

BRYOFİTLERİN SINIFLANDIRILMASI

Bryofitler yapılan son moleküler filogeni çalışmalarına kadar, klasik olarak Bryophyta bölümü altında üç sınıfta incelenmekteydi. Morfolojik karakterlerin yanında rRNA dizileri ve değişkenliği az olan kloroplast genleri üzerine yapılan çalışmalar, bu üç sınıfın Bryobiotina alt alemi (subkingdom) altında 3 bölümde (divisio) ele alınmasının doğru olacağını ortaya koymuştur. Bu bölümler; Marchantiophyta (Ciğerotları, yaklaşık 5.000 tür), Anthocerotophyta (Boynuzsu Ciğerotları, Boynuzsu ot, yaklaşık 150 tür) ve Bryophyta'dan (Karayosunları, yaklaşık 13.000 tür) oluşmaktadır

Ciğerotları (Marchantiophyta bölümü) küçük, yeşil karasal bitkilerdir. Görünüm olarak karaciğere benzetildikleri için 16. yüzyılda bu ismi almışlardır. Antarktika'nın da dahil olduğu tüm kıtalarda dağılım gösterirler. Fakat en çok güney yarımküredeki dağlık alanlardaki yağmur ormanlarında çeşitlilik gösterirler. Ciğerotları Marchantiopsida (kompleks talluslu ciğerotları) ve Jungermanniopsida (yapraksı ve basit talluslu ciğerotları) olarak iki sınıfa ayrılmaktadır. Kompleks talluslu olanlarda tallusun alt yüzeyinde (ventralinde) renksiz depo hücrelerinden oluşan bir tabaka, üst kısmında (dorsal kısım) renkli hücrelerin oluşturduğu bir tabaka ve tek sıralı epidermisten oluşur. Basit talluslularda böylesi bir tabakalaşma bulunmamaktadır.

Yapraksı olanlarda yapraklar genelde iki sıra oluşturacak şekilde dizilmiş olup, bitki dorsiventral yassılaştırmıştır. Bazılarında alt yapraklar olarak adlandırılan, substrata bakan yüzeyde üçüncü bir yaprak sırası vardır. Bu yüzden gametofitin alttan ve üstten görünüşleri farklıdır. Yapraklar genellikle lobludur. Karayosunları ve boynuzsu ciğerotları gibi heteromorfik döl almaşına sahiptirler. Fakat bunlardan birçok yönden farklıdırlar. Temel farklılıklar şunlardır; yapraksı olanlarda bile (yapraklar spiral değil karşılıklı sıralarda dizilmiş) genel olarak yassılaştırmış bir görünüşleri vardır. Rizoitleri dallanmamış tek hücreli, ince duvarlı ve genellikle renksizdir. Hem yapraklı hemde talluslu formlarda genelde

mantarlarla endosimbiyotik bir ilişki vardır. Sporofit olgunlaşırken gametofitik doku ile çevrilidir. Seta, hücre bölünmelerinden ziyade hücrelerin boylanması ile uzar. Kapsül, diğer bryofit gruplarında yaygın olan stoma, kutikula ve kolumella içermez. Yapraklı ciğerotlarında yapraklar genellikle tek tabakalı olup orta damar taşımamaktadır. Gametofit hücreleri kompleks yağ damlaları içermektedir. Sporangium genellikle boyuna dört yarık ile açılmaktadır ve sporların etrafa dağılmasında elater adı verilen ince, uzun, higroskobik ve helezon şeklindeki yapılar rol oynamaktadır. Operkulum ve peristom dişleri yoktur.

