

A bioindikáció, a biodiverzitás és a kémiai diverzitás összefüggései a lichenológiában

MTA doktori értekezés

Farkas Edit

a biológiai tudomány kandidátusa
az ELTE habilitált doktora

Vácrátót

2015

Szüleimnek

Tartalomjegyzék

Előszó	5
Bevezetés és célkitűzés	6
Anyagok és alkalmazott módszerek	9
Herbáriumi és frissen gyűjtött anyagok	9
Fénymikroszkópos vizsgálatok	9
Kémiai vizsgálatok	11
Kromatográfiás vizsgálatok	12
HPTLC nagyfelbontású vékonyréteg-kromatográfia	13
HPLC nagyhatékonyságú folyadékkromatográfia	14
LC-MS folyadékkromatográfia-tömegspektrometria	14
UV-megvilágítás	14
Molekuláris genetikai vizsgálatok	15
Elterjedési térképek készítése	15
Felvételezés a biodiverzitás becslésére	16
Saját kutatási eredmények és megvitatásuk	18
A zuzmók kutatása a természetben	18
Az élőhelyek, az aljzat és a bioindikáció összefüggései	18
A levéllakó zuzmók kutatása	21
A teleptől az ökoszisztémáig	31
Zuzmótársulások	32
A zuzmók, a talajképződés, a szukcesszió és a mikroélőhelyek	32
Hozzájárulás a biodiverzitáshoz	33
Új fajok leírása	37
A fajok rövid bemutatása, jelenlegi taxonómiai helyzete, értékelő utalások	38
A biodiverzitás becslése	50
Konzervációbiológia	52
Védett zuzmófajok Magyarországon	53
A speciális zuzmóanyagok kutatása	57
A zuzmóanyagok	58
Zuzmóanyagokban gazdag taxonok revíziós vizsgálata – a biológiai és kémiai diverzitás szerepe	64
<i>Cetrelia</i>	66
<i>Cladina</i>	69
<i>Lepraria</i>	72
<i>Toninia</i>	73
<i>Xanthoparmelia</i>	75
Új zuzmóanyag kimutatása levéllakó zuzmóból	78

A zuzmóanyagok szerepe	79
A zuzmóanyagok biológiai aktivitásának kutatása	80
Szabadgyökfogók, antioxidánsok	81
Zuzmóanyagok hatása a nehézfém homeosztázisra és a levegő- szennyezettség tűrésre	81
Fény- és UV-védelem	83
Allelopátia	84
Antimikrobiális hatás	84
Antiherbivor hatás	84
Citotoxikus, rákellenes, vírusellenes hatás	85
Allergének	85
Láz- és fájdalomcsillapító hatás	85
A zuzmók jövőben várható szerepének kutatása	86
Eredményeim összefoglalása	87
Összefoglaló könyv írása	87
A biodiverzitás kutatása	87
A biodiverzitás számbavétele	87
Új fajok leírása, rendszertani átsorolások	88
A biodiverzitás becslése, bioindikáció	89
A zuzmók kémiai diverzitásának kutatása	90
A HPTLC bevezetése a hazai lichenológiába	90
A HPLC és LC-MS lichenológiai alkalmazása	91
Egyéb eredmények	91
Molekuláris genetikai vizsgálatok elindítása a hazai lichenológiában	91
Konzervációbiológia – zuzmófajok törvényes védettsége	91
Tudománytörténeti kutatások	92
Köszönetnyilvánítás	94
Irodalomjegyzék	96
A disszertációhoz felhasznált saját IF publikációk, 1992–2015	96
A disszertációhoz felhasznált saját további publikációk, 1992–2015	97
A disszertációhoz felhasznált saját publikációk, 1982–1991	99
A disszertációhoz felhasznált további publikációk	100

Előszó

A Földünket benépesítő fajok számát a különböző becslések 2–10 millió és 30–100 millió közé teszik (May 1988, Curtis *et al.* 2002, Rosenzweig *et al.* 2003). Valójában mindössze 2,2 millió leírt fajról tudunk, közülük 400 ezer növény, 100 ezer gomba (beleértve 17,5 ezer zuzmó), 1,5 millió állat, 200 ezer protiszta és 10 ezer baktérium (Prance *et al.* 2000, Govaerts 2001, Pitman & Jørgensen 2002, Scotland & Wortley 2003, Schloss *et al.* 2004, Williamson & Day 2007, Feuerer & Hawksworth 2007, Kirk *et al.* 2008).

A gombák összes fajszámát 700 ezertől 1,5 millióig becsülik (Hawksworth 1991, 2001, Mueller & Schmit 2007). A leíratlan fajok többsége az olyan kevésbé tanulmányozott helyekről várható, mint a trópusi erdők, vagy más feltáratlan élőhelyek, például a rovarokon, növényeken vagy zuzmókon élő fajok (Hawksworth & Rossmann 1997, Fröhlich & Hyde 1999, 2000, Taylor *et al.* 2000, Sipman & Aptroot 2001, Lawrey & Diederich 2003, Arnold & Lutzoni 2007).

Még egy visszafogott becslés esetén is, ha csak 10 millió fajjal számolunk, nagyjából 8 millió leíratlan fajból úgy kb. 900 ezer gomba leírása várat még magára, ami az előző 50 év taxonómiai munkássága alapján további 200 évet tenne ki (Hebert *et al.* 2003, Lücking 2009). Nem számoltunk azonban a taxonómus kutatók számának csökkenésével és a fajpusztulás rohamos ütemével.

A földi diverzitás felmérése azonban még idegfeszítőbb törekvés, ha figyelembe vesszük, hogy a fajok 15–50%-a pusztul ki az elkövetkező 50 év során a földi népesség növekedése következtében (Hughes *et al.* 1997, Woodruff 2001, Thomas *et al.* 2004, Pimm *et al.* 2005, Ehrlich & Pringle 2008, Vida 2008). Nemcsak, hogy elveszítjük az ökológiai és gazdasági jelentősége szempontjából eddig még feltáratlan diverzitást, de Földünk globális ökoszisztémájának egyensúlyát is megváltoztatjuk, ráadásul igen-igen rövid időn belül.

Az olyan globális kezdeményezések, mint a CBD [United Nations Convention on Biological Diversity] (<http://www.cbd.int>), a „Darwin Declaration” (<http://www.environment.gov.au/biodiversity/abrs/publications/other/darwin/index.html>) vagy a GTI [Global Taxonomy Initiative] (<http://www.cbd.int/gti>) megpróbálják megfordítani ezt a trendet az által, hogy hangsúlyozzák a biodiverzitás felmérésére fordítandó erőfeszítések növelésének szükségességét mielőtt még eltűnne, illetve az ökoszisztémák védelméhez szükséges alapvető emberi hozzáállás megváltoztatásának nélkülözhetetlenségét hirdetik.

A taxonómusok felelőssége azonban megkerülhetetlen ezen a téren (Janzen 1993, Lücking 2009, **Lumbsch *et al.* 2011**).

Bevezetés és célkitűzés

Doktori értekezésem gondolatmenetét a „*Lichenológia – a zuzmók tudománya*” c. könyvem (Farkas 2007) fejezetei köré csoportosítottam, amely átfogó ismereteket tartalmaz egy hazai viszonylatban kevésbé ismert és kutatott élőlénycsoportról, a lichenizált gombákról, vagyis a zuzmókról.

Habár a Magyar Természettudományi Múzeum (BP) gyűjteményei tanúsága szerint a zuzmók iránti érdeklődés az 18. századig visszakövethető (az első gyűjtött példányok: *Cetraria islandica*, H. J. N. Crantz 1762; *Cladonia rangiferina*, *Peltigera leucophlecia*, J. J. Winterl, 1766), a lichenológus kutatók, muzeológusok száma korszakonként 1-2-re korlátozódott (Farkas & Lőkös 1999). A lichenológiában Erik Acharius (1757-1819) hasonló szerepet töltött be, mint a mohák kutatásában a brassói születésű Johannes Hedwig (1730-1799), a virágos növények vizsgálatában Carl von Linné (1707–1778) vagy a hazai Kitaibel Pál (1757–1817).

A Kárpát-medence zuzmóflóráját kutató nagy elődök (Hazslinszky Frigyes, Timkó György, Gyelnik Vilmos, Fóris Ferenc, Szatala Ödön, Gallé László, Versegly Klára) követő hazai zuzmóflórát és biodiverzitást feltáró munkásságom 1979-ben, egyetemista koromban vette kezdetét.

„A zuzmókban a gombák valamely más, fotoszintézisre képes élőlényel (zöldalga vagy cianobaktérium) együtt alkotnak az evolúció során állandósult, változó vízviszonyok között életképes telepet. Találkozhatunk velük szinte mindenütt az egész Földön, ahol viszonylag háborítatlan körülmények biztosítottak számukra. Megtalálhatók a talajon, a különböző kőzetek felszínén, a fák kérgén, örökzöld fák levelén, háztetőkön, néha vaskerítéseken, bőrdarabokon, szikkadt csontokon, elhasznált gumiabroncson, műanyagon, betonon, korhadt fatuskókon, akár még üvegdarabokon is.

