

SASS-GYARMATI ANDREA

A MOHÁK FUNKCIONÁLIS ÖKOLÓGIÁJA TRÓPUSOKON: FUNKCIONÁLIS JELLEGEK, MIKROBIOM ÉS ÖKOLÓGIAI SZEREPEK INTEGRÁLÁSA

Eszterházy Károly Katolikus Egyetem, Növényteni és Növényélettani Tanszék

e-mail: sass-gyarmati.andrea@uni-eszterhazy.hu

Absztrakt

A trópusokon a mohák kulcsfontosságú, bár gyakran alábecsült szerepet játszanak a nedves esőerdei ökoszisztémák szerkezetében és működésében. Poikilohidrikus természetüknek és nagy felületi arányuknak köszönhetően ezek a növények a mikroklíma, a vízháztartás és a tápanyagok körforgásának kritikus szabályozóiként működnek. Ökológiai jelentőségük mellett a trópusokon előforduló mohák funkcionális ökológiája sokkal kevesebb figyelmet kapott, mint az edényes növényeké, különösen a vízháztartás, a fotoszintézis plaszticitása és a szimbiotikus interakciók tekintetében, amelyek meghatározzák a trópusi és szubtrópusi mohák teljesítményét és ökológiai szerepét. Ez az áttekintés a trópusokon élő mohafajok ökológiai szerepét, valamint a legfontosabb funkcionális jellegeikkel kapcsolatos jelenlegi ismereteket foglalja össze. Elsőként a vízvisszatartással és a kiszáradástoleranciával kapcsolatos morfológiai és élettani alkalmazkodásokat tárgyaljuk, kiemelve az epifiton fajok között megfigyelt eltérő stratégiák változatosságát. Másodsorban áttekintjük a fényadaptáció háttérben álló mechanizmusokat, beleértve a klorofill összetételét, a fényvédő pigmenteket és a fotoszintézis hatékonyságát a trópusi erdők lombkoronájára jellemző változó sugárzási viszonyok között. Harmadsorban kiemeljük a moha- és mikrobiális társulásokra vonatkozó egyre több adatot, különös tekintettel a cianobaktériumok nitrogénmegkötésére, a gombás endofitonokra és a mohák stressztűrő képességét és tápanyagfelvételt szabályozó mikrobiális közösségekre. A továbbiakban feltárjuk, hogy ezek a funkcionális jellegek hogyan érvényesülnek az ökoszisztéma szintű folyamatokban, mint például a vízvisszatartás, a talajvédelem és a szén-dioxid-megkötés, -alátámasztva a mohák jelentőségét a trópusi erdők változó környezeti feltételei között. Befejezésképpen meghatározzuk a legfontosabb ismerethiányokat és módszertani kihívásokat, beleértve a standardizált tulajdonságméréseket, a hosszú távú in situ vizsgálatokat, valamint az élettani és molekuláris adatok integrálásának szükségességét. A tulajdonságalapú és az ökoszisztéma-

alapú perspektívák ötvözésével ez a tanulmány egy koncepcionális keretrendszer kíván létrehozni a trópusi mohák funkcionális sokféleségével és a trópusi erdők ökoszisztémáiban zajló ökológiai folyamatok fenntartásában betöltött szerepükkel kapcsolatos jövőbeli kutatásokhoz.

Kulcsszavak: mohák, funkcionális jellegek, vízvisszatartás, fényadaptáció, szimbiózis, epifitonok, ökoszisztéma-szolgáltatások

ANDREA SASS-GYARMATI

FUNCTIONAL ECOLOGY OF BRYOPHYTES IN THE TROPICS: INTEGRATION OF FUNCTIONAL TRAITS, MICROBIOME AND ECOLOGICAL ROLES

*Eszterházy Károly Catholic University, Department of Botany and Plant Physiology
e-mail: sass-gyarmati.andrea@uni-eszterhazy.hu*

Abstract: In the tropics bryophytes play a pivotal yet often underestimated role in the structure and functioning of humid forest ecosystems. Owing to their poikilohydric nature and high surface-to-volume ratio, these plants act as critical regulators of microclimate, hydrology, and nutrient cycling. Despite their ecological relevance, the functional ecology of tropical bryophytes has received far less attention than that of the vascular plants, particularly regarding water relations, photosynthetic plasticity, and symbiotic interactions. This review synthesizes current knowledge on the key functional traits that determine the performance and ecological roles of tropical and subtropical mosses. First, we discuss morphological and physiological adaptations related to water retention and desiccation tolerance, emphasizing the diversity of strategies observed among epiphytic, terricolous, and saxicolous taxa. Secondly, we summarize the mechanisms underlying light adaptation, including chlorophyll composition, photoprotective pigments, and photosynthetic efficiency of the fluctuating radiation regimes under the tropical forest canopies. In the third place, we highlight the growing amount of data on moss and microbial associations, with particular emphasis on nitrogen fixation by cyanobacteria, fungal endophytes, and microbial communities that regulate the stress tolerance and nutrient uptake of mosses. We then explore how these functional traits interact in ecosystem-level processes such as water retention, soil protection, and carbon sequestration, thereby supporting the importance of bryophytes in maintaining the resilience of tropical forests under changing environmental conditions. Finally, we identify key knowledge gaps and methodological challenges, including standardized trait measurements, long-term in situ studies, and the need to integrate physiological and molecular data. By combining trait-based and ecosystem-based perspectives, this study aims to establish a conceptual framework for future research on the functional diversity of tropical mosses and their role in maintaining ecological processes in tropical forest ecosystems.

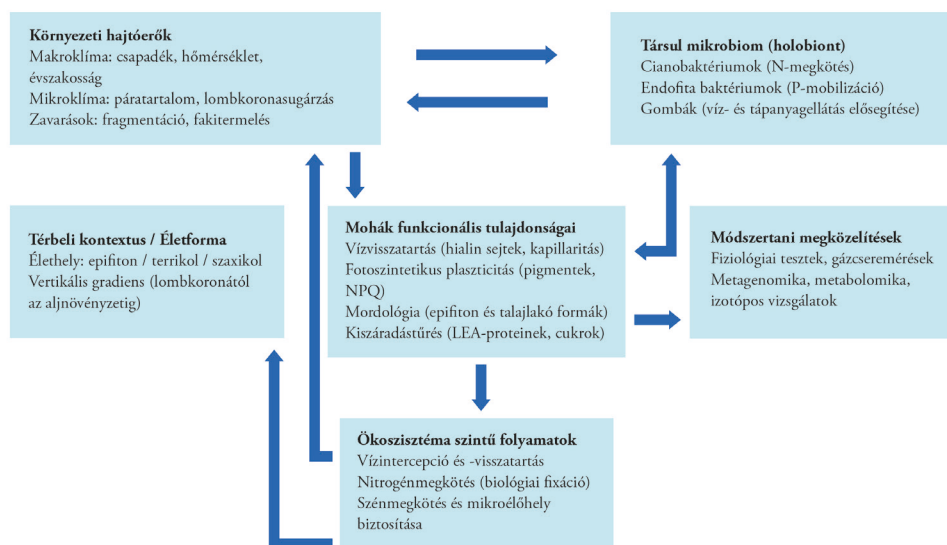
Keywords: bryophytes, functional traits, water retention, light adaptation, symbiosis, epiphytes, ecosystem services