Boynuzsu ciğerotları (Anthocerotophyta bölümü), sporofitlerinin boynuza benzemesinden dolayı bu şekilde isimlendirilmişlerdir. Gametofitleri oldukça küçük, loblu ve birkaç hücre tabakası kalınlığında, genellikle rozet şeklindeki tallus yapısındadır. Ortama düz rizoitleri ile tutunurlar. Tallus yapısındaki gametofit, hücrelerinin genellikle pyrenoid içeren büyük tek bir kloroplasta sahip olmasıyla diğer bryofitlerden ayrılmaktadır. Ayrıca talluslarının epidermalarında stoma benzeri porlar bulunmaktadır. Tallusun alt kısmında bulunan musilajla dolu boşluklarda bazı mavi-yeşil algler, özellikle *Nostoc* üyeleri simbiyotik olarak yaşamaktadır. Sporlar, sporangiumun boyuna bir veya iki yarıkla açılması ile dağılırlar. Sporangium ceketi çok tabakalı olup, genellikle stomalıdır. Sporangiumda kolumella ve psödoelaterler bulunur.

Karayosunları (Bryophyta bölümü) bryofitlerin en büyük grubudur. Diğer bryofitlerden daha fazla yapısal çeşitlilik göstermekte olup evrimsel olarak da daha gelişmişlerdir. Bu grubun en önemli karakteristik özelliği, türlerin çoğunda sporların dağılımında rol oynayan ve dağılımı kontrol eden higroskobik (suyu seven) peristom dişlerine sahip olmasıdır (Glime, 2009). Peristom dişleri genelde iç ve dış peristom olmak üzere iki tanedir. Dış peristom, iç peristoma nazaran daha fazla higroskobiktir. Nemli havalarda bu dişler kapanırken, kurak dönemde açılmaktadır. Sporların dağılımları genelde uzun bir periyotta gerçekleşir. Sporların

çimlenmesi ile oluşan protonema ipliksi dallanmış yapıda olup bazen gemma oluşturabilmektedir.

Gametofit yapraklı ve ışımsal simetrik olup yapraklar üçten fazla sırada dizilirler. Yapraklar ciğerotlarının aksine genellikle orta damar içerir. Anteridyum ve arkegonyum genellikle parafiz olarak adlandırılan verimsiz filamentler ile çevrilidir. Sporangium örtüsü çok tabakalıdır. Yüzeysel ve gömülü olmak üzere iki tip stoma içerir. Rizoitler çok hücreli olup klorofil taşımazlar.

Karayosunları görünüm olarak akrokarp ve pleurokarp karayosunları olarak iki büyük gruba ayrılırlar. Akrokarp karayosunlarında, gametofit substrata dik olarak bulunur, sporofit ise gametofitin veya ana dalların uç kısmında yer alır. Pleurokarp karayosunlarında ise gametofit genellikle substrata paralel olarak gelişir ve ikincil gövdelere veya yan dallara sahiptir. Sporofit ana gövde veya dallar üzerinde küçük tomurcuk benzeri yan dallarda gametofite dik olarak bulunur. Bazı türler, örneğin; *Cryphaea*, *Fontinalis* gibi karayosunları kladokarp özelliktedir ve gametangiumları kısa yan dallar üzerinde bulunur.

BRYOFİTLERDE GAMETOFİT-SPOROFİT GELİŞİMİ

Bryofitlerde sporların çimlenmesi ile protonema adı verilen gametofit öncüsü bir yapı oluşur. Çimlenme ortam koşullarına göre (sıcaklık, ışık, nem vb.) unipolar, bipolar, tripolar veya tetrapolar olabilmektedir. Protonemanın gelişim aşamalarında hormonlar önemli roller almaktadırlar. Oksin varlığında sitokin hormonu tomurcuk oluşumunu arttırırken, yüksek konsantrasyonlarda kaulonemayı inhibe etmektedir. Protonemanın şekli ve yapısı farklı gruplarda farklı şekillerde olmaktadır. Protonema karayosunlarının büyük bir kısmında ipliksi algelere benzer bir yapıda iken granit karayosunlarında (*Andreaeopsida*) ve bataklık karayosunlarında (*Sphagnopsida*) talloz yapıdadır. Ciğerotlarında protonemanın şekli ipliksiden tallusluya değişen şekillerde olabilir. Ciğerotlarında birkaç hücreye indirgenmiş

haldedir. Boynuzotlarında ise protonema safhası yerine germ t p  oluŐturulur. Protonema bazı karayosunlarında eŐeysiz  reme yapıları olan gemmalar oluŐturabilirken diŐer gruplarda bu yapı bulunmamaktadır. Protonemanın geliŐiminde ortam koŐulları olduk a  nemlidir.  rneŐin *Sphagnum* da protonema talloidken, y ksek potasyum varlıŐında ipliksi olabilmektedir. *Sphagnum*'un normal yetiŐme ortamlarındaki potasyum miktarı d Ő kt r.

