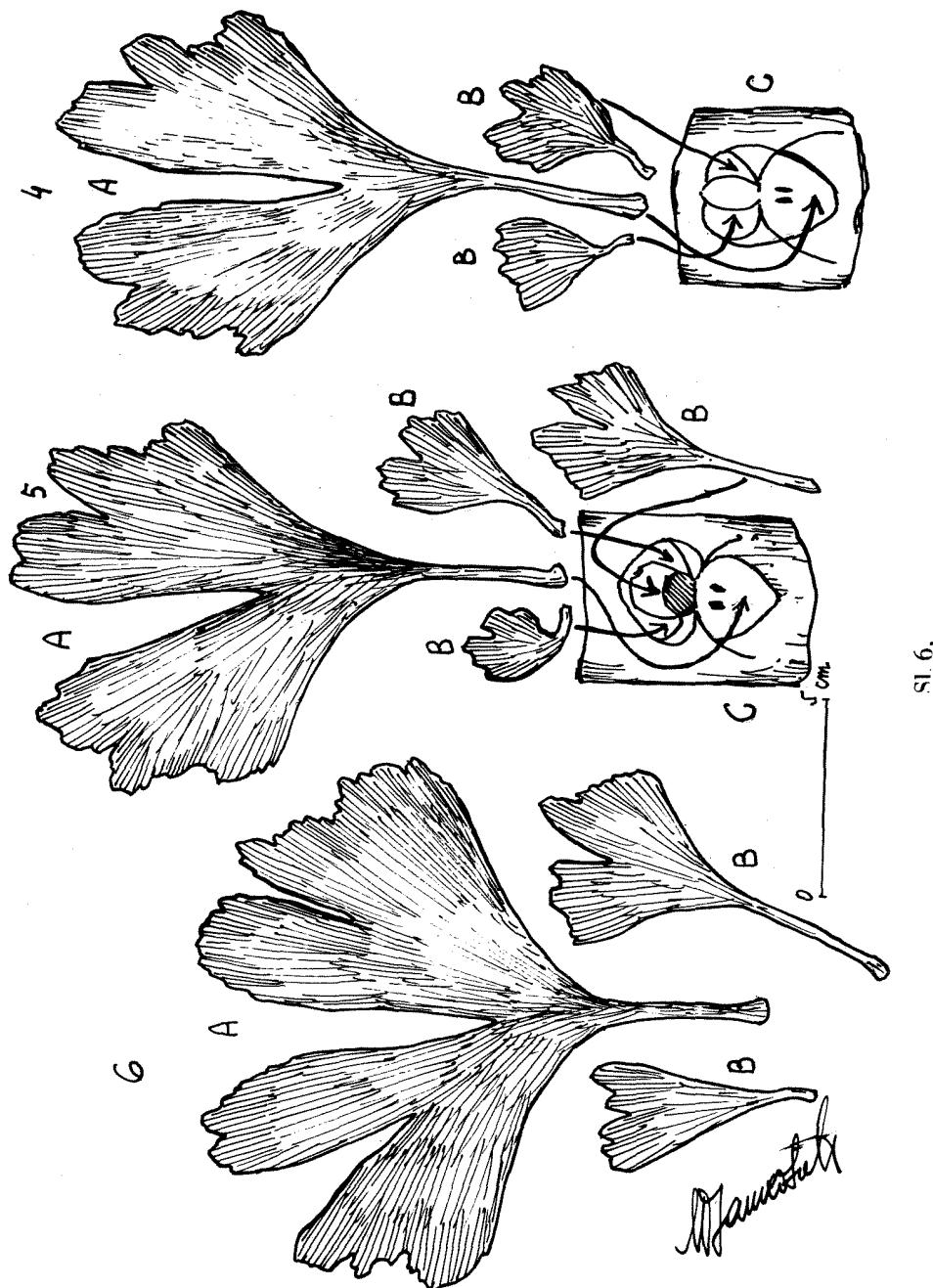
Sl. 3.

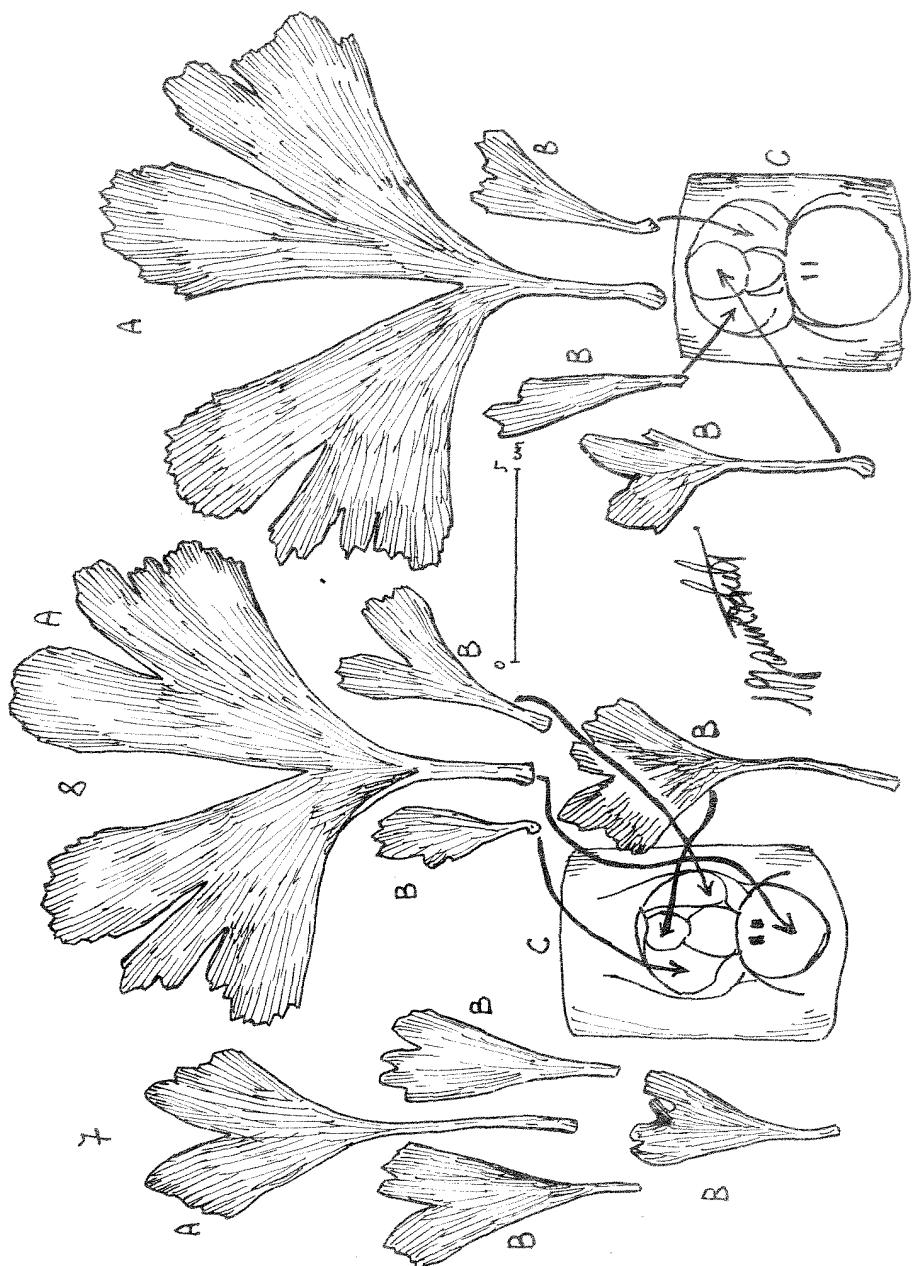


Sl. 4.