Bevezetés

A mohák a szárazföldi növények egyik legősibb és egyedülálló csoportját képviselik, és kulcsfontosságú szerepet játszanak a szárazföldi ökoszisztémák szerkezetében és működésében. A mohák helyi és globális szinten egyaránt hatást gyakorolhatnak a biogeokémiai ciklusokra (PORADA ÉS MTSAL., 2014; ELDRIDGE ÉS MTSAL., 2023). A mohák közvetlenül hozzájárulnak az elsődleges produktivitáshoz, valamint közvetetten befolyásolják a talaj szén-dioxid-áramlását és -tárolását, ezáltal szabályozva a szén-dioxid-körforgást (TURETSKY ÉS MTSAL., 2012). Bizonyos mohák a nitrogénkötő baktériumok segítségével (DELUCA ÉS MTSAL., 2002; REED ET AL., 2012) befolyásolják a nitrogénkörforgást a talajban is. Poikilohidrikus növények lévén a mohák (és az általuk dominált kriptobiotikus kéreg) a víz felvételével, tárolásával és a talaj pufferolásával is hatnak a helyi hidrológiai folyamatokra (COE ÉS MTSAL., 2012; KETTRIDGE ÉS MTSAL., 2016). A mohák élőhelyet biztosítanak az apróbb gerinctelen élőlények számára, és elősegítik a talaj felszínén és alatt zajló biotikus interakciókat (pl. a mikrobiális tápláléklánc dinamikájának szabályozásával) (LINDO ÉS GONZALEZ, 2010; WICAKSONO ÉS MTSAL., 2021). A mohák jelentős biomassza- és funkcionális komponenst képeznek, különösen a trópusi és szubtrópusi és a szubarktikus régiókban, bár a legtöbb ökológiai tanulmány és szintézis elsősorban a mérsékelt övi vegetációra fókuszál. A humid mikroklimájú trópusi esőerdők mohái, amelyek fakérgen, sziklákon és talajon élnek, fontos szerepet játszanak a vízgazdálkodásban, a mikroklima szabályozásában és a tápanyagok körforgásában. A trópusi esőerdőket a többi erdőtípustól az is megkülönbözteti, hogy megjelennek bennük az epifill (élő levélfelszínen található) mohafajok, melyek csak a tartósan magas páratartalmú, stabil mikroklimájú erdőkben képesek fennmaradni (ORBÁN 1997, 1999). A mohák poikilohidrikusak, víztartalmuk közvetlenül függ a környezetük nedvességtartalmától. Ez a tulajdonság lehetővé teszi számukra, hogy gyorsan alkalmazkodjanak a vízmennyiség változásaihoz, többségük jól tűri az időleges kiszáradást, ugyanakkor egyes fajok a kiszáradásra igen érzékenyek. Az epifiton életforma különösen jellemző a trópusokon: a mohák a fák ágain és kérgén élnek, gyakran a lombkorona különböző szintjein, ahol a fény- és vízviszonyok nagyon eltérőek. A trópusi esőerdőkben a mohák növekedési formáinak diverzitása kiemelkedően nagy: májmohák esetében a telepes és a leveles, lombosmoháknál az akrokarp (csúcson termő) és pleurokarp (oldalt termő) fajok. A mohatelepek alkothatnak gyepeket, a párnaszerű vagy egészen a függőnyszerű lecsüngő formáig terjednek. Minél nagyobb egy adott élőhely csapadékfüggősége, annál komplexebb formák alakulnak ki. A morfológiai adaptáció nemcsak a vízfelvételt segíti, hanem növeli az asszimiláló felületet is (ORBÁN 1999). Ezek a speciális életkörülmények különleges morfológiai és fiziológiai alkalmazkodásokhoz vezettek, mint például a vízraktározó sejtek (hialin sejtek), a hajtás felszínének mikromorfológiai módosulásai és

a gyors vízfelvételekre képes levelek (AH-PENG ÉS MTSAL., 2017). A mohák életstratégiája az élettartam, a szaporodási és a terjedési mechanizmusok, a kompetíciós képesség és az élőhely-preferencia összefüggő rendszerét jelenti. (1) Az átfutó, fugitív típusú fajok rövid életűek, életciklusuk egy évnél rövidebb, spórái aprók. (2) A kolonizáló típus fajai gyorsan elfoglalják az új szabad felszíneket, például a talajt, fakérget, sziklafelszínt vagy mesterséges felületeket. Három altípusa: az efemer kolonisták, a többéves valódi kolonisták és a pionír kolonisták. A kolonizáló fajok spórái aprók, kitartóak, vegetatív sarjakkal és propagulumokkal gyorsan terjednek a pionír fajok kivételével. (3) Az évelő állandó fajok üde erdőkben tömeges vegetációt alkotnak, ezen belül két altípus van: a kompetítor évelők és a stressztoleráns évelő fajok. Az ide sorolható fajok hosszabb élettartamúak, nagyobb gametofitonnal, de ritka a fruktifikáció, a spórák aprók. (4) Az ingázó (shuttle) stratégiatípusok a kedvező környezeti körülmények esetében megjelennek, ha kedvezőtlené válnak a körülmények, akkor eltűnnek. Altípusai: az egyéves ingázó fajok egy éven belül, a rövid életű ingázók 2-3 éven belül fruktifikálnak, gyakran gemmák vagy vegetatív propagulumok segítségével terjednek, és a harmadik a hosszú életű ingázók. Spóráik nagyok, az egyévesek kivételével propagulumokkal és vegetatív sarjakkal is terjednek. A kompetíciós képesség nagy variabilitást mutat: a gyors életciklusú fajok gyenge versenytársak, míg a perennial stayers típusok számítanak a legtöbb közösségben a legerősebb kompetítoroknak. Az életstratégiák és élőhely-preferenciák szorosan összefüggenek: a frissen kialakuló, bolygatott felszíneket az F, AS és C stratégiák népesítik be, míg a stabil trópusi erdőkben az évelő típusok válnak meghatározóvá állandó körülmények között, évtizedekig; minden trópusi erdőtípusban lehet domináns faj – talajon, fatörzsön, sziklákön, ágakon tömeges előfordulásúak. (ORBÁN 1999, 2002) A funkcionális ökológia a szervezetek funkcionális jellegeit vizsgálja, azaz hogy a morfológiai és élettani jellemzők hogyan befolyásolják az egyedek teljesítményét és az ökoszisztéma működését. Bár ez a megközelítés az elmúlt két évtizedben alapvetően megváltoztatta az edényes növények ökológiai kutatását, a mohák esetében kevésbé elterjedt. A trópusokon előforduló mohafajok esetében a funkcionális jellegek kutatása különösen fontos, mivel ezek a fajok olyan mikroklíma-feltételek között élnek, amelyek különösen érzékenyek az éghajlatváltozásra és az élőhelyek fragmentációjára. A trópusi mohák ökológiai szerepe többre tehető. A lombkorona szintjén élő epifiton fajok jelentősen hozzájárulnak a tápanyagok és a víz vertikális elosztásához: a csapadékot megkötve és visszatartva mérséklik a párolgást, miközben mikrotározóként is működnek. A talajban és sziklákban élő fajok szerepet játszanak a talajerózió csökkentésében, a víz visszatartásában és a tápanyagok megőrzésében. Egyes fajok szimbiotikus kapcsolatban állnak a cianobaktériumokkal, amelyek biológiai nitrogénmegkötést végeznek, ezáltal növelve a környező ökoszisztémák tápanyagszintjét. Más esetekben az endofiton mikrogombák vagy baktériumok segíthetik a víz és a tápanyagok felvételét, valamint növelhetik a stressztűrést. A fényhez való alkalmazkodás szintén a