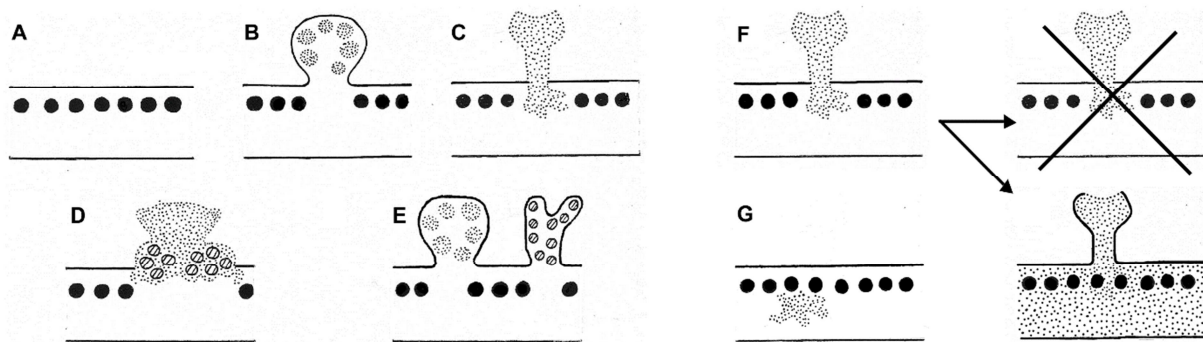
A lichenológia (zuzmótan, zuzmótudomány) a zuzmókkal kapcsolatos tudományos ismereteket gyűjti össze és rendszerezi. Megtudhatjuk belőle, hányfélék a zuzmók, hol élnek és milyenek, esetleg miért olyanok, amilyenek, illetve, hogy mit tudnak, mire képesek és mire jók, továbbá milyen körülmények között, hogyan élnek, mi a szerepük a természetben, milyen múltbeli és jelen felhasználási területeik ismertek, illetve képzelhetők el a jövőben. Ez a zuzmók tudománya.”

Így szólnak az első sorok, amit ma sem tudnék jobban megfogalmazni. A könyv olyan időtálló, ma is érvényes információkat tartalmaz, amelyek megismétlése szükségtelen lenne ezen a helyen, azonban bizonyos területeken kutatásaim olyan részletekkel bővítették a hazai

és egyetemes lichenológiai tudásanyagot, ami leginkább könyvem két fejezetéhez kapcsolható: „A zuzmókémia – a speciális zuzmóanyagok kémiája”, valamint a „A zuzmók a természetben”.

Jelen célom, hogy az MTA doktora cím elérése érdekében saját kutatásaimat elhelyezzem a korábbi ismeretek közé. Kutatásaim célja pedig a Földünkön eltűnő sokféleség vizsgálata egy olyan élőlénycsoportban, a lichenizált gombákban (zuzmókban), amely felépítését tekintve összetett – fotoszintetikus partnerből és nagyobb tömegében gombából áll (1. ábra). Egyszerű telepes szerveződése ellenére rendkívül változatos felépítésű, színű és kémiai összetételű. A környezeti tényezőkkel szemben kiemelkedő toleranciaképességekkel rendelkezik, emiatt a legváltozatosabb élőhelyeket népesíti be. Hawksworth & Honegger (1994) megfogalmazása szerint „*a zuzmó egy gombapartner, a mikobionta és egy (vagy néha több), általában a zuzmótelep belsejében, de a gomba sejtjein kívül elhelyezkedő egysejtű vagy fonalas zöldalga vagy/és cianobakteriális sejtek populációjának, a fotobiontának ökológiai szempontból obligát, stabil, mutualisztikus együttélése.*”

Célom, hogy a változatosságot egyrészt biológiai, makroszkópos és mikroszkópos morfológiai/anatómiai felépítésbeli és összetételbeli tulajdonságai alapján vizsgáljam, másrészt az ehhez hozzáadódó kémiai változatosságot mérjem fel.



1. ábra. Zuzmóhoz kötött 2–4 tagú együttélési típusok sematikus ábrája, ahol a fő tömegében gombafonalakból álló telep metszetében a pöttyök jelzik a fotoszintetikus partnert: A = zuzmó; B = cefalódiumos zuzmó; C = zuzmó epilichenikus zuzmólakó gombával; D = zuzmó zuzmólakó zuzmóval; E = zuzmó két különböző cefalódiummal; F = zuzmó zuzmóparazita gombával, amely a gazdaszervezet és a parazita pusztulásához vezet, vagy új zuzmótelep kialakulását eredményezi; G = zuzmó endolichenikus zuzmólakó gombával (Hawksworth & Hill 1984 alapján, módosítva).

A zuzmók rendkívüli morfológiai változatossága és a hazai zuzmókban található másodlagos anyagcseretermékek teljes ismeretlensége miatt esett választásom ennek az élőlénycsoportnak a kutatására 1979-ben. Eleinte főként zuzmóterképezéssel, városi bioindikációval foglalkoztam (Farkas 1982, Verseggy & Farkas 1894, Farkas *et al.* 1985,

Farkas 1989b, 1990b), illetve levéllakó zuzmók vizsgálatával bekapcsolódtam a trópusi esőerdők növényzetének felmérésébe (**Farkas** 1987a, b, 1988, 1989a, 1990a, c, 1991, **Farkas & Vězda** 1987, **Vězda & Farkas** 1988), ami kialakította a zuzmók globális biodiverzitásáról alkotott képemet. A zuzmókémiai vizsgálatokat csak jóval később kezdtem meg, amikor a lichenológia területén még viszonylag új módszerek, a vékonyréteg-kromatográfiának az alkalmazásához megteremttem a technikai feltételeket (**Farkas et al.** 1998, 1999; **Farkas** 2007). Második OTKA pályázatomban (T013275) biztosította azt a lehetőséget, hogy beszerezhessük a szükséges berendezéseket, vegyszereket. Minthogy a zuzmók kémiai diverzitása rendszertani szempontból csak ritkán elsődleges, inkább a morfológiai változatosságot kiegészítő, gyakran rejtett („kriptikus”) tulajdonság, ezért a zuzmókémiai eredmények az értekezés második részében kaptak helyet.

Minthogy magasabb rendszertani kategóriákat nem érint munkásságom, az új, elsősorban levéllakó taxonokat „Az élőhelyek és az aljzat” c. alfejezet levéllakó zuzmók kutatási eredményeit követően az „Új fajok leírása” majd „A fajok rövid bemutatása, jelenlegi taxonómiai helyzete, értékelő utalások” címek alatt a „Hozzájárulás a biodiverzitáshoz” alfejezet részeként tárgyalom, rámutatva arra a biodiverzitásban betöltött szerepre, amit ezek a fajok képviselnek, emellett kiemelve a hazai és trópusi ritka fajok természetvédelmi és ökoszisztéma szolgáltatási jelentőségét.

Azokat a publikációkat, amelyekben szerzőként szerepelek, félkövér szedéssel emelem ki, hogy saját hozzájárulásom a lichenológia területén – vagyis a zuzmók tudományához – egyértelműen nyomon követhető legyen. Az 1991 előtti évszámokat normál szedéssel tüntetem fel, míg a későbbieket félkövérrel jelzem, hogy a kandidátusi fokozatom megszerzése előtti és utáni munkásságom egyértelműen elválasztható legyen. Az illusztrációs anyag nagyrészt saját publikációkból származó vagy eredeti fénykép, mikrofotó vagy rajz, az átvett illusztrációkat az ábrán vagy ábraalírásban feltüntettem.

Vácrátót, 2015. szeptember 20.

Anyagok és alkalmazott módszerek

Herbáriumi és frissen gyűjtött anyagok

Vizsgálatainkat rendszerint a BP (Budapest), EGR (Eger), JPU (Pécs), SZE (Szeged), SAMU (Szombathely), VBI (Vácrátót) herbáriumok példányain végeztük. Friss gyűjtéseink az ország különböző vidékeit érintették.

Külföldi példányokat szintén herbáriumokból (B, BRA, GZU, KRAM-L, M, PRA-V, S, UPS, US, W – ld. Thiers [2015, continuously updated]) kaptam vizsgálatra, valamint kutatótársaimmal (Lőkös László, Molnár Katalin, Veres Katalin, Varga Nóra) együtt a környező országokból, valamint a Balkán országaiból gyűjtöttük be.

A megvizsgált levéllakó zuzmók a világ majd minden földrészéről (vö. 15. ábra, 25. old.), egyrészt saját gyűjtésből (Kuba 1990, Tanzánia 1986, 1989), másrészt hazai (Borhidi Attila, Pócs Tamás) és külföldi kollégák (Adam Flakus, David Hawksworth, Gerhard Rambold, Göran Thor, Dagmar Triebel, Antonín Vězda) gyűjteményeiből és fenti herbáriumokból származnak.