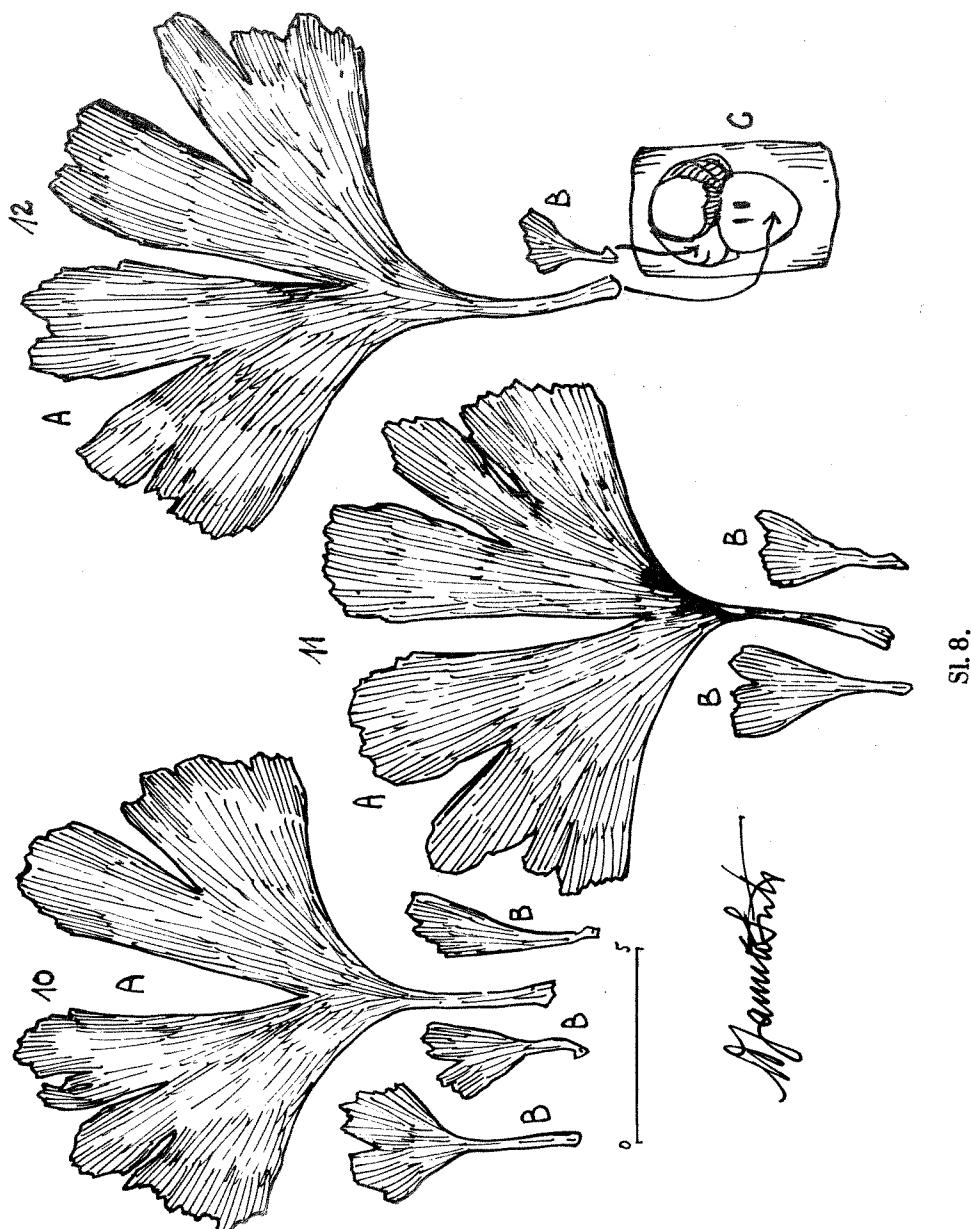


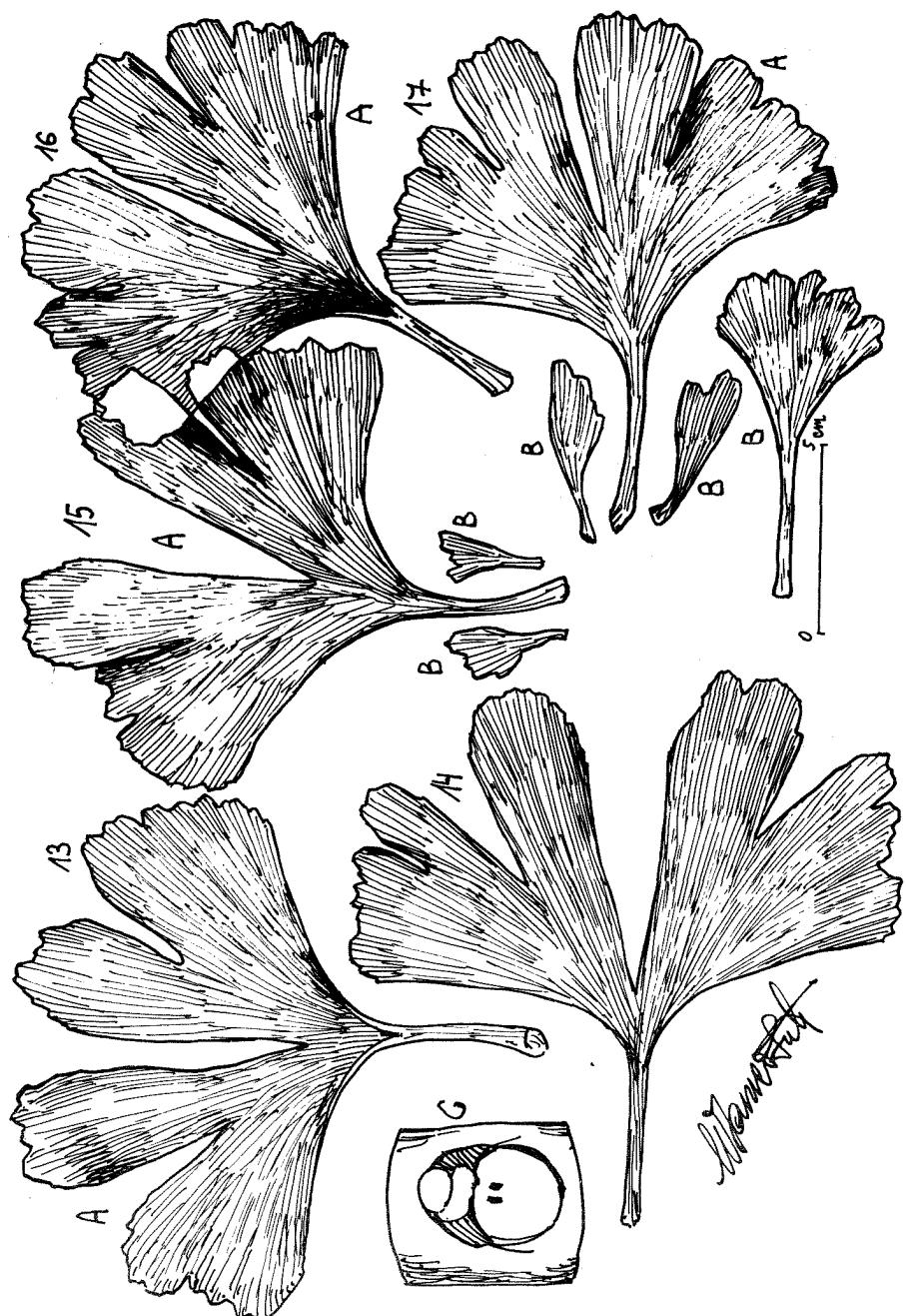
Sl. 5.



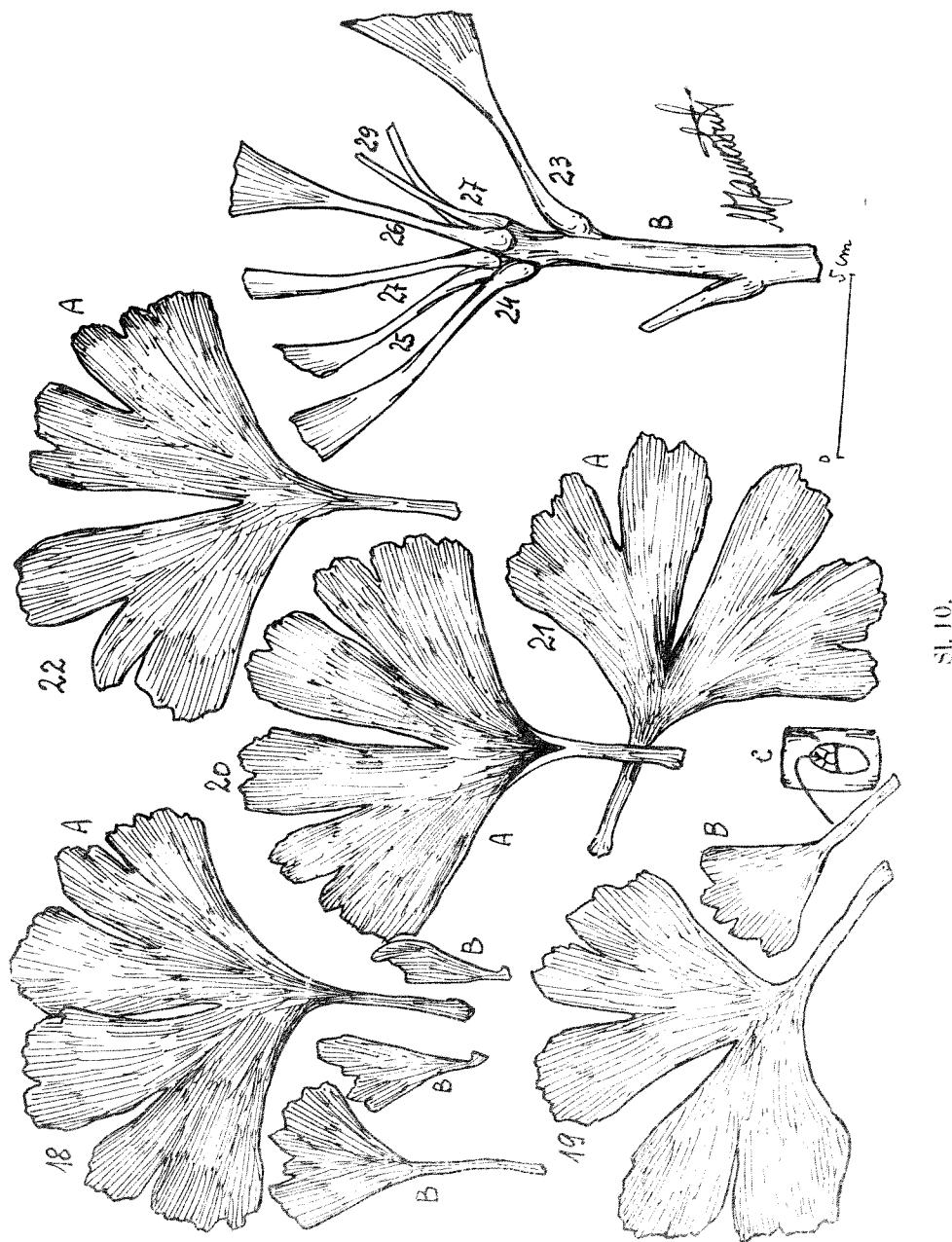


Sl. 7.