mohaközösség egyik fő jellemzője. Az epifiton fajok gyakran váltakozó időszakokban vannak kitéve intenzív közvetlen sugárzásnak és árnyéknak, ezért pigmentösszetételük és fotoszintetikus aktivitásuk nagyfokú plaszticitást mutat. A fotoszintézis hatékonysága és a vízvisszatartás szorosan összefügg: a kiszáradás elleni védelem és a fénytűrés gyakran párhuzamosan evolúált (Pócs, 1982). Bár a mohák funkcionális ökológiájával kapcsolatos kutatások száma nő, a módszertan terén még mindig jelentős hiányosságok vannak. Kevés olyan tanulmány készült, amely több életformacsoport vagy biogeográfiai egység között egységes módon mérte volna a funkcionális tulajdonságokat (pl. vízfelvételi képesség, kiszáradástolerancia, fotoszintézis-paraméterek). A legtöbb adat egy fajra vagy szűk földrajzi területre korlátozódik, ami megnehezíti a globális összehasonlítást. Ezenkívül a taxonómiai problémák (kritikus csoportok) szintén akadályt képeznek a trópusokon előforduló mohák funkcionális adatainak integrálásában. A mohák jellegei és a közösségek és ökoszisztémák közötti funkcionális kapcsolatok változatosságának feltérképezése elengedhetetlen a mohák és a környezet közötti kölcsönhatások holisztikus megértéséhez, és egyre sürgetőbbé válik



1. ábra. Konceptuális modell: Trópusi mohák funkcionális kölcsönhatásai

1. A mohák vízvisszatartó képessége és alkalmazkodása

A trópusi és szubtrópusi mohák egyik legfontosabb funkcionális jellemzője a vízvisszatartó képességük és a kiszáradás iránti toleranciájuk. Poikilohidrikus organizmusokként a mohák víztartalma közvetlenül követi környezetük páratartalmát, ezért életfolyamataik – különösen

a fotoszintézis és a gázcseré – csak nedves állapotban aktívak (PROCTOR, 2000; OLIVER ÉS MTSAI., 2005). A trópusi környezetre jellemző gyors és gyakori nedves-száraz ciklusok olyan szerkezeti és fiziológiai alkalmazkodásokat eredményeztek, amelyek hatékony vízfelvételt, tárolást és kiszáradás utáni túlélést tesznek lehetővé.

1.1. Vízfelvétel és vízszállítás

A mohák vízfelvétele elsősorban passzív folyamat, amely a levélkék, hajtások és rizoidok felületén keresztül történik. A mohák levélkéi egysejtrétegűek, gyakran vékony sejtfalúak, és nagy kiterjedésű kapilláris terekkel rendelkeznek, ami elősegíti a gyors vízfelvételt és -szállítást (LIGRONE ÉS MTSAI., 2000). A levelek mikromorfológiája – például a mamillák, papillák és asszimiláló lamellák jelenléte – jelentősen növeli a fajlagos felületet és elősegíti a vízréteg kialakulását. Egyes nemzetségekben, például a *Sphagnum*, *Leucobryum* és *Campylopus* nemzetségekben, a hialin sejtek kulcsszerepet játszanak a víz visszatartásában. Ezek a sejtek vékony falúak, pórusosak, és vizet tárolnak a hialin sejtekben, amelyet fokozatosan bocsátanak ki a környező klorofillsejtekbe (PROCTOR, 1998). Trópusi környezetben, ahol a vízellátás gyakran időszakos, ez a sejtszerkezet lényeges a fotoszintézis fenntartásához. Bár a legtöbb moha nem rendelkezik speciális szállítószövetekkel, néhány nagyobb méretű faj (pl. *Polytrichum*, *Dawsonia*) hydroid és leptoid sejteket tartalmaz, amelyek megkönnyítik a víz és a tápanyagok részleges szállítását (LIGRONE ÉS MTSAI., 2000). Ez a szállítószövethez hasonló rendszer különösen kedvező a szárazabb, nyílt élőhelyeken.

1.2. Morfológiai adaptációk a vízvisszatartáshoz

A trópusi epifiton mohák számára az egyik legnagyobb környezeti kihívás a levegő páratartalmának ingadozása miatt bekövetkező gyors vízvesztés elkerülése. A különböző fajok különböző morfológiai stratégiákat fejlesztettek ki ezeknek a kihívásoknak a leküzdésére. Az epifill májmohák esetében például a morfológiai szerkezet nagyon komplex: a levelek szélén hialin szegély található (pl. *Cololejeunea*, *Colura*), amely a nedvesség gyors felszívódását szolgálja, míg a belső rétegek a víz hosszabb távú visszatartását biztosítják. Egyes trópusi epifitonok, mint például a *Lejeunea* és a *Frullania* fajok (májmohák), zsákszerű vízmegtartó alsó levélkaréjokkal rendelkeznek. Számos mohafaj higroszkópos mozgást mutat: leveleik szárazon felcsavarodnak, csökkentve a felszíni párolgást, majd nedvesen újra kinyílnak. Ez nemcsak csökkenti a vízvesztést, hanem segít a légkörből származó páralecsapódás megkötésében is (PROCTOR, 2000).

1.3. A szárazságtűrés fiziológiai mechanizmusai

A trópusi mohák kiszáradástűrésének kulcsa az anabiózis, azaz a vízhiányos időszakokban az anyagcsere aktivitásának csökkenése. Szárazság idején ugyanis a sejtekben védő cukrok (pl.

trehalóz, szacharóz) halmozódnak fel, amelyek stabilizálják a membránokat és a fehérjéket (OLIVER ÉS MTSAL., 2005). Ezenkívül a késői embriogenezisben bőségesen előforduló (LEA) fehérjék is szerepet játszanak a sejtszerkezetek megőrzésében (ROUTRAY ÉS MTSAL., 2025). Kísérletek kimutatták, hogy a trópusi mohák fotoszintetikus rendszere (különösen a PSII) nagyfokú reverzibilitást mutat: az elektrontranszport és a fluoreszcenciaaktivitás a kiszáradás utáni újbóli nedvesítés után gyorsan helyreáll (ALPERT 2005, 2006). A fotoszintézis és a vízháztartás közötti kapcsolat különösen fontos az epifitonok közösségeiben az átmeneti mikroklímatis nyomasok túléléséhez. A pigmentösszetétel is befolyásolja a vízhiány elleni védekezést: a magas karotinoid- és flavonoidtartalom védelmet nyújt a fotoszintézis apparátusának fény- és oxidatív stressz esetén.

