



Muscinae (Ernst Haeckel, 1904, *Kunstformen der Natur*)

## MAHOVINE - NADRAZDEO BRYOPHYTA

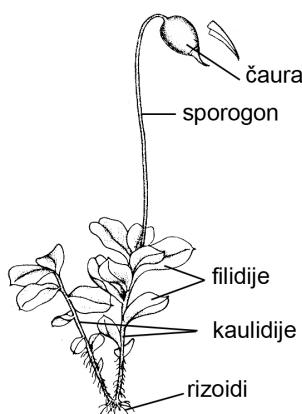
**Osnovna literatura:** Грушвицкий, Жилин (1978), Mishler, Churchill (1984), Newton et al. (2000), Shaw, Renzaglia (2004), Nishiyama et al. (2004), Forrest et al. (2006), Glime, (2006), Renzaglia et al. (2007), Duff et al. (2007), Troitsky et al. (2007), Goffinet, Shaw (2008)

Nadrazdeo *Bryophyta* obuhvata tri razdela embriofita (*Anthocerotophyta*, *Marchantiophyta* i *Bryophyta*) koje su se izdvojile kao zasebne grane filogenetskog drveta. Iako verovatno nemaju monofletsko poreklo, odlikuju se značajnim zajedničkim osobinama: u toku životnog ciklusa dominira gametofit na kojem se razvija matrotrofični<sup>1</sup> monosporangijatan sporofit.

Kao i ostale embriofite, mahovine imaju parenhimičnu građu i zatvoren reproduktivni sistem, višećelijske polne organe (anteridije i arhegonije), zigot koji

---

<sup>1</sup> **Matrotrofija** - način ishrane embriona pri kojem materinski organizam obezbeđuje hranljive materije.



**Slika x. *Mnium undulatum* -**  
opšta grada tela mahovina  
(iz Петров, 1975)

ostaje unutar arhegonije u toku razvića, višećelijski emnion koji se razvija u sporofit, višećelijske sporangije, trodimenzionalni meristem kojim ostvaruju rast i heteromorfnu i heterofaznu smenu generacija.

Za razliku od drugih viših biljaka, nemaju vaskularna (provodna) tkiva, pa se često nazivaju i **nevaskularne biljke**. Vegetativno telo ovih biljaka je haploidni gametofit. Nasuprot složeno građenim polnim organima, mahovine nemaju prave vegetativne organe, već se kod nekih javljaju strukture koje nalikuju stablima i listovima i koje se nazivaju **filidije** i **kaulidije**.

U toku razvića mahovina, iz oplodene jajne ćelije (zigota) nastaje embrion koji prorasta u **sporangon** (sporangija mahovina) građen od jedne **čaure** (otud naziv monosporangijatne biljke) na dužoj ili kraćoj dršci koja se naziva **seta**. Na jednoj biljci se uglavnom razvija jedan sporogon, ali se kod nekih vrsta javlja i više. U čauri se nalazi diploidno **sporogeno tkivo**, čijom mejotičkom deobom nastaju haploidne **spore**. Klijanjem spora nastaje končasta, višećelijska tvorevina karakteristična za mahovine, koja se naziva **protonema**. Daljim razvojem protoneme nastaje vegetativno telo mahovine - gametofit.

Specifičnosti u gradi, fiziologiji i ekologiji mahovina uslovile su izdvajanje posebne naučne discipline u okviru botanike koja se naziva **briologija**.

## Polnost mahovina

Polnost (seksualnost) mahovina je drugačija u odnosu na ostale više biljke. Pre svega, vegetativno telo ovih biljaka je gametofit i izgrađeno je od haploidnih ćelija, dok je jedina diploidna struktura sporangija, koja se razvija u vreme proizvodnje spora za bespolno razmnožavanje. Među mahovinama postoje dve osnovne kategorije u odnosu na polnost:

- dioične mahovine** - produkuju samo anteridije ili arhegonije na odvojenim jedinkama,
- monoične mahovine** - produkuju i anteridije i arhegonije na istoj biljci.

Neke mahovine se ponašaju i kao dioične i kao monoične. Termini koji označavaju polnost kod mahovina ne mogu se izjednačiti sa terminima monoecičan i diecičan, koji ukazuju da li se na sporofitu razvija jedan ili oba tipa gametofita. Ti termini se odnose samo na semenice.

## Ekologija i fitogeografija mahovina

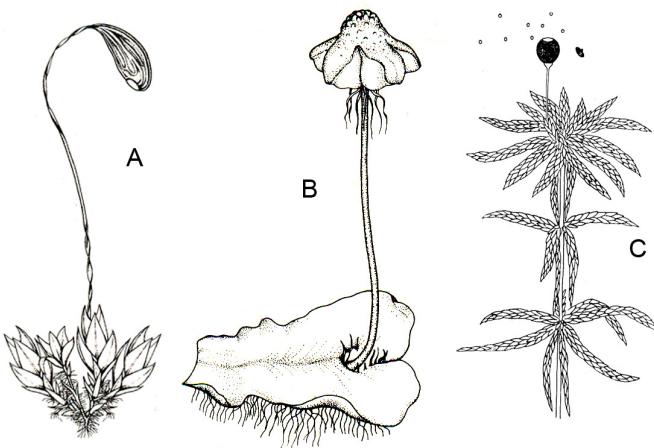
Mahovine naseljavaju različita staništa na svim kontinentima. Nisu zabeležene samo u slanim pustinjama bogatim hloridima i sulfatima, na staništima sa pokretljivom podlogom i u morskoj vodi. One zahtevaju povećanu količinu vlažnosti vazduha i zemljišta i spadaju u pojkilohidrične<sup>2</sup> organizme. Naseljavaju različite podlove (zemljište, stene, zidovi), a neke su i epifite na drugim biljkama. Često su pioniri vegetacije, ali u konkurenciji sa drugim višim biljkama se povlače na mikrostaništa i uglavnom ne predstavljaju dominantnu grupu biljaka. Ipak, neke vrste grade bogate biljne zajednice, kao što su različite vrste roda *Sphagnum*, koje grade tresavsku vegetaciju. Najveći značaj u izgradnji biljnog pokrivača imaju u tundrama na krajnjem severu Holarktika.

Mahovine su uglavnom kosmopoliti ili vrste širokog rasprostranjenja, dok su endemiti veoma retki. Areali se odlikuju kontinentalnim disjunkcijama, što je jedan od pokazatelja da se brioflorogeneza odigrala još u vreme paleozoika, kada su kontinenti bili spojeni. Endemiti su svojstveni ostrvskim i tropskim florama.

Iako se razlikuju velikom raznovrsnošću morfoloških formi, kod mahovina se u osnovi razlikuju tri životne forme: **cespitozna** ili busenasta (ukorenjavaju se samo u donjem delu uspravnih kaulidija), **reptantna** ili puzeća (ukorenjavaju se na više mesta duž kaulidije) i **sfragmoidna** (ne ukorenjavaju se, stalno rastu u visinu, pri čemu donji deo odumire) (sl. x).

---

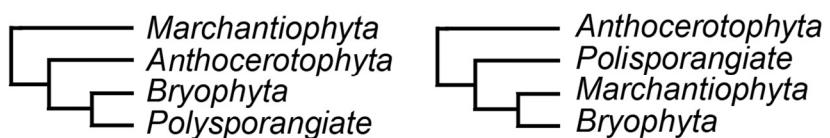
<sup>2</sup> **Pojkilohidrične biljke** - se odlikuju promenljivom vlažnošću biljnog tela. Sa smanjenjem vlažnosti u vazduhu ove biljke smanjuju metaboličku aktivnost i prelaze u stanje mirovanja ili **anabioze** (**anhidrobioze**). Ove biljke mogu da podnesu kompletno isušivanje (dehidrataciju) i smrzavanje. Sa povećanjem vlažnosti, one se fiziološki obnavljaju, a ta pojava je poznata pod nazivom **reviviscencija**.