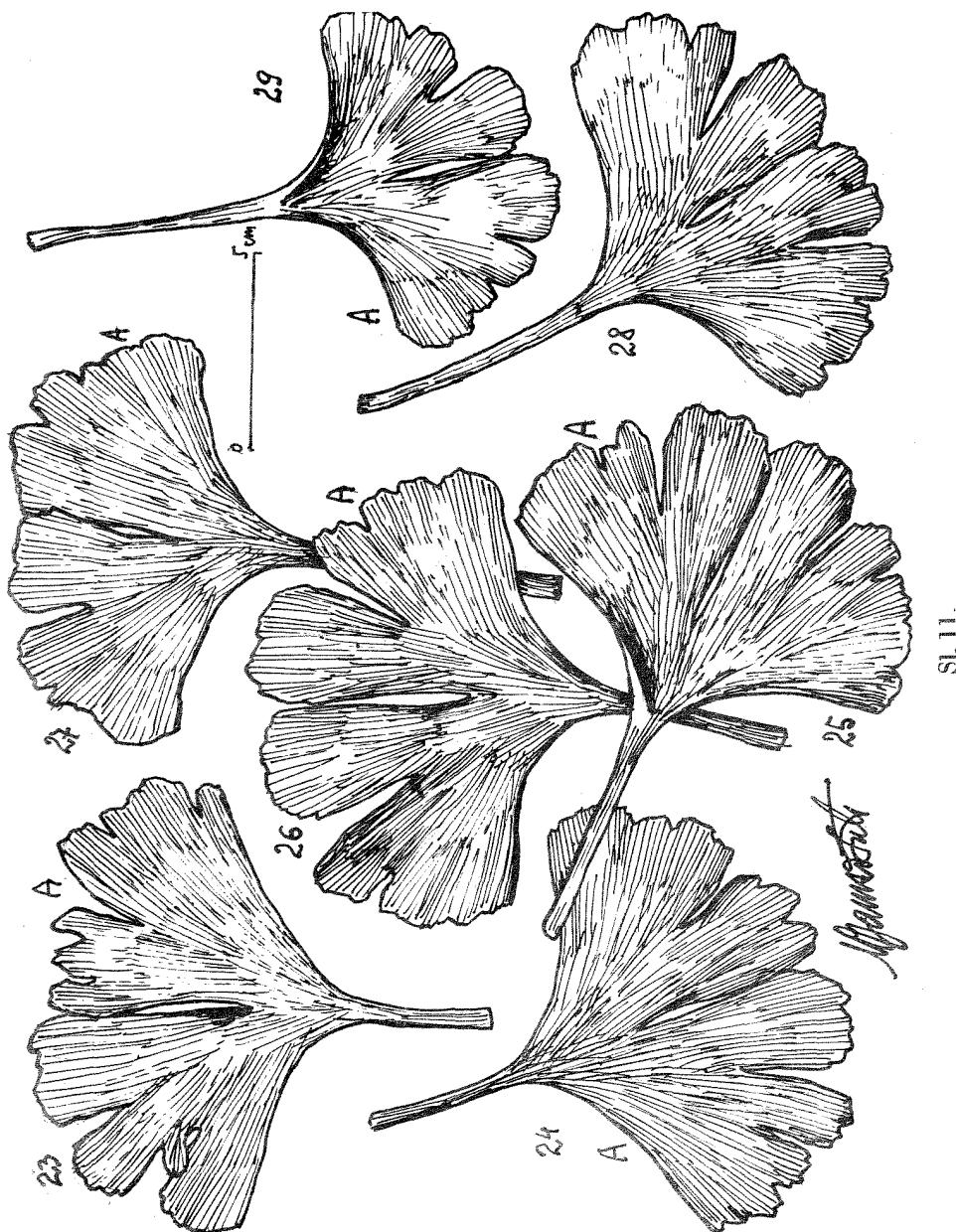


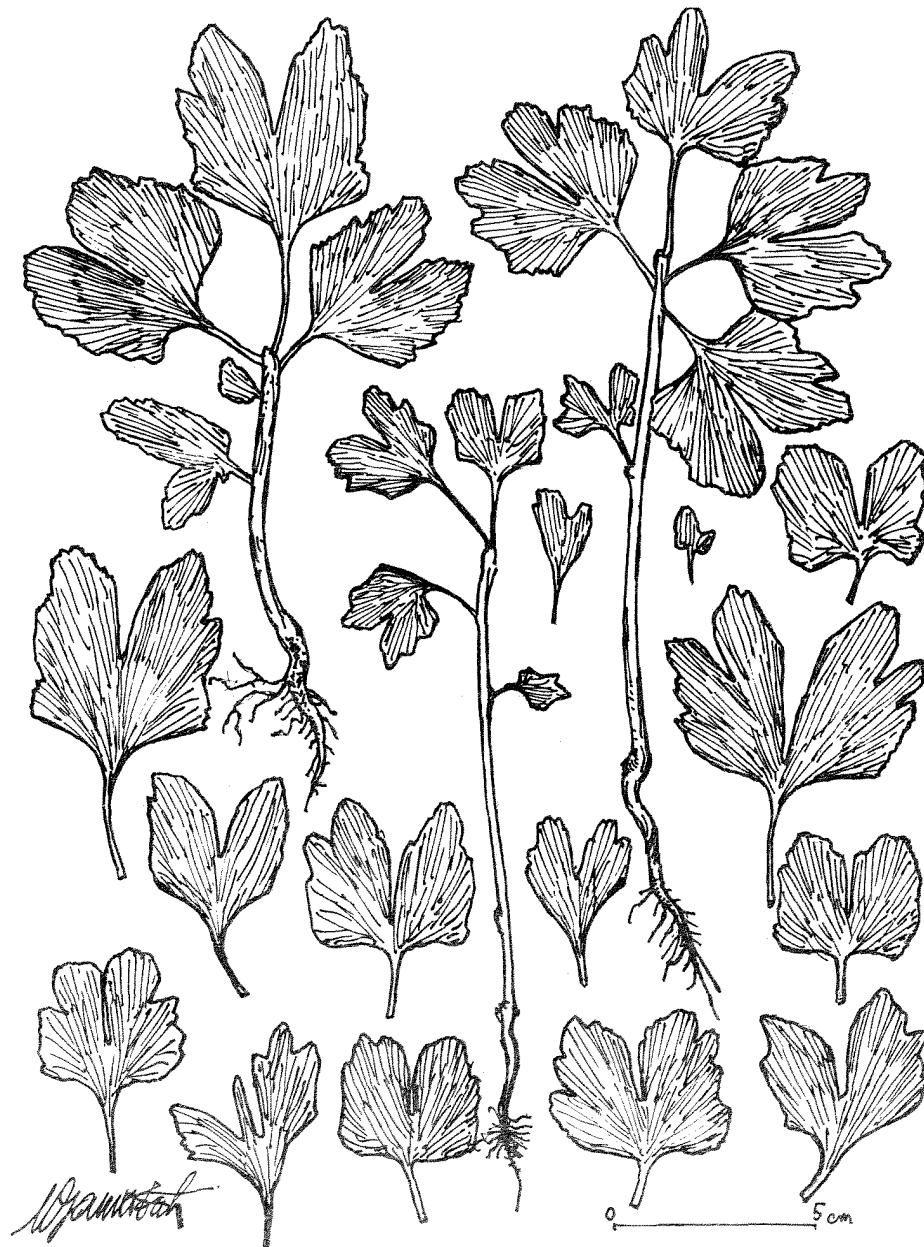


Sl. 9.

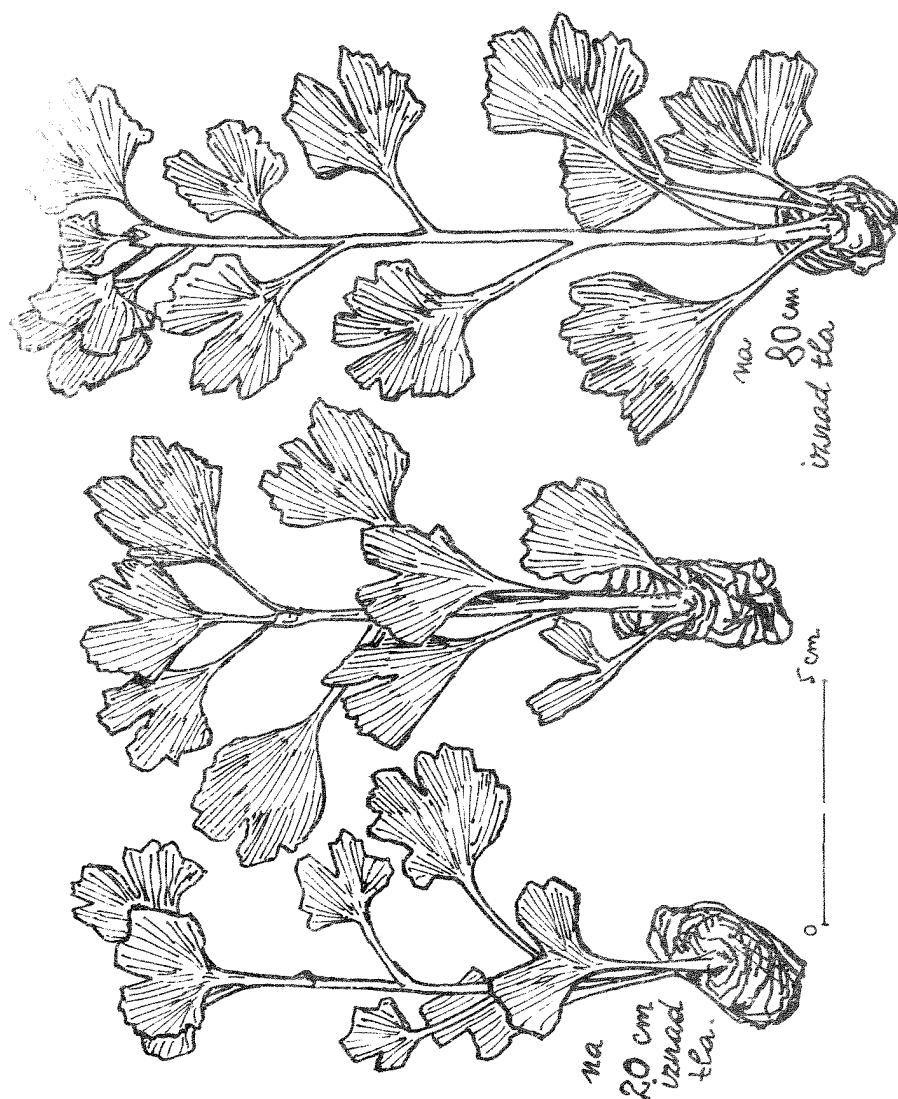


Sl. 10.