1.4. Mikroskálájú vízdinamika és ökoszisztéma szintű hatások

A mohaközösségekben a víz mozgása térben és időben rendkívül heterogén. A kapilláris víztranszport elengedhetetlen az epifiton közösségekben, ahol nincs más aljzathoz kapcsolódó vízellátás. Az ilyen közösségek képesek kialakítani olyan mikroskálájú víztároló rétegeket, amelyek hosszabb időszakokban több órán át vagy akár több napig is fenntarthatják a fotoszintézis tevékenységét. A mohák vízmegtartó képessége ökoszisztéma szinten is jelentős: egyes hegyi trópusi erdőkben (mohaerdő, köderdő) az epifiton moharéteg egyetlen esőből hektáronként 30,000 liter vizet, a napi csapadékmennyiség 10–20%-át képes megőrizni (PÓCS 1976, 1980, VENEKLAAS ÉS MTSAL., 1990, AH-PENG ÉS MTSAL., 2017). Ha ehhez még hozzáadjuk a mohák által felfogott ködcsapadékot (a „vízszintes” csapadék mennyisége ebben a környezetben csaknem egyenlő az eső formájában lehulló vízzel (RÄSENEEN et al. 2018), óriási jelentőségű a mohatakaró vízvisszatartó képessége. Ez a visszatartott víz fokozatosan csepeg le vagy elpárolog, stabilizálja a mikroklímát és elősegíti a lombkorona vízkörforgásának szabályozását. A moharéteg lassítja a víz lefolyását és elősegíti a tápanyagok vertikális újraelosztását, ami közvetlenül befolyásolja a trópusi erdők hidrológiai és biogeokémiai egyensúlyát. Nem is szólva a patakok, vízfolyások szintjének stabilizálásáról és annak mezőgazdasági jelentőségéről.

2. Fényadaptáció és fotoszintetikus plaszticitás

A fény az egyik legfontosabb környezeti tényező, amely meghatározza a mohák anyagcseréjét, elterjedését és ökológiai szerepét. Trópusi körülmények között a mohák különösen heterogén fénykörnyezetben élnek: az esőerdők alacsonyabb szintjeiben és aljnövényzetében a szűrt és diffúz fény változik a napfényes foltokkal a lombkorona szerkezetének és a napállásnak megfelelően. Ebben a komplex fénykörnyezetben a mohák széles körű fényadaptációs és

fényvédő mechanizmusokat fejlesztettek ki, amelyek lehetővé teszik számukra a fotoszintézis teljesítményének optimalizálását és a fény okozta stressz minimalizálását. A mohák fotoszintetikus aktivitása szorosan összefügg a víz elérhetőségével és a fény intenzitásával. A fotoszintézis gyakran viszonylag rövid idővel a nedvesedés után éri el maximális szintjét, majd a víz mennyiségének csökkenésével együtt csökken (PROCTOR, 2000; ALPERT, 2006). A különböző életformák csoportjai (epifiton, talaj-, kéreg- és sziklakók) eltérő fénytelítettségi görbéket mutatnak. Az epifiton fajok általában magasabb fénytelítettségi ponttal és szélesebb fotokémiai tartománnyal rendelkeznek, míg az aljnövényzet árnyéktűrő fajai alacsonyabb fényintenzitás mellett érik el fotoszintézisük maximumát. Az alsóbb szinteken élő fajok (pl. *Fissidens*, *Thuidium*) még alacsony fényintenzitás mellett is aktívan részt vesznek a fotoszintézisben, míg a felső epifiton szintben élő fajok (pl. *Octoblepharum*, *Leucobryum*) intenzív, rövid idejű fényimpulzusokat hasznosítanak. A fotoszintézis és a vízháztartás integrált szabályozása ezekben a fajokban különösen figyelemre méltó: a fényhez való alkalmazkodási tulajdonságok gyakran a vízmegtartó mechanizmusokkal együtt változhatnak. Ez a funkcionális összefüggés a mohaközösségek egyik legfontosabb ökológiai vonása (ZOTZ ÉS BADER, 2024).

2.1. A fényviszonyok környezetének változásai és ökológiai jelentősége

A trópusi esőerdőkben a fényintenzitás térben és időben jelentősen változik: a lombkorona tetején és ágai közt („eufotikus zóna”) a fotoszintetikus aktív sugárzás (PAR) meghaladhatja az $1500\text{--}2000\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ értéket, míg az alacsonyabb szinteken („oligofotikus zóna”, RICHARDS 1983) gyakran $20\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ alá csökken (ZOTZ ÉS BADER, 2024). Az epifiton mohák ezért rendkívül dinamikus fénykörnyezethez alkalmazkodnak, amelyet a napi csapadékmennyiség és a lombkorona szerkezete is befolyásol. Az ilyen fényingadozásokhoz való alkalmazkodás különösen fontos, mivel a mohák nem képesek a fény irányába orientálódni vagy árnyékot adó struktúrákat kialakítani, mint az edényes növények. Ehelyett a pigment- és a fotoszintetikus plaszticitásuk révén reagálnak a környezeti változásokra (PROCTOR, 2000).

2.2. Pigmentösszetétel és fényvédelem

A mohák fényhez való alkalmazkodásának egyik legfontosabb összetevője a pigmentösszetétel. A klorofill a és a klorofill b aránya, valamint a karotinoidok és a xantofillok mennyisége határozza meg a fényabszorpciót és a fotokémiai hatékonyságot. Az árnyéktűrő fajok (pl. *Taxithelium*, *Leucobryum*, *Calymperes*) gazdagok klorofill b-ben, ami lehetővé teszi a gyenge, diffúz fény hatékonyabb kihasználását. Ezzel szemben a fényhez alkalmazkodott epifiton fajok magasabb karotinoid- és xantofilltartalommal rendelkeznek, amelyek fotoprotektív szerepet játszanak a túlzott sugárzás ellen (MARSCHALL ÉS PROCTOR, 2004). A xantofillciklus

különösen fontos a trópusi fajoknál, mert lehetővé teszi a nem fotokémiai kioltás (NPQ) gyors szabályozását, ezáltal elkerülve a PSII túlzott gerjesztését és a fotoinhibíciót (HEBER és MTSAI., 2007). A pigment összetétele napi és szezonális szinten változhat, tükrözve az erdei fénykörnyezet dinamikáját. A karotinoidok mellett az antioxidáns molekulák (pl. aszkorbinsav, flavonoidok, fenolos vegyületek) is szerepet játszanak a fotoprotektív hatásban. Ezek semlegesítik a fény- és hőstressz során keletkező reaktív oxigénszármazékokat (ROS), és hozzájárulnak a membránok és pigmentrendszerek stabilitásához (SORIANO és MTSAI., 2019).