Bazı karayosunlarında prtonema kalıcıdır ( rneŐin; *Buxbaumia*, *Ephemerum*, *Pogonatum aloides* (genellikle), *Tetradontium brownianum*). DiŐer bir oŐunda ise  l r ve kaybolur.

Karayosunlarında tipik bir Őekilde dallanmıŐ olan protonema t re ve ortam koŐullarına g re kloronema, kaulonema, veya rizoitlere, d n Ő r. Kloronema  imlenen spordan oluŐan ilk ipliksi yapıdır ve boyuna dik olan enine  eperleri, kısa h creleri,  ok sayıdaki kloroplastı, renksiz h cre duvarı ve d zensiz dallanması ile ayırt edilir. Kaulonema, eŐer varsa, kloronemadan sonra geliŐir. H crelerin boyuna  apraz enine duvarları, genellikle kahverengimsi olan h cre duvarları, spora g re distal konumu, daha az olan iŐ Őeklindeki kloroplastları ile ayırt edilir. En azından k lt rde kloronema yatay olarak geliŐebildiŐi gibi dikey olarak da geliŐebilmektedir. Fakat kaulonema sadece yatay olarak geliŐir.

Protonemadan farklı d nemlerde rizoitler oluŐturulur. Bunlar kahverengimsi h cre duvarları (pigmentli h cre duvarı), disk veya silindirik plastitleri ve eŐik enine h cre duvarları ile ayırt edilirler.

Protonema  zerinde tomurcuklar  retilir. Bu tomurcuklar zamanla talluslu veya yapraksı gametofiti oluŐturacaktır. Protonemadan  retilen tomurcukların oluŐumunda sitokinin positif rol oynarken, ABA (absisik asit)  nleyici etki yapabilmektedir. Tomurcuklar apikal h crelerden b y mektedirler. OluŐumları aŐamasında tomurcuklara kırmızı ve beyaz ıŐık uyarıcı etki yaparken, mavi, yeŐil ıŐık ve karanlık  nleyici etki yapmaktadır. Giberellinler

karayosunlardan elde edilen bilgilere göre uyarıcı etki yapmaktadır. Diğer uyarıcı maddeler (B12 gibi) bu canlıların beraber yaşadığı diğer canlılar alg, mantar ve bakteriler tarafından sağlanabilir. Ağır metaller tomurcuk oluşumunu önleyici etki yapmaktadır fakat nikel düşük konsantrasyonlarda arttırıcı etki yapabilir.

Gametofitlerde gövde büyümesi başlıca hücre uzaması ile gerçekleşirken, bazen hücre bölünmeleri de buna eşlik etmektedir. Büyümeler bölünebilir apikal hücre ile olmaktadır. Hücrelerin uzaması, genişlemeye izin vermek amacıyla yan duvarların gevşemesi ile olur. Oksin hormonu gevşemeye yardım ederken, dışsal kalsiyum ve etilen inhibe etmektedir (muhtemelen kalsiyum, hücre duvarlarını tutturucu yapıyı tutturucu kalsiyum pektat oluşturur). Gibereellik asit ise hücrelerin genişlemesini sağlamaktadır. Hormonların dışında gametofitin gelişiminde sıcaklık, su vb. dışsal faktörlerde rol oynamaktadır.

Gametofitlerde dallanma trakeofitlerde olduğu çeşitlilik gösterir. Bu çeşitlilik apikal dominans yokluğundan güçlü apikal dominansa kadar değişiklik göstermektedir.