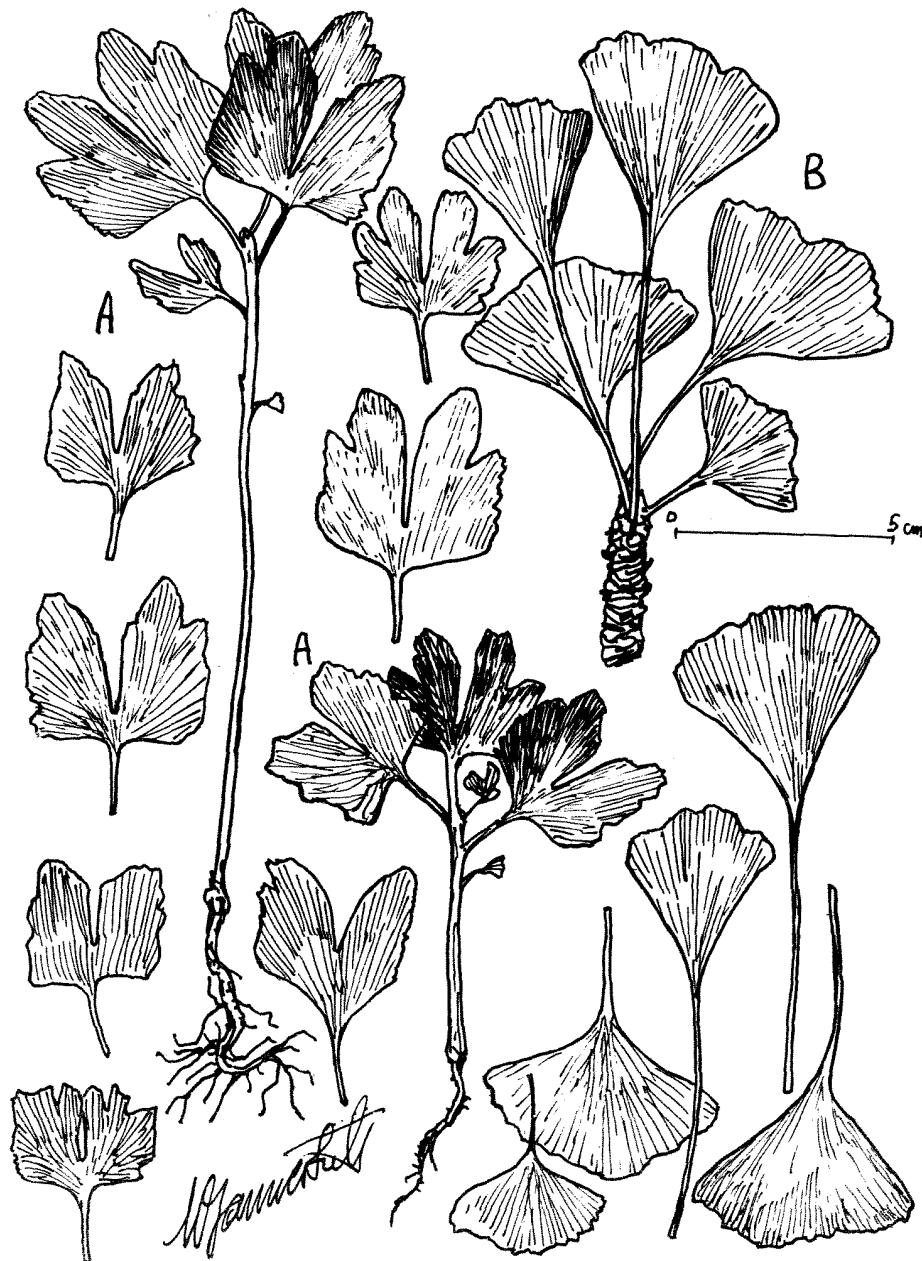




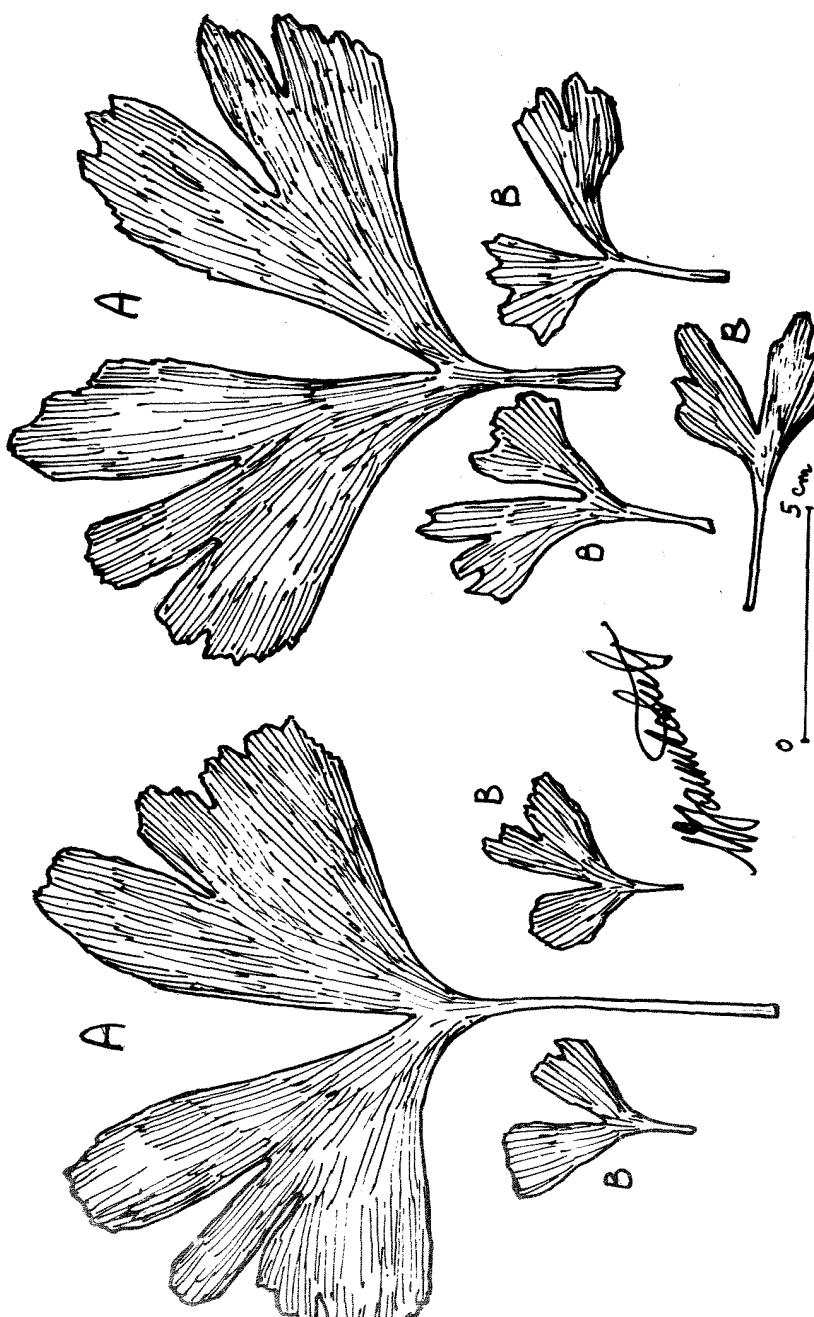
Sl. 12.



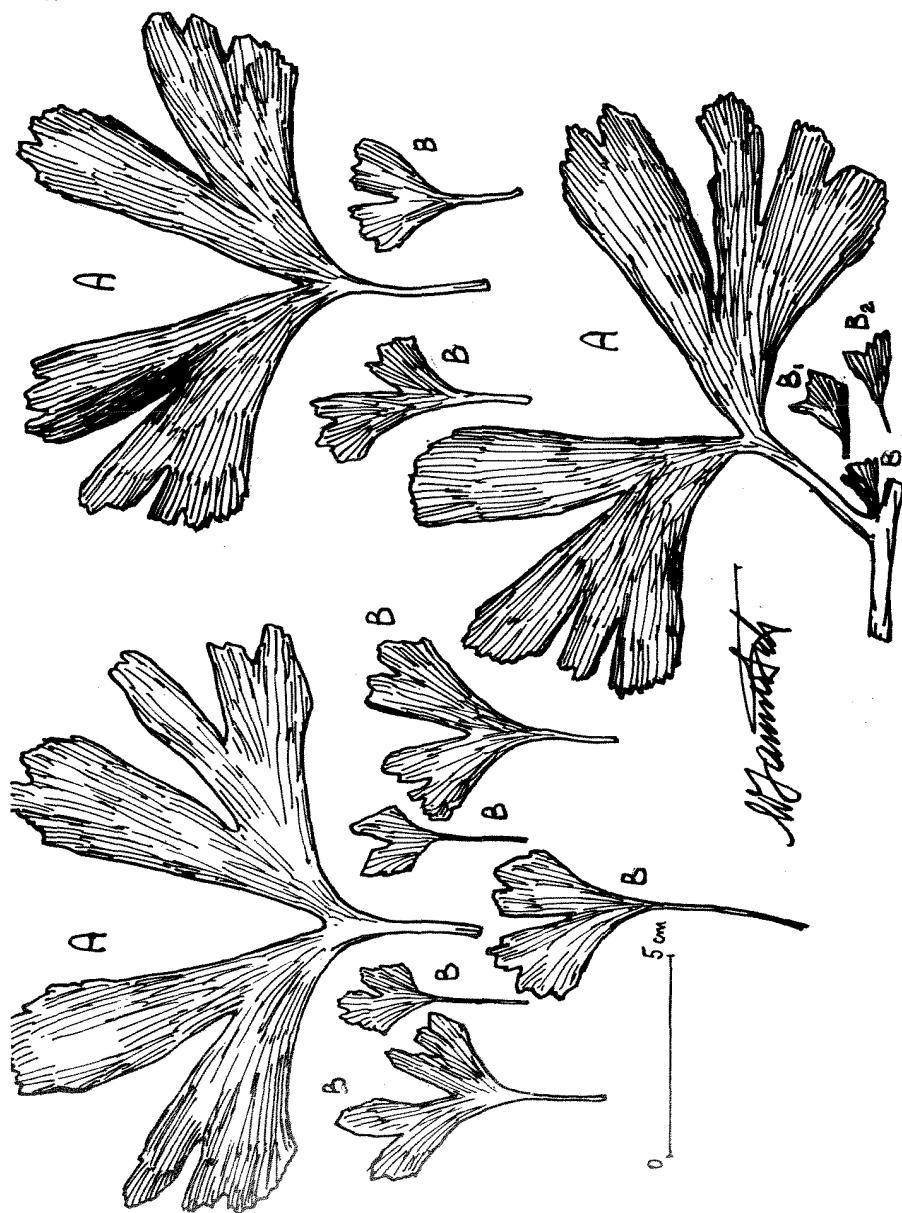
Sl. 13.



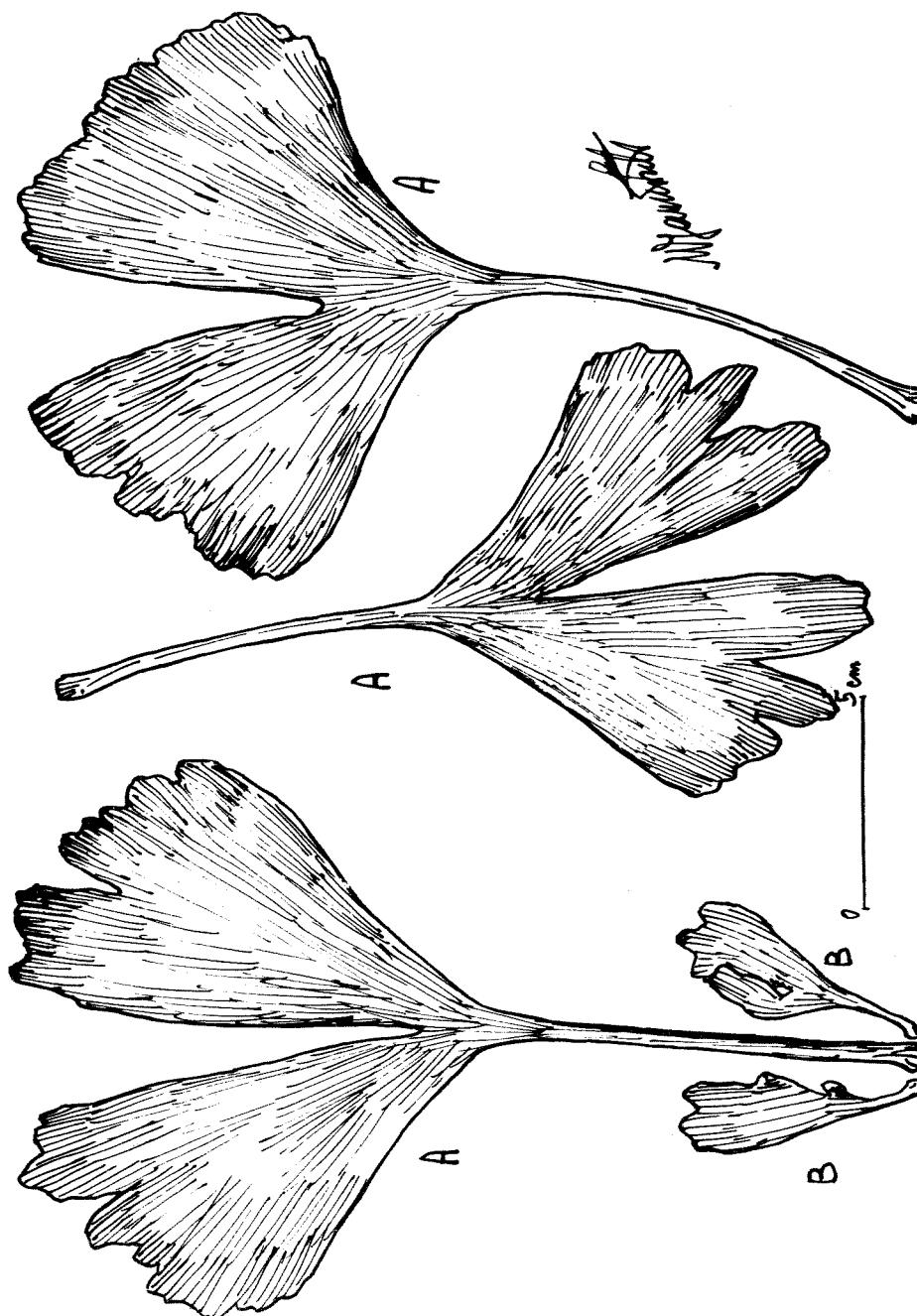
Sl. 14.



