



<http://dergipark.org.tr/tr/pub/anatolianbryology>

DOI: 10.26672/anatolianbryology.1822753

Anatolian Bryology
Anadolu Briyoloji
Dergisi
Review Article
ISSN:2458-8474
Online



Briyofitlerde Su Stresi ve Adaptasyon Mekanizmaları

Kahraman SELVİ¹ , Özcan ŞİMŞEK^{1,*} 

¹Çanakkale Onsekiz Mart Üniversitesi, Yenice Meslek Yüksekokulu, Ormanlık Bölümü, Çanakkale, TÜRKİYE

Received: 12 November 2025

Revised: 29 November 2025

Accepted: 02 December 2025

Öz

Karasal yaşamın öncüleri olan briyofitler (karayosunları, ciğerotları ve boynuzotları), su dengelerini aktif olarak koruyacak damar sistemlerinden yoksundur. Bu derleme, bu canlıların bu temel zorluğa karşı geliştirdikleri adaptasyon stratejilerini morfolojik, ekolojik ve moleküler düzeyleri entegre ederek bütüncül bir bakış açısıyla sentezlemektedir. Briyofitlerin hayatta kalma stratejisi, su mevcudiyetine göre metabolizmayı pasif olarak askıya alıp (desikasyon) yeniden başlatabildikleri "poikilohidrik" yaşam tarzına dayanır. Morfolojik düzeyde, akrokarpöz (yastık) ve plörokarpöz (mat) büyüme formları, su tutma kapasitesini (WHC) ve kapilariteyi optimize eder. Bu yapısal özellikler, ekolojik düzeyde briyofitlerin mikro-iklimi tamponlamasına, turbalıklar (peatlands) aracılığıyla küresel karbon döngüsünde kilit rol oynamasına ve ektohidrik yapıları sayesinde ağır metaller gibi kirleticiler için hassas biyoindikatörler olarak kullanılmalarına olanak tanır. Moleküler düzeyde ise, desikasyon toleransı (kriptobiyoz), Absisik Asit (ABA) tarafından yönetilen karmaşık bir sinyal ağı ile sağlanır. Bu ağ, hücresel yapıları koruyan LEA proteinlerini, ozmotik dengeyi sağlayan prolin ve çözünür şekerleri ozmolitleri ve oksidatif hasarı önleyen antioksidan enzimleri (SOD, CAT, APX) koordine eder. Bu sentez, briyofitlerin yapısal basitliğinin, su stresine karşı ne kadar karmaşık fizyolojik ve moleküler yanıtlar barındırdığını ortaya koymakta ve gelecekteki omik (transkriptomik, proteomik) çalışmalar için bir temel oluşturmayı hedeflemektedir.

Anahtar kelimeler: Briyofitler, poikilohidri, su stresi, adaptasyon mekanizmaları, biyoindikatör.

Water Stress and Adaptation Mechanisms in Bryophytes

Abstract

The bryophytes (mosses, liverworts, and hornworts), pioneers of terrestrial life, lack vascular systems that would actively maintain their water balance. This review synthesizes, from an integrated morphological, ecological, and molecular perspective, the adaptive strategies these organisms have evolved to cope with this fundamental challenge. The survival strategy of bryophytes is based on a poikilohydric lifestyle, which enables them to passively suspend (desiccate) and subsequently resume metabolic activity in response to water availability. At the morphological level, acrocarpous (cushion-forming) and pleurocarpous (mat-forming) growth forms optimize water-holding capacity (WHC) and capillarity. These structural adaptations allow bryophytes, at the ecological level, to buffer microclimatic conditions, play a key role in the global carbon cycle through peatlands, and serve as sensitive bioindicators for pollutants such as heavy metals due to their ectohydric water conduction. At the molecular level, desiccation tolerance (cryptobiosis) is regulated by a complex signaling network governed by Absciscic Acid (ABA). This network coordinates Late Embryogenesis Abundant (LEA) proteins that protect cellular structures, osmolytes such as proline and soluble sugars that maintain osmotic balance, and antioxidant enzymes (SOD, CAT, APX) that prevent oxidative damage. This synthesis highlights how the structural simplicity of bryophytes conceals highly intricate physiological and molecular responses to water stress, aiming to provide a conceptual foundation for future omics (transcriptomic, proteomic) studies.

Keywords: Bryophytes, poikilohydry, water stress, adaptation mechanisms, bioindicator.

* Corresponding author: ozcansimsek@comu.edu.tr

To cite this article: Selvi K. Şimşek Ö. 2025. Water Stress and Adaptation Mechanisms in Bryophytes. *Anatolian Bryology*. 11:2, 190-200.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution Non-Commercial 4.0 International License

Günümüze kadar, briyofitlerle ilgili çok sayıda çalışma; yapısal ve morfolojik adaptasyonları ile ekolojik rollerini (Charron ve Quatrano, 2009; Ursavaş ve Ediş 2024; Ursavaş ve Edis, 2025), biyoizleme potansiyellerini (Printarakul ve Meeinkuirt, 2021; Boquete ve ark., 2021; Postiglione ve ark., 2025), hücrel ve moleküler düzeyde stres yanıtları (Ghosh ve ark., 2021; Maresca ve ark., 2022; Zhou ve ark., 2023) kapsamaktadır. Ancak, bu çalışmalar konunun genellikle spesifik bir yönüne (morfoloji, ekoloji veya moleküler biyoloji) odaklanmakta ve bu farklı düzeyler arasındaki entegrasyonu sağlayan güncel bir sentez, özellikle de Türkçe literatürde, eksik kalmaktadır. Bu derleme, briyofitlerin su stresine karşı geliştirdiği adaptasyon stratejilerini yapısal, ekolojik ve moleküler düzeylerde bütüncül bir çerçevede birleştirerek, bu alandaki dağınık bilgileri birleştirmeyi ve Türkiye'deki araştırmacılar için kapsamlı bir kaynak oluşturmayı hedeflemektedir.

2. Yapısal ve Morfolojik Adaptasyonlar

Briyofitler, su stresine karşı geliştirdikleri yüksek uyum yeteneklerine rağmen, minimal morfolojik bir yapıya ve basit bir yaşam döngüsüne sahiptir. Bu yapısal özellikler, bu canlıların ekolojik ortamda suyu etkin kullanmasını ve nem koşullarındaki değişimlere hızlı tepki verebilmelerini sağlar. Böylece onları ekosistemlerdeki su döngüsünü stabilize eden önemli organizmalar hâline getirir (Takezawa, 2018).