**Slika x.** Životne forme mahovina: A-cespitozna (*Funaria hygrometrica*), B-reptantna (*Reboulia hemisphaerica*), C-sfagnoidna (*Sphagnum sp.*) (iz Petrov, 1975)

### Filogenetski odnosi i klasifikacija

Prema rezultatima savremenih studija o filogeniji kopnenih biljaka zasnovanih na molekularnim markerima, razlikuju se dva moguća filogenetska drveta koja prikazuju filogenetske odnose unutar viših biljaka. U oba slučaja, mahovine se prikazuju kao parafiletska grupa. U prvom slučaju, *Marchantiophyta* su se prve odvojile kao samostalna grupa, zatim *Anthocerotophyta*, dok je razdeo *Bryophyta* veoma blizak sa polisporangiatnim višim biljkama. U drugom slučaju, *Anthocerotophyta* su se prve odvojile, zatim polisporangiatne više biljke, a *Marchantiophyta* i *Bryophyta* formiraju zajedničku granu u okviru filogenetskog drveta. Postoje i teorije koje ukazuju da sve mahovine imaju monofiletsko poreklo, a da se evolucija polisporangijatnih biljaka odvijala nezavisnim filogenetskim putem.



**Slika x.** Filogenetski odnosi unutar nadrazdela *Bryophyta*  
([http://en.wikipedia.org/wiki/File:Bryo\\_cladogram.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Bryo_cladogram.jpg))

## RAZDEO ANTHOCEROTOPHYTA

**VELIČINA I SISTEMATIKA:** razdeo sadrži oko 150 taksona iz 14 rodova razvrstanih u 5 redova i dva razreda. Naziv razdela potiče od grčkih reči *antos* (άνθος) - cvet, i *keras* (κέρας) - rog, zbog rogočkih sporogona koji izbijaju iz talusa.

**RASPROSTRANJENJE I EKOLOGIJA.** Ove biljke su rasprostranjene po čitavom svetu, a posebno u oblastima umerenog klimata. Neke vrste su rasprostranjene samo u tropima. Uglavnom naselja-vaju zaseljena, vlažna staništa. Na Balkanskom poluostrvu su poznate 4 vrste iz 3 roda, od kojih je jedna vrsta rasprostranjena i u Srbiji.

**MORFOLOGIJA I ANATOMIJA.** Ove mahovine imaju pljosnato vegetativno telo – talus, bez jasno diferenciranih tkiva i sa prostim ili razgranatim, glatkim, jednoćelijskim rizoidima. Talus je građen od nekoliko slojeva tankozidnih ćelija, prema sredini je zadebljao, a kod nekih vrsta se uočava i centralno rebro. Za neke vrste je karakteristična pojava izraštaja na ventralnoj strani talusa, koji su na vrhovima krtolasto zadebljali, a kod nekih se javljaju mehurasto-drvoidne endomikorize<sup>3</sup>.

Na ventralnoj površini talusa, posebno u apikalnom regionu, postoje otvori nalik stomama izgrađeni od dve ćelije koje nemaju sposobnost otvaranja i zatvaranja. Ispod ovih ćelija se nalazi intercelular ispunjen sluzavim materijama, koje štite tečku rasta od isušivanja, ali istovremeno predstavljaju i medijum za naseljavanje modrozelenih algi iz roda *Nostoc*, koje stupaju u poseban vid endosimbioze sa mahovinama. Na dorzalnoj strani talusa, ali i na sporogonu postoje prave **stome** sa dve ćelije zatvaračice.

Jedna od karakteristika koje odvajaju *Anthocerotophyta* od

Klasifikacija razdela  
*Anthocerotophyta*  
(Duff et al., 2007)

*Leiosporocerotopsida*  
*Leiosporocerotales*  
*Anthocerotopsida*  
*Anthocerotales*  
*Notophyladales*  
*Phymatocerales*  
*Dendrocerotales*



Slika x. *Anthoceros agrestis*

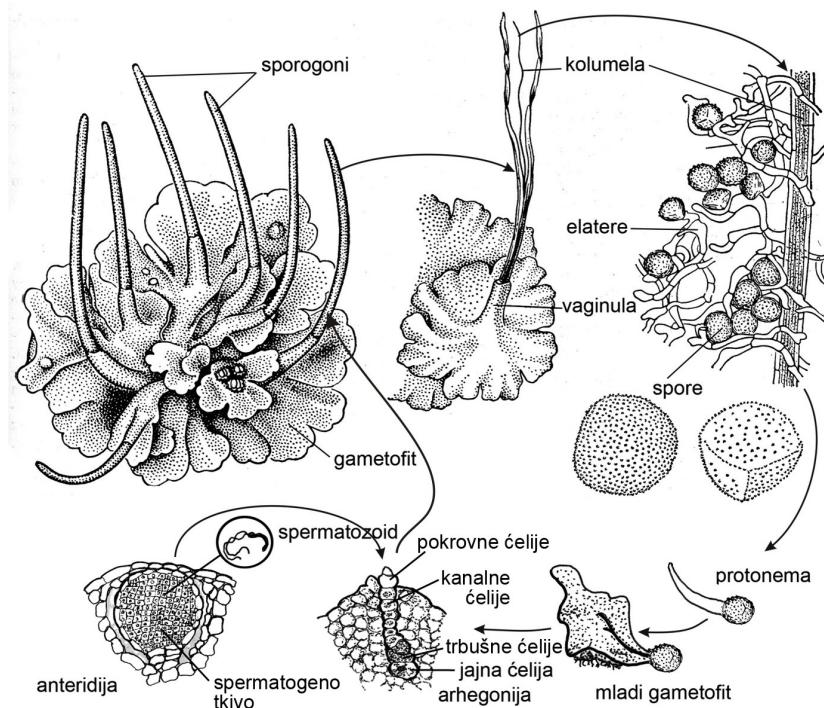
<http://en.wikipedia.org/wiki/>

File:*Anthoceros\_agrestis\_060910d.jpg*

<sup>3</sup> **Endomikoriza** - simbioza biljaka i gljiva, u kojoj gljive žive u tkivu biljaka.

ostalih viših biljaka je prisustvo pojedinačnih i krupnih **hloroplasta sa pirenoidima** u ćelijama. Ova osobina predstavlja pleziomorfan<sup>4</sup> karakter i odlikuje većinu predstavnika razdela. Kod nekih rodova pirenoidi su redukovani, hloroplasti manji, pa se javljaju u većem broju po ćeliji (*Megaceros*, *Phaeomegaceros*). Za razliku od drugih biljaka, kod *Anthocerotophyta* hloroplasti se javljaju i u epidermalnim ćelijama.

**GAMETANGIJE** su rasporedene duž srednje linije dorzalne strane. **Anteridijske** se razvijaju endogeno od subepidermalnih ćelija (kod svih drugih embriofita anteridijske se razvijaju od epidermalnih ćelija) u anteridijalnim komorama, koje su odozgo zatvorene sa dva sloja epidermalnih ćelija. Broj anteridijskih komora pokazuje tendenciju smanjivanja tokom evolucije od 30-80 po komori (*Leiosporoceros*), preko 15-60 kod *Anthoceros*, 2-6 kod većine rodova, pa sve do jedne anteridijske komore kod roda *Megaceros*. Omotač anteridijske komore je građen od ćelija raspoređenih u nizove kod vrsta sa velikim brojem anteridijskih komora, odnosno nepravilno raspoređenih ćelija kod vrsta sa manje od 6 anteridijskih komora.



Slika x. Razvojni ciklus *Anthocerotophyta* (kombinovano orig. i iz Грушвицкий, Жилин, 1978)

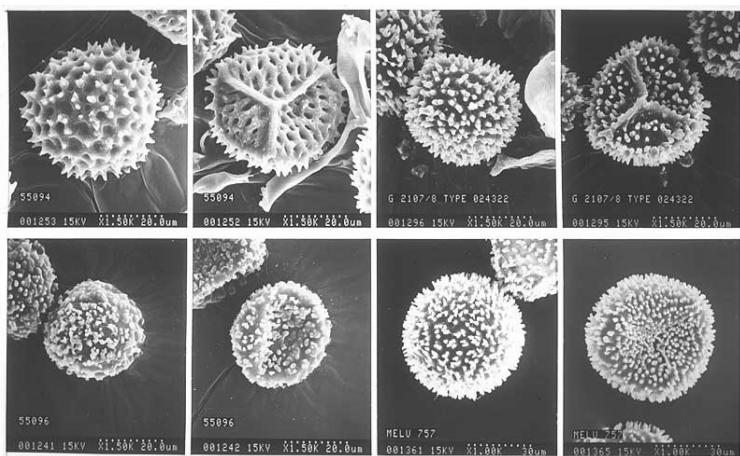
<sup>4</sup> Pleziomorfan karakter - osobina koja se javlja kod predačkih vrsta.