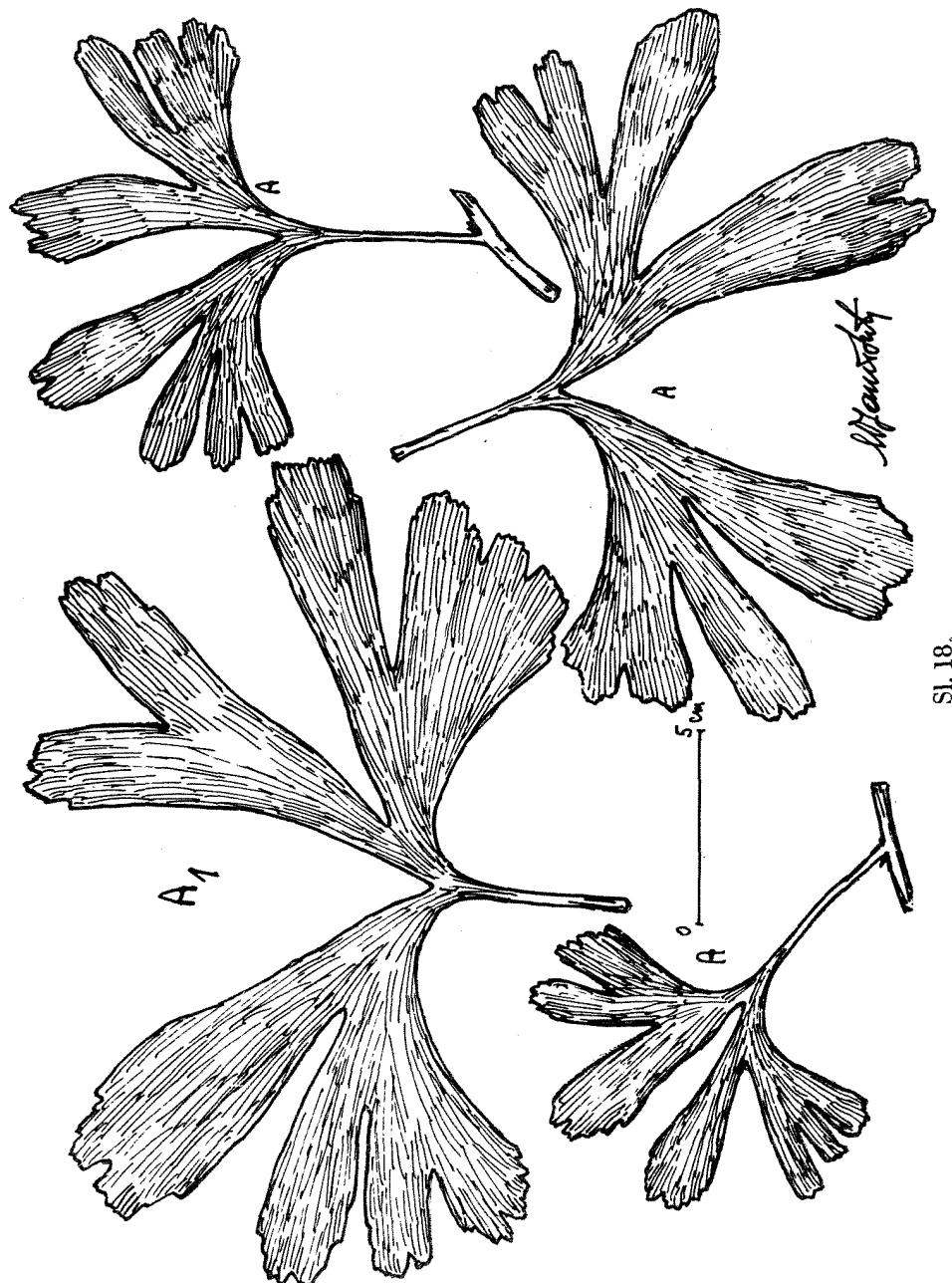
Sl. 15.



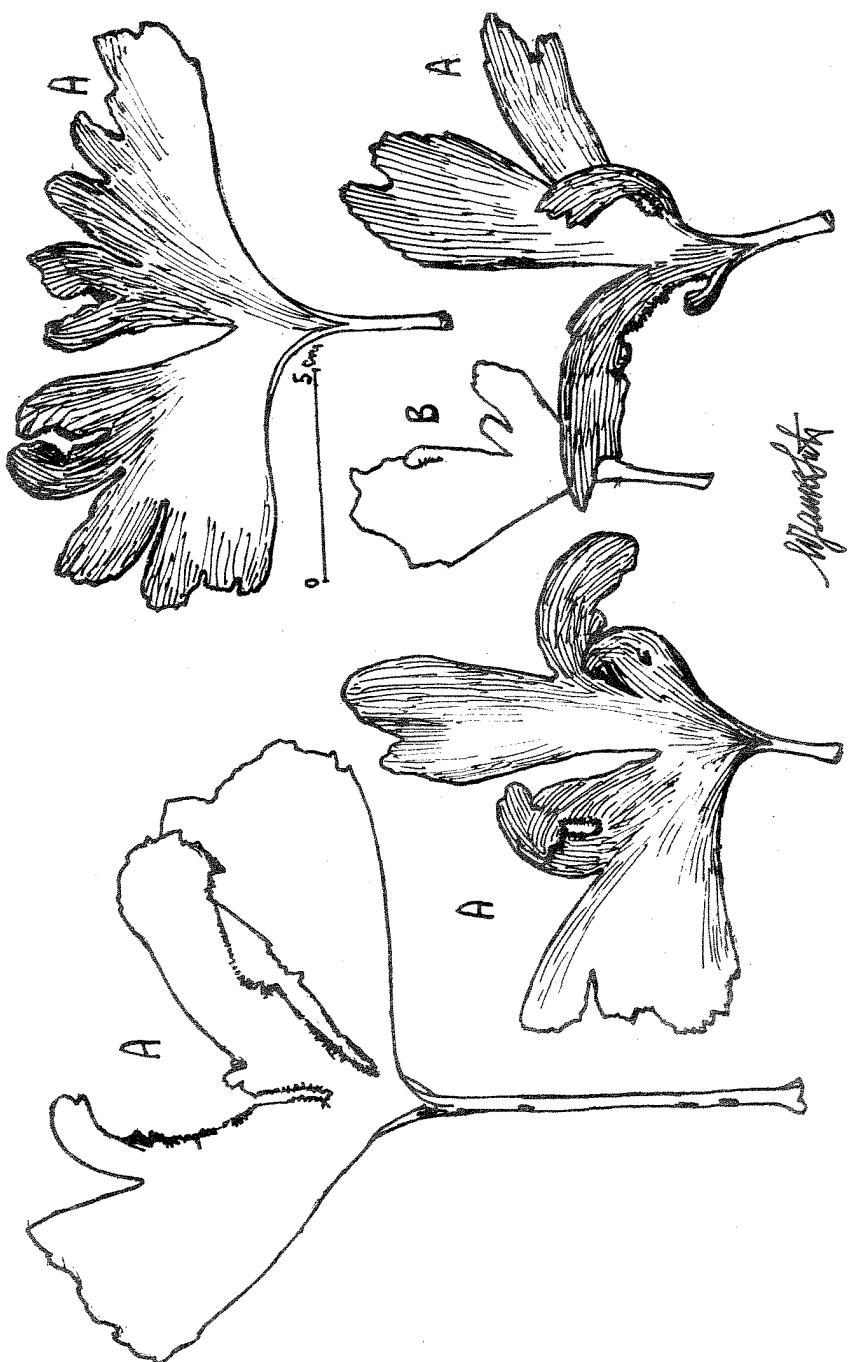
Sl. 16.



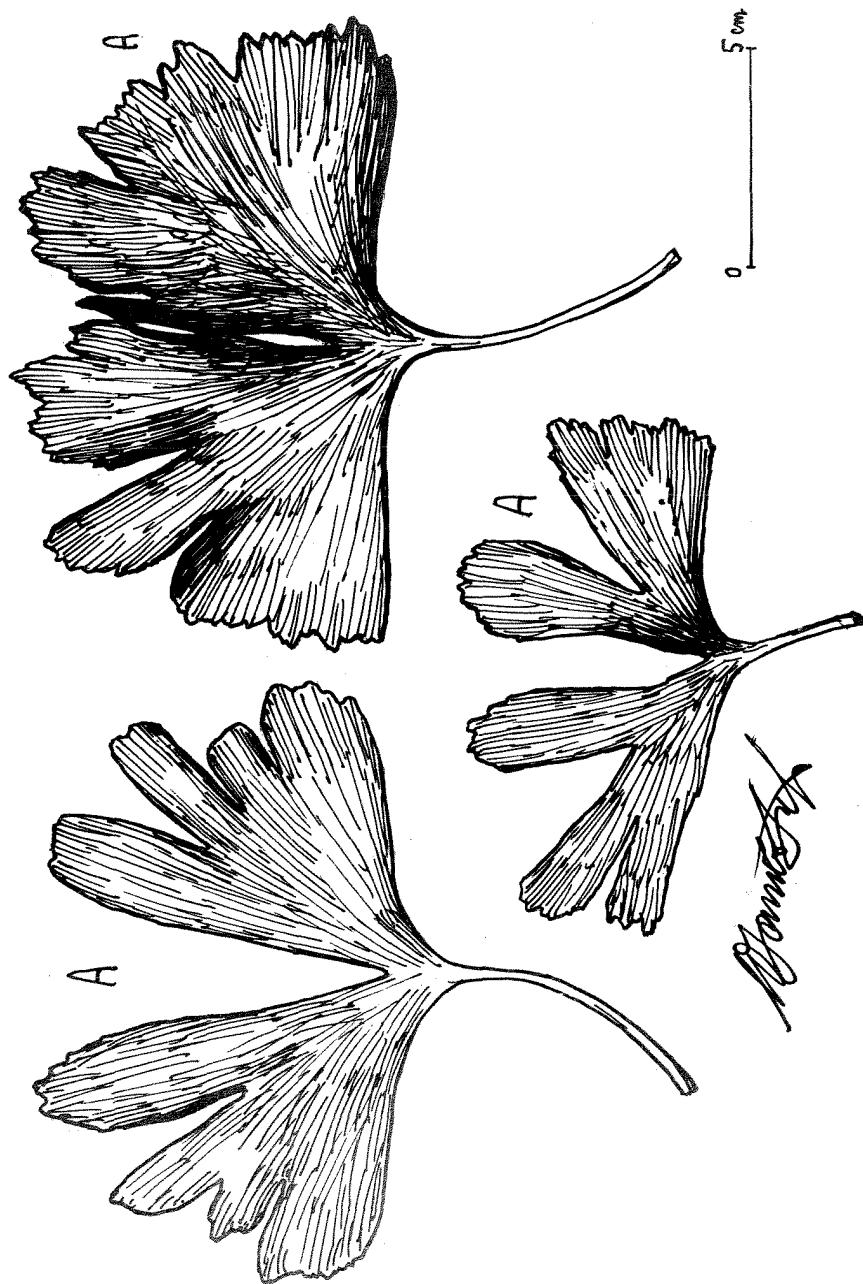
SL. 17.



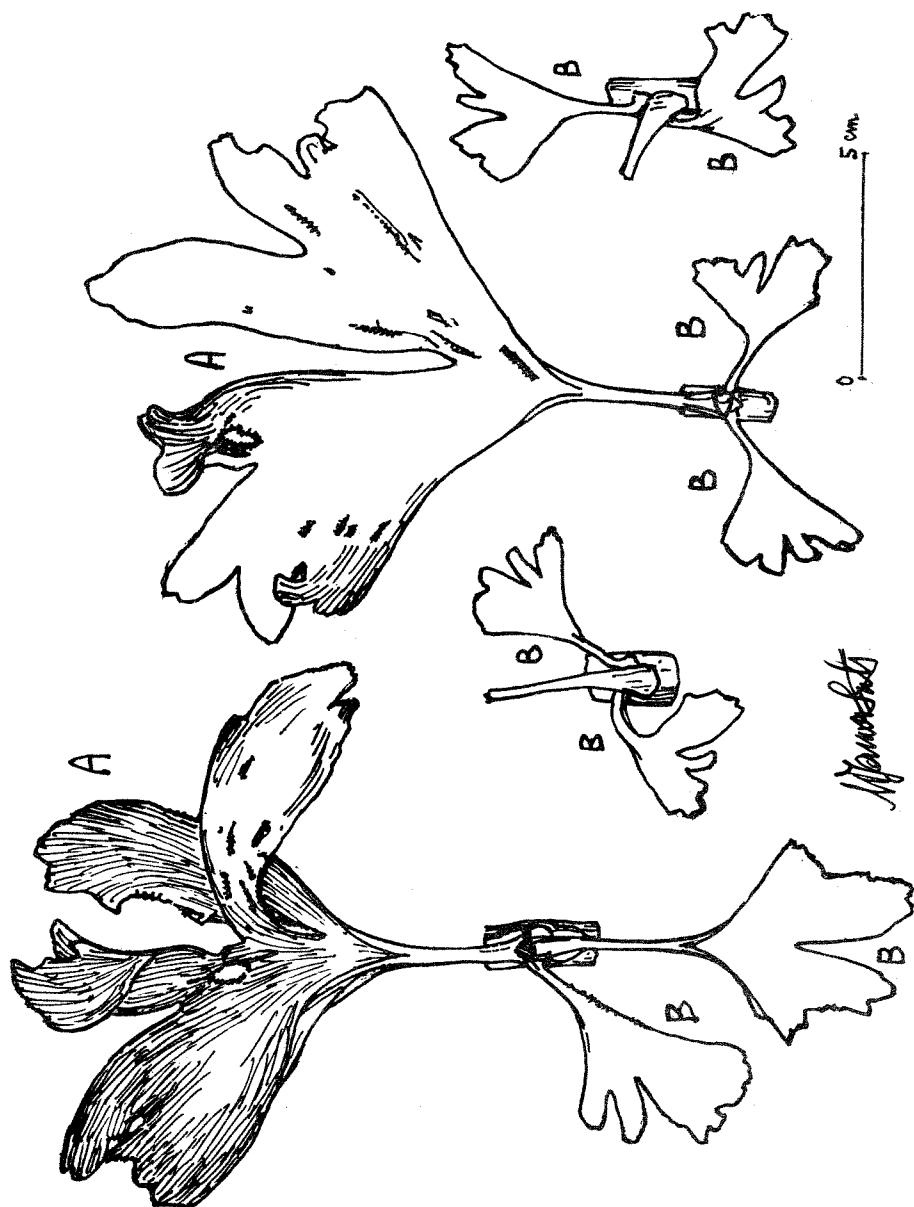
SL. 18.