2.3. Funkcionális alkalmazkodás és klímaérzékenység

A fényalkalmazkodási mechanizmusok nemcsak az egyedek szintjén befolyásolják a fennmaradásukat, hanem az ökoszisztéma működésének szintjén is. A trópusi erdőkben az epifita moha- és zuzmóközösség rétege hozzájárul a lombkorona fényviszonyainak szabályozásához, diffúz fényt biztosítva az aljnövényzet számára. Az éghajlatváltozás és az erdők fragmentációja azonban egyre inkább megváltoztatja a fényviszonyokat, ami hatással lehet ezeknek a moháknak és zuzmóknak a pigmentösszetételére és fotoszintetikus aktivitására. A megnövekedett fényintenzitás a korábban árnyéktűrő fajok hanyatlásához vezethet, míg a megnövekedett ultrabolya-sugárzás oxidatív stresszt okozhat (FAN és MTSAI., 2020). A funkcionális plaszticitás ezért kulcsfontosságú lehet a trópusi elterjedésű mohák éghajlatváltozáshoz való alkalmazkodásában.

3. Szimbiotikus kölcsönhatások és mikrobiom-közösségek

A trópusokon és szubtrópusokon előforduló mohák ökológiai szerepének egyik legérdekesebb és legkevésbé kutatott aspektusa a mikrobiális közösségekkel való szoros kapcsolatuk. A mohák nem izolált organizmusok, hanem mikrobiális holobiomok, amelyekben baktériumok, cianobaktériumok, gombák élnek együtt a gazdanövény mellett, kölcsönösen befolyásolva egymás anyagcseréjét, stressztűrő képességét és tápanyag-felhasználását (LINDO és GONZALEZ, 2010; ROUSK és MTSAI., 2013). Ezek az interakciók különösen fontosak **a trópusi élőhelyeken, ahol az** epifiton és talajlakó mohák tápanyagellátása rendkívül korlátozott, és a környezeti ingadozások extrémek. A mikrobiális partnerek ezért funkcionális szinergiákat biztosítanak, amelyek hozzájárulnak a mohaközösségek ökológiai sikeréhez és a trópusi ökoszisztémák rezilienciájához.

3.1. Cianobaktériumok és a nitrogénmegkötés

A cianobaktériumokkal való szimbiózis a mohákkal a legjobban dokumentált kapcsolat. Biológiai folyamatok révén képesek a légköri nitrogént (N_2) ammóniává alakítani, amelyet a moha felvehet és beépíthet. A trópusokon, ahol a talaj sok esetben kimerült és nitrogénszegény, ez a folyamat döntő fontosságú az ökoszisztéma nitrogénciklusában. A *Sphagnum*, *Blasia* és *Anthoceros* nemzetségekben a cianobaktériumok (*Nostoc*, *Anabaena*) intracellulárisan vagy nyálkás üregekben élnek. Az epifitonok esetében a nedves-száraz szakaszok gyakorisága nem gátolja, sőt akár serkentheti is a nitrogénmegkötési tevékenységet, mivel a cianobaktériumok a nedves szakaszokban aktiválódnak (DELUCA ÉS MTSAL., 2008). Ezek a szimbiózisok ökoszisztéma szinten is mérhetők: a trópusi köderdőkben a mohák és a cianobaktériumok közötti kapcsolatok az összes biológiai nitrogénmegkötés 20–30%-át is kitehetik (ALVARENGA ÉS MTSAL., 2024). Ez nemcsak a mohatelepek tápanyagellátását befolyásolja, hanem a környező vegetációét is, hozzájárulva az erdő tápanyaghálózatának stabilitásához. Ezek a mikrobiális partnerek hozzájárulnak a szárazság- és hőstressz-tolerancia növekedéséhez is, például az ozmoregulációt elősegítő anyagok (pl. prolin, trehalóz) termelésével. A baktériumok befolyásolják a biofilm képződését is, ami javítja a vízmegtartást és a tápanyagok helyi recirkulációját a mohapárnák belsejében. A mikrobiális biofilmek a levegőből is megkötik a port, a mikrotápanyagokat és a mikroorganizmusokat, ezáltal növelve a növényközösség tápanyagellátását (ROUSK ÉS MTSAL., 2013).

3.2. Gombapartnerek és mikorrhizaszerű szimbiózisok

Bár a klasszikus értelemben vett mikorrhiza-kapcsolatok nem jellemzőek a mohákra, bizonyítékok vannak arra, hogy a mohák szimbiotikus kapcsolatokat alakítanak ki endofita gombákkal (Ascomycota, Basidiomycota) (PRESSEL ÉS MTSAL., 2021). Ezek az interakciók különösen gyakoriak a trópusi epifiton mohákban, és számos funkcionális előnyt kínálnak: pl. tápanyagátvitel a légköri részecskékből és szerves anyagokból, fokozott vízfelvétel és -megtartás a gombák kapillárisain keresztül, stresszcökkentés oxidatív vagy termikus stressz esetén, valamint védelem más mikroorganizmusokkal szemben antimikotikus vegyületek révén (RIMINGTON ÉS MTSAL., 2020). A trópusi mohák és gombák közötti kölcsönhatás ezért funkcionálisan hasonló lehet a zuzmók szimbiotikus rendszeréhez, ahol a gombapartner felel a víz- és tápanyagellátásért, míg a fotobiont az asszimilátumok termeléséért. Bár ezek a kapcsolatok eddig nem teljesen tisztázottak, egyre több bizonyíték utal arra, hogy a gombapartnerek hozzájárulnak a mohák ökológiai-fiziológiai stabilitásához a trópusi környezetben.