U vreme sazrevanja hloroplasti anteridijalnih ćelija se transformišu u hromoplaste i anteridije dobijaju narandžastu boju, a ćelije koje zatvaraju anteridijalnu komoru se rasprskavaju, pri čemu se oslobođaju spermatozoidi.

U anteridijama se razvija na hiljade sičišnih bicilijsatih **spermatozoida**. Spermatozoidi imaju bićeve koji su dva puta omotani oko ćelije. Jedro je postavljeno centralno, a plastidi sadrže pojedinačna krupna skrobna zrna.

**Arhegonije** se razvijaju egzogeno od epidermalnih ćelija, ali urastaju u tkivo talusa. U donjem, proširenom delu nalazi se jajna ćelija obavijena trbušnim ćelijama, a gornji, suženi deo (vrat arhegonije) je izgrađen od 6 kanalnih ćelija obloženih sluzavim materijama i 2 pokrovne ćelije na vrhu. U vreme sazrevanja jajne ćelije, kanalne ćelije dezintegrišu, pri čemu nastaje kanal kroz koji prolaze spermatozoidi. Trbušne ćelije arhegonije se dezintegrišu nakon oplodnje jajne ćelije. Iz oplođene jajne ćelije (**zigota**) razvija se embrion, a kasnije **sporofit**.

**SPOROFIT** se razvija od oplođene jajne ćelije u tkivu talusa, za koje je pričvršćen **stopalom**. Sporofit najpre raste endogeno, a zatim probija opnu, koja se u njegovoj osnovi zadržava u obliku vaginule, i izrasta u izdužen, rogoliki sporogon sa centralnim stubom, **kolumelom**, koji ima mehaničku funkciju. Rast sporogona odvija se zahvaljujući prisustvu meristemskog tkiva u njegovoj osnovi. Seta ne postoji, a kapsula nije jasno diferencirana. Sporofit *Anthocerotophyta* može da opstane odvojen od gametofita, što ove biljke približava vaskularnim biljkama. Sporogon puca duž dve linije. **Spore** su u tetradiama, a rasejavaju se pomoću višećelijskih **elatera**. Ornamentacija (sl. x) i boja spora predstavljaju taksonomski karakter *Anthocerotophyta*.



Slika x. Spore *Anthocerotophyta* (<http://www.anbg.gov.au/bryophyte/photos-captions/hornworts-113.html>)

## RAZDEO MARCHANTIOPHYTA

**VELIČINA I SISTEMATIKA:** razdeo sadrži oko 5000 vrsta iz 391 roda, razvrstanih u 11 redova i tri razreda. Razdeo je dobio naziv po vrsti *Marchantia polymorpha* (sl. x). Kod nas su poznate pod nazivom jetrenjače.

**RASPROSTRANJENJE I EKOLOGIJA.** Ove biljke su rasprostranjene po čitavom svetu, uključujući i Antarktik, ali se po diverzitetu vrsta posebno odlikuju planinski predeli severne hemisfere. Naseljavaju zasenjena, vlažna staništa, uglavnom planinske šume i obale potoka. Neke vrste žive kao epifite. Spadaju u pojtkohidrične biljke. Na području Srbije poznate su 74 vrste iz 37 rodova i 25 familija. Diverzitetom jetrenjača ističe se Vlasinska visoravan sa 30 vrsta iz 23 roda. Najveći broj vrsta gradi vegetaciju krajpotočnih tresava, a najčešće su *Marchantia polymorpha*, *Coniocephalum conicum*, *Pellia epiphylla* i *Plagiochila asplenoides*.

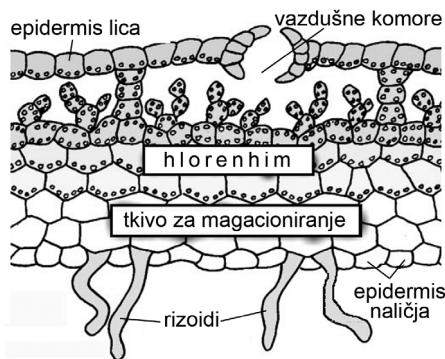
**MORPHOLOGICAL I ANATOMIJA.** Ovaj razdeo obuhvata raznovrsne zeljaste biljke čije vegetativno telo (gametofit) je, slično prethodnom razdelu, u obliku talusa. Gametofit je pljosnat čak i kod oblika koji imaju proste listiće. Slične su kao *Anthocerotophyta* i prave mahovine, jer imaju heteromorfan životni ciklus sa relativno kratkotraјnim sporofitom, koji živi matrotrofnno na višegodišnjem gametofitu. Za razliku od njih, jetrenjače na zrelom sporofitu nemaju stome i kutikulu, a u kapsuli nema kolumele. U odnosu na *Anthocerotophyta*, gametofit jetrenjača ima diferencirana tkiva (sl. x), prisutna je seta koja nosi kapsulu sa sporama, a anteridije se razvijaju od epidermalnih ćelija.

Klasifikacija razdela
<i>Marchantiophyta</i>
(Goffinet, Shaw, 2008)
<i>Haplomitriopsida</i>
<i>Treubiales</i>
<i>Haplomitriales</i>
<i>Marchantiopsida</i>
<i>Blasiales</i>
<i>Sphaerocarpales</i>
<i>Marchantiales</i>
<i>Jungermanniopsida</i>
<i>Pelliales</i>
<i>Fossombrionales</i>
<i>Metzgeriales</i>
<i>Pleuroziales</i>
<i>Porellales</i>
<i>Jungermanniales</i>



**Slika x. *Marchantia polymorpha***  
Talus sa muškim (m) i ženskim granama (ž)

U pogledu morfološke građe gametofita razlikuju se tri grupe jetrenjača:



**Slika x.** Shematski prikaz poprečnog preseka talusa jetrenjača

maršanciodne, frondozne i foliozne.

**Maršanciodne** jetrenjače imaju kompleksan taloidni gametofit dorzoventralne grade, na čijem poprečnom preseku se u okviru epidermisa uočavaju **pore** i **vazdušne komore**, a sa dorzalne strane **tkivo za magacioniranje**. Ispod epidermisa se nalazi **hlorenhim**. Kod nekih vrsta se u okviru tkiva gametofita uočava niz ćelija koje provode vodu (**hidroide**), oko kojih su raspoređene ćelije koje provode organske materije (**leptoide**). Ovakav oblik grade se javlja kod većine predstavnika klase *Marchantiopsida*.

**Frondozne** ili **anakrogine** jetrenjače imaju prost taloidni gametofit na kojem se uočava zadebljalo srednje rebro. Predstavljaju parafiletsku grupu koja obuhvata redove *Haplomitriales* i *Treibiales* iz klase *Haplomitriopsida*, *Sphaerocarpales* iz klase *Marchantiopsida*, i *Pelliaceae*, *Fossombrionales*, *Metzgeriales* i *Pleuroziales* iz klase *Jungermanniopsida*.

**Foliozne** ili **akrogine** jetrenjače imaju telo sa prostim listićima raspoređenim na stablolikom delu **kaulidiji** u dva, a ponekad i u tri reda. U ovu grupu spadaju jetrenjače iz redova *Porellales* i *Jungermanniales* iz klase *Jungermanniopsida* i neki predstavnici klase *Haplomitriopsida*.