Briyofitlerin yaşam döngüsünde baskın olan haploit evre gametofit aşamasıdır. Doğada yaygın olarak gözlemlenebilen karakteristik yapraklı gametoforlar, nemli alt yüzeyle temas halinde büyüyen, doğrusal ve dallanmış ipliksi protonemlerden gelişir. Olgun gametoforlar gametangium adı verilen eşey organları oluşturur. Bu organlarda gelişen kamçılı spermiler, suda dölleme için suya ihtiyaç duyar. Dölleme sonucunda gametoforun tepesinde oluşan diploit sporofit, mayoz bölünme ile haploit spor tetradlarını üretir. Daha sonra bu sporlar çimlenerek protonem ipliklerine dönüşür böylece yaşam döngüsü tamamlanır (Goffinet ve Buck, 2013).

2.1. Su alımı ve taşıma mekanizması

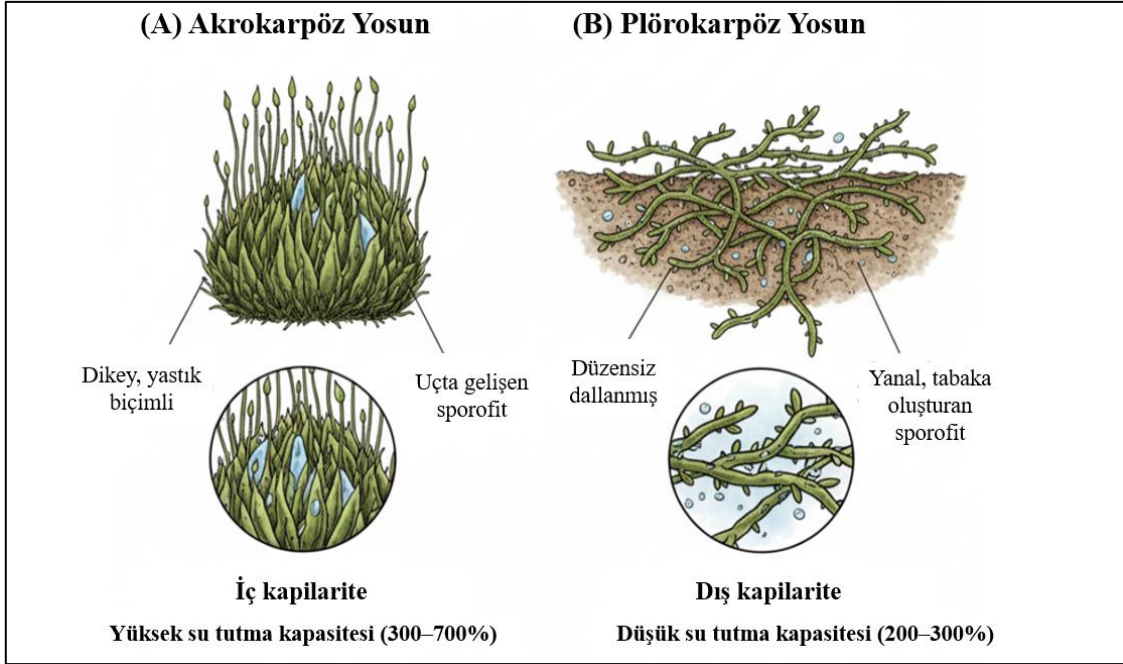
Briyofitler, yaşam döngülerinin tüm aşamalarında, su alımını, taşınımını ve korunmasını optimize eden özgün morfolojik ve yapısal stratejiler geliştirmiştir. Gerçek kök, gövde ve damarlı iletim dokuları ile porlu epidermal stomalardan yoksun

olmalarına rağmen gametofit dokuları nemli yüzeylerle doğrudan temas halindedir. Yoğun kümeler halinde büyüyen bu sürgünler, suyun buharlaşmasını geciktirir ve nem kaybını azaltır (Charron ve Quatrano, 2009).

Briyofitlerin çevresel nemle pasif biçimde denge kurmalarını sağlayan poikilohidrik yaşam biçimi, dokularındaki su içeriğinin ortam nem koşullarıyla sürekli olarak uyum içinde kalmasına olanak tanıyan bir hidrolik adaptasyon stratejisidir. Bu bitkiler, suyu ve çözünmüş iyonları tüm yüzeylerinden emer (ektohidrik yaşam formu). Suyun olmadığı koşullarda metabolik faaliyetleri büyük ölçüde dururken, suyla yeniden temas ettiklerinde hızla aktive olabilir (Takezawa, 2018; Boquete ve ark., 2021). Kenar kapiler yapılar, papilla ve hiyalin gibi hücreler mikromorfolojik unsurlar, suyun dış ortamdan hızla emilimini ve dokular arasında dengeli dağılımını kolaylaştırır. Buna karşılık desikasyon toleransı ve hızlı rehidrasyon gibi fizyolojik stratejiler, uzun süreli kurak dönemlerde bitkinin varlığını devam ettirmesini mümkün kılar (Ursavaş ve Edis, 2025).

2.2. Su tutma kapasitesi

Briyofitlerin büyüme formu, suyun tutulması ve buharlaşma süreçlerini doğrudan etkileyerek su tutma kapasitesini (WHC) belirler. Plörokarpöz yosunlar, sürünücü sürgünleri ve dallanmış yapılarıyla dışa doğru kapiler iletimi artırırken, yatay yönde geniş yüzey alanlarını kaplayarak yüksek su tutma kapasitesi sergiler (Proctor, 2000; Glime, 2024). Örneğin; *Homalotheicum lutescens* (Hedw.) ve *Hypnum lacunosum* (Brid.) gibi plörokarpöz türlerin, *Tortella tortuosa* (Hedw.) gibi akrokarpöz türlere kıyasla %20-35 daha fazla su tutabildiği ve su tutma kapasitesinin kuru ağırlıklarının %300-700'ü olduğu bildirilmiştir (Ursavaş ve Edis, 2025). Akrokarpöz türler ise dikey büyüme formları sayesinde suyun yukarı yönlü taşınmasını kolaylaştırır. Özellikle açık ve kurak habitatlara uyum sağlamış akrokarpöz karayosunları, kompakt ve yoğun yapılar oluşturarak, suyun yaprak aralıklarında ve hücre boşluklarında tutulmasını sağlar (Liu ve She, 2020). *Dicranum scoparium* (Hedw.) gibi bazı akrokarpöz türler ise yoğun yastık formasyonu ve kıvrık yaprakları sayesinde yüksek su tutma kapasitesi sergileyebilmektedir (Ursavaş ve Edis, 2025). Karayosunlarının büyüme formları (Akrokarpöz vs. Plörokarpöz) ve su tutma stratejileri Şekil 2'de gösterilmiştir.