3.3. Mikrobiális életközösségek mint funkcionális modulok

A mohákhoz kapcsolódó mikrobiális életközösségek együttesen egy komplex funkcionális hálózatot alkotnak, amelyben a különböző mikroorganizmusok specializált szerepet töltenek be. A nitrogénmegkötő, foszformobilizáló, antioxidáns és biofilmképző mikroorganizmusok együttesen biztosítják a mohák funkcionális stabilitását. A mikrobiális populációk összetétele és működése nagyban függ a mikroélelőhelyektől: a baktériumok diverzitása nagyobb a nedves, árnyékos epifita környezetben, míg a stressztűrő fajok dominanciája a nyílt, fényes élőhelyeken figyelhető meg (LINDO ÉS GONZALEZ, 2010). Ezek a dinamikus közösségek lehetővé teszik a mohák számára, hogy morfológiai alkalmazkodás nélkül gyorsan reagáljanak a mikroklimatikus változásokra. Néhány újabb kutatás szerint a mohamikrobiom anyagcsere-hálózatként is értelmezhető: az egyes mikroorganizmusok által termelt anyagcsere-termékek (pl. szerves savak, aminosavak, hormonok) közvetlenül befolyásolják a gazdaszervezet fiziológiáját és az ökoszisztéma tápanyagkörforgását. Így a mohák és mikroorganizmusok közötti szimbiózisok a trópusi erdők biogeokémiai mechanizmusainak kulcsfontosságú elemei is lehetnek. A mikrobiális-moha kapcsolatok nemcsak élettani előnyökkel rendelkeznek, hanem evolúciós adaptációs előnyt is jelenthetnek a poikilohidrikus létforma fenntartásában. A mikroorganizmusokkal való együttélés biztosítja, hogy a mohák extrém környezetben, például időszakosan kiszáradó epifiton mikroélelőhelyeken is fenntartsák anyagcseréjüket. Ezek a kapcsolatok új ökoszisztéma szintű funkcionális modulokat is létrehoznak: a mohák nemcsak fotoszintetikus biomasszaként, hanem biológiai tápanyagforrásként, vízvisszatartó réteggé és mikrobiális hotspotként is funkcionálnak (PRESSEL ÉS MTSAI, 2021). Ez a komplex funkció kiemelt jelentőségű a trópusi erdők stabil működése szempontjából. A jövőbeli kutatásoknak a célja ezeknek a szimbiózisoknak a molekuláris, anyagcsere és ökoszisztéma szintű feltérképezése, mivel a mikrobiális közösségek és a gazdanövények közötti kölcsönhatások megértése kulcsfontosságú lehet a trópusi ökoszisztémák ellenálló képességének megőrzésében a klímaváltozás korában.

4. A funkcionális jellegek sokfélesége és az ökoszisztéma-szolgáltatások

A mohák sokrétűen járulnak hozzá az ökoszisztémák működéséhez: támogatják a talajképződést és a tápanyagkörforgást, szabályozzák a vízháztartást, nyersanyagot és dísztőanyagot szolgáltatnak, valamint kulturális szerepet is betöltenek (2. ábra). A trópusokon előforduló mohák funkcionális ökológiájának kutatása az elmúlt évtizedben jelentős reneszánszát élte (STANTON ÉS COE, 2021; COE, 2024), elsősorban az ökoszisztéma szintű érdeklődés növekedésének, az éghajlatváltozással kapcsolatos megfontolásoknak

és a modern analitikai módszerek elérhetőségének köszönhetően. Mindezek ellenére a trópusokon élő mohafajok továbbra is az egyik legkevésbé kutatott növénycsoportot képezik a funkcionális növényökológiában. Ez részben a trópusi erdők összetettségének és nehezen megközelíthetőségének, részben pedig annak köszönhető, hogy a legtöbb módszert és modellt eredetileg a mérsékelt éghajlati övezetben élő fajok számára fejlesztették ki. A jövőbeli kutatások kulcsa a funkcionális változatosság és az ökoszisztéma dinamikája közötti kapcsolat feltárása, amely átfogó képet ad a trópusi erdők biomasszájában és energiacyklusában szerepet játszó mohákról. A funkcionális ökológiai kutatás egyik fő korlátja a jellemzők mérésének szűkössége és heterogenitása. Míg az edényes növények esetében pontosan meghatározott protokollok és globális adatbázisok állnak rendelkezésre (pl. TRY-adatbázis) [1], a mohák esetében a tulajdonságok mérési módszerei gyakran eltérnek a laboratóriumok között (COE, 2024). A sajátos morfológiai és fiziológiai plaszticitásuk miatt a hagyományos mutatók (pl. levélvastagság, víztartalom, fotoszintézis sebessége) csak nehezen értékelhetők a trópusi fajok esetében. Emiatt alapvető fontosságú lenne egy szabványosított, taxonoktól független protokollrendszer kidolgozása, amely figyelembe veszi a mohák morfológiai jellemzőit (pl. levélrendezés, rizoidok sűrűsége, gametofiton–sporofiton arány). A trópusi mohákra alkalmazott tulajdonságalapú modell nemcsak fajszintű összehasonlításokat tenné lehetővé, hanem a funkcionális csoportok meghatározását is.

Támogató (Supporting)	Szabályozó (Regulating)	Ellátó (Provisioning)	Kulturális (Cultural)
Talajképzést segítő, vegetációs-szukcesszió Élőhely biztosítása Tápanyagkörforgás Szénkörforgás, szénmeg- kötés Nitrogénmegkötés Élőhely-helyreállítás	Vízkörforgás Talajvédelem Kártevők és betegsé- gek elleni védelem Nehézfémek bioindikációja (biomonitoring)	Mohák mint tüzelőanyag Építkezés Zöldtetők Kertészet Ruházat Gyógyászat	Vallási szertartások és rituálék Karácsonyi díszítés Gonosz szellemek elleni védelem

2 ábra. Mohák által nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatások (Ecosystem Services, ES)

(CHIMYANG ÉS MTSAI. 2022 nyomán, módosítva)

4.1. A jövőbeli kutatási trendek és módszertani kihívások

Az elmúlt évtizedben egyre nagyobb figyelmet kapott a trópusi mohák funkcionális ökológiája, mivel ezek a kicsi, de kulcsfontosságú növények érzékeny mutatói a mikroklimatikus változásoknak, és jelentős hatással vannak a víz- és tápanyagkörforgásra. Mindazonáltal jelenlegi ismereteink még mindig hiányosak, főként a módszertani korlátok,

a trópusi taxonómia kapcsán fennálló bizonytalanságok, valamint a kis léptékű ökológiai folyamatok mérhetőségének nehézségei miatt. A trópusi mohák funkcionális sokfélesége nemcsak tudományos szempontból jelentős, hanem ökológiai és társadalmi szempontból is fontos erőforrás. A klímaváltozásra különösen érzékeny poikilohidrikus szervezetekként a mohák a mikroklíma és a légkör változásainak indikátoraként szolgálhatnak. A jövőbeli természetvédelmi stratégiáknak ezért kiemelten kell foglalkozniuk a mohatársulások védelmével, különösen a hegyvidéki erdőkben és a másodlagos erdőkben. A mohák megőrzése egyben a hozzájuk kapcsolódó mikrobiális és gerinctelen közösségek megőrzését is jelenti, ezért a biológiai sokféleség megőrzéséhez integrált megközelítésre van szükség. A trópusi mohák ökológiai szerepének átfogó megértése csak több kontinensen végzett összehasonlító tanulmányok révén érhető el. Ennek kulcsa a közös mérési protokollok, egységes adatstruktúrák és közös herbárium-molekuláris archívumok kidolgozása. A molekuláris vizsgálatok bevonásával a tűrőképesség hatásmechanizmusainak megértésében fennálló hiányosságok jelentősen csökkenthetők. A világon megtalálható megközelítőleg 20 000 mohafajnak csak a töredékét (kb. 1000 fajt) vizsgálták terápiás célból. Számos lehetőség kínálkozik további hasznos mohafajok gyógyászati és kulturális célokra történő felhasználására. A jövőbeli kihívás a mohakutatás számára – a taxonómiai alapelvektől kiindulva – a prediktív ökológia szintjére való eljutás, ahol a funkcionális tulajdonságok és a környezeti tényezők összekapcsolása lehetővé teszi a klímaváltozás hatásainak térbeli modellezését.