**Lističi (filidije)** folioznih jetrenjača mogu da budu međusobno isti (**izofilija**), raspoređeni u tri reda. Ovakav raspored listića javlja se kod oblika sa uspravnim i radialno simetričnim telom (*Hapomitrium* iz *Haplomitriopsida* i *Herbertus* i *Lepicolea* iz klase *Jungermanniopsida*) i smatra se izvedenom osobinom. Većina folioznih jetrenjača ima bilateralnu simetriju sa listićima međusobno različitim (**anizofilija**) i rasporedenim u dva reda. Lističi su jednoslojni, ponekad u osnovi višeslojni, a veoma retko potpuno višeslojni. Na površini listića se mogu uočiti mali bradavičasti izraštaji - **papile**. Po obodu su ravni ili nazubljeni, a mogu da budu celi ili dvorežnjeviti, retko i sa većim brojem uskih režnjeva. Režnjevi kod nekih



**Slika x.** Lističi vrste *Plagiochilla asplenoides*

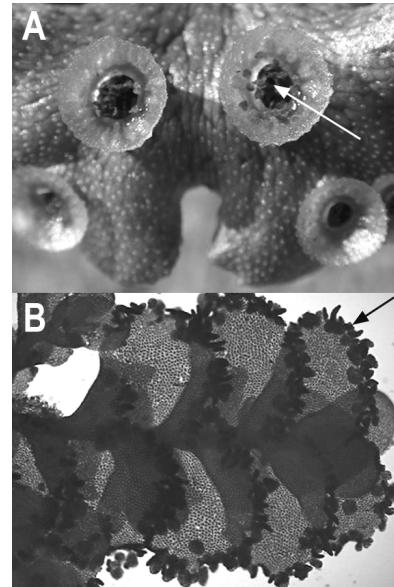
vrsta formiraju **vodene kesice**, koje služe za nakupljanje vode. Osnovna funkcija listića je obavljanje fotosinteze, mada neki listići imaju pokrovnu funkciju, odnosno štite gametangiofore od isušivanja, pa se često nazivaju **listići perijanta**. Kod nekih akroginih jetrenjača na ventralnoj strani gametofita uočavaju se i jednoslojni izraštaji u obliku lamela - **amfigastije**, koje mogu da budu istog oblika kao listići, ali znatno manje veličine, ili potpuno različite od listića.

Foliozne i frondozne jetrenjače su tradicionalno svrstavane u grupu **jungermanoidnih** jetrenjača, pa čak i u istu klasu *Jungermanniopsida*.

Bez obzira kom morfološkom tipu pripadaju, jetrenjače imaju modularnu<sup>5</sup> građu, pri čemu svaki modul nastaje od jedne apikalne (meristemske) ćelije, koja se nalazi na mestu gde se telo dihotomo grana (**tačka rasta**) kod maršancoidnih i frondoznih oblika, odnosno na vrhovima grana kod folioznih oblika, kod kojih je zastupljeno sinpodijalno i monopodijalno grananje.

Osobina koja jasno odvaja sve jetrenjače od ostalih viših biljaka je prisustvo **uljanih telašaca** u ćelijama, struktura obavi-jenih membranom, koje nastaju dilatacijom endoplazmičnog retikuluma u ranim stadijumima razvoja ćelije. Ona sadrže niz terpenoida i drugih aromatičnih jedinjenja. Kod *Jungermanniopsida* i roda *Haplomitrium* uljana telašca se javljaju u svim ćelijama gametofita i sporofita, dok se kod većine *Marchantiopsida* i roda *Treubia* javljaju samo u razbacanim idioblastima (**uljane ćelije**) gametofita. Broj i veličina ovih telašaca je taksonomski karakter.

Na dorzalnoj strani i na obodu gametofita kod taloidnih oblika, odnosno na obodu listića kod folioznih oblika, uočavaju se **geme** (sl. xx), tvorevine različitog oblika koje služe za vegetativno razmnožavanje. Kod *Marchantia polymorpha* gema se nalaze u posebnim peharastim izraštajima na gametofitu koji su po obodu neznatno nazubljeni. Gema nastaju od pojedinih površinskih ćelija.



Slika x. Geme kod vrsta *Marchantia polymorpha* (A) i *Jungermania* sp. (B)

<sup>5</sup> **Moduli** - osnovne jedinice grade biljaka koje se ponavljaju više puta u okviru jedne jedinke (npr. grane, listovi, izdanci u busenovima) Biljke imaju **modularnu strukturu (građu)** ako se sastoje iz dva ili više modula.

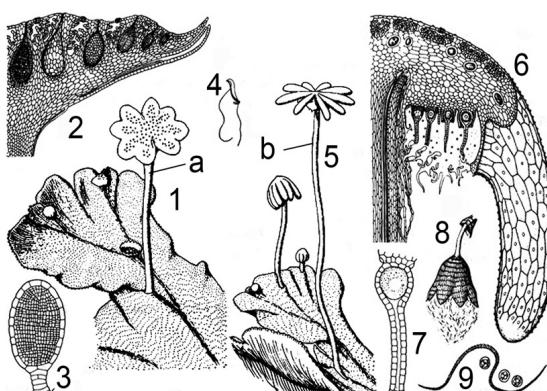
Telo jetrenjača poleže po podlozi, a za nju je pričvršćeno jednoćelijskim, tankozidnim i hijalinskim **rizoidima**, koji se nalaze na dorzalnoj strani gametofita taloidnih jetrenjača, odnosno na kaulidijama kod folioznih oblika.

**ORGANI POLNOG RAZMNOŽAVANJA.** Polni organi (gametangije) kod svih jetrenjača nastaju od epidermalnih ćelija, ali se njihov položaj razlikuje kod morfološki različitih tipova jetrenjača.

Većina **folioznih jetrenjača** su diočne biljke, mada ima i monoičnih predstavnika. Arhegonije i anteridije se razvijaju od površinskih ćelija blizu vrha kaulidije ili grane, zaštićene su listićima koji se nazivaju brakteje i brakteole. Ovi listići su uglavnom drugačiji od ostalih listića na kaulidiji i grade takozvani **pseudoperijant**. Anteridije su obično mnogobrojne, retko pojedinačne, okruglog ili elipsoidnog oblika, sa kratkom drškom. **Arhegonije** nastaju od apikalne ćelije (**akrogine** jetrenjače), tako da se na mestu njenog stvaranja prekida rast modula na kojem se nalazi.

Kod jetrenjača sa prostim taloidnim gametofitom (**frondozne jetrenjače**) **anteridije** se razvijaju u malim komorama utusnutim u gametofit, koje sa spoljašnjom sredinom komuniciraju pomoću otvora ili kanala. Većina frondoznih mahovina su **anakrogine**. **Arhegonije** kod njih nastaju od ćelija koje su neposredno ispod apikalne, tako da modul na kojem se razvijaju ne prestaje sa rastom. Vrste koje pripadaju ovoj grupi veoma često pokazuju seksualni dimorfizam, pri čemu su muške biljke sitnije od ženskih.

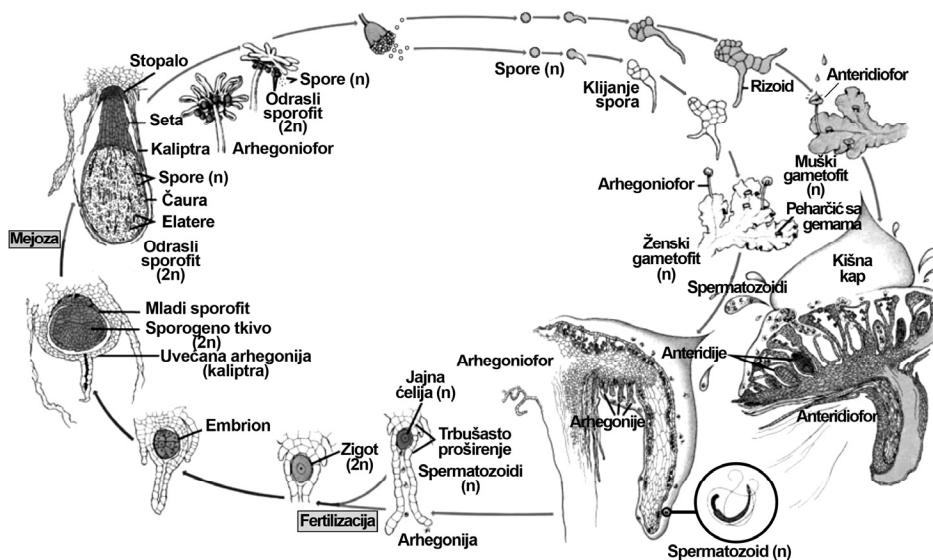
Polni organi **maršanciodnih jetrenjača** nalaze se na izmenjenim granama gametofita, koje se nazivaju **gametangiofori**. Na vrhu "muške grane", anteridiofora, nalazi se disk sa 8 režnjeva, koji nosi **anteridije** smeštene u ovalnim udubljenjima sa gornje strane diska. Anteridije komuniciraju sa spoljašnjom sredinom preko uzanih otvora. U unutrašnjosti anteridija