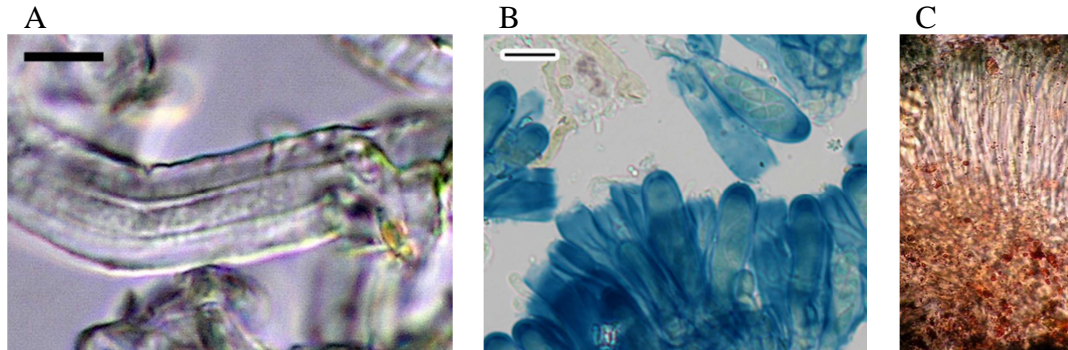
Fénymikroszkópos vizsgálatok

A zuzmók vizsgálatához egyszerű sztereomikroszkópra van szükség. Leggyakrabban a 10×–25×-ös nagyítást használjuk. Ezzel figyelhetjük meg a zuzmó felületén látható morfológiai képleteket (deresség, izidium, szorédium, álcifella, papilla, cilia stb).

A metszetek anatómiai vizsgálatára alkalmas kutatómikroszkópokat 10–15×-ös okulárral, továbbá általában 10–40× objektívekkel szereljük fel. Ritkábban (apró levéllakó kéregtelepű zuzmók esetében gyakran) 100×-os nagyítású, immerziós objektívet is használunk. Mivel legtöbbször vízben lefedett átlátszó preparátumokat tanulmányozunk, igen kényelmes a differenciálinterferencia-mikroszkóp (DIC) használata, ami az átlátszó aszkospórákat és más struktúrákat térhatásúan képezi le. Vizsgálhatunk zsilétpengével készített kézi metszeteket vagy fagyasztó mikrotommal készített (kb. 8–15 µm vastag) metszeteket, azonban leggyakrabban dörzspreparátumban csak a spóraméretet, osztottságot jegyezzük fel. Az ívelt spórák esetében a spóra két végpontja közötti távolságot egyenes vonalban mérjük. Vizsgáljuk még a telep rétegződését, bizonyos sejtfalvastagodásokat (2A ábra), a termőtestek felépítését, pigmentek berakódását, a fotobionta típusát stb.

A mikroszkópos vizsgálatokban leggyakrabban használt alapvető vegyszerek a következők.

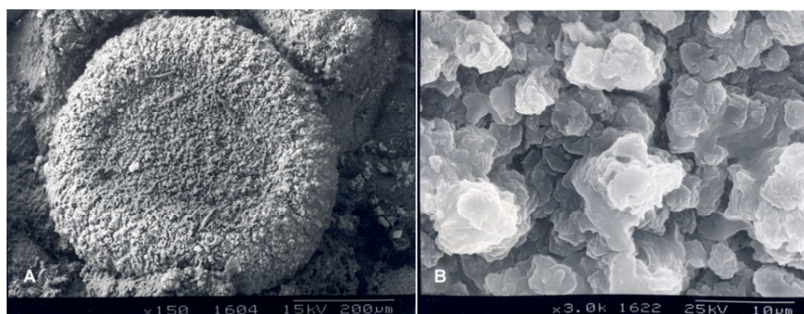
Gyapotkék. A gyapotkék 0,1%-os tejsavas vagy laktofenolos oldatát használjuk leggyakrabban a gombafonalak megfestésére. A metszetet láng felett kell melegíteni, ami elővigyázatosságot igényel.



2. ábra. Sejtfalvastagodás vizsgálata (DIC) (A), aszkuszcsúcs Lugol-festődése (B), termőrétegbe rakódott zsírcseppek festődése Sudan III-mal (C). Skála=10 µm

Lugol-oldat (kálium-jodidos jóddoldat). A metszeten először 10%-os KOH-ot szívattunk át, majd ezután alkalmazzuk a kálium-jodidos jóddoldatot. Ezáltal általában az aszkuszcsúcsban elraktározott izolichenin eloszlási mintázatát mutatjuk ki. A reagens hatását *Cetraria islandica* raktározott zuzmókeményítő-tartalmú telepén is ellenőrizhetjük. Ez kisebb nagyításon is megfigyelhető, viszont a bizonyos rendszertani csoportokra jellemző aszkuszcsúcsi festődés felismeréséhez 100×-os objektívet kell használni (2B. ábra).

Zsírfestékek. A termőtesten belüli zsírcseppecskék jelenlétét a mikrotechnikában szokásos zsírfestékekkel (pl. Sudan III, Sudan IV) igazolhatjuk (2C. ábra).



3. ábra. *Bacidia rosella* apotéciuma és felszíne SEM felvételen

Kutatómunkámhoz az átlátszó struktúrák vizsgálatához fontos differenciálinterferenciakontraszt (DIC) lehetőséggel rendelkező Olympus BX50 kutató mikroszkópunkat és SZX9 zoom-sztereomikroszkópunkat digitális képek készítésére alkalmas fényképezőrendszerrel (Olympus E450 kamera+ Quick Photo Camera 2.3 szoftver) szereltük fel. SEM-vizsgálatokat (3. ábra) a zürichi egyetemen, Londonban (The Natural History Museum), valamint az ELTE

Növénysszerkezeti Tanszékén volt alkalmam végezni korlátozott mintaszámmal. Újabban a termőtestben megtalálható kristályok vizsgálatához polarizációs és fluoreszcenciamikroszkópia alkalmazását kezdtük el. Erre Olympus CX41, illetve NIKON Eclipse/NIU DIC és epifluoreszcencia mikroszkópunk (+Nikon DS-Fi1c kamera + NIS Element BR szoftver) biztosít lehetőséget.

Kémiai vizsgálatok

A zuzmók kémiai azonosításán másodlagos anyagcseretermékeik kimutatását értjük. Ez történhet egyszerű reagensekkel végzett színreakciók alapján, amelynek során a reagenst közvetlenül a zuzmótelep megfelelő részére (pl. kéreg, medulla) cseppentjük. A színváltozást a zuzmótelepen, ill. szűrőpapírcsíkra felfuttatva figyeljük meg nagyító vagy sztereomikroszkóp alatt. Leggyakrabban 3 reagenst alkalmazunk: KOH 10%-os vizes oldatát (rövidítve K), szintén 10%-os $\text{Ca}(\text{OCl})_2$ -t, ami helyett megfelel a hígítatlan háztartási Hypo vagy Clorox-oldat (NaOCl) is (rövidítve C) (4. ábra), valamint a *p*-fenilén-diamint (rövidítve PD). A KC-próbához előbb a K, majd közvetlenül utána a C reagenst használjuk. A PD-reagens, (vitatott) rákkeltő tulajdonsága miatt, alkalmazása fokozott körültekintést igényel, újabban más vegyszert (N-dietil-1,4-fenilén-diamin-szulfát) ajánlanak helyette (Dobson 2001, Kirschbaum & Wirth 1995). Minden vegyszert csak a legminimálisabb mennyiségben alkalmazzuk, a reagáltatott néhány mm-es teleprészeket pedig távolítsuk el a herbáriumi anyagról, és haladéktalanul dobjuk ki. Az egyféle reakciót (különösen a PD-reakciót) igénylő mintákat összegyűjtjük, ezáltal csökkentve a reagens alkalmazásának gyakoriságát. A tartós PD-reagens (Steiner 1955) helyett inkább a PD frissen készített vizes oldatát használjuk. Tárgylemezre cseppentett egyetlen vízcseppben (esetleg etil-alkoholban) feloldott néhány kristály is számos zuzmóminta ellenőrzésére elegendő.



4. ábra. Kémiai reagenspróba –C-reakció NaOCl oldattal.

E reakciók eredményei alapján következtethetünk a zuzmóanyagra, ill. az anyag pontos kimutatása nélkül is segítheti a zuzmók azonosítását a reakciók kombinációjának ismerete (Farkas 2007: 38–39, 2. táblázat).

Reagenseink működőképességét használat előtt ellenőrizzük, mivel ezek az anyagok egyrészt bomlékonyak (NaOCl néhány hónap alatt, a PD 1–2 hét alatt elbomlik), másrészt a KOH a levegőben jelenlévő szén-dioxiddal reakcióba lépve karbonáttá alakul, és az oldat idővel (1–2 év alatt!) hatástalanná válik. A reagensek tesztelésére az adott reakciót biztosan mutató kontroll zuzmómintákat tartunk (pl. *Xanthoria parietina* K+vörös, *Hypocenomyce scalaris* C+rózsaszín, *Lecanora conizaeoides* PD+narancsvörös).