Következtetések

A trópusi mohák funkcionális ökológiájának kutatása az utóbbi időben új lendületet kapott, miután felismerték, hogy ezek az apró, gyakran figyelmen kívül hagyott növények alapvető szerepet játszanak az esőerdők víz-, tápanyag- és szén ciklusában. Ezen áttekintés és a bemutatott koncepciómodell célja annak bemutatása volt, hogy a környezeti tényezők, a mohafajok funkcionális jellegzetességei, a hozzájuk kapcsolódó mikrobiális közösségek és az ökoszisztéma szintű folyamatok hogyan kapcsolódnak egymáshoz. A trópusi mohákra jellemző rendkívüli morfológiai és fiziológiai plaszticitás lehetővé teszi számukra, hogy gyorsan alkalmazkodjanak a szélsőséges mikroklímatis változásokhoz. A holobiont megközelítés szerint ennek a rugalmasságnak a kulcsa nemcsak a növény saját tulajdonságaiban rejlik, hanem a vele szoros szimbiózisban élő mikroorganizmusokban is, különösen a cianobaktériumokban, az endofita baktériumokban és a gombákban. Ezért ennek a többkomponensű rendszernek a funkcionális elemzése elengedhetetlen a trópusi ökoszisztémák stabilitásának és rezilienciájának megértéséhez. A mohák

funkcionális tulajdonságai (pl. vízvisszatartás, fotoszintézis, kiszáradástolerancia) és az ökoszisztéma szintű hatások közötti összefüggések új kutatási irányokat jelölnek ki a trópusi erdők működésének modellezésében. A jövőbeli kutatásoknak integrálniuk kell a fiziológiai, mikrobiológiai és környezeti adatokat, hogy kvantitatív módon leírják, hogyan járulnak hozzá a mohák a regionális nedvességdinamikai mintázatokhoz, a tápanyagok körforgásához és a szén-dioxid-megkötéshez. A trópusi mohák ökológiájának jövője egyértelműen az integrált, több módszert és több skálát alkalmazó megközelítésekben rejlik. A precíz mikroklíma-monitorozás és a kísérleti műveletek kombinálásával feltárható a moha–mikrobiom–környezet kölcsönhatások ok-okozati hálózata. Ugyanakkor a trópusi régiók közötti összehasonlítások ökológiai szempontból értelmezhetővé tételéhez elengedhetetlen a nemzetközi adatbázisok és közös protokollok kidolgozása. Összességében véve a trópusi mohák modellrendszerként szolgálhatnak a funkcionális ökológia területén a mikroorganizmusokkal való együttélés, a vízfelhasználási stratégiák és az éghajlatváltozáshoz való mikroadaptációk tanulmányozásában. Ez a kutatási irány nemcsak a mohafajok alaposabb ökológiai megismerését segíti elő, hanem hozzájárul a trópusi ökoszisztémák fenntartható kezeléséhez és megőrzéséhez is, amelyekben a mohák – bár gyakorta észrevétlenek – jelentős ökológiai hatást fejtenek ki.

Köszönetnyilvánítás:

Ezúton mondok köszönetet Orbán Sándor és Pócs Tamás professzoroknak a kézirat lektorálásáért, értékes kiegészítéseikért és kutatói pályámra gyakorolt ösztönző hatásukért.

Irodalomjegyzék

- Ah-Peng, C., Williamson Cardoso, A. Flores, O., West, A., Wilding, N., Strasberg, D., Hedderson T. A. J. (2017). The role of epiphytic bryophytes in interception, storage, and the regulated release of atmospheric moisture in a tropical montane cloud forest. *Journal of Hydrology* 548, 665–673. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2017.03.043>
- Alpert P. (2005). The limits and frontiers of desiccation-tolerant life. *Integrative and comparative biology*, 45(5), 685–695. <https://doi.org/10.1093/icb/45.5.685>
- Alpert, P. (2006). Constraints of tolerance: why are desiccation-tolerant organisms so small or rare? *Journal of Experimental Biology* 209, 1575–1584. <https://doi.org/10.1242/jeb.02179>

- Alvarenga DO., Clasen L.A., Rydgren Thomsen A.M., Andersen R.F., Rousk K. (2024). Light drives nitrogen fixation in tropical montane cloud forests in Costa Rica. *Science of The Total Environment* 940, 173631 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173631>
- Chimyang, N., Mossang P., Shankar V., Evelin H., Prem Lal Uniyal P.L. (2022). Bryophytes in the Ecosystem Services: a review. *Journal of Bioresources* 9 (1), 25–34. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8131443>.
- Coe, K., Belnap, J., and Sparks, J.P. (2012). Precipitation-driven carbon balance controls survivorship of desert biocrust mosses. *Ecology* 93, 1626–1636. <https://doi.org/10.1890/11-2247.1>
- Coe, K., Carter B., Slate M., and Stanton D. (2024). Moss functional trait ecology: trends, gaps, and biases in the current literature. *American Journal of Botany* 111(2), e16288. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16288>
- DeLuca, T.H., Zackrisson O., Nilsson MC. and Sellstedt A. (2002). Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419, 917–920.
- DeLuca, T. H., Zackrisson, O., Nilsson, M. C., & Sellstedt, A. (2002). Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature*, 419(6910), 917–920. <https://doi.org/10.1038/nature01051>
- Eldridge, D. J., Guirado, E., Reich P. B., Ochoa-Hueso, R., Berdugo, M., Sáez-Sandino T., Blanco-Pastor, J. L., Tedersoo, L., Plaza, C., Ding, J., Sun W., Mamet S., Cui H., He J. Z., Hu H. W., Sokoya, B., Abades S., Alfaro F., Bamigboye A. R., Asunción de los Ríos F. B., Durán J., Gaitan J. J., Guerra C. A., Grebenc T., Illán J. G., Liu Y. R., Makhalanyane T. P., Mallen-Cooper M., Molina-Montenegro M. A., Moreno J. L., Nahberger T. U., Gabriel F. Peñaloza-Bojacá, Picó S., Rey A., Rodríguez A., Siebe C., Teixido A. L., Torres-Díaz C., Trivedi P., Wang J., Wang L., Wang J., Yang T., Zaady E., Zhou X., Zhou X. Q., Zhou G., Liu S., Delgado-Baquerizo M. (2023). The global contribution of soil mosses to ecosystem services. *Nature Geoscience* 16, 430–438. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01170-x>
- Fan, X. Y., Liu, W. Y., Song, L., Liu, S., Shi, X. M. and Yuan G. D. (2020). A combination of morphological and photosynthetic functional traits maintains the vertical distribution of bryophytes in a subtropical cloud forest. *American Journal of Botany* 107(5), 761–772. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1474>
- Heber, U., Azarkovich, M., Shuvalov, V. (2007). Activation of mechanisms of photoprotection by desiccation and by light: poikilohydric photoautotrophs. *Journal of Experimental Botany* 58 (11), 2745–2759. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm139>
- Kettridge, N., Tilak A. S., Devito K. J., Petrone R. M., Mendoza C. A. & Waddington J. M. (2016). Moss and peat hydraulic properties are optimized to maximize peatland water use efficiency. *Ecohydrology* 9, 1039–1051. <https://doi.org/10.1002/eco.1708>