**Slika xx. *Marchantia polymorpha***  
1-režanj sa anteridioforom (a), 2-disk  
anteridiofora sa anteridijama, 3-anteridija, 4-  
spermatozoid, 5-režanj sa arhegoniosforom  
(b), 6-režanj zvezdolikog dela arhegoniosfora  
sa arhegonijama, 7-arhegonija, 8-zreli  
sporofit, 9-protonema (izmenjeno po  
Mägdefrau, Ehrendorfer, 1984)

formira se spermatogeno tkivo, od čijih ćelija nastaju bicilijatni **spermatozoidi**. Zid zrele anteridije osluzavi, nabubri i puca, a spermatozoidi se oslobadaju u spoljašnju sredinu kroz otvore na udubljenima.

Vršni deo “ženskih grana”, arhegoniofora, je nalik zvezdi sa 9 režnjeva. Između režnjeva, sa donje strane, nalaze se radikalno poredane **arhegonije**. Arhegonije su obavijene nežnim omotačem sa resama, koji se naziva **perihecijum**. Imaju flašolik oblik, pri čemu se razlikuje suženi, vratni deo, i prošireni, trbušni deo. Zid arhegonije je izgrađen od jednog sloja ćelija. U vratnom delu arhegonije u sredini se nalazi jedan niz ćelija, koje se nazivaju kanalne ćelije. **Jajna ćelija** nastaje u proširenom delu arhegonije.



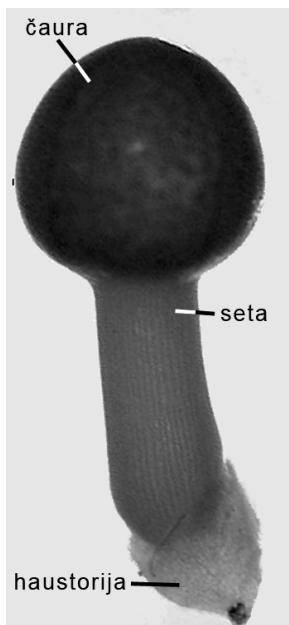
Slika xx. Ciklus razvića vrste *Marchantia polymorpha* (Raven et al., 2005)

**OPLOĐIVANJE I RAZVIĆE.** Oplođivanje se vrši u prisustvu slobodne vode. Spermatozoidi dospevaju do vratnog dela arhegonije, kanalne ćelije osluzave i omogućavaju spermatozoidima prolazak do jajne ćelije. Iz oplođene jajne ćelije, koja predstavlja početak diploidne jedrove faze, razvija se najpre embrion, a njegovim prorastanjem sporofit. U toku razvića, **embrion** je na različite načine zaštićen. Kod nekih vrsta trbušni deo arhegonije razrasta, okružuje embrion i gradi pravu kaliptru ili epigonium, kod nekih embrion urasta u ženski gametofit gradeći udubljenje koje se naziva celokaulija ili periginijum, dok kod nekih postoji kombinacija ova dva tipa zaštite embriona.

**SPOROFIT** jetrenjača je **sporogon** izgrađen od diploidnih ćelija, a sastoji se iz čaure i kratke sete. Za gametofit, od koga je fiziološki zavistan, pričvršćen je **haustorijom** (stopalom). Sporofit vrsta familije *Ricciaceae* ne poseduje stopalo i setu. Ćelije **sete** kod većine vrsta su hijalinske i ne sadrže hloroplaste (kod nekih vrsta se javljaju samo u početku rasta sporogona). U **čauri** se nalazi sporogeno tkivo, nema kolumele, a zid čaure je izgrađen od dva ili više slojeva ćelija. Mejotičkom deobom ćelija sporogenog tkiva nastaju haploidne spore. Spore se razlikuju po veličini i ornamentaciji kod različitih vrsta. Nakon orvaranja čaure, spore se rasejavaju uglavnom uz pomoć jednoćelijskih **elatera**, koje nisu prisutne samo kod familije *Ricciaceae*.

**ŽIVOTNI CIKLUS.** U toku životnog ciklusa (sl. xx) jetrenjača smenjuju se haploidna i diploidna jedrova faza. Klijanjem haploidnih spora razvija se **protonema**. Klijanje može biti egzosporno (nakon oslobođanja spora iz čaure) i endosporno (započinje u čauri neposredno pre njenog pucanja). Od protoneme se razvija odrasli gametofit, a na njemu polni organi, anteridije i/ili arhegonije. U anteridijama nastaju spermatozoidi, a u arhegonijama jajna ćelija. Nakon oplodivanja jajne ćelije, mitotičkom deobom nastaje embrion, a od njega sporogon.

**KLASIFIKACIJA.** Primenom molekularnih metoda u razjašnjavanju evolucione istorije jetrenjača u velikoj meri je izmenjena osnovna koncepcija njihove klasifikacije. Pre svega, izdvojena je zasebna klasa *Haplomyriopsida* u okviru razdela *Marchantiophyta*. Predstavnici ove klase su ranije svrstavani u klasu *Jungermanniopsida*. Novi koncept u klasifikaciji jetrenjača ima i morfološku opravdanost. Naime, u klasu *Haplomyriopsida* spadaju uglavnom anakrogine jetrenjače, njihove anteridije se razvijaju od jedne inicijalne ćelije, a sporofit je zatvoren u kaliptru ili celokauliju. U klasu *Jungermanniopsida* spadaju uglavnom akrogine jetrenjače, njihove anteridije se razvijaju od dve inicijalne ćelije, a sporofit je na izraženoj seti. Klasa *Marchantiopsida* obuhvata jetrenjače sa kompleksno građenim gametofitom, kod kojeg su jasno diferencirana asimilaciona i tkiva za magacioniranje.



Slika xx. Sporogon kod  
*Pellia epiphylla*

## RAZDEO **BRYOPHYTA**

Razdeo *Bryophyta* drugi je po brojnosti među višim biljkama. Obuhvata oko 13000 vrsta raspoređenih u 8 klasa. Kao i *Anthocerophyta* i *Marchantiophyta*, pripada nevaskularnim višim biljkama sa dominantnim autotrofnim, uglavnom olistalim gametofitom i matrotrofnim sporofitom. Mahovine imaju modularnu građu, pri čemu svaki modul nastaje od jedne, uglavnom tetraedarne apikalne ćelije. Makroskopski na vegetativnom telu mahovina razlikuju se rizoidi, kaulidije (stabla) sa granama i filidije (listići). Sporofit je građen od jedne sporangije, odnosno čaure, koja se uglavnom nalazi na tankoj seti (izuzev kod *Sphagnopsida*), kojom je pričvršćena za gametofit. U odnosu na položaj sporofita, mahovine mogu biti **akrokarpne**, kod kojih je sporofit na vrhu stabla ili bočne grane, i **pleurokarpne**, kod kojih je sporofit postavljen bočno na stablu ili bočnoj grani (sl. xx).

**RIZOIDI** su analogi korenju vaskularnih biljaka jer pričvršćuju biljku za supstrat i verovatno učestvuju u usvajanju vode. Kod *Takakiopsida* potpuno izostaju, dok se kod *Sphagnopsida* javljaju samo na protonemi, a kod odraslih

biljaka nedostaju. Oni su višećelijski, uglavnom sa jednim redom ćelija. Nastaju od epidermalnih ćelija u osnovi kaulidije ili sa ventralne strane grana. Kod nekih akrokarpnih mahovina na rizoidima se razvijaju jednoćelijski ili višećelijski **gomoljčići**, koji najverovatnije imaju ulogu u preživljavanju sušnih perioda.