Şekil 2. Büyüme Formları (Akrokarpöz vs. Plörokarpöz) ve su tutma stratejileri

2.3. Kuraklık ve desikasyon toleransı

Desikasyon (kuruma) toleransı konusunda son derece gelişmiş ve etkili mekanizmalara sahip olan birçok briyofit türü, hiperozmoz, kuruma ve uzun süreli donma gibi stres koşullarında kriptobiyotik bir durumda hayatta kalabilir (Takezawa, 2018). *Ptychostomum pseudotriquetrum* (Hedw.) ve *Sanionia uncinata* (Hedw.) türlerinin buzullar altında yaklaşık altı yüzyıl boyunca kriptobiyoz yoluyla hayatta kaldığı rapor edilmiştir (Cannone ve ark., 2017). Kuru durumda briyofitler, ekstrem hava koşullarına dayanıklılık gösterebilir; fizyolojik aktiviteleri suyun mevcudiyetine bağlı olduğundan dehidrasyon süresi boyunca metabolizmaları neredeyse durur. Yeniden hidrasyonla birlikte ise fotosentetik aktivitelerini kısa sürede geri kazanabilirler (Clegg, 2001; Proctor ve ark., 2007). Bu yüksek rejenerasyon kapasitesi, herbaryum ve permafrost örneklerinin uzun yıllar sonra dahi canlılığını koruyabilmesini sağlamıştır (Breuil-Sée, 1993; Takezawa, 2018). Bu kapsamda; kuruma toleransı yüksek olan *Polytrichum formosum* (Hedw.) türünün, yeniden ıslatılmanın ardından kısa bir sürede solunum yeteneğini geri kazandığı (Proctor ve ark., 2007), *Syntrichia ruralis* (Hedw.) türünün ise rehidrasyonunun birkaç dakika sürdüğü ve normal fonksiyonuna geri dönüşün sadece birkaç saat içinde gerçekleştiği bildirilmiştir (Oliver ve ark., 2005).

2.4. Donma stresine karşı fizyolojik aklimatizasyon

Donma, bitki dokularındaki suyun buz kristallerine dönüşmesiyle birlikte şiddetli dehidrasyona yol açan en önemli abiyotik stres faktörlerinden biridir. Ancak briyofitler, damarlı bitkilerden farklı olarak su dengesini düzenleme ve hücresel bütünlüğü koruma yetenekleri sayesinde donma ile kuruma koşullarına karşı fizyolojik aklimatizasyon sergiler. Antartika’da yapılan bir çalışmada (Roads ve ark., 2014), karayosunu *Chorisodontium aciphyllum* (Hook. f. & Wilson) ile ciğerotu *Cephaloziella* türlerinin permafrost içinde 1500 yıldan fazla bir süre hayatta kaldıkları belirlenmiştir. Benzer şekilde La Farge ve ark. (2013), Küçük Buzul Çağında buzullar altında kalan briyofitlerin, kutup ekosistemlerinde yaklaşık 400 yıl boyunca canlılıklarını koruyabildiklerini bildirmişlerdir. Bulgular, bu organizmaların kutup ekosistemlerinde uzun süreli donma koşullarına dayanabilen bitkiler arasında yer aldığını ortaya koymaktadır.

Briyofitlerin donma toleransı, türe ve bulundukları çevreye büyük ölçüde bağlıdır. Balagurova ve ark. (1996) tarafından gerçekleştirilen bir çalışmada ılıman bölgelerden gelen *Sphagnum* türlerinin soğuk iklim kökenli türlere kıyasla daha düşük donma toleransına sahip oldukları rapor edilmiştir. Hidrasyon durumu da donma toleransını önemli ölçüde etkilemektedir. Dilks ve Proctor (1975), kuru durumdaki briyofit örneklerinin -30°C’ye kadar direnç gösterebildiğini ancak birçok türün nemli durumda -10°C’de donarak öldüğünü bildirmişlerdir. Araştırmalar, briyofitlerde donma

toleransının, yalnızca bir dormansi durumu olmadığını; bu canlılarda dehidrasyon toleransı, zar stabilizasyonu ve koruyucu osmolitlerin birikimi gibi fizyolojik düzenlemelerin aktif olarak devam ettiğini göstermektedir.

3. Briyofitlerin Ekolojik Özellikleri

Bitki ile su arasındaki etkileşim, yalnızca fizyolojik süreçleri değil, aynı zamanda bitkinin ekolojik performansını belirleyen temel bir faktördür. Bu etkileşim briyofitlerde suyun alınması ve kaybedilmesi ile mikro habitat koşullarının oluşumunu doğrudan etkiler.

Su, doğrudan yağış ya da gövde akışı yoluyla sağlanabilirken, yoğunlaşma süreçleri de (sis ve çığ) bazı türler için önemli bir su kaynağı sayılabilir (Reiter ve ark., 2008). Briyofitler gelişmiş dermal dokulardan yoksun oldukları için bitkinin su potansiyeli, ortamın buhar basıncıyla hızla dengelenir. Bu nedenle çevresel nem koşullarındaki küçük değişimler bile dokuların su içeriğini etkiler. Briyofit dokuları yüksek nem koşullarında (%100 bağıl nem ve yaklaşık 0 MPa su potansiyeli) hidrat durumdadır. Ancak ortamın nemi %50'nin (-100 MPa) altına düştüğünde dehidrate duruma geçerler (Takezawa, 2018). Su içeriklerini aktif olarak düzenleyemedikleri bu süreçte, dokuların hidrasyon durumu pasif biçimde ortam nem koşullarını takip eder (Walter ve Stadelmann, 1968). Bu poikilohidrik yaşam biçimi, briyofitlerin suya bağlı genel fizyolojik aktivite süresini belirlerken, ışık ve sıcaklık bu aktivitenin hızını ve metabolik dengesini düzenler (Lange ve Green, 1996). Epifitik briyofit topluluklarının mikroklimatik koşulları ve su içeriği dalgalanmalarını inceleyen bir çalışmada (Löbs ve ark., 2020), bu organizmaların fizyolojik aktivitelerinin yalnızca nemli koşullar altında sürdürülebildiği, dolayısıyla su içeriği, sıcaklık ve ışık düzeylerinin farklı briyofit türlerinin ekolojik işlevleri üzerinde belirleyici olduğu bildirilmiştir.

3.1. Mikro-iklim tamponlama rolü

Briyofit toplulukları, özellikle orman zeminleri, turbalıklar ve yarı kurak sistemlerde suyun zamansal ve mekânsal dağılımını düzenleyerek, su stresine karşı mikro ölçekli tamponlar olarak işlev görürler. Bu organizmalar, yüzey nemini koruyarak buharlaşmayı azaltır ve toprak sıcaklığını dengeleyerek mikroklimayı stabilize eder (Van Tooren ve ark., 1985). Yarı kurak bir ekosistemde yapılan bir çalışmada (Ursavaş ve Edis, 2025), dört farklı karayosunu türünün hem su miktarını hem de su kalitesini düzenleyen mikro ölçekli tamponlar olarak işlev gördüğü; böylece toprak stabilitesine, infiltrasyona ve kuraklığa karşı dirence katkıda bulunduğu rapor edilmiştir. Farklı briyofit türlerinde su ekonomisinin, tür fizyolojik ve

morfolojik özellikleri ile bu özelliklerin etkileşimlerine bağlı olarak kontrol edildiği bildirilmiştir (Michel ve ark., 2012). Briyofitler, yağmur suyunun etkisini yumuşatarak infiltrasyonu kolaylaştırır ve erozyonu engeller. Öncü briyofit topluluklarının, ılıman ormanlarda bozulmalar sonrası toprak erozyonunu önlediği bildirilmiştir (Gall ve ark., 2022). Ayrıca hızlı kolonizasyon yetenekleri sayesinde toprağı stabilize ederek, rüzgâr ve su erozyonuna karşı önemli ekosistem hizmetleri sağladıkları rapor edilmiştir (Hardman ve McCune, 2010).