Bryofitlerde dallanma trakeofitlerden farklıdır. Dallanma tomurcukları trakeofitlerde yaprak koltuklarında üretilirken, dallanma bryofitlerde yaprak eklem noktalarının altından olmaktadır. Trakeofitlerde tomurcuklar bölünen hücrelerden oluşan bir meristematik dokuya sahiptirler ve bu yapı yaprak tarafından koruma altındadır. Bryofitlerde ise gövdenin dışındaki hücrelerden bir tanesi dalları oluşturacak şekilde özelleşir ve sonradan o dalın bölünür apikal hücrelerini oluşturur.

Gametofit boynuzotlarında tallus şeklidir. Tallusun altından rizoitler çıkmaktadır. Gametangiumlar ise tallus içerisinde gömülüdür.

Çiğeroğlarında gametofit taloz veya yapraklı olabilmektedir. Talluslu olanlarda rizoidler alt kısımdan çıkarlar. Gametangiumlar tallus içerisinde veya özelleşmiş dokular üzerinde

olabilmektedir. Yapraklı formlarda ise gövdenin farklı kısımlarında yer alırlar (özellikle uç kısımlarda).

Talluslu ciğerotlarında tallus kompleks veya basit yapıda olabilmektedir. Kompleks yapıda olanlarda hava poru, asimilasyon ve depo için farklılaşmış yapılar bulunmaktadır (Örn: *Marchantia*). Basit yapıları olanlarda ise böyle bir farklılaşma yoktur (Örn: *Metzgeria*).

Yapraklı ciğerotlarında ise yapraklar 3 sıra şeklinde düzenlenmektedir ve sırt karın yönünde bir yassılaşıma olmuştur. 3. Sırayı oluşturan ve substrata bakan alt yüzeyde bulunan yapraklara amfigastria adı verilmektedir. Diğer yapraklarda da genellikle loblar bulunmakta olup üstteki loba dorsal lob, alttakine ise ventral lob adı verilmektedir. Rizoidler substrata bakan kısımda ve/veya dip kısımlarında bulunur (Örn: *Frullania*).

Karayosunlarında ise iki tip gametofit görülmektedir. Bunlardan arkegonyumların gövdenin ucunda oluştuğu akrokarp olanlar ve arkegonyumların kısa yan dallar üzerinde oluştuğu pleurokarplardır. Akrokarplarda dallanma olmaz, dallanma olanlarda da dallar çatallanma şeklindedir (kladokarp). Pleurokarplarda ise farklı dallanma tipleri görülmektedir. Her iki tipte de yapraklar gövde üzerinde ışınsal olarak dizilmiştir. Nadir de olsa bazı türlerde sırt karın yönünde bir yassılaşıma görülmektedir.

Bryofitlerde iletim görevi yapan leptoid ve hidroidler ligninleşmemiş yapılar olduğundan bu yapılar iletim demeti olarak kabul edilmezler. İletim işini yapan bu hücreler karayosunlarından bazılarının sporofitinde ve/veya gametofitinde yer alabilmektedirler.

Bryofitlerde sporofit döllenme sonucu oluşan zigottan direkt olarak geliştiğinden $2n$ kromozomlu yani diploittir. Alglerin aksine, bryofitlerde döllenme sonucu oluşan zigot dışı gametangiyum (arkegonyum) içerisinde kalır ve uygun koşullar sağlandığında zigot bölünerek hala arkegonyum içerisinde yer alan embrioyu oluşturur. Oluşan embriyo bölünmelere ve özelleşmeye devam ederek ergin sporofiti meydana getirir. Ergin bir sporofit ayak, sap (seta)

ve kapsül (sporangiyum; spor içeren yapı)'den (kutikula içerirler) oluşur. Oluşan olgun sporofit hala taban kısmı ile gametofite bağlıdır. Bundan dolayı sporofit gametofit üzerinde parazit olarak kabul edilebilir. Sporofit gametofitten su ve mineral maddeleri haustoryum adı verilen bir kaynaşma dokusu veya kısmı ile alır. Bu parazitlik durumundan dolayı bitki üzerinde bazı karayosunları hariç tek bir sporofit üretilir. Çünkü diğer zigot, embriyo ve sporfitler içinde besine gereksinim olacaktır.