Ugyancsak viszonylag egyszerű a mikrokristálytesztek alkalmazása. A szerves oldószerrel kivont zuzmóanyagokat kristályosító elegyekkel mikroszkópi tárgylemezen újrakristályosítjuk, majd az így kapott jellegzetes kristályformák alapján kíséreljük meg az azonosítást. Huneck & Yoshimura (1996) könyve röviden tárgyalja az azonosító módszereket, részletezi a zuzmóanyagokkal kapcsolatos ismereteket. A kristályformákat mikrofotókon mutatja be.

Cetrelia fajok vizsgálatakor végeztünk ilyen vizsgálatokat, amelynek eredményét a 42. ábrán láthatjuk.

Orange *et al.* (2001) munkájában további részleteket találunk a mikrokémiai módszerekről.

Kromatográfias vizsgálatok

A zuzmóanyagok pontosabb kimutatásához kromatográfias módszereket alkalmazunk.

A vékonyréteg-kromatográfia módszerének lichenológiai alkalmazásához több helyen találunk alapvető irodalmi ismereteket (Culberson & Johnson 1976, 1982, Culberson & Kristinsson 1970, White & James 1985).

A nagyfelbontású vékonyréteg-kromatográfiát svéd kutatók (Arup *et al.* 1993) dolgozták ki zuzmók vizsgálatára (5. ábra). A lichenológiában általában a vegyészek és biokémikusok által kidolgozott sztenderd eljárásokat, beállításokat és oldószerelegyeket alkalmazzuk. Ez félkvalitatív, összehasonlító módszer, vagyis ismert anyagtartalmú zuzmómintákkal párhuzamosan futtatva ad lehetőséget a zuzmóanyagok előfordulásának igazolására. Előfordulhat, hogy ritkán több zuzmóanyag is rendelkezik hasonló kromatográfias jellemzőkkel. Ezért eleve 3 oldószerelegy párhuzamos alkalmazását ajánlják a bizonytalanságok csökkentésére. Ha ezután is kétségek merülnek fel az anyag kémiai természetét illetően, vagy pontosabb, mennyiségi analízisre van szükség, akkor más módszert (pl. HPLC) is be kell vonni a vizsgálatba.



5. ábra. HPTLC mintafelvitel és kifejlesztés vízszintes kromatográfiás kamrában. (Lőkös László felvételei)

HPTLC – High Performance Thin Layer Chromatography = nagyhatékonyságú vékonyréteg-kromatográfia. Általában megközelítőleg 5 mm × 5 mm nagyságú telepdarabok kb. 0,1–0,2 ml acetonos kivonatából 6–8 µl mintát kromatografálunk. Levéllakó zuzmók esetében ennél jóval kisebb mintát, 3–6 apoteciumot és 1–2 mm átmérőjű telepet vizsgálunk akár egy cseppnyi acetonnal vagy töredék aceton-cseppel történő kioldás után. 10 × 10 cm-es vékonyréteg-kromatográfiás lapot (Merck, Kieselgel 60F₂₅₄, HPTLC) és vízszintes Camag kromatográfiás kamrát használunk. Rendszerint a lichenológiai vizsgálatokhoz kidolgozott sztenderd módszert (Arup *et al.* 1993) követjük. Kontrollként *Platismatia glauca* (atranorin), *Cladonia symphy carpia* (atranorin, norsztiktasav), *Pleurosticta acetabulum* (atranorin, norsztiktasav) és *Heterodermia leucomelaena* (atranorin, zeorin) példányokat alkalmazunk.

A módszer hazai 1998-as bevezetése óta mintegy 150 faj kb. 4–5000 mintáját vizsgáltuk meg. A fajokból közel 57 féle zuzmóanyagot azonosítottunk.

Az azonosított zuzmóanyagok alfabetikus listája új magyar nevekkal.

2-O-demetil- pszoromsav	barbátasav	kriptosztiktasav	pannarin
2-O-metil-fizodsav	dívarikátasav	lekanorasav	perlatolsav
2-O-metil-perlatolsav	dzseksav	leszdénin	proto-cetrársav
3-hidroxi-fizodálsav	everniasav	luzitánsav	proto-licheszterinsav
4-O-demetil- imbrikárisav	fizodálsav	meroklorofeasav	pszoromsav
4-O-metil-fizodsav	fizodsav	metilfizodsav	rangiformiszav
4-O-metil- kriptoklorofeasav	fumár-proto-cetrársav	nefroszteránsav	rokcellasav
4-O-metil-olivatorsav	girofórasav	nordzseksav	szalazinsav
alektoriálsav	glomelliferasav	norlobaridon	szkvamátsav
alektoronsav	hiposztiktasav	norrangiformiszav	sziktiktasav
α-kollatolsav	homoszekikasav	norsztiktasav	tamnolsav
atranorin	imbrikárisav	olivatorsav	uzneasav
	izouzneasav	oxifizodsav	zeorin
	kaperátasav	pannáriasav	
	klór-atranorin	pannáriasav-6- metilészter	
	konsztiktasav		

A HPLC lichenológiai alkalmazását a német B. Feige kutatócsoportja (Feige *et al.* 1993) fejlesztette ki sztenderd eljárásá.

HPLC – High Performance Liquid Chromatography = nagyhatékonyságú folyadékkromatográfia. A zuzmóminták vizsgálatára fordított fázisú kromatográfiát (RP-HPLC) és gradiens elúciót alkalmaztunk. Feige és mtsai (1993) sztenderdizált módszerét követtük néhány módosítással (oszlop, bisz-(2-etil-hexil)-ftalát belső sztenderd).

10 mg száraz zuzmótelepet áztattunk 1 ml acetonban. Belső sztenderdként benzooesavat és bisz-(2-etil-hexil)-ftalátot adagoltunk az extrakciós oldathoz Huovinen (1987), valamint Huovinen *et al.* (1985) munkáinak figyelembevételével. Az acetonos kivonatból 20 µl mintát vittünk fel a C18-as oszlopra. Két oldószerkeletet használtunk a gradiens elúcióhoz: 1%-os orto-foszforsav-oldatot (A oldószerkelet) és 100%-os metil-alkoholt (B oldószerkelet). A zuzmóanyagok elúcióját 245 nm hullámhosszon monitoroztuk.

Kétféle retenciós értéket számoltunk a mérési eredmények (retenciós idő) alapján (I érték – Feige *et al.* 1993 alapján és R.I. érték – Huovinen *et al.* 1985 alapján). Meghatároztuk a zuzmóanyagok relatív koncentrációját (area%).

LC-MS – folyadékkromatográfia-tömegspektrometria. A SOTE Drogismereti Tanszéke munkatársainak együttműködésével a norsztiktasav kimutatására alkalmaztuk az LC-MS-t (**Farkas *et al.* 2015b**). A porított zuzmó 0,15 g-ját acetonnal ultrahangfürdőben vontuk ki. Majd rotációs vákuumbepárlás után a száraz maradékot 2 ml acetonban oldottuk és szilárd fázisú extrakciós oszlopra vittük fel, amelyet előzetesen metanollal, majd acetonnal aktiváltunk. Az elúciót további 1 ml aceton felvitelével fejeztük be. Agilent 6410 Triple Quad LC/MS rendszerben Zorbax Exclipse XDB-C18 fordított fázisú oszlopot használtunk, amelynek hőmérsékletét 25 °C-ra állítottuk. 1 % hangyasavat (A), illetve metanolt (B) alkalmaztunk oldószerként. Az injektált mennyiség 10 µl volt, az áramlási sebesség pedig 1 ml/perc. Az LC-MS analízist pozitív elektropray ionizációs módszerrel végeztük. A porlasztó gáz nyomása 45.0 psi, a szárító gáz áramlási sebessége 9 l/perc, hőmérséklete 350 °C, a kapilláris feszültség 3500 V, a fragmentor feszültség 130 V, a pásztázás terjedelme m/z 50–1000, a kollíziós energia 10–60 eV volt.

Huneck & Yoshimura (1996) összefoglaló munkája, valamint Elix (2014) összeállítása a zuzmóanyagok kutatásához nélkülözhetetlen adatokat tartalmaznak.

UV-megvilágítás

A zuzmóanyagok egy része UV-lámpa alatt 350–366 nm hullámhosszú fényben jellegzetes színben fluoreszkál (**Farkas 2007**: 41, 3. táblázat). Mivel a fluoreszcencia intenzitása is

változó, bizonyos esetekben a fluoreszcenciát már közvetlenül a zuzmótelep megvilágításával is láthatjuk. Kisebb intenzitás esetén csak az anyag kivonása után figyelhetjük meg, pl. a kromatográfiás lemezeken. A fluoreszcenciát egyrészt a kéregrétegben koncentrálódó pigmentek (pl. xantonok) okozzák. Ekkor sárga, narancs, vörös különböző árnyalatai figyelhetők meg. Másrészt a bélrétegben található depszideknek és depszidonoknak a fehértől a kékig terjedő árnyalatok köszönhetők.