Hidrolojik işlevlerinin yanı sıra, briyofitler besin döngüsünde de kilit roller üstlenir. Oluşturdıkları briyofit matları, toprak nemindeki kısa dalgalanmaları tamponlayarak, mikroorganizmalar, mantarlar ve omurgasız canlılar için kararlı habitatlar sağlar (Glime, 2024). Ayrıca, siyanobakterilerle kurdukları simbiyotik ilişkiler aracılığıyla azot fiksasyonuna katkı sağlayarak topraktaki azot dengesini düzenlerler (Zackrisson ve ark., 2004). Bununla birlikte su kısıtlı sistemlerde fide oluşumunu ve bitki örtüsünün yenilenmesini kolaylaştırdıkları da bildirilmiştir (Delgado-Baquerizo ve ark., 2018).

3.2. Karbon dinamikleri ve biyomonitör potansiyeli

Kalın bir kütikül tabakasından yoksun briyofitler, suyu kök benzeri bir yapı ile değil; tüm yüzeyleri aracılığıyla alan ektohidrik organizmalardır. Bu özellik, onların çevresel nem koşullarına doğrudan bağımlı bir su dengesi stratejisi geliştirmesine neden olur. Nemli dönemlerde dokularındaki su içeriğinin artışı, fotosentetik aktivitenin yeniden başlamasına olanak tanır. Bununla birlikte aşırı su birikimi, gaz difüzyonunu kısıtlayarak CO₂ gaz değişim oranlarını azaltabilir (Cowan ve ark., 1992).

Briyofit bakımından zengin turba bataklıkları ve orman ekosistemleri, küresel karbon döngüsünde önemli bir yere sahiptir. Bu sistemlerde briyofitler, atmosferik karbondioksitin tutulması ve dokularda depolanması süreci olan karbon sekestrasyonunda önemli bir katkı sağlar (Zha ve Zhuang, 2021). Briyofitlerin karbon dinamiklerindeki bu rolü sahip oldukları benzersiz morfolojik ve fizyolojik özellikleriyle yakından ilişkilidir. Özellikle turba karayosunlarından *Sphagnum* türleri, karbon depolama ve hidrolojik rejimlerin düzenlenmesindeki işlevleri sayesinde ekosistem mühendisleri olarak tanımlanmaktadır (Glime, 2024).

İklim değişikliğine bağlı etkilerin simüle edildiği bir modelleme çalışmasında (Erata ve ark., 2024),

briyofitlerin küresel ısınma koşullarında bile yaşam döngülerini sürdürebilme potansiyeli açısından avantajlı gruplar arasında olduğu vurgulanmıştır. Ancak deneysel olarak ısıtılan bir bataklıkta *Sphagnum* sp. türünün hızla azaldığı gözlemlenmiştir (Norby ve ark., 2019). İklim değişikliğinin tetiklediği sıcak hava dalgaları, kuraklık ve su seviyelerindeki düşüşler, özellikle bu *Sphagnum* karayosunlarının baskın olduğu donmuş topraklar ve turbalıklara zarar vermektedir. Bu durum, dünyanın en büyük karbon yutaklarından olan bu alanlardaki karbon depolama dengesini bozarak, karbon yutaklarının karbon kaynaklarına dönüşmesine neden olabilir (Şimşek ve Selvi, 2023b). Bu sonuç, briyofitlerin, sadece statik karbon rezervuarlar olmadığını, aynı zamanda hidrolojik streslere karşı biyokimyasal ve fizyolojik tepkileri sayesinde, iklim değişikliğine karşı dinamik ve hassas göstergeler olduğunu göstermektedir. Sürekli ısınma ve kuraklaşma sürecinin briyofit topluluklarındaki gerilemeye yol açması, ekosistem yapısı ve işlevi üzerinde olumsuz etkiler yaratırken, küresel karbon döngüsü ve iklim değişikliği hakkında önemli geri bildirimler sağlayabilir (Kulshrestha ve ark., 2022).

Kentsel alanlarda toplanan briyofitlerdeki ağır metal konsantrasyonları, doğal veya uzak alanlarda toplanan briyofitlerdekinden önemli ölçüde daha yüksektir (Gómez-Ensategui ve ark., 2025). Briyofitlerin çevresel stres faktörlerine karşı yüksek hassasiyeti, biyomonitör olarak önemlerini vurgulamaktadır. Özellikle ağır metalleri ve metaloidleri absorbe etme yetenekleri, briyofitleri hava ve toprak kirliliğinin izlenmesinde etkili birer biyomonitör haline getirmiştir (Postiglione ve ark., 2025). Örneğin; sucul bir ciğerotu türü olan *Ricciocarpus natans* (L.) Corda ve karasal karayosunlarından *Entodon serrulatus* (Mitt.) üzerinde yapılan bir çalışmada, son derece kirliliği kentsel alanlardaki havadaki partikül maddelerle ilişkili ağır metalleri (özellikle Cd ve Pb) biriktirme konusunda eşdeğer yetenekleri olduğu gösterilmiştir (Gómez-Ensategui ve ark., 2025). Benzer bir çalışmada (Vásquez ve ark., 2019), sucul ve reofilik briyofitlerin ağır metal biriktirme kapasitesi ve kentsel kirliliğe karşı verilen yanıtlar incelenmiştir. Sekiz briyofit taksonunun metal biriktirme potansiyellerinin incelendiği başka bir çalışmada (Printarakul ve Meeinkuirt, 2021), *Scopelophila cataractae* (Mitt.) türünün Cu, Cd, Zn ve Fe biriktirme potansiyeli en yüksek briyofit taksonu olduğu tespit edilmiştir. Sonuçlar, briyofitlerin pasif birikim mekanizmaları aracılığıyla çevre kirleticilerinin mekânsal dağılımını yansıttığını ve bu sayede çevre kalitesi değerlendirmeleri için düşük maliyetli, güvenilir ve ekolojik temelli göstergeler olduklarını

göstermektedir (Şimşek ve Selvi, 2023a). Briyofitlerin biyoizleme potansiyeli, kentsel veya endüstriyel alanlardaki yerel kirliliği tespit etmenin ötesine uzanmaktadır. Bu organizmalar, Antarktika gibi uzak ve bozulmamış bölgelerde dahi atmosferik ağır metal taşınımının tespit edilmesine imkân tanımaktadır (Canlı ve Çetin, 2017). Karasal ortamlardaki bu rollerine ek olarak, briyofitler özellikle sucul ekosistemlerde de kritik bir görev üstlenirler. Bu bitkiler su kalitesindeki değişimlerin, ötrofikasyon (besin zenginleşmesi) düzeylerinin ve pH değişimlerinin (asidifikasyon) izlenmesinde de etkin bir şekilde kullanılmaktadırlar (Şimşek ve Selvi, 2023b).