Mayoz bölünme gerçekleştiğinde ve sporlar oluşmaya başladığında haustoryumdaki hücrelerin duvarlarındaki boşluklarda madde birikimi gerçekleştiğinden gametofitten besin geçisi durur. Fakat su geçmeye devam eder.

Bryofitlerde görülen gametofite bağımlılık sporofiti fotosentetik organizmalar arasında eşsiz bir özelliktir. Başka bir deyişle arkegonyum içinde gelişmesi ile alglerden, gametofite bağımlılığı ile diğer bitkilerden ayrılmaktadır. Ayrıca bu sporofit gametofitik dokular tarafından gelişiminin büyük bir kısmında korunmaktadır. Bu korumadan dolayı bu neslin evrimi yavaş olmaktadır.

Sporofit boynuzotlarında fotosentetik olup, stoma taşımaktadır. Seta içermezler. Sporangiyum içerisinde kolumella, sporlar ve pseudoelaterler bulunmaktadır. Kapsül boyuna bir veya iki yarıkla açılarak uzun periyotta sporlarını dağıtmaktadır.

Sporofit çiğerozlarında fotosentetik değildir, stoma taşımamaktadır. Seta seffaf renkli olup dayanıksızdır ve sporongial doku kapsül içinde tamamen farklılaştıktan sonra uzar. Sporangiyum içerisinde sporlar ve elaterler bulunurken, kolumella bulunmamaktadır. Kapsül boyuna 4 yarıkla açılarak kısa periyotta sporlarını dağıtmaktadır.

Sporofit karayosunlarında fotosentetik veya değildir, çoğunlukla stoma taşımamaktadır. Seta bataklık ve granit karayosunlarında bulunmazken diğer gruplarda uzun ömürlüdür. Setanın etrafında ona destek sağlayan kalın bir duvar bulunmaktadır. İletim görevi yapan

leptoid ve hidroidler setada bulunabilir. Sporangiyum içerisinde sporlar ve kolumella bulunurken, elaterler bulunmamaktadır. Kapsül karayosunlarında çok farklı şekillerde sporlarını dağıtmaktadır ve farklı dağılım mekanizmalarına sahiptir. Bu mekanizmalar bryofitlerin dağılımında ayrıntılı olarak ele alınacaktır. Fakat çoğunluğunda sporların dağılımında peristom dişleri ve kapsül kapağı rol oynamaktadır. Karayosunlarının kapsüllerinin üzerinde kaliptra adı verilen bir yapı bulunmaktadır. Bu yapı sporofiti koruma dışında çeşitli enzimlerin salgılanmasında da rol oynamaktadır.

KAYNAKLAR

Hallingbäck, T. and Hodgetts, N. (compilers). (2000). *Mosses, Liverworts, and Hornworts. Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes*. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. x + 106pp.

Saxena, D.K., Harinder., 2004. Uses of Bryophytes. *Resonance*, 56–65.

Schofield, W.B., 2001. *Introduction to Bryology*, The Blackburn Press, New Jersey.

Shaw, AJ, Szövényi, P & Shaw, B (2011) Bryophyte Diversity And Evolution: Windows Into The Early Evolution Of Land Plants, *American Journal of Botany*, 98(3): 352–369.

Uğuz, U (2007). *Karabük Demir Çelik İşletmeleri (Kardemir) 'in Çevrede Oluşturduğu Ağır Metal Birikiminin Biyomonitör Olan Karayosunları (Mosses) Üzerinden Araştırılması*, ZKÜ Fen Bilimleri Enstitüsü, Yüksek Lisans Tezi, Zonguldak, s. 71.

Vitt, D.H., Marsh, J.E., Boverly, R.G., *Mosses, Lichens and Fern of Northwest North Amerika*, University of Washington Press. (1988).

Yıldız, B. & Aktoklu, E. (2010) *Bitki Sistematiği, İlk Karasal Bitkilerden Bir Çelenkililere*, ISBN: 978-605-5829-86-5, Palme Yayıncılık, Ankara, s. 395.