A herbáriumi példányokat gyakran UV-fényben világító (UV+) papírra ragasztották fel korábban. A papír fluoreszcenciájának zavaró hatását elkerülhetjük, ha fekete kartonon nyílást vágunk, és azon keresztül figyeljük meg a zuzmótelepet. A kromatogramok vizsgálatához a 254 nm rövid hullámhosszú lámpát használjuk, ennek a szemet károsító hatása miatt ajánlott az üvegből készült védőszemüveg.

Molekuláris genetikai vizsgálatok

A genomikus DNS-t száraz zuzmótelepekből vontuk ki, és vizsgálataink során 2%-os nátrium-dodecil-szulfátot (SDS) használtunk lízispufferként. A következő lokuszokat amplifikáltuk (polimeráz láncreakcióval) és szekvenáltuk gomba-, illetve lokuszspecifikus primerekkel: ITS rDNS, nucSSU rDNS, nucLSU rDNS, IGS rDNS, mitSSU rDNS, *RPB1*, *RPB2* és *EF1 α* . A kapott szekvenciák szerkesztéséhez a Sequencher 4.5 szoftvercsomagot használtuk. A szekvenciák összehasonlítása és illesztése MacClade 4.06 programmal történt manuálisan. A populációk közötti hasonlóság megállapítására maximum parszimónia elven alapuló bootstrap tesztet végeztünk az ITS és az *EF1 α* lokuszok esetén, PAUP* 4.0b10 programcsomaggal (bővebben ld. **Molnár & Farkas 2011b**).

Elterjedési térképek készítése

A zuzmók adott területen való előfordulását, elterjedését gyakran ábrázoljuk ponttérképeken (chorológiai térkép). Ez történhet földrajzi koordináták vagy különböző rácsháló (grid) felhasználásával egyszerű (csak országhatár és nagyobb folyók feltüntetésével) vagy domborzatos alaptérképen (az előzőeken túl a domborzatot is jelezzük).

A magyarországi vizsgálatok során legtöbbször a közép-európai grid adaptált változatát használtuk (Niklfeld 1971, Borhidi 1984). Az eredetileg 10 × 12 km-es hálózem negyedelésével kapott terület (ca 5 × 6 km) képvisel egyetlen pontot a térképen. Az egyes pontokat rendszerint egyszínű, kerek szimbólummal jelenítjük meg, de a különböző szempontok szerint osztályozott pontoknál (pl. fajdiverzitási, magasságbeli, tömegességi stb.

eloszlás) színbeli, méretbeli vagy kitöltésbeli jelöléstípusokat kombinálhatunk. Általában megkülönböztetjük az 1975 előtti és utáni adatokat.

Európai léptékű vizsgálatokban gyakran alkalmazzák az „Atlas Florae Europaeae” programtól (Jalas & Suominen 1972, 1973) átvett UTM (Universal Transverse Mercator) gridet is, ahol az eredetileg 50 × 50 km-es hálószemeket negyedeléssel vagy tizedeléssel finomítják (pl. **Farkas & Lőkös 1994**).

A GPS készülékek gyors terjedésével újabban lehetőség nyílt a földrajzi koordináták (rendszerint WGS84 vagy EOV vetületek) közvetlen térképi ábrázolására valamely GIS alkalmazás segítségével (pl. ArcView, Diva GIS, Quantum GIS stb.).

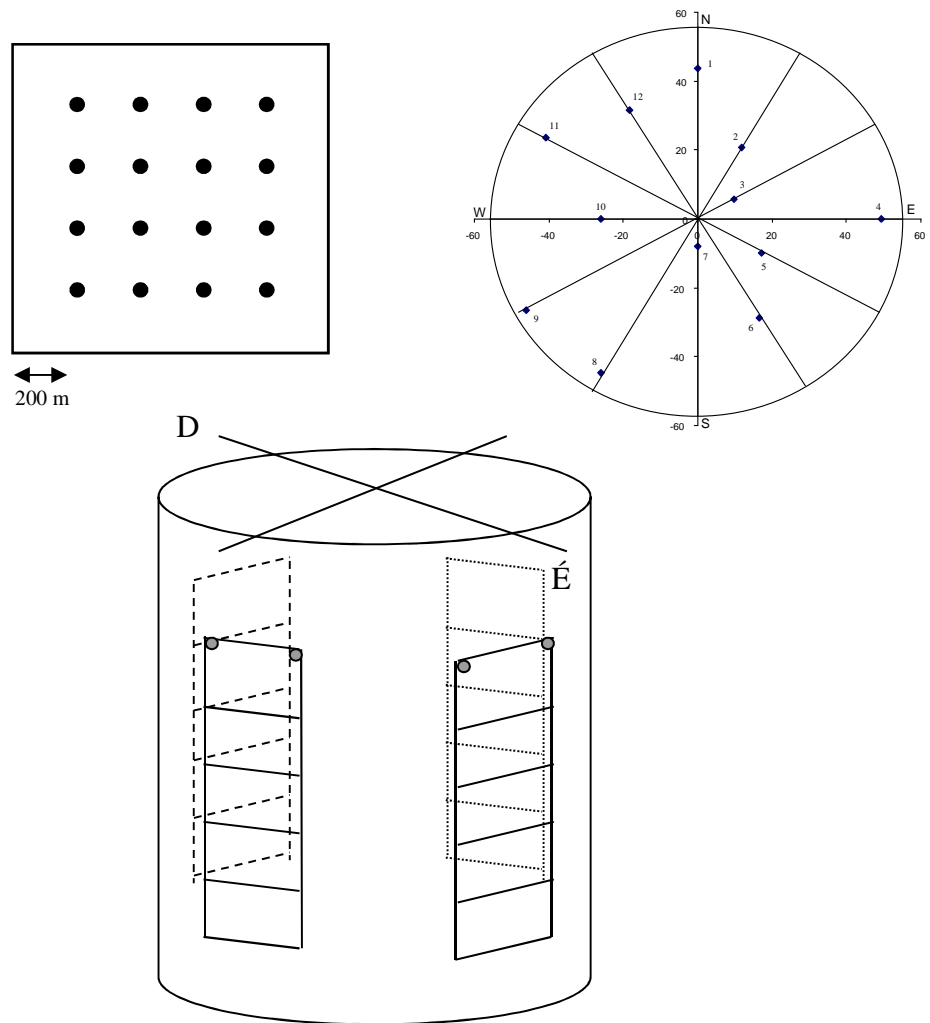
Felvételezés a biodiverzitás becslésére

Az *EU FP7 BioAssess* programon belül a zuzmók felvételezésére sztenderd módszert dolgoztak ki, amit a különböző országok kutatói alkalmazni tudtak.

A helyek és objektumok kiválasztását a vizsgálat céljával (pl. bioindikáció, környezeti stressz monitorozása) összehangolva kell elvégezni (Asta *et al.* 2002, Nimis *et al.* 2002, Scheidegger *et al.* 2002). Tájhasználattal összefüggő monitorozás esetén 1 km² méretű tájhasználati egységeket hasonlítunk össze, ahol 16 mintahely (1 ha) mindegyikén 32 mintavételi ponton gyűjtünk adatokat a zuzmófajok gyakoriságának megállapítására (6. ábra).

A vizsgálatokban közös vonás a mintavételi egységek megállapítása a különböző szubsztrátumokon. 10 cm × 10 cm-es hálószemekből álló 40 cm × 50 cm-es mintavételi hálót használtunk, ami 20 mintavételi egységet jelent. Talajon a mintavételi egységek szorosan egymás mellett helyezkednek el. A háló jobb alsó sarkát a mintavételi ponthoz illesztjük, a hosszabbik oldala pedig észak felé mutat. A talajfelvételbe beleszámítjuk a korhadó faanyagot, a 12 cm-nél kisebb átmérőjű fásszárúak kérgén, kisebb sziklákon, kavicsokon, egyéb szubsztrátumokon fejlődő zuzmótelepek borítását is a talajfelszíntől 150 cm-ig a négyzetre vetítve.

Fakérgen 4 db 10 cm × 50 cm-es téglalap (frekvencia-mintavételi létra) kerül a fatörzs hengerpalástjára borítva a 4 fő égtájnak megfelelően 100 és 150 cm magasság között. Sziklán szintén 4 keskeny mintavételi „létrát” alkalmazunk, úgy elhelyezve, hogy a legmagasabb fajszámot kapjuk.



6. ábra. 16 mintahely elhelyezkedése a mintavételi egységeken (1 km^2) belül (fent, balra), az 1 ha méretű ($r = 56,41\text{m}$) mintahelyeken a 12 gyűjtési hely a középponttól különböző égtájakban és távolságokban (fent, jobbra), 4 frekvencia-mintavételi létra rögzítése a 4 fő égtáj irányában fakérgen, a talajtól 1 és 1,5 m közötti magasságban (alul).