4. Hücresel ve Moleküler Adaptasyonlar

Briyofitler, karasal ortamlarda yaşamlarını sürdürebilmek için su içeriğini çevre koşullarıyla sürekli dengeleyen hücresel adaptasyon mekanizmalarına sahiptir. Bu adaptasyon hem sürekli koruma mekanizmaları hem de çevresel sinyallerle düzenlenen indüklenebilir yanıtlar aracılığıyla gerçekleşir. Böylece bitki, su stresine karşı önleyici ve uyarlanabilir bir tolerans stratejisi sergiler. Gao ve ark. (2015), çöl habitatlarında yaşayan *Bryum argenteum* (Hedw.) türünün, uzun süreli kuraklık koşullarında hayatta kalmasını sağlayan kalıcı ve uyarılabilir tolerans mekanizmaları geliştirdiğini bildirmişlerdir. Bu çalışma, briyofitlerin su stresine karşı verdiği yanıtların, fizyolojik, hücresel, moleküler ve metabolik düzeylerde işleyen esnek ve çok katmanlı düzenleme ağları tarafından yönetildiğini ortaya koymaktadır. Bu ağların hücresel düzeydeki işleyişi, ozmotik dengeleme süreçleri, hücre duvarının yeniden yapılanması, absisik asit (ABA) aracılı sinyal molekülleri ve koruyucu moleküllerin sentezinde kendini göstermektedir. Bu bağlamda, bazı briyofit türleri, hücrelerin dehidrasyona karşı korunmasında sürekli oynayan temel hücresel bileşenleri sürekli olarak yüksek düzeyde bulundururken bazı türlerde ise bu bileşenlerin sentezini, dehidrasyon koşullarında indüklenebilir mekanizmalar aracılığıyla gerçekleştirir (Oliver ve ark., 2005).

LEA proteinleri (Geç embriyogenezde bol miktarda bulunan proteinler), kuraklık, soğuk ve tuzluluk gibi abiyotik streslere yanıt olarak ifade edilen hidrofilik koruyucu proteinlerdir. Hücresel dehidrasyon toleransının indüklenmesi durumunda sükröz gibi düşük molekül ağırlıklı çözünür şekerlerin ve LEA proteinlerinin, hücre zarını ve diğer makro molekülleri koruduğu kabul edilmektedir (Takezawa, 2018).

Kuraklık toleransının bir diğer temel mekanizması, prolin gibi organik ozmolitlerin birikimiyle ozmotik

dengelemenin sürdürülmesidir. Prolin, membran stabilitesinin korunması, reaktif oksijen türlerinin (ROS) temizlenmesi ve hücrel homeostazisin korunmasında önemli rol oynar. Briyofitler, ozmotik strese karşı iç su potansiyelini korumaya yönelik çeşitli uyum mekanizmaları geliştirmiştir. Bu süreçlerin anlaşılmasında, karasal bitkilerin evrimi ve adaptasyonuna ilişkin anahtar fizyolojik ve moleküler özellikleri temsil eden *Marchantia polymorpha* (L.) önemli bir model organizma olarak öne çıkmaktadır. Ghosh ve ark. (2021), kuraklığın yol açtığı osmotik stresin, *M. polymorpha* türünde prolin içeriğinde önemli bir artışa neden olduğunu bildirmişlerdir. Ayrıca çalışmada kuraklık maruziyetinin, H₂O₂ birikimini ve lipid peroksidasyon ürünü olan malondialdehit (MDA) seviyelerini artırdığını ve elektrolit sızıntısı oranını yükselttiğini, kuraklığın hücre zarı bütünlüğünü bozarak oksidatif hasara yol açtığını bildirmişlerdir. Briyofitler, bu hasarı nötralize etmek için Süperoksit Dismutaz (SOD), Katalaz (CAT), Askorbat Peroksidaz (APX), Glutasyon S-Transferaz (GST) ve Dehidroaskorbat Redüktaz (DHAR) gibi enzimleri içeren bir antioksidan savunma sistemini kullanır (Salbitani ve ark., 2023). Kuraklığa karşı *M. polymorpha*'nın adaptasyon mekanizmalarının araştırıldığı bir çalışmada (Postiglione ve ark., 2025), bu enzimlerin aktivitesindeki artışın, kuraklık veya ağır metal stresine karşı güçlü bir savunma tepkisi olarak ortaya çıktığı bildirilmiştir.

Absisik Asit (ABA), bitki gelişimini ve abiyotik stres tepkilerini düzenleyen evrensel bir fitohormondur. Briyofitlerde ABA'nın su stresine

yanıt sürecindeki işlevi, indüklenabilir kurumaya ve donmaya karşı toleransın sağlanmasında merkezi bir düzenleyici olarak öne çıkar (Pizarro ve ark., 2019). *Physcomitrella patens* (Hedw.) üzerinde yapılan bir çalışmada (Nagao ve ark., 2005), dışsal uygulanan ABA uygulamasının, çözünür şekerlerin birikimini artırdığı ve hücrel osmotik potansiyelin düzenlemesine katkı sağladığı bildirilmiştir. Hatanaka ve Sugawara (2010), *M. polymorpha*'nın kallus hücrelerindeki sükröz birikiminin, daha yüksek sıcaklıkta camısı geçişi hızlandırarak kuruma toleransını indüklediğini göstermiştir. Benzer şekilde, Godinez-Vidal ve ark. (2020), su stresi koşullarında *M. polymorpha* bireylerinde büyüme hızının azaldığını, tallus morfolojisinde belirgin değişimlerin ortaya çıktığını ve ABA seviyelerinin anlamlı şekilde yükseldiğini rapor etmişlerdir. Ayrıca çalışmada, su eksikliğinin, çoğunlukla merkezi vakuol hacmindeki değişiklikler yoluyla hücre organellerinin konumunda kaymalara neden olduğu ve bu durumun osmotik potansiyelin yeniden ayarlanmasıyla ilişkili olduğu bildirilmiştir. Shinde ve ark. (2012) tarafından yapılan çalışmada, ABA'nın *Physcomitrella patens* (Hedw.) türünde LEA proteinlerinin birikimini içeren dehidrasyon stresi kaynaklı salınımları düzenlediği bildirmişlerdir. Bulgular ABA aracılı sinyallemenin hem hücrel osmoregülasyonun sürdürülmesinde hem de dehidrasyon sırasında metabolik dengenin korunmasında temel bir düzenleyici rol üstlendiğini göstermektedir. Briyofitlerde su stresine yanıt olarak görev alan temel hücrel ve moleküler bileşenler ve işlevleri Tablo 1'de özet olarak sunulmuştur.