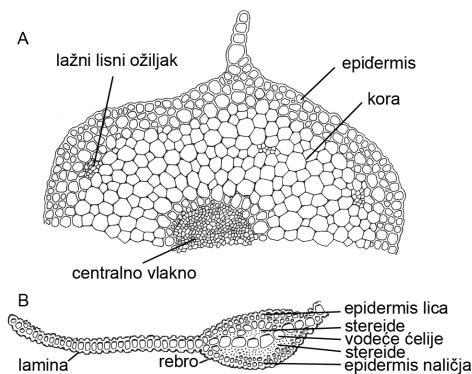
**STABLA** mogu da budu uspravna - **ortotropna**, ili poležuća - **plagiotropna**. U anatomskom pogledu su jako jednostavna: jedno- ili višeslojni epidermis okružuje koru izgrađenu od krupnih parenhinskih ćelija, a ove okružuju centralni deo izgrađen od ćelija koje verovatno provode vodu (**hidroide**). Na stablu nema stoma, ali je kutikula manje ili više dobro izražena. Kod nekih mahovina epidermis je izgrađen od



**Slika xx.** Akrokarpna (*Atrichum undulatum*) i pleurokarpna (*Climacium dendroides*) mahovina (kombinovano iz Petrov, 1975)

Klasifikacija razdela *Bryophyta* (Goffinet, Shaw, ed., 2008)

*Takakiopsida*  
*Sphagnopsida*  
*Andraeopsida*  
*Andraeobryopsida*  
*Oedipodiopsida*  
*Polytrichopsida*  
*Tetraphidopsida*  
***Bryopsida***



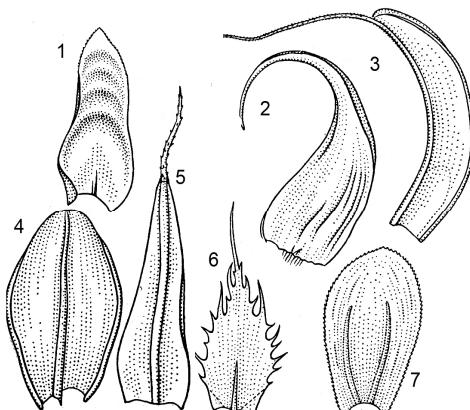
**Slika xx.** Anatomska grada *Bryophyta*:  
A-poprečni presek stabla *Plagiomnium*,  
B-poprečni presek lista (*Timmia* sp.)  
(kombinovano iz Crandal-Stotler,  
Bartholomew-Began, ????)

uvek sadrže protoplast. U središnjem delu stabla zajedno sa sklereidama se javljaju i **hidroide**, ćelije koje provode vodu. Hidroide se ne javljaju kod *Sphagnopsida* i *Andraeopsida*. Osim hidroida, uočavaju se i ćelije za provođenje organskih materija, koje se kod *Polytrichopsida* jasno razlikuju i nazivaju se **leptoide**. Stablo mahovina je uglavnom bez šupljina, osim kada je šupljina formirana usled propadanja hidroida.

**LISTIĆI** su uvek sedeći na stablu i naležu na njega celom osnovom. Raspoređeni su uglavnom spiralno, dvoredno ili višeredno. Na vrhovima stabla i grana imaju radialnu simetriju. Listovi na stablu kod nekih vrsta su međusobno jednaki, a kod nekih je uočljiv dimorfizam, odnosno heterofilija. Kod nekih plagiotropnih vrsta, ventralni listovi su jako redukovani i često se nazivaju **amfigastrije**. Kod većine listova se, najčešće u središnjem delu, uočava jednostruko ili dvostruko rebro, koje dopire do sredine ili do

ćelija sa tankim zidovima i naziva se **hijalodermis**. Neke pleurokarpne mahovine poseduju naročite izraštaje epidermisa na stablima i granama, koji se razlikuju od rizoida po prisustvu hloroplasta u ćelijama, a nazivaju se **parafilijs**. Uloga parafilija je u spoljašnjem provođenju vode.

Spoljašnje ćelije parenhima kore imaju fotosintetičku ulogu. U okviru kore i centralnog dela stabla uočavaju se prozenhimske ćelije sa mehaničkom funkcijom - **sklereide**. Sklereide imaju zadebljale zidove usled prisustva polifenola (drugačijih od lignina) i

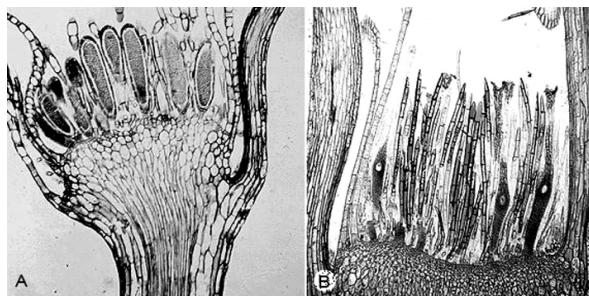


**Slika xx.** Listići različitih mahovina  
1-*Neckera*, 2-*Hypnum*, 3-*Tortula*, 4-*Bryum*,  
5-*Grimmia*, 6-*Fabronia*, 7-*Hookeriopsis*  
(prerađeno iz Грушвицкий, Жилин, 1978)

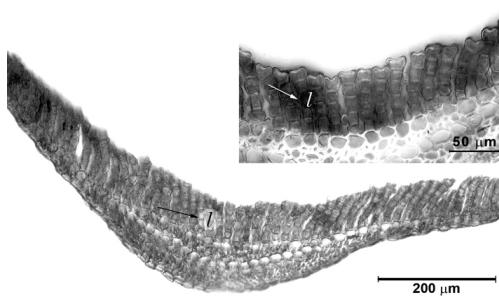
vršnog dela lamine, prelazeći ponekad u hijalinsku os. Lamina lista je uglavnom jednoslojna, sem u regionu rebra i oboda (kod vrsta familije *Mniaceae*). U regionu rebra se uočavaju ćelije koje provode vodu (hidroide) i ćelije koje provode organske materije. Kod *Polytrichopsida* se na dorzalnoj strani uzdižu **lamele**, odnosno mreža ćelija poređanih jedna iznad druge u 5-6 slojeva (sl. xx). Lamele su prekrivene voštanim materijama, što predstavlja zaštitu od vlage. Stome su odsutne, a kutikula je tanka i nema funkciju zaštite od gubitka vode. Listovi su celovitog ruba, izuzev kod vrsta iz roda *Takakia*, kod kojih su listovi duboko dvorežnjeviti, i *Buxbaumia*, kod kojih su listovi koji okružuju gametangije režnjeviti. Prema obliku mogu biti od okruglih do linearnih, a po obodu ravni, jednostruko ili dvostruko nazubljeni (celim obodom ili samo delimično) ili, kod roda *Thelia*, trepljasti.

**VEGETATIVNO RAZMNOŽAVANJE.** Mahovine se vegetativno razmnožavaju na različite načine. Najjednostavniji način je razmnožavanje fragmentacijom tela. Svi delovi tela mogu da formiraju sekundarnu protonemu i da daju novu jedinku. Ipak, kod nekih mahovina postoje i specijalizovana **rasplodna telašca** (geme, propagule i dr.), koja služe za vegetativno razmnožavanje.

**POLNO RAZMNOŽAVANJE.** Kao i kod svih embriofita, i kod mahovina su polni organi višećelijski. Nastaju segmentisanjem temene ćelije. Gametangije su obično praćene sterilnim filamentima koji se nazivaju **parafize**, a okružene su



**Slika xx.** Anteridije (A) i arhegonije (B) mahovina  
(<http://www-plb.ucdavis.edu/images/courses/s00bis1c>)



**Slika xx.** *Polytrichum sp.*  
Poprečni presek listića (l-lamele)  
(<http://www.botany.ubc.ca/bryophyte/poly1.htm>)

raspoređene u odvojene grupe na istom modulu (**paroične**), mogu biti međusobno izmešane (**sinoične**) ili odvojene na različitim modulima (**autoične**).