A zuzmótaxonok gyakoriságát azzal a mérőszámmal jellemezzük, ahány mintavételi egységben előfordulnak a zuzmótelepek. A mintavételi egységekhez rendelt gyakorisági értékek összegzése után számolható különböző eljárásokkal a mintavételi pontra jellemző zuzmódiverzitás-érték, majd az értékek térképezése további kiértékelésekre ad lehetőséget az egyéb változókkal való összefüggések tisztázására.

Saját kutatási eredmények és megvitatásuk

A zuzmók kutatása a természetben

A zuzmók a természetes társulásokban (7. ábra) jelentős szerepet töltenek be (vö. Longton 1992, Seaward 1988, Slack 1988). A zuzmók kapcsolata más élőlényekkel és élettelen környezetükkel igencsak sokrétű. Ezt ma több szinten kutatják (pl. Alatalo *et al.* 2015, Belinchón *et al.* 2015, Colesie *et al.* 2012, Millanes *et al.* 2014, Nimis *et al.* 2002). Vizsgálják a környezet hatását az élettani folyamatokra, ezáltal kimutatják a telepek toleranciájának extrém határait. A fény, a légnedvesség és a megfelelő aljzat mellett a zuzmók számára igen fontos a zavartalan, háborítatlan környezet. Viszonylag kis méretük miatt igen hasonló körülményeket találnak rendkívül különböző makroklimával jellemezhető területeken. Számos fajuk sok tekintetben tágtűrősnek számít. A kozmopolita fajok a világ majdnem minden részén előfordulnak változatos környezeti feltételek mellett, ami előnyt jelenthet bizonyos monitorozási vizsgálatokban. A szubsztrátökológia, a diverzitáskutatás, az elterjedés-vizsgálatok populációs szinten zajlanak. A közösségi ökológia területéhez produkcióbiológiai mérések (biomassza, nitrogénkötés) sorolhatók, valamint az állatokkal való kölcsönhatások tanulmányozása tartozik. A megszerzett ismeretek a konzervációbiológiában, valamint a bioindikáció és monitorozás területén hasznosulnak.



7. ábra. Zuzmófajokban gazdag természetes társulás Finnországban.

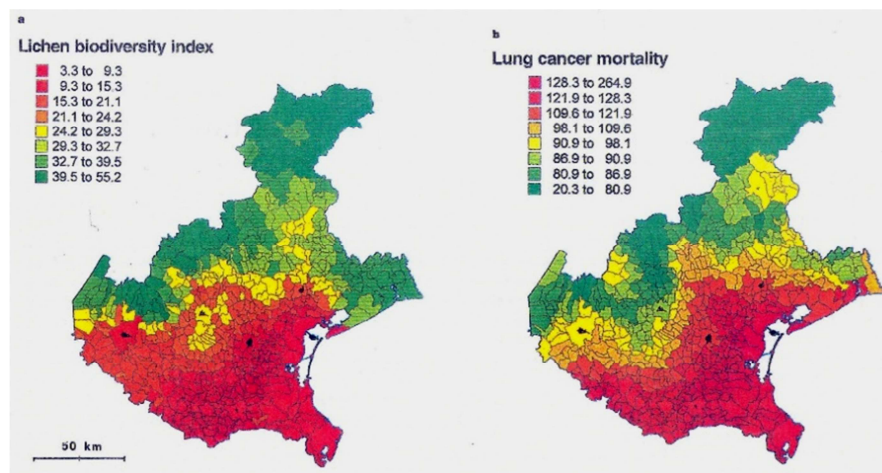
Az élőhelyek, az aljzat és a bioindikáció összefüggései

A zuzmók a Földön minden éghajlati övben megtalálhatók különböző szárazföldi vegetációtípusokban. A tenger szintjétől a magashegységekben a hóhatárig is előfordulhatnak.

Bizonyos élőhelyeken és aljzatokon az azokra jellemző zuzmófajokat találjuk meg. Ilyen jellegzetes élőhelyek a pionír felszínek, homoki és sziklagyepek, löszfalak, sziklák,

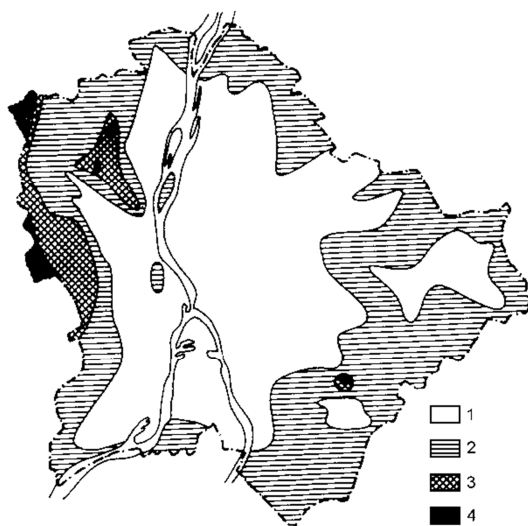
sziklakibúvások, antropogén eredetű kőzetek (pl. kerítésalap, betonoszlop, tetőcserép, pala). Az általunk Magyarországra újként regisztrált *Sarcopyrenia gibba* (Nyl.) Nyl. fajt leggyakrabban ez utóbbi, antropogén aljzatokról mutattuk ki (**Farkas & Lőkös 2003b**). A bázikus kőzetek zuzmóflórája gazdagabb a vulkanikus kőzetekénél. Erdeinkben a kéreglakó zuzmók egy része a legtöbb fafajon előfordul, mások a fakéreg tápanyagtartalma és sav-bázis természete vagy akár fizikai tulajdonságai alapján válogatnak (pl. **Lőkös & Farkas 2000**).

A levegő szennyezettségének bioindikációjára hagyományosan a kéreglakó zuzmókat alkalmazzák (pl. **Farkas et al. 1985, 2001**), mivel az aljzat pH-módosító szerepe kevésbé érvényesül, mint kőzetlakó és talajlakó fajok esetében. A városi zuzmótérképezés jelentőségét mutatja egy észak-olaszországi vizsgálat, amelyben a szennyezett levegőt jelző zuzmók elterjedése és a tüdőrák gyakorisága között egyértelmű összefüggést találtak (Cislaghi & Nimis 1997, 8. ábra).



8. ábra. A zuzmók elterjedésének, gyakoriságának és a tüdőrák elterjedésének és gyakoriságának összefüggése Észak-Olaszországban (Cislaghi & Nimis 1997 alapján).

Az első magyar nyelvű utalás a levegőszennyeződés hatására elszegényedő városi zuzmóflóráról 1906-ból származik (Varga 1906). A hazai nagyvárosok közül elsőként Debrecen zuzmótérképe készült el (Felföldy 1941). Ezt követte több évtizeddel később Szeged (Gallé 1979). Budapest és környékének kutatása csak ezután került sorra (**Farkas 1982, 1990, Farkas et al. 1985, Versegly & Farkas 1984, 9. ábra**). Szakdolgozatok és különböző részletességű lichenológiai tanulmányok még további településekről is készültek: Debrecen (Toldi 1986), Gyöngyös (Pallos 1996), Komárom (Molnár 1999, **Farkas et al. 2001**), Miskolc (Váncsa & Váncsa 1990, Váncsa 1991, Zagyva 2000), Sopron (Tóth 1992), Szeged (Dukay-Hernádi 2001), Szolnok (Malatinszki 1992), Szombathely (Kiss 1986), Vác (Szabados 1993) (10. ábra).

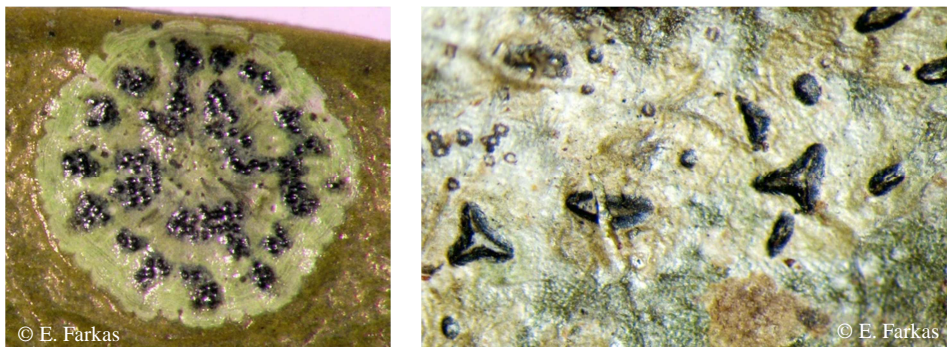


9. ábra. Budapest zuzmótérképe (Farkas 1982 alapján) és a térkép Vácrátóton a Berkenye-ház kiállításán.