Tablo 1. Briyofitlerde su stresine yanıt olarak görev alan temel hücrel ve moleküler bileşenler ve işlevleri

Molekül / Sistem	Kategori	Temel İşlevi (Su Stresine Yanıt)	Metin İçi Kaynaklar (APA)
LEA Proteinleri	Koruyucu Protein	Hidrofilik yapıdadırlar; dehidrasyon sırasında hücre zarını ve diğer makro molekülleri korurlar.	Takezawa, 2018; Shinde ve ark., 2012
Prolin	Organik Ozmolit	Ozmotik dengelemeyi sağlar; membran stabilitesini korur, Reaktif Oksijen Türlerini (ROS) temizler ve hücrel homeostazisi sürdürür.	Ghosh ve ark., 2021
Antioksidan Enzimler (SOD, CAT, APX, GST, DHAR)	Savunma Enzimleri	Oksidatif stresi tetikleyen Reaktif Oksijen Türlerini (ROS) nötralize ederek hücrel hasarı önlerler.	Salbitani ve ark., 2023 Postiglione ve ark., 2025
Absisik Asit (ABA)	Fitohormon (Sinyal)	İndüklenabilir kuruma ve donma toleransını düzenleyen merkezi sinyal molekülüdür. LEA proteinlerinin ve çözünür şekerlerin birikimini tetikler.	Pizarro ve ark., 2019; Nagao ve ark., 2005; Shinde ve ark., 2012
Çözünür Şekerler (örn. Sükröz)	Ozmolit / Koruyucu	Hücrel osmotik potansiyeli düzenlerler; camısı geçişi (vitrikasyon) hızlandırarak kuruma toleransını indüklerler.	Takezawa, 2018; Nagao ve ark., 2005; Hatanaka ve Sugawara, 2010

5. Sonuç ve Öneriler

Briyofitler, kara bitkileri arasında en dayanıklı ve ekolojik açıdan en etkili gruplarından birini temsil eder. Basit morfolojik yapılarının aksine, aşırı çevre koşullarında hayatta kalmalarını sağlayan olağanüstü fizyolojik ve moleküler esneklik sergilerler. Kuruma-rehidrasyon döngüleri sırasında metabolik süspansiyon ve yeniden aktivasyona olanak tanıyan poikilohidrik yaşam tarzları, bu bitkilerin karasal habitatlardaki evrimsel başarısının temelini oluşturur.

Fizyolojik dirençlerinin ötesinde briyofitler, ekosistem mühendisleri olarak üstlendikleri rollerle de dikkat çekerler: nem rejimini düzenler, karbon sekestrasyonuna katkı sağlar ve besin döngüsünü destekler. Ayrıca kirleticilere karşı yüksek duyarlılıkları briyofitleri, iklim kaynaklı baskıların erken tespiti için güvenilir biyoindikatörler haline getirir. Bu adaptasyonlar, sadece briyofitlerin hayatta kalmasını sağlamakla kalmaz; aynı zamanda erozyon kontrolü, su döngüsünün düzenlenmesi ve karbon sekestrasyonu gibi kritik ekosistem hizmetleri sunarak, iklim değişikliğinin olumsuz etkilerine karşı ekosistemlerin dayanıklılığını artırmada vazgeçilmez bir rol oynamaktadır. Özellikle turbalıklardaki *Sphagnum* türlerinin küresel karbon yutakları olarak fonksiyonu, briyofitlerin korunmasının ve araştırılmasının gezegenimiz için taşıdığı önemi bir kez daha ortaya koymaktadır.

Briyofitler üzerinde yapılan ekolojik ve fizyolojik çalışmalar, bu organizmaların hayatta kalma stratejilerinin damarlı bitkilerden köklü biçimde farklılaştığını göstermektedir. Fotosentetik ve hücresel özellikler bakımından diriliş bitkileri (resurrection plants) ile olan benzerlikleri, yüksek kuruma toleransına sahip türlerde ortak stres adaptasyon ağlarının varlığına işaret etmektedir. Bununla birlikte briyofitlerin kuruma toleransını düzenleyen moleküler epigenetik mekanizmalar henüz tam olarak çözülmemiştir. Bu da gelecekteki fonksiyonel genomik çalışmalar için önemli bir araştırma boşluğu oluşturmaktadır.

Hücresel düzeyde ozmotik dengeleme, antioksidan savunma sistemleri ve LEA proteinleri, briyofitlerin kuraklık ve donma streslerine karşı dayanıklılığın temelini oluşturur. ABA aracılı sinyal yolları, transkripsiyonel ve metabolik tepkileri bütünleştirerek briyofitlerin aktif stres adaptasyonu kapasitelerini güçlendirir. Ek olarak aklimatizasyon süreci boyunca düşük molekül ağırlıklı şekerlerin birikimi hücre içi su dengesinin korunmasına katkı sağlar. Ancak sıcaklık düşüşünü algılayan ve soğuğa yanıt veren gen aktivasyonunu düzenleyen mekanizmalar hakkındaki çalışmalar sınırlıdır.

Son yıllarda gelişen genomik, transkriptomik ve biyokimyasal yaklaşımlar, briyofitlerde stres toleransının hücresel ve moleküler temellerini çok yönlü olarak inceleme olanağı sunmaktadır. Basit morfolojik yapıları ve kısa yaşam döngüleri sayesinde briyofitler, özellikle moleküler etiketleme ve genetik manipülasyon teknikleri için model organizmalar olarak öne çıkmaktadır. Özellikle *Physcomitrella patens* (Hedw.) ve *Marchantia polymorpha* (L.) gibi türlerde yürütülen omik tabanlı araştırmalar, stresle ilişkili gen ağları, biyosentetik yollar ve sekonder metabolit çeşitliliği hakkında önemli bilgiler sağlamıştır. Bununla birlikte, boynuzotları (*Anthoceros agrestis*, Paton vd.), kuraklığa dayanıklı karayosunları (*Tortula* spp., *Ceratodon* spp. vd.) ve *Sphagnum* türleri üzerinde genomik kaynakların genişletilmesi, poikilohidri ve özelleşmiş metabolizmanın evrimsel temellerini anlamak için önemlidir.