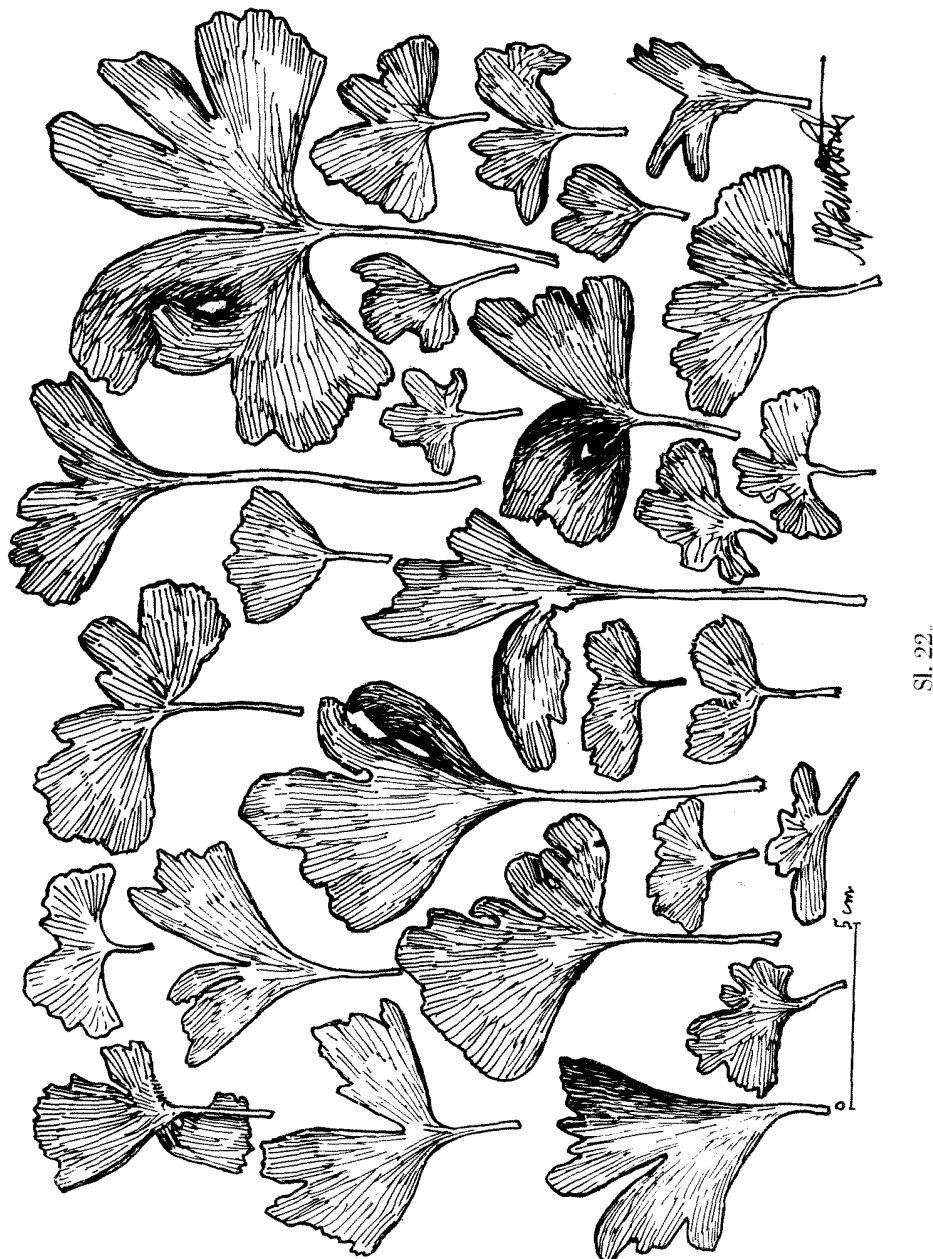
Sl. 19.



Sl. 20.

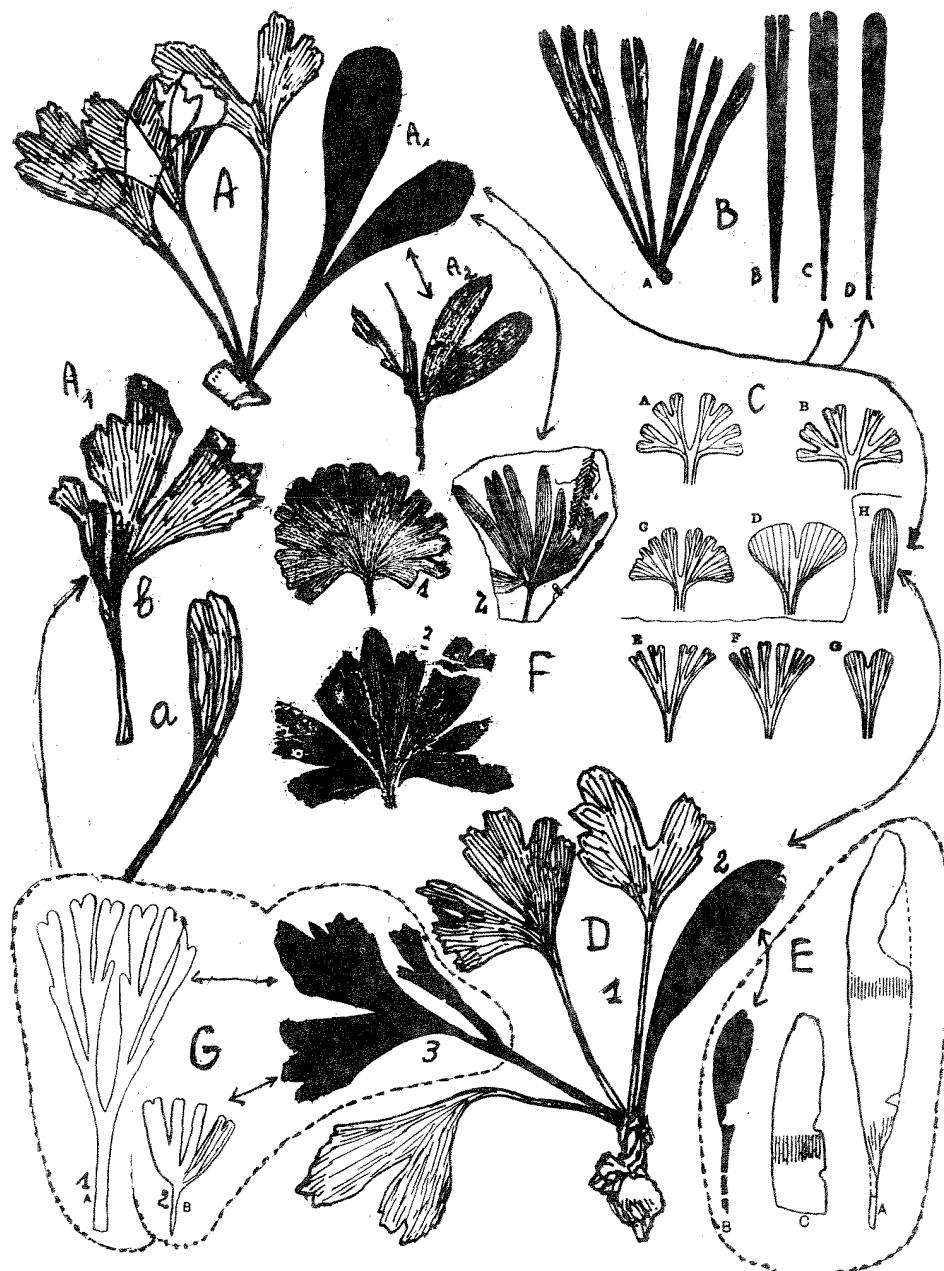


Sl. 21.