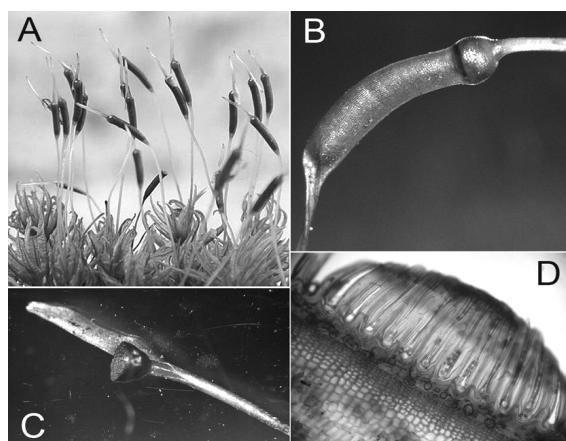
**Anteridije** se nalaze na vrhovima modula, tako da su *Bryophyta* akroandrične. Oko anteridija se nalaze končaste višećelijske parafize, koje se završavaju jednom loptastom čelijom. Parafize su u početku sa hlorofilom, a kasnije su hijalinske ili braonkaste. Anteridije imaju oblik izduženo-cilindričnog mehura obavijenog jednoslojnim zidom. Za gametofit su pričvršćene kratkim drškama. Kad anteridija sazri, sluzavi sadržaj čelija nabubri, kutikula i zid anteridije pucaju i spermatozoidi se oslobađaju u spoljašnju sredinu.

**Arhegonije** se razvijaju na vrhovima modula, tako da su *Bryophyta* uvek akrogine. Veoma retko su pojedinačne, tako da se češće javljaju u grupama. Na arhegoniji se uočava donji, prošireni deo sa jajnom čelijom i dugački vrat. Vrat arhegonije je izgrađen od spoljašnjih pokrovnih i centralno postavljenih kanalnih čelija. Kad jajna čelija sazri, kanalne čelije nabubre i dezintegrišu se, pri čemu nastaje levkasti prolaz za spermatozoide.

Za oplodivanje je neophodno prisustvo slobodne vode. Spermatozoidi plivaju kroz vodu i dospevaju do arhegonije. Kada spermatozoid prodre u arhegoniju, kreće se kroz vrat arhegonije, dospeva do jajne čelije i oplodi je. Zigt označava početak diplodne (sporofit) generacije. U embriološkom pogledu zigot i, kasnije,

sporogen predstavljaju novi organizam.

**SPOROFIT** je predstavljen matrotrofnim sporogenom, koji se sastoji iz čaure i sete. **Čaura** (sporangijum) može biti uspravno ili koso postavljena na seti, dok je kod familija *Mniaceae* i *Bryaceae* seta na vrhu naglo zakrivljena, pa su čaure viseće. U anatomijskom pogledu, čaura se deli na centralni deo (endotecijum) i periferni deo (amfitecijum). Endotecijum se diferencira u središnje sterilno



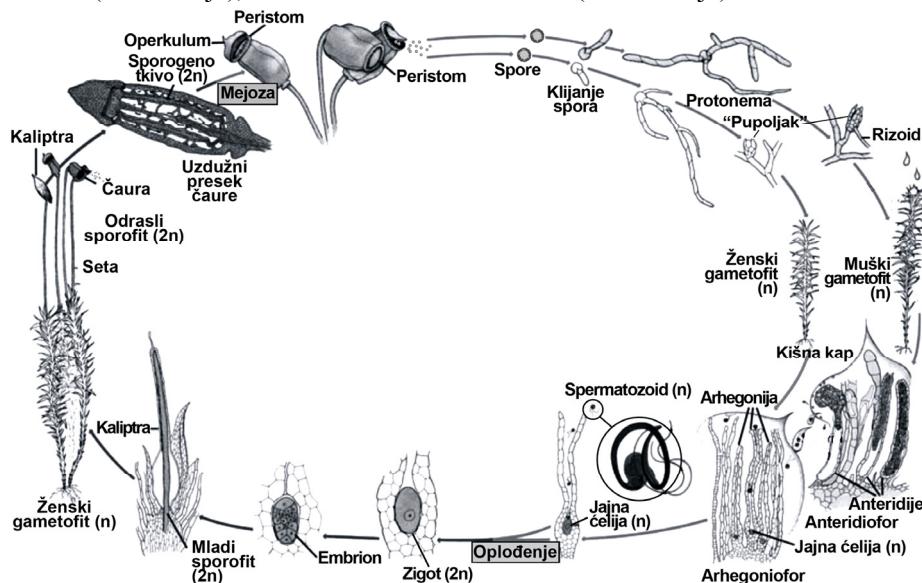
Slika xx. *Atrichum undulatum*: habitus sa sporangijama (A), čaura (B), operkulum sa kaliprom (C), peristom (D) (<http://www.botany.ubc.ca/bryophyte/atrichum.html>)

unutrašnje tkivo koje se zove **kolumela** i spoljašnje fertilno tkivo - **sporogeno tkivo**, od čijih čelija mejotičkom deobom nastaju haploidne **spore**. U čaurama *Bryophyta* ne uočavaju se elatere. Amfitecijum ili zid čaure je jedini deo mahovina

koji se odlikuje prisustvom stoma. U početku, sporogon je obavljen omotačem koji predstavlja ostatak zida arhegonije, koji prilikom rasta puca i zadržava se u osnovi sete – **vaginula**, i na čauri - **kaliptra**. Čaura se otvara pucanjem ili ima otvor zatvoren poklopcom koji se naziva **operkulum**. Kod vrsta sa operkulom na otvoru čaure se nalazi prsten ćelija koje čine **anulus**. Na anulusu se uočavaju zupci koji grade **peristom**, koji može biti jednostruk i dvostruk. Na dvostrukom peristomu se razlikuju unutrašnji (endostomium) i spoljašnji zupci (exostomium). Deo čaure gde ona prelazi u setu naziva se **apofiza**. Kod vrsta roda *Splachnum* apofiza je jako proširena.

**Seta** je donjim delom proširena u stopalo (**haustoriju**) i spojena je za gametofit. Na seti nema stoma. Seta može biti obojena žuto, zeleno, smeđe, crvenkasto ili crno. Kod *Sphagnopsida* seta ne postoji.

**Spore** nastaju u procesu sporogeneze od sporocita mejotičkom deobom. U sporama su nakupljene rezervne hranljive materije, neophodne za njihovu germinaciju. Zid spore je diferenciran na egzinu od sporopolenina i intinu od polisaharida. Spore su uvek u tetradiama. Disperzija spora se obavlja mahom vетром (anemofilija), a kod nekih vrsta i insektima (entomofilija).



Slika x. Razvojni ciklus mahovina (Raven et al., 2005)

**PROTONEMA.** Klijanjem spore razvija se protonema, koja je najpre u obliku jednostavnog, a kasnije razgranatog konca. Sastoji se iz tri komponente: **hloroneme**, **kauloneme** i **rizoneme**. Kod većine vrsta protonema je efemerna, ali

postoje i vrste kod kojih je višegodišnja (*Polygonatum pensylvanicum*). Na končastoj protonemi većine vrsta pojavljuju se taloidne emergence i pupoljci. Razvićem pupoljaka nastaje odrasla vegetativna biljka.

**KLASIFIKACIJA BRYOPHYTA.** Prave mahovine su klasifikovane u 8 klase: *Sphagnopsida*, *Takakiopsida*, *Andraeopsida*, *Andraeobryopsida*, *Oedipodiopsida*, *Polytrichopsida*, *Tetraphidopsida* i *Bryopsida*. Većina navedenih karakteristika klase odnosi se na *Polytrichopsida* i *Bryopsida*, dok karakteristike tresavskih mahovina (*Sphagnopsida*) u velikoj meri odstupaju od navedenih karakteristika razdela, pa će biti posebno obradene.