Türkiye gibi zengin briyofit biyoçeşitliliğine sahip bölgelerde, yerel türlerin su stresi toleransı üzerine yapılacak detaylı fizyolojik ve moleküler araştırmalar, hem küresel bilgi birikimine önemli katkılar sunacak hem de bu eşsiz floranın korunması için bilimsel temeller oluşturacaktır. Gelecek çalışmalarda, briyofitlerin çevresel adaptasyonlarının fizyolojik, moleküler ve biyokimyasal temellerinin aydınlatılması amacıyla transkriptomik, proteomik ve metabolomik analizlerin entegrasyonuna odaklanılması önerilmektedir.

Deklarasyon

Yazar katkıları: Fikir/Kavram KS, ÖŞ; Tasarım ve dizayn, KS, ÖŞ; Denetleme danışmanlık, KS, ÖŞ; Kaynaklar, KS, ÖŞ; Malzemeler, KS, ÖŞ; Veri toplama ve/veya İşleme, KS, ÖŞ; Analiz ve/veya yorum, KS, ÖŞ; Literatür taraması, KS, ÖŞ; Yazım aşaması, KS, ÖŞ; Eleştirel inceleme, KS, ÖŞ.

Çıkar çatışması

Yazarların bu yazının içeriğiyle ilgili olarak beyan edecekleri hiçbir rekabet çıkarı yoktur.

Finansman

Yazarlar, bu yazının hazırlanması sırasında herhangi bir fon, hibe veya başka bir destek alınmadığını beyan ederler.

Etik onay

Bu araştırma, insan veya hayvan deneklerini içermemektedir ve bu nedenle etik onay gerektirmemektedir.

Kaynaklar

- Balagurova N. Drozdov S. Grabovik S. 1996. Cold and heat resistance of five species of *Sphagnum*. *Annales Botanici Fennici*. 33, 33-37.
- Boquete M.T. Lang I. Weidinger M. Richards C.L. Alonso C. 2021. Patterns and mechanisms of heavy metal accumulation and tolerance in two terrestrial moss species with contrasting habitat specialization. *Environmental and Experimental Botany*. 182, 104336.
- Breuil-Sée A. 1993. Recorded desiccation-survival times in bryophytes. *Journal of Bryology*. 17:4, 679-680.
- Canlı K. Çetin B. 2017. Heavy Metal Concentrations in Mosses Collected from Livingston Island (Antarctic). *Ecology 2017 International Symposium*. Kayseri, Türkiye.
- Cannone N. Corinti T. Malfasi F. Gerola P. Vianelli A. Vanetti I. Guglielmin M. 2017. Moss survival through in situ cryptobiosis after six centuries of glacier burial. *Scientific Reports*. 7:1, 4438.
- Charron A.J. Quatrano R.S. 2009. Between a rock and a dry place: the water-stressed moss. *Molecular Plant*. 2:3, 478-486.
- Clegg J.S. 2001. Cryptobiosis—a peculiar state of biological organization. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 128:4, 613-624.
- Cowan I.R. Lange O.L. Green T.A. 1992. Carbon-dioxide exchange in lichens: determination of transport and carboxylation characteristics. *Planta*. 187:2, 282-294.
- Delgado-Baquerizo M. Maestre F.T. Eldridge D.J. Bowker M.A. Jeffries T.C. Singh B.K. 2018. Biocrust-forming mosses mitigate the impact of aridity on soil microbial communities in drylands: observational evidence from three continents. *New Phytologist*. 220:3, 824-835.
- Dilks T.J.K. Proctor M.C.F. 1975. Comparative experiments on temperature responses of bryophytes: assimilation, respiration and freezing damage. *Journal of Bryology*. 8:3, 317-336.
- Erata H. Kırac A. Batan N. 2024. Unexpected Winners Of Climate Change: The Rise Of Mosses. PREPRINT (Version 1) available at Research Square [<https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4879386/v1>]
- Gall C. Nebel M. Quandt D. Scholten T. Seitz S. 2022. Pioneer biocrust communities prevent soil erosion in temperate forests after disturbances. *Biogeosciences*. 19:13, 3225-3245.
- Gao B. Zhang D. Li X. Yang H. Zhang Y. Wood A.J. 2015. De novo transcriptome characterization and gene expression profiling of the desiccation tolerant moss *Bryum argenteum* following rehydration. *BMC Genomics*. 16:1, 416.
- Ghosh T.K. Tompa N.H. Rahman M.M. Mohi-Ud-Din M. Al-Meraj S.Z. Biswas M.S. Mostofa M.G. 2021. Acclimation of liverwort *Marchantia polymorpha* to physiological drought reveals important roles of antioxidant enzymes, proline and abscisic acid in land plant adaptation to osmotic stress. *PeerJ*. 9, e12419.
- Glime J.M. 2024. Roles of bryophytes in forest sustainability—positive or negative? *Sustainability*. 16:6, 2359.
- Godinez-Vidal D. López-Leal G. Covarrubias A.A. Reyes J.L. 2020. Early events leading to water deficit responses in the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Environmental and Experimental Botany*. 178, 104172.
- Goffinet B. Buck W.R. 2013. The evolution of body form in bryophytes. *Annual Plant Reviews Volume 45: The Evolution of Plant Form*. pp. 51-89.
- Gómez-Ensastegui C. Avila-Pérez P. García-Rivas J.L. Barrera-Díaz C.E. Ortiz-Oliveros H.B. Martínez-Gallegos S. 2025. Evaluation of an aquatic liverwort and terrestrial moss as biomonitors of heavy metals associated with particulate matter. *Scientific Reports*. 15:1, 4127.
- Hardman A. McCune B. 2010. Bryoid layer response to soil disturbance by fuel reduction treatments in a dry conifer forest. *The Bryologist*. 113, 235–245.
- Hatanaka R. Sugawara Y. 2010. Development of desiccation tolerance and vitrification by preculture treatment in suspension-cultured cells of the liverwort *Marchantia polymorpha*. *Planta*. 231:4, 965-976.
- Kulshrestha S. Jibran R. Van Klink J.W. Zhou Y. Brummell D.A. Albert N.W. Davies K.M. 2022. Stress, senescence, and specialized metabolites in bryophytes. *Journal of Experimental Botany*. 73:13, 4396-4411.
- La Farge C. Williams K.H. England J.H. 2013. Regeneration of Little Ice Age bryophytes emerging from a polar glacier with implications of totipotency in extreme environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110:24, 9839-9844.
- Lange O.L. Green T.A. 1996. High thallus water content severely limits photosynthetic carbon gain of central European epilithic lichens under natural conditions. *Oecologia*. 108:1, 13-20.