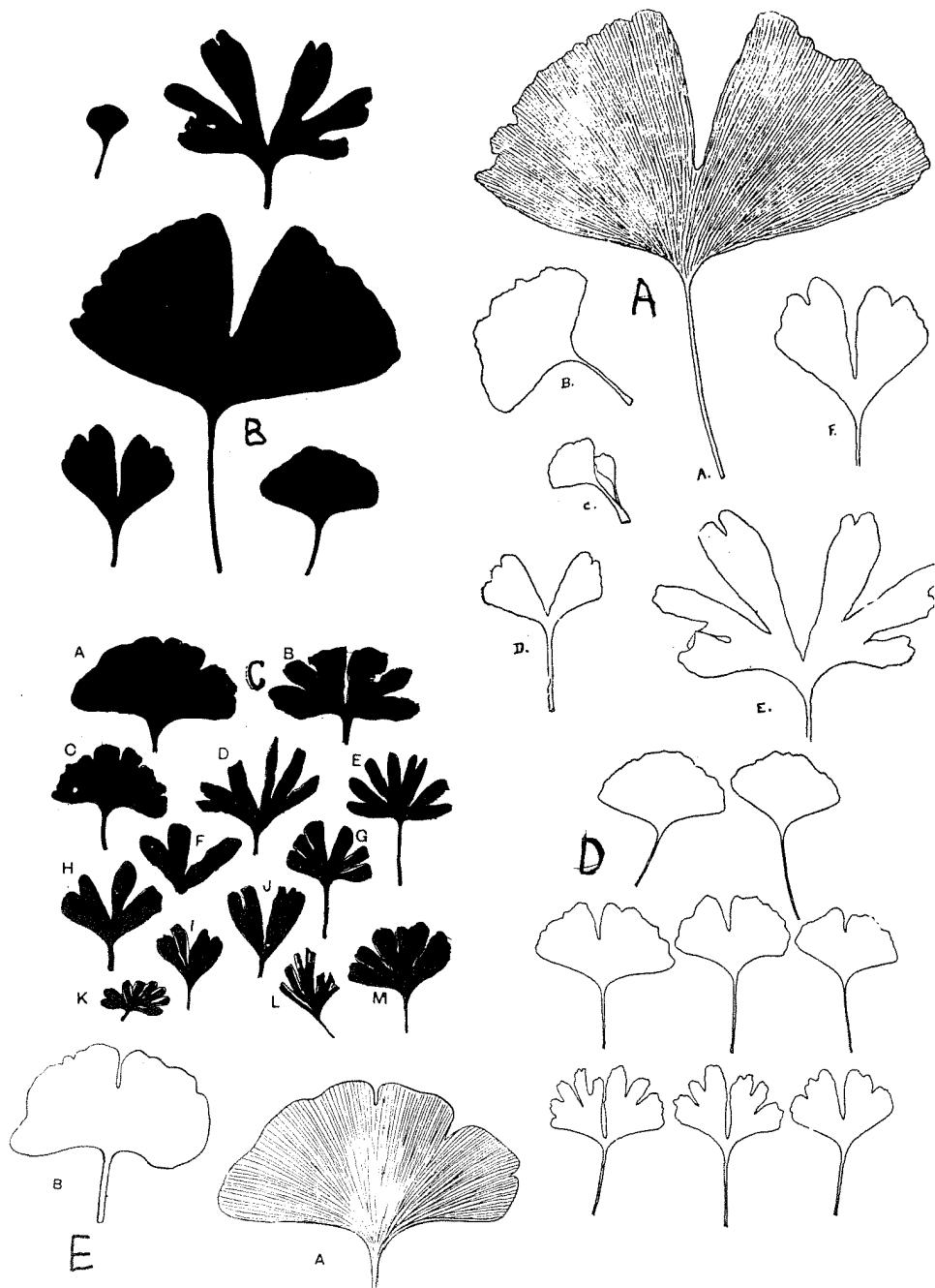




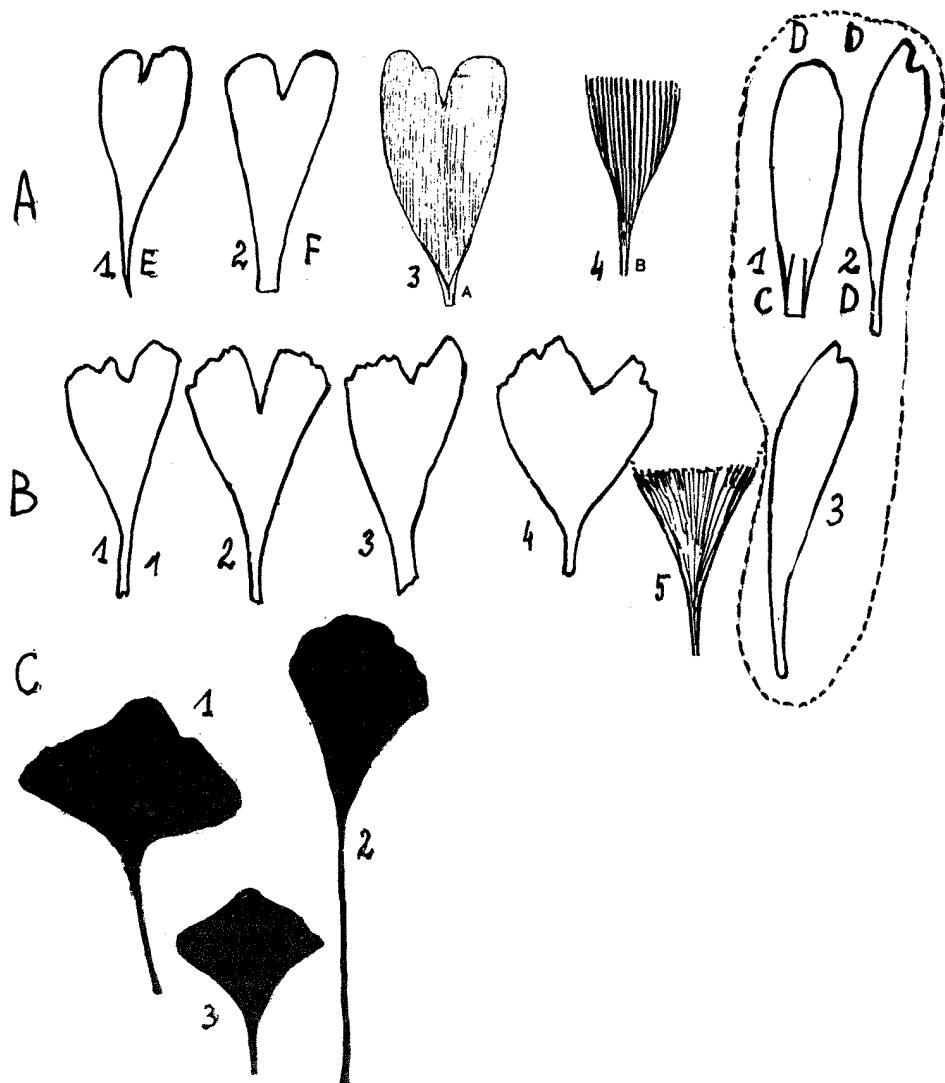
Sl. 23.



Sl. 24.



Sl. 25.



Sl. 26.

L E G E N D E (za ilustracije)

L E G E N D S (for illustrations)

Sl. 1. Listovi Ginkgo-a biloba sa fertilnih (plodonosećih) stabala: A. Grančica sa listovima i plodovima (kratkorast); B. Karakteristični listovi sa kratkorasta fertilnih stabala (orig.).
 Fig. 1. The Ginkgo biloba leaves from fertile (Fruit-bearing) trees; A. Twigs with leaves and fruits (short-shoot); B. Characteristic leaves from fertile trees shortshoots (orig.).

Sl. 2. Šematski prikaz listova i zalistaka Ginkgo-a na dugorastima sterilnih (neplodonosećih) stabljika i stabala: A. Grančica (deo) sa pupoljkom na kome su izrasli (1) veliki glavni list, i (2, 3, 4) pseudozalisci, iznad njega; B. Pupoljak na graničici, sa nekoliko zona koje odgovaraju mestu izbijanja glavnog lista i pseudostipula; C, D, E. Horizontalna projekcija glavnog lista i zalistaka; X – crno prikazani listovi koji su opali ili se nisu ni razvili (orig.).

Fig. 2. Schematic review of the Ginkgo leaves and pseudostipules on long-shoots of sterile (non fruit-bearing) stems and trees: A. Twig (a part) with bud on which occurred (1) great main leaf, and (2, 3, 4) pseudostipules, above it; B. Bud on twig, with several zones which are adequate to the occurring place of the main leaf and pseudostipules, C, D, E. Horizontal projection of the main leaf and stipules; X – black are presented the fallen leaves or not developed ones (orig.).

Sl. 3. Šematski prikaz tipova lista Ginkgo-a biloba, sterilnih i fertilnih stabala, mesta inseracije listova; I. Klijanci i donji deo stabljike, sa karakterističnim četvrtastim listovima; II. Gornji i srednji deo sterilnog stabla, sa lepezastim i klinastim oblikom lista, kao i pseudozaliscima; III. Gornji deo fertilnog (plodonosećeg) stabla, sa plodovima, i listovima (lepezastim i klinastim), na kratkorastima. IV. Džinovski listovi izbili iz panja (sve prikazano nije dato u razmeri) (orig.).

Fig. 3. Schematic review of the leaves types of Gingko biloba, sterile and fertile trees, place of leaves insertion; I. Seedlings and lower part of the stem, with characteristic square leaves; II. Upper and middle part of the sterile tree, with fan-shaped and cuneate leaf form, as well with pseudostipules, III. Upper part of the fertile (fruit-bearing) tree, with fruits and leaves (fan-shaped and cuneate ones), on short-shoots; IV. huge leaves emerged from the stump (all presented is not done in the adequate scale) (orig.).

Sl. 4. Osnovni oblici listova Ginkgo-a: A. Četvrtasti na klijancima i mladicama; B. Klinasti listovi; C. Lepezasti listovi; D. Pseudozalisci (orig.).

Fig. 4. Basic forms of the Ginkgo leaves: A. Square leaves on seedlings and young plants; B. Cuneate leaves; on seedlings and young plants; C. Fan-shaped leaves; D. Pseudostipules (orig.).

Sl. 5. Šematski prikaz osnovnih tipova lista Ginkgo-a: I. Lepezasti listovi (celi, usečeni, monolobni, polilobni, bez režnjeva, višerežnjeviti, džinovski); II. Klinasti listovi (bez režnjeva – celi, usečeni, biloba); III. Pseudozalisci (različitog oblika) (orig.).

Fig. 5. Schematic review of the basic forms of the Ginkgo leaves: I. Fan-Shaped (entire, incised, monolobed, poly-lobed, no lobes, more lobed, huge); II. Cuneate leaves (no lobes—entire, incised, biloba); III. Pseudostipules (of different shape) (orig.).

Sl. 6. Od slike 6 do 10 prikazani (ne potpuno) listovi najednom dugorastu sterilne stabljike (neplodonoseće), od prvog (pri dnu grane) pa sve do vrha, do poslednjeg 29-og lista; posebno obratiti pažnju na pseudozaliske; A. Glavni list; B. Pseudozalisci; C. Polipotentijalni lisni pupoljak (ožiljak) (orig.).

Fig. 6. From figures 6 to 10 the presented (not completely) leaves on a short-shoot of a sterile stem (non fruitbearing), from the first one (at the branch base) up to the top, to the last 29th leaf; in particular to pay attention to pseudostipules, A. Main leaf; B. Pseudostipules; C. Polypotential leaf bud (scar) (orig.).

Sl. 7. A. Glavni listovi; B. Pseudozalisci; C. Lisni ožiljak (orig.)
Fig. 7. A. Main leaves; B. Pseudostipules; C. Leaf scar (orig.).

Sl. 8. A. Glavni listovi; B. Pseudozalisci; C. Lisni ožiljak (orig.)
Fig. 8. A. Main leaves; B. Pseudostipules; C. Leaf scar (orig.).

Sl. 9. A. Glavni listovi; B. Pseudozalisci; C. Lisni ožiljak (orig.)
Fig. 9. A. Main leaves; B. Pseudostipules; C. Leaf scar (orig.).

Sl. 10. A. Glavni listovi; B. Pseudozalisci; C. Lisni ožiljak; D. Vrh graničice sa prikazanim samo lisnim drškama; brojevi označavaju, kao i na prethodnim slikama (od 6-te), redosled prikazanih listova (ali ne svi, zbog štednje u prostoru) (orig.)
Fig. 10. A. Main leaves; B. Pseudostipules; C. Leaf scars; D. The twig top with petioles only; numbers denote, as in the previous figures (from the 6th) the sequence of presented leaves, (but not all, in order to save place) (orig.).

Sl. 11. A. Glavni listovi, nemaju zalistaka (orig.)
Fig. 11. A. Main leaves, no pseudostipules (orig.).

Sl. 12. Klijanci i mladice Ginkgo biloba, sa četvrtastim listovima (orig.).
Fig. 12. Seedlings and young plants of the *Ginkgo biloba*, with square leaves (orig.).

Sl. 13. Izbojci iz donjih delova odraslih stabala, sa četvrtastim listovima (kao i kod klijanaca i mladica) (orig.)
Fig. 13. Shoots from the lower parts of adult trees, with square leaves (as well on seedlings and young plants) (orig.).

Sl. 14. A. Klijanci sa četvrtastim listovima, i B. Kratkorast sa više/manje klinastim listovima, bez lobusa (orig.)
Fig. 14. A. Seedlings with square leaves, and B. Short-shoot with more or less cuneate leaves, without lobus (orig.).

Sl. 15. A. Glavni lsitovi; B. Pseudozalisci (orig.)
Fig. 15. A. Main leaves; B. Pseudostipules (orig.).

Sl. 16. A. Glavni listovi; B. Pseudozalisci; ovde se ističe duboka usečenost liske i višerežnjevitost (orig.)
Fig. 16. A. Main leaves; B. Pseudostipules; here is remarkable deeply incised plane and more lobed too (orig.).