Budapest esetében vizsgálatunk idején (1979–1982) a SO_2 -szennyeződést, a savas esők hatását a nagy kiterjedésű zuzmósivatag (zuzmómentes zóna), valamint a *Lecanora conizaeoides*, illetve *Scoliciosporum chlorococcum* toxitoleráns bioindikátor fajok előfordulása jelezte, amelyek korábban, illetve a kisebb városokban nem voltak jellemzőek. Komáromi vizsgálatunkban (Farkas *et al.* 2001) 84 helyről gyűjtött 630 példány alapján 50 zuzmófajt mutattunk ki, amelyek közül 18 faj kizárólag fakérgen él. A korábbi debreceni és szegedi vizsgálatokhoz hasonlóan a leggyakoribb, egyúttal nitrofrekvens fajok (pl. *Lenora hagenii*, *Amandinea punctata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Xanthoria parietina*) egyértelműen a megemelkedett porszennyeződésre utaltak, mivel Komárom esetében az értékek az egész év során az egészségre káros határérték közelében voltak, sőt néha meg is haladták azt. A városban két küzdelmi zónát jelöltünk ki az előforduló zuzmótelepek mérete, faji hovatartozása és borítása alapján.

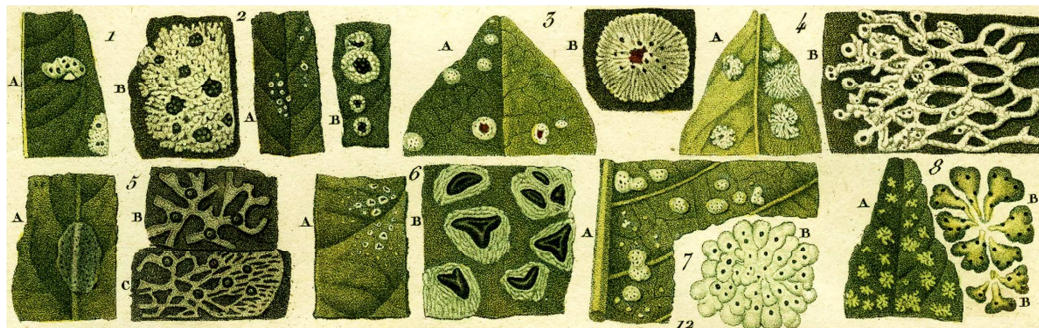
Trópusi területeken a levéllakó kéregtelepűek taxonómiai ismerete jóval meghaladja a többi szubsztrátumon megtalálhatókét (vö. Farkas & Pócs 1997). Ez bioindikációs célú felhasználásra ad lehetőséget (Lücking 1997, 1998a, Herrera-Campos et al. 2004, Farkas & Hawksworth 2004, Farkas 2010b, 2015a, ld. még 30–31. old). A Trinidad térségéből két különböző mértékben zavart élőhelyről kimutatott fajok kismértékű (2 faj) átfedése jelezte az élőhely minőségének különbségét antropogén hatások, illetve nyílt/zárt vegetáció tekintetében. Ezzel összefüggésben a mikroklimatikus változások jelzésére is ideálisak.

munkájában (Fée 1824) 9 nemzetségen belül 13 fajt mutatott be, többet közülük ma is értékelhető színes illusztrációkkal (12. ábra).



11. ábra. Az Elias Fries (1823) által leírt *Strigula* nemzetség egyik képviselője (bal), *Aulaxina opegraphina* Fée (jobb).

Ezek legtöbbje később *Strigula* fajnak bizonyult, egyikük azonban még ma is az *Aulaxina opegraphina* Fée nevet viseli, ahogy Fée nevezte el valaha 1824-ben (ld. 11. ábra (jobb) és 12. ábra alsó sor 4. levél). Ezt követően több lichenológus (J. P. F. C. Montagne, J. Müller Argoviensis, W. Nylander, E. A. Vainio, A. Zahlbruckner) írt le új fajokat levelekről is.



12. ábra. Levéllakó zuzmók korai illusztrációja Fée alapján (Farkas 2007, 4. ábra).

Rolf Santesson (1952) a levéllakó zuzmók világmonográfiájának készítésekor összegezte az addigi eredményeket és mintegy 50 szerző által 176 nemzetségbe sorolt 977 taxon revíziója eredményeként (67 új kombináció, 747 új szinonim megállapítása, 44 új faj leírása) közel egynegyedére redukálta az elfogadott fajok számát, 236 fajt sorolt be 10 család 38 nemzetségébe. 1985-ig további 93 közlemény jelent meg, amelyekben 109 új taxont (4 nemzetséget, 101 fajt, 3 változatot és 1 formát) írtak le a világ trópusi területeiről, legtöbbet közülük Afrikából, főként Antonín Vězda, ill. nagyjából vele egyidőben megjelentek Emmanuël Sérusiaux munkái is (vö. Farkas 1986a, b).

Pócs Tamás 1963-as Vietnámban töltött tanulmányútja során keltették fel a figyelmét a leveleket beborító kriptogám szervezetek, mohák és zuzmók (**Farkas 2014b**). Ekkor kezdte meg májmoha tanulmányait, ill. vette fel a kapcsolatot a közelmúltban elhunyt dr. Antonín Vězda (1920–2008) (Brno, Csehország) lichenológussal, akit 1983-ban én is megismertem. Kétségtől, az ő munkássága Rolf Santessonéval összemérhető. A zuzmótaxonómia kiemelkedő egyénisége volt. Két részletes – a korábbi forrásokban szereplő adatokat is revideáló – tudománytörténeti elemzésünk jelent meg munkásságáról.

A. Vězda 1948–2008 között 376 tudományos publikációjában 478 tudományra új taxont (2 családot, 38 nemzetséget, 399 fajt) írt le (**Farkas et al. 2010a, b**). Neve leginkább a Gomphillaceae, Pilocarpaceae és Ectolechiaceae családokkal, a levéllakó zuzmók kiemelkedő ismeretével fonódik össze (Vězda 1986). Munkái felerészben a levéllakó zuzmókhoz kapcsolódtak. Ő írta le és nevezte el az egyik jellegzetes ivartalan szaporító-képeletet, a hifofórát (Vězda 1973), majd számos típusát mutatta be (pl. (Kalb & Vězda 1988). Gyűjteményi munkája (1957–1959: *Lichenes Bohemoslovakiae Exsiccati*, 1–300; 1960–1991: *Lichenes Selecti Exsiccati*, 1–2500 – benne 126 levéllakó; 1992–2003: *Lichenes Rariores Exsiccati*, 1–500 – benne 71 levéllakó) a világon egyedülálló szolgálatot jelentett a lichenológiai kutatás fejlődése számára.

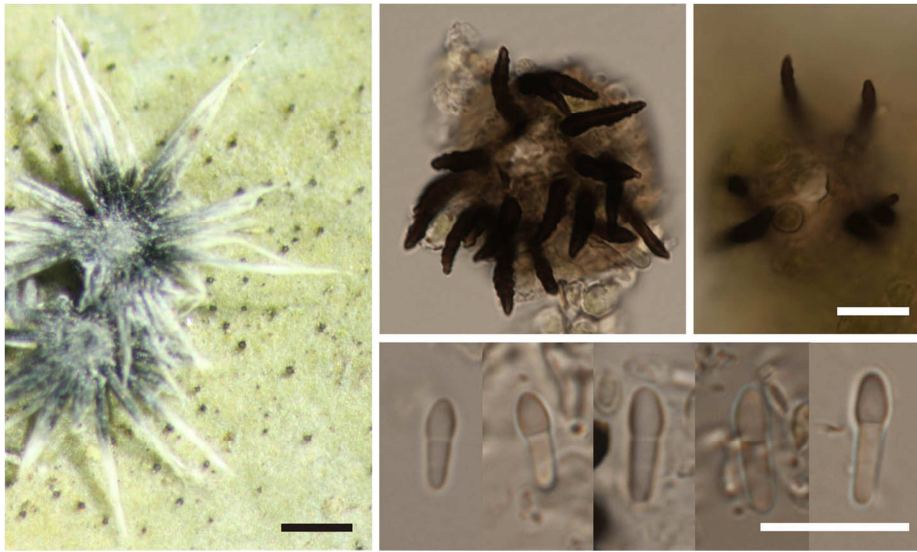
A nemzetközi jelentőségű kutatóról a *Trichothelium argenteum* Lücking & Ferraro levéllakó zuzmó telepén élő *Keratosphaera antoniana* Flakus, Farkas et Lücking zuzmólakó gombafajt (13. ábra) neveztünk el (ld. még 45. old.), amelyet a 2010-ben indított *Lichenes Delicati Exsiccati Editae in memoriam Antonín Vězda exsiccata* schedájával együtt publikáltunk (**Farkas 2010c**).

Az exsiccata publikációk között további tudományra új fajokat (*Coenogonium seychellense* Farkas és *C. subdilucidum* Farkas et Vězda, 42–44. old.) közöltem, és korábban leírt fajok típuspéldányait (*Herpothallon hypoprotocetraricum*) és hasonlóan értékes anyagokat tettem közzé. Eddig a 60. sorszámot értem el (**Farkas 2011, 2014c, d**).

A legújabb irodalomból pedig Robert Lücking (Ulm, majd Bayreuth, Chicago, jelenleg Berlin) közel 100 publikációját (egyedüli szerzőként és mintegy 60 társszerzővel – vö. **Farkas 2014a**) és dél-amerikai levéllakó monográfiáját (Lücking 2008a) kell kiemelni.