- Liu D. She D. 2020. Combined effects of moss crusts and pine needles on evaporation of carbonate-derived laterite from karst mountainous lands. *Journal of Hydrology*. 586, 124859.
- Löbs N. Walter D. Barbosa C.G. Brill S. Alves R.P. Cerqueira G.R. Weber B. 2020. Microclimatic conditions and water content fluctuations experienced by epiphytic bryophytes in an Amazonian rain forest. *Biogeosciences*. 17:21, 5399-5416.
- Maresca V. Bellini E. Landi S. Capasso G. Cianciullo P. Carraturo F. Basile A. 2022. Biological responses to heavy metal stress in the moss *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 229, 113078.
- Marks R.A. Smith J.J. Cronk Q. Grassa C.J. McLetchie D.N. 2019. Genome of the tropical plant *Marchantia inflexa*: implications for sex chromosome evolution and dehydration tolerance. *Scientific Reports*. 9:1, 8722.
- Michel P. Lee W.G. During H.J. Cornelissen J.H. 2012. Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *Journal of Ecology*. 100:1, 222-231.
- Nagao M. Minami A. Arakawa K. Fujikawa S. Takezawa D. 2005. Rapid degradation of starch in chloroplasts and concomitant accumulation of soluble sugars associated with ABA-induced freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens*. *Journal of Plant Physiology*. 162:2, 169-180.
- Norby R.J. Childs J. Hanson P.J. Warren J.M. 2019. Rapid loss of an ecosystem engineer: Sphagnum decline in an experimentally warmed bog. *Ecology and Evolution*. 9:22, 12571-12585.
- Ochyra R. Bednarek-Ochyra H. Smith R.I.L. 2008. *Illustrated moss flora of Antarctica*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Oliver M.J. Velten J.E.F.F. Mishler B.D. 2005. Desiccation tolerance in bryophytes: a reflection of the primitive strategy for plant survival in dehydrating habitats? *Integrative and Comparative Biology*. 45:5, 788-799.
- Pizarro M. Contreras R.A. Köhler H. Zúñiga G.E. 2019. Desiccation tolerance in the Antarctic moss *Sanionia uncinata*. *Biological Research*. 52:1, 46.
- Postiglione A. Dentato M. Maresca V. Basile A. 2025. Liverworts as heavy metals and metalloids bioindicators: bioaccumulation, biological responses and future applications in environmental biomonitoring. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 1-13.
- Printarakul N. Meeinkuirt W. 2021. Bioindication of Heavy Metals in a Waterfall Outflow Using a Bryophyte Community. PREPRINT (Version 1) available at Research Square [<https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-967396/v1>]
- Proctor M.C. 2000. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology*. 151:1, 41-49.
- Proctor M.C. Ligrone R. Duckett J.G. 2007. Desiccation tolerance in the moss *Polytrichum formosum*: physiological and fine-structural changes during desiccation and recovery. *Annals of Botany*. 99:1, 75-93.
- Reiter R. Höftberger M. Green T.A. Türk R. 2008. Photosynthesis of lichens from lichen-dominated communities in the alpine/nival belt of the Alps-II: Laboratory and field measurements of CO2 exchange and water relations. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 203:1, 34-46.
- Roads E. Longton R.E. Convey P. 2014. Millennial timescale regeneration in a moss from Antarctica. *Current Biology*. 24:6, R222-R223.
- Salbitani G. Maresca V. Cianciullo P. Bossa R. Carfagna S. Basile A. 2023. Non-protein thiol compounds and antioxidant responses involved in bryophyte heavy-metal tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*. 24:6, 5302.
- Shinde S. Nurul Islam M. Ng C.K.Y. 2012. Dehydration stress-induced oscillations in LEA protein transcripts involves abscisic acid in the moss, *Physcomitrella patens*. *New Phytologist*. 195:2, 321-328.
- Şimşek Ö. Canlı K. Gürsu G. 2016. Bryophyte in the Beginning of Terrestrial Life. *Anatolian Bryology*. 2:1-2, 70-74.
- Şimşek Ö. Selvi K. 2023a. Briyofitlerin Sucul Ekosistemlerde Biyomonitör Olarak Kullanımları. *AS-Proceedings*. 1:2, 341-344.
- Şimşek Ö. Selvi K. 2023b. İklim Değişikliğinin İzlenmesinde Briyofitlerin Su Tutma Özelliklerinin Değerlendirilmesi. *Doğa Bilimleri ve Matematikte İleri ve Çağdaş Çalışmalar*. İzmir: Duvar Yayınları. pp. 39-48.
- Şimşek Ö. 2024. Liverwort (Marchantiophyta) and Hornwort (Anthocerotophyta) Flora of Yenice District (Çanakkale): New Floristic Findings from the Northern Part of Mount Ida (Kaz Dağı). *Anatolian Bryology*. 10:2, 95-109.

- Takezawa D. 2018. Mechanisms underlying freezing and desiccation tolerance in bryophytes. Survival strategies in extreme cold and desiccation: adaptation mechanisms and their applications. pp. 167-187.
- URL1. Britannica. 2025. Website: <https://cdn.britannica.com/63/109663-050-244684F0/Life-cycle-moss.jpg> [Erişim: 11.11.2025].
- Ursavaş S. Ediş S. 2024. Environmental and Topographical Factors Influencing Moss Distribution in Semi-Arid Regions: A Study of Çankırı-Eldivan Mountain. Anatolian Bryology. 10:2, 179-190.
- Ursavaş S. Ediş S. 2025. Water-Holding Capacity, Ion Release, and Saturation Dynamics of Mosses as Micro-Scale Buffers Against Water Stress in Semi-Arid Ecosystems. Plants. 14:17, 2728.
- Van Tooren B.F. During H.J. Lensink M.J. 1985. The Influence of The Bryophyte Layer on The Microclimate in Chalk Grasslands. Abstracta Botanica. 219-230.
- Vásquez C. Calva J. Morochó R. Donoso D.A. Benítez Á. 2019. Bryophyte communities along a tropical urban river respond to heavy metal and arsenic pollution. Water. 11:4, 813.
- Walter H. Stadelmann E. 1968. The physiological prerequisites for the transition of autotrophic plants from water to terrestrial life. Bioscience. 18:7, 694-701.
- Zackrisson O. DeLuca T.H. Nilsson M.C. Sellstedt A. Berglund L.M. 2004. Nitrogen fixation increases with successional age in boreal forests. Ecology. 85:12, 3327-3334.
- Zha J. Zhuang Q. 2021. Quantifying the role of moss in terrestrial ecosystem carbon dynamics in northern high latitudes. Biogeosciences. 18:23, 6245-6269.
- Zhou X. Peng T. Zeng Y. Cai Y. Zuo Q. Zhang L. Dong S. Liu Y. 2023. Chromosome-level genome assembly of *Niphotrichum japonicum* provides new insights into heat stress responses in mosses. Frontiers in Plant Science. 14, 1271357.

Yayıncının Notu. Anadolu Bryolojisi, yayınlanan haritalardaki yargı yetkisi iddiaları ve kurumsal bağlantılar konusunda tarafsızlığını korumaktadır. Bu makalenin çevirisinde veya düzenlenmesinde yapay zekâ araçları kullanılmış olabilir.