Sl. 17. A. Glavni listovi; B. Pseudozalisci (orig.)
Fig. 17. A. Main leaves; B. Pseudostipules (orig.).

Sl. 18. A. Višerežnjeviti i duboko usečeni listovi; A₁ i A₂ veoma krupni listovi iz panja (orig.)
Fig. 18. A. More lobed and deeply incised leaves; A₁ and A₂ very large leaves from the stump (orig.).

Sl. 19. A. Glavni listovi oštećeni i deformisani usled oboljenja; B. Pseudozalistak, delimično oštećen (orig.)
Fig. 19. A. Main leaves damaged and deformed due to disease; B. Pseudostipules, partly damaged (orig.).

Sl. 20. Krupni, duboko usečeni i višerežnjeviti listovi (orig.)
Fig. 20. Large, deeply incised and more lobed leaves (orig.).

Sl. 21. A. Boelsni i oštećeni deformisani listovi glavni, sa većim ili manjim gubitkom fotosintetičke površine; B. Pseudozalisci, neoštećeni i fotosintetički potpuno funkcionalni (orig.)

Fig. 21. A. Diseased and damaged deformed main leaves, with greater or less loss of the photosynthetic area; B. Pseudostipules, undamaged and photosynthetically quite functional (orig.)

Sl. 22. Različiti oblici bolesnih, oštećenih i deformisanih listova vrste *Ginkgo biloba* (orig.)

Fig. 22. Different forms of diseased, damaged and deformed leaves of the species *Ginkgo biloba* (orig.)

Sl. 23. 1. Hipotetične vaskularne biljke: listovi tipa Ginkgo (kao i nekih drugih fosilnih grupa); 2.a. *Sphenobaiera* sp., b. *Ginkgodium*; 3.c. *Windswardia crookalli* Florin, d. *Arctobaiera fletii* Florin, e. *Ginkgo adianthoides*; 5. *Rhipidopsis ginkgooides* Schmehl. (obratite pažnju na listice pri dnu liske – moguće da se radi o pseudozaliscima kao kod *Ginkgo biloba*?); 9. *Ginkgoites digitata* var. Ruttioni; 10. A–6 evolucija ginkofitnih listova u juri: A. višerežnjeviti listovi *Ginkgoites minuta*, B. srednjerežnjeviti listovi *Ginkgo tseniata*, C. *Ginkgodium* (sa zavrnutim marginalnim krajevima i sinuzialnim prostorom između njih!), D. *Ginkgo digitata*, E. *Ginkgo lamariensis* (obratite pažnju na ispuštenost vrha kod poslednje!). 4, 6, 7, 8 – listovi iz kruga *Ginkgoales*, i šire). Različiti izvori slika.

Fig. 23. 1. Hypothetic vascular plants: leaves of the Ginkgo type (as from some other fossil groups); 2. a. *Sphenobaiera* sp., b. *Ginkgodium*; 3.c. *Windswardia crookalli* Florin, d. *Arctobaiera fletii* Florin, e. *Ginkgo adianthoides*; 5. *Rhipidopsis ginkgooides* Schmehl. (to pay attention at leaflets at the plane base – it is possible that it deals with pseudostipules as at *Ginkgo biloba*?); 9. *Ginkgoites digitata* var. Ruttioni; 10. A–6 Evolution of the ginkgophytic leaves in the Jurassic period: A. more–lobed leaves of the *Ginkgo minuta*, B. middle–lobed leaves of the *Ginkgo tseniata*, C. *Ginkgodium* (with twisted marginal ends and synusial space among them!), D. *Ginkgo digitata*, E. *Ginkgo lamariensis* (to pay attention at the tip convexity at the last one!). 4, 6, 7, 8 – leaves from the range *Ginkgoales*, and broader). Different origin of figures.

Sl. 24. A. Buket listova izbilih iz donjeg dela stablike: A₁ izduženo ovlano–lanceasti listovi, dva na istoj dršci: A₂ fosilni pandan savremenim ovalno–lanceastim listovima; ovalnost režnjeva odnosi se i na listove pod F1, 2, 3 (3. *Baiera brauniana*, 2. *Ginkgoites sibirica*, i dr.); B.e. *Sphenobaiera paucipartitus*, b. *Schenobaiera* sa karakterističnim dvostrukom usećenim laminom, e,d *Arctobaiera*; A₁ List *Ginkgo biloba* sa dvostrukom urezanošću na dva nivoa (b) (uporedi sa G), e. odvojen jednostruki ovalnolanceasti list (uporedi sa Aa, B, c, d, CH, E.) C. A–H. *Ginkgopsida* listovi; A–D. *Ginkgo* serija; M. E–H. *Baiera* serija; H. ovalno–lanceast list kao kod *Torellia* odnosno kao kod ovalno–lanceastih listova nađenih kod savremenih listova *Ginkgo biloba*; G. *Psymophyllum Grasserii* i dr.; D. Buket različitih listova (tri tipa: normalni – 1, režnjeviti na više nivoa – 3, i lanceasto–ovalni – 2) *Ginkgo biloba*, sa donjem delu stablike; E. A. *Eretmophyllum saighanense*, B. i C. *Eretmophyllum pubescens* (A, A₁ i D orig., ostalo iz različitih izvora)

Fig. 24. Bunch of leaves emerged from the lower part of steam: A₁ elongated oval–lanceolate leaves, two on the same petiole: A₂ fossil pendant to contemporary oval–lanceolate leaves; oval shape of lobes relating to the leaves at F1, 2, 3 (3. *Bairea brauniana*, 2. *Ginkgoites sibirica*, and others); B.e. *Sphenobaiera paucipartitus*, b. *Sphenobaiera* with characteristic double incised lamina, e, d *Arctobaiera*; A₁ leaf of the *Ginkgo biloba* with double incision on two levels (b) (compare with G), e. separated single oval–lanceolate leaf (compare with Aa, B, c, d, CH, E.) C. A–H. *Ginkgopsida* leaves; A–D. *Ginkgo* series; M. E–H. *Baiera* series; H. oval–lanceolate leaf as at *Torellia*, as regard at oval–lanceolate leaves found at contemporary leaves of the *Ginkgo biloba*; G. *Psymophyllum Grasserii* and others; D. Bunch of different leaves (three types: normal – 1, lobed on more levels – 3, and

lanceolate—oval — 2) *Ginkgo biloba*, from the lower part of the stem; E.A. *Eretmophyllum saighanense*, B. and C. *Eretmophyllum* *ubescens* (A, A₁ and D original, the other from different sources)

Sl. 25. A. Različiti listovi *Ginkgo biloba*: A. najčešći oblik na fertilnim granama, B. bez režnjeva, pun oblik, C. dvostruki (!), D. duboko režnjevit, E višerežnjevit, F. dvostruko režnjevit; B. siluete pet oblika listova *Ginkgo biloba* (primedba autora: dato nepotpuno i haotično); C. A. *Ginkgoites adiantoides*, B. G. *pluripartitus*, C. G. *digitata*, E. G. *sibirica*, F. G. *digitata*, G. G. *multinervis*, H. G. *digitata*, I. G. *digitata*, J. G. *digitata*, K. G. *digitata*, L. G. *moltensis*, M. G. *digitata*; D. Savremeni listovi *Ginkgo biloba*: donji red listova sa mlade stabiljike, visoke 1 m, srednji red sa jednog dugorasta i gornji red listova sa jednog kratkorasta; E. A. i B. dva oblika ginkoidnih listova, savremen (A) i fosilni (B) (iz raznih izvora)

Fig. 25. Different leaves of the *Ginkgo biloba*: A. the most frequent form on fertile branches, B. without lobes, full shape C. double (!), D. deeply lobed, E. multilobed, F. double lobed; B. silhouettes of five forms of the *Ginkgo biloba* leaves (author's note: presented uncompletely and chaotic); C. A. *Ginkgoites adiantoides*, B.G. *pluripartitus*, C. G. *digitata*, E. G. *sibirica*, F. G. *digitata*, G. G. *multinervis*, H. G. *digitata*, I. G. *digitata*, J. G. *digitata*, K. G. *digitata*, L. G. *moltensis*, M. G. *digitata*; Contemporary leaves of the *Ginkgo biloba*: lower line leaves from a young plant, 1 m high, middle line from a long—shoot and upper line leaves from a short—shoot; E. A. and B. two forms of the ginkgoid leaves, contemporary one (A) and fossil one (B) (from different sources)

Sl. 26 A. (1, 2, 3, 4), listovi različitih fosilnih vrsta iz kruga *Ginkgoales*, (i šire); B. Različiti oblici pseudozalistaka savremenog *Ginkgo biloba* (1, 2, 3, 4, 5); C. 1. i 2. savremeni listovi *Ginkgo biloba* (lepezast i klinast tip), sa ispunčenim gornjim delom, umesto useka i režnjeva; 3. list, takođe sa ispunčenim gornjim delom, fosilne vrste *Ginkgo lamariensis*; D. listovi fosilnih vrsta *Baiera* i *Eretmophyllum*, ovalno—lanceasti; E.3. Ovalno—lancetast list savremene vrste *Ginkgo biloba* (orig.)

Fig. 26. A. (1, 2, 3, 4) leaves of different fossil species from the range *Ginkgoales*, (and broader); B. Different forms of pseudostipules of the contemporary *Ginkgo biloba* (1, 2, 3, 4, 5); C. 1. and 2. contemporary leaves of *Ginkgo biloba* (fan-shaped and cuneate type), with convex upper part, instead of lobes and incisions; 3. leaf, also with convex upper part, of the fossil species *Ginkgo lamariensis*; D. leaves of the fossil species *Baiera* and *Eretmophyllum*, oval—lanceolate; E.3. Oval—lanceolate leaf of the contemporary species *Ginkgo biloba* (orig.)

S u m m a r y

Milorad M. Janković

**VARIABILITY, MORPHOLOGY AND ONTOGENETIC DEVELOPMENT OF
LEAVES OF THE RELICT SPECIES GINKGO BILOBA L.
(with leaves iconography)**Institute for Botany and Botanical Garden,
Faculty of Biology - Faculty of Science, Belgrade, Yugoslavia

During the several years lasting researches it was ascertained that the form, variability and development of leaves of the species *Ginkgo biloba*, being very varying, are depending from the plant age: (1) seedling, (2) young sterile plant, and (3) adult fertile plant, as well from the position (after the height) on stem and on the very branch. In phylogenetic sense the leaves on seedlings (square leaves) are older, afterward the leaves on lower parts of young plants, and phylogenetically the oldest leaves are on higher (upper) parts of adult fertile plants. The age of the Ginkgo leaves, first of all, reflects in lobes number, as well in the depth of leaf incision, first of all the middle incision. The adult fertile plants (i.e. flower-bearing and fruit-bearing) have very little lobed and very little incised leaves (leaves are without incisions and lobes frequently), even convex in the middle, on upper margin, on the place where, otherwise, the incision occurs. On young plants leaves may have up to 10 lobes, but on lower parts of young plants the lobes are almost separated because the mid incision in reaching up to the very leaf base. We can differ four basic leaf types: (1) square leaf on seedlings, (2) fan-shaped leaf on sterile and fertile trees (without regard to sterility or fertility, only on sterile, i.e. young trees, leaves are in average markedly larger and more lobed ones), (3) cuneate leaf, on sterile and fertile long-shoots, and (4) pseudostipules, by the rule three pseudostipules around the leaf stalk base on "normal" leaves on long-shoots of sterile young plants predominantly. The square leaves on seedlings and pseudostipules, of leaves are the most interesting, by many reasons, and by now, probably, not registered in the literature. The oval-lanceolate leaves which occur very rarely, are of the particular interest.