## Klasa Sphagnopsida

**VELIČINA I SISTEMATIKA.** Klasa sadrži dva recentno monotipska reda sa po jednom familijom i jednim rodom. Iz perioda perma poznat je i red *Protosphagnales* sa rodovima *Junjagia*, *Protosphagnum* i *Vorcuttannularia*. Rod *Ambuchanania* sadrži samo jednu vrstu - *A. leucobryoides*. Rod *Sphagnum* sadrži oko 250-400 vrsta. Naši nazivi za ove mahovine su tresetare ili bele mahovine.

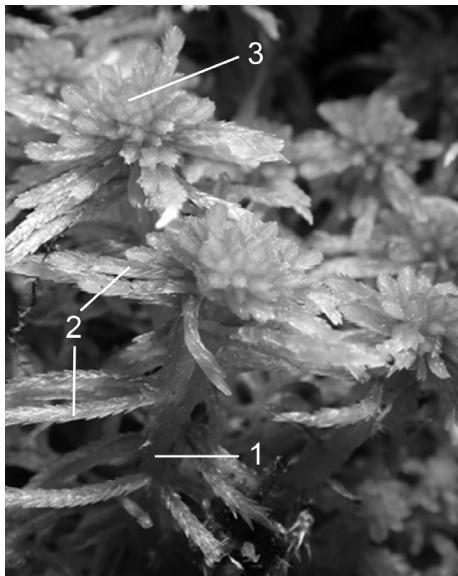
Klasifikacija klase
<i>Sphagnopsida</i>
(Shaw et al., 2003a)
<i>Sphagnales</i>
<i>Sphagnaceae</i>
<i>Sphagnum</i>
<i>Ambuchananiales</i>
<i>Ambuchananiaceae</i>
<i>Ambuchanania</i>

**RASPROSTRANJENJE I EKOLOGIJA.** Rod *Sphagnum* je rasprostrnjen po čitavom svetu, a posebno je karakterističan za severni deo Holarktika gde formira vegetaciju visokih tresava (vegetacija klase *Oxyococco-Sphagnetea*). Ipak, područje sa najvećim diverzitetom ovog roda je severni deo Južne Amerike sa 185 vrsta. Ovaj rod je u Srbiji zastupljen sa 21 vrstom, od kojih 13 raste na Vlasinskoj tresavi. Na vlažnim planinskim staništima, pored potoka i jezera, na veoma kiselom

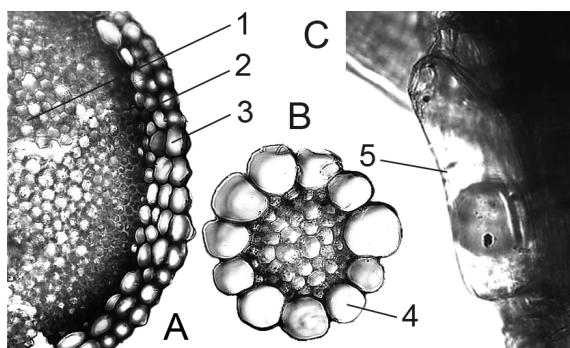
supstratu (pH 3,5 do 5) izgrađenom uglavnom od silikatnih stena, često formiraju gust biljni pokrivač sa relativno slabim učešćem drugih biljnih vrsta, poznat pod nazivom **sfagnumska tresavska vegetacija**. Rod *Ambuchanania* je poznat samo sa dva lokaliteta u Tasmaniji.

### MORFOLOGIJA I ANATOMIJA.

Tresetare se odlikuju monopodialnim grananjem i neograničenim ortotropnim rastom, pri čemu donji delovi odumiru i učestvuju u izgradnji zemljista koje se naziva **treset**. **Rizidi** kod ovih mahovina postoje samo na taloidnoj protonemi, dok ih odrasle jedinke nemaju (izuzev nekih vrsta u Novoj Kaledoniji). Na kaulidiji su postavljeni snopići bočnih grana (3-5 grana po snopiću), koje su u vršnom delu gusto raspoređene i grade glavicu ili **kapitulum**.



Slika xx. *Sphagnum* sp. - morfološka grada (1-kaulidija, 2-snopići bočnih grana, 3 - kapitulum)

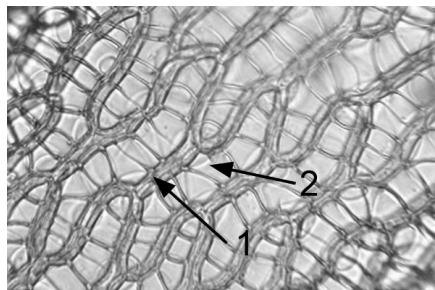


**Slika xx. *Sphagnum sp.*** - poprečni (A) i uzdužni (C) presek kaulidije i poprečni presek bočne grane (B): 1-srž, 2-skleroderm, 3-hijaloderm, 4-hijaloderm bočne grane, 5-retortna ćelija

koje služe sa sakupljanje vode.

**Bočne grane** su građene slično kauloidu, s tim što je hijaloderm građen iz jednog sloja krupnih ćelija.

**Lističi** su jednoslojni, bez nerava, izgrađeni od sitnijih **hlorocita** sa hloroplastima i krupnijih neživih **hidrocita** sa prstenastim ili spiralnim zadebljanjima na ćelijskom zidu (**sl. xx**). Po obliku su dimorfni, odnosno stablovi lističi i lističi na granama se razlikuju po obliku i veličini. Stablovi lističi su okruglasti ili manje-više srčasti. Lističi grana su izduženo eliptični do lancetasti, poređani kao crepovi na krovu.



**Slika xx. *Sphagnum sp.*** - ćelije listića  
1-hlorocite, 2-hidrocite

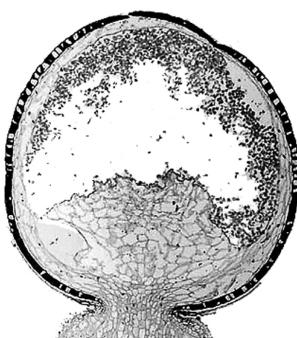
jarko obojene.

**Arhegonija** je flašoliki organ u kojem je smeštena jajna ćelija. Prema vrhu se sužava u vrat arhegonije, u kojem se nalaze i kanalne ćelije. Kada jajna ćelija sazri, kanalne ćelije se dezintegrišu. Tokom oplođenja pojedinačni spermatozoidi plivaju prema arhegoniji.

Na poprečnom preseku **kaulidije** (**sl. xx**) uočava se na površini nekoliko slojeva hijalinskih ćelija koje grade **hijaloderm**. Ispod hijaloderma nalazi se **skleroderm**, a u središnjem delu **srž** bez centralnog provodnog snopića. U okviru hijaloderma, koji je građen iz nekoliko slojeva ćelija (do 5), na mestima gde se pričvršćavaju bočne grane, obrazuju se posebne ćelije - **retortne ćelije** ili **ampule**,

Sfagnumske mahovine mogu da budu dioične i monoične. Ukoliko su monoične, anteridiye i arhegonije se uvek nalaze na različitim izdancima.

**Anteridiya** je predstavljena malom sferičnom tvorevinom koja se razvija na kratkim granama blizu osnove listova. U svakoj anderidiji se razvija veći broj spermatozoida. Anteridiye se nalaze na granama koje su čiodasto naduvene, često



**Slika xx.** Čaura kod *Sphagnum sp.*

Mladi **sporogon** je zatvoren u prozračnoj kapuljači (embrioteka), koja posle pucanja ostaje pri osnovi čahure u vidu nabora. Zrela čahura je loptasta i ima poklopac (operkulum) na kojem se uočava ostatak arhegonije, a peristom nedostaje. Pritisak unutar čahure odbacuje poklopac i rasejava spore na udaljenost od oko 10-20 cm. Sporogon se uzdiže iznad listića periteci-juma na lažnoj nožici - **pseudopodiji**, koja pripada gametofitu. Seta je potpuno redukovana ili je jako kratka.

Spore klijaju u **taloidnu protonemu**, koja je karakteristična i za klasu *Andraeopsida*, što je vero-vatno pleziomorfni karakter (sličan gametofit se javlja kod alge *Coleochaete*).

### **Ekonomski značaj nadrazdela *Bryophyta***

Mahovine