A hazai levéllakó zuzmókutatással kapcsolatban fontos dátum 1984. Ebben az évben kezdődtek meg a három ország (Magyarország, Svédország, Tanzánia) kutatóinak együttműködésével létrejött *Integrated Usambara Rain Forest Project* terepmunkái (vö. Hamilton & Bensted-Smith 1989, Doggart et al. 1999). Borhidi Attila és Pócs Tamás 1984–85-ös gyűjtéseit Antonín Vězda segítségével határoztam meg. Később az 1986-ban, majd

1989-ben Tanzánia különböző esőerdeiben gyűjtött saját anyagok feldolgozásában egyre nagyobb szerepet vállaltam.



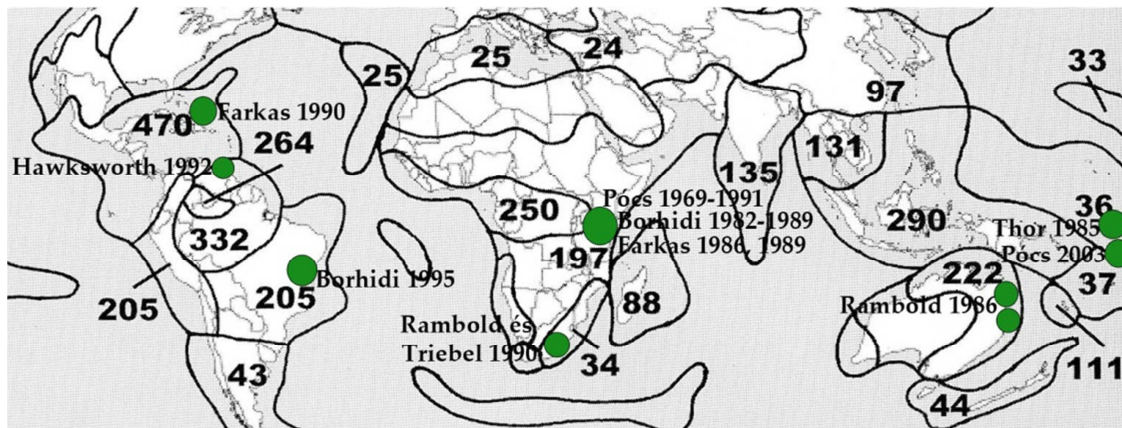
13. ábra. *Keratosphaera antoniana* Flakus, Farkas et Lücking (holotípus). *Trichothelium argenteum* levéllakó zuzmó két peritéciuma a szájadék körül elhelyezkedő jellegzetes szörképletekkel, telepén a zuzmólakó gomba apró termőteste elszórtan láthatóak (bal); a zuzmólakó gomba aszkusz termőteste (jobb, felül); aszkospórák (jobb, alul). Skálák: bal = 0,2 mm; jobb = 10 μ m. (Farkas 2010c alapján).

Hét új faj (*Dimerella flavicans* Vězda & Farkas, *Dimerella pocsii* Vězda & Farkas, *Dimerella subfallaciosa* Vězda & Farkas, *Dimerella tanzanica* Vězda & Farkas, *Dimerella usambarensis* Vězda & Farkas, *Macentina borhidii* Farkas & Vězda, *Porina sphaerocephaloides* Farkas) leírása kötődik ehhez az időszakhoz (Farkas 1987, Farkas & Vězda 1987, Vězda & Farkas 1988), illetve egy Kelet-Afrikában élő levelibékafaj (*Leptopelis uluguruensis*, Farkas & Pócs 1989, 14. ábra) mimikrijének kimutatása, amelynek foltjai levéllakó zuzmók telepeire hasonlítanak.



14. ábra. *Leptopelis uluguruensis* levelibéka levéllakó zuzmótelepeket utánzó foltokkal.

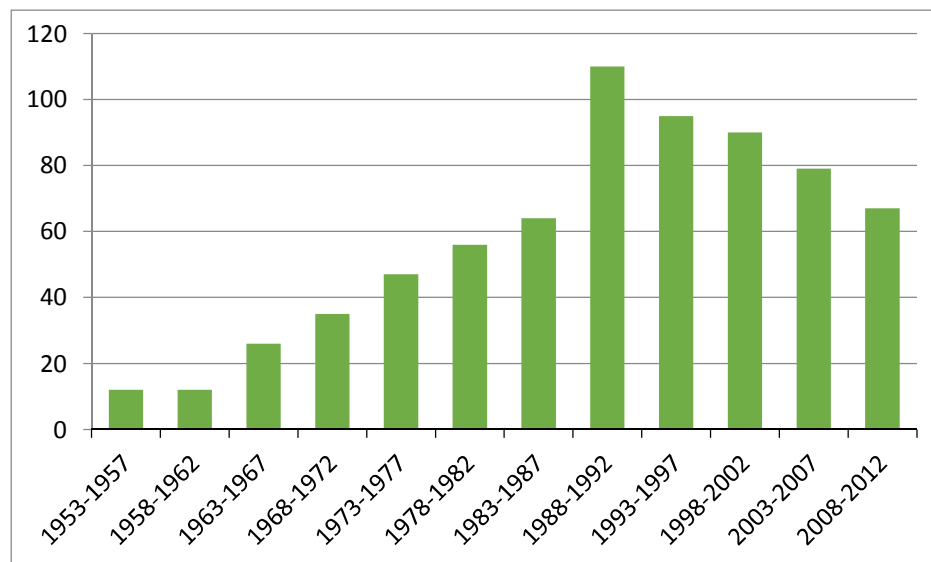
Kubából Borhidi Attila és Pócs Tamás is gyűjtött zuzmókat hordozó faleveleket (1978–80), majd az 1990-es tanulmányutam során nekem is volt lehetőségem egy kisebb gyűjtőútra. Ezeken kívül feldolgozásra kaptam még további gyűjteményeket a német Gerhard Rambold (Dél-Afrika, Ausztrália), svéd Göran Thor (Fidzsi-szigetek) és brit David Hawksworth (Trinidad) lichenológusoktól, ill. ismét Pócs Tamástól (Kelet-Afrika) és Borhidi Attilától (Brazília). Ezáltal a világ trópusainak legkülönbözőbb pontjairól állt rendelkezésemre több-kevesebb, zuzmóval borított levél (15. ábra), amelyekről új fajokat mutathattam ki (ld. 37–50. old. „Új fajok leírása”).



15. ábra. A szerző által feldolgozott gyűjtések (zöld foltok, gyűjtők és évszámok) a levéllakó zuzmók fajszámának eloszlását Takhtadjian biogeográfiai régiói szerint ábrázoló térképen (vö. Lücking 2008a).

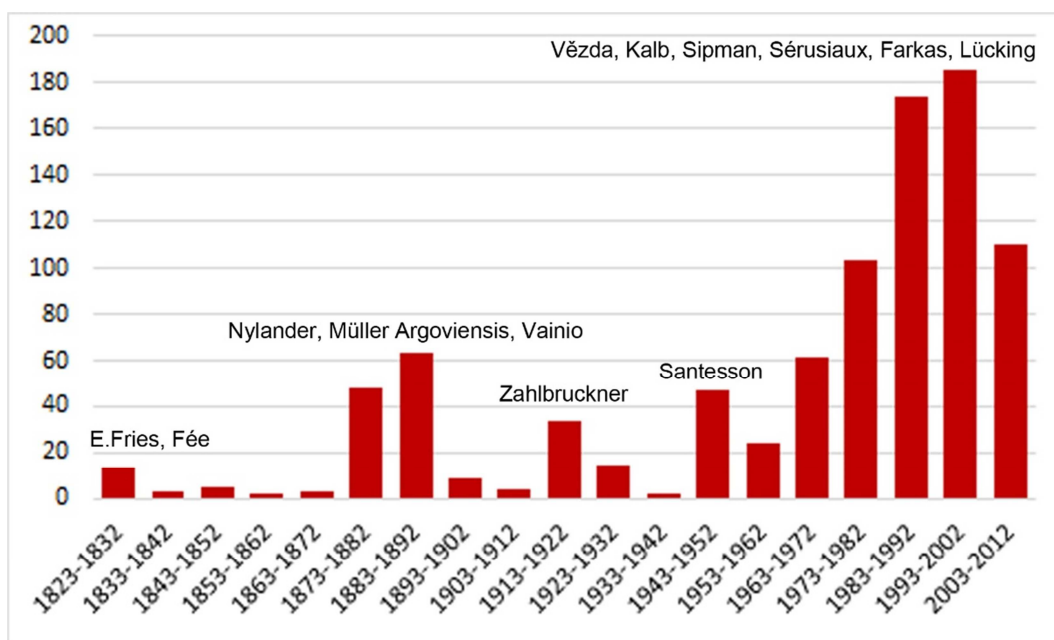
A szakirodalom tanulmányozása több összefoglaló és értékelő cikket eredményezett, amelyekben a szakirodalomban ismertetett új taxonokat is számbavettem (**Farkas & Sipman, 1993, 1997**). Legutóbb a levéllakó zuzmók kutatásáról 708 