- Ligrone, R. & Duckett, J. & Renzaglia, K. (2000). Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 355, 795–813. <https://doi.org/10.1098/rstb.2000.0616>
- Lindo, Z., and Gonzalez A. (2010). The bryosphere: an integral and influential component of the Earth's biosphere. *Ecosystems* 13, 612–627. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>
- Marschall, M. & Proctor, M. (2004). Are Bryophytes Shade Plants? Photosynthetic Light Responses and Proportions of Chlorophyll a, Chlorophyll b and Total Carotenoids. *Annals of botany* 94, 593–603. <https://doi.org/10.1093/aob/mch178>
- Oliver, M. & Velten, J. & Mishler, B. (2005). Desiccation Tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats? *Integrative and comparative biology* 45, 788–799. <https://doi.org/10.1093/icb/45.5.788>
- Orbán, S (1997). Epiphyllous Calymperaceae species. *Community Ecology* 21, 119–121.
- Orbán, S. (1999): *Általános Briológia*. Eger, Magyarország: EKF Líceum Kiadó, 305 p.
- Orbán, S. (2002). A löszfalak moháinak életstratégiái. In: Salamon-Albert, Éva; Borhidi, Attila (szerk.) *Magyar botanikai kutatások az ezredfordulón: tanulmányok Borhidi Attila 70. születésnapja tiszteletére Pécs, Magyarország: Pécsi Tudományegyetem TTK Növénytani Tanszék* 710 p. 581–588. pp.
- Pócs, T. (1976). The rôle of the epiphytic vegetation in the water balance and humus production of the rain forests of Uluguru Mountains, East Africa. In Miede, J. & Stork, A. (eds.) *Boissiera* 24, 499–503.
- Pócs, T. (1980). The epiphytic biomass and its effect on the water balance of two rain forest types in the Uluguru Mountains (Tanzania, East Africa). *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 26, 143–167.
- Pócs, T. (1982). Tropical Forest Bryophytes. In: Smith, A.J.E. (eds) *Bryophyte Ecology*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_3
- Porada, P., Weber, B., Elbert, W., Pöschl, U. & Kleidon, A. (2014). Estimating impacts of lichens and bryophytes on global biogeochemical cycles. *Global Biogeochemical Cycles* 28, 71–85. <https://doi.org/10.1002/2013GB004705>
- Pressel, S., Bidartondo, M., Field, K., Duckett, J. (2021). Advances in understanding of mycorrhizal-like associations in bryophytes. *Bryophyte Diversity and Evolution* 43(1), 284–306. <https://doi.org/10.11646/bde.43.1.20>
- Proctor, M. & Nagy, Z. & Csintalan, Zs. & Takács, Z. (1998). Water-content components in bryophytes: Analysis of pressure-volume relationships. *Journal of Experimental Botany* 49, 1845–1854. <https://doi.org/10.1093/jexbot/49.328.1845>
- Proctor, M.C. (2000) The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology* 151, 41–49. <https://doi.org/10.1023/A:1026517920852>

- Proctor, M. C., Oliver, M. J., Wood, A. J., Alpert, P., Stark, L. R., Cleavitt, N. L. & Mishler, B. D. (2007). Desiccation-tolerance in bryophytes: a review. *The Bryologist* 110, 595–621. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2)
- Räsänen, M., Chung M., Katurji, M., Pellikka P., Rinne J. & Katul G. G. (2018). Similarity in fog and rainfall intermittency. *Geophysical research Letters* 45: 10691–10699. <https://doi.org/10.1029/2018GL078837>
- Richards, P. W. (1983). The three-dimensional structure of tropical rain forest. In Sutton, S. L., Whitmore, T. C. and Chadwick, A. C. (Editors) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell, Oxford, pp. 3–24.
- Rimington, W., Duckett, J., Field, K., Bidartondo, M. & Pressel, S. (2020). The distribution and evolution of fungal symbioses in ancient lineages of land plants. *Mycorrhiza* 30, 23–49. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00938-y>
- Rousk K., DeLuca T. H., Rousk J. (2013). The Cyanobacterial Role in the Resistance of Feather Mosses to Decomposition—Toward a New Hypothesis. *Plos One* 8(4), e62058. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062058>
- Routray, D., Sabovljević, M. S. & Goga, M. (2025). Stress-related proteomics in bryophytes. *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 159, 616–628. <https://doi.org/10.1080/11263504.2025.2496469>
- Soriano G., Del-Castillo-Alonso M.-Á., Monforte L., Núñez-Olivera E., Abaigar J. M. (2019). Phenolic compounds from different bryophyte species and cell compartments respond specifically to ultraviolet radiation, but not particularly quickly. *Plant Physiology and Biochemistry* 134, 137–144. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.07.020>
- Stanton D. E. & Coe K. K. (2021). 500 million years of chartered territory: functional ecological traits in bryophytes. *Bryophyte Diversity and Evolution* 43 (1), 234–252. <https://doi.org/10.11646/bde.43.1.17>
- Turetsky, M. R., Bond-Lamberty, E., Euskirchen, J., Talbot, S., Frolking, A. D., McGuire, E-S Tuittila. (2012). The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist* 196, 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- Zotz, G. and Bader M. Y. (2024). The Physiology of Lichens and Bryophytes in the Tropical Lowlands. In *The First 100 Years of Research on Barro Colorado: Plant and Ecosystem Science, Volume 2*, ed. Muller-Landau, H. C. and S. J. Wright, pp. 791–797. Washington, DC: Smithsonian Institution Scholarly Press. <https://doi.org/10.5479/si.26882653>
- Veneklaas E. J., Zagt R. J., van Leerdam A., van Ek R., Broekhoven A. J. & Genderen M. V. (1990). Hydrological properties of the epiphyte mass of a montane tropical rain forest, Colombia. *Vegetatio* 89, 183–192. <https://doi.org/10.1007/BF00032170>

Wicaksono, W. A., T. Cernava, C. Berg, and G. Berg. (2021). Bog ecosystems as a playground for plant–microbe coevolution: Bryophytes and vascular plants harbour functionally adapted bacteria. *Microbiome* 9, 170. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01117-7>

Hivatkozott világháló oldalak:

[1] TRY PLANT TRAIT DATABASE. <https://www.try-db.org/TryWeb/Home.php>
(Hozzáférés: 2025. 10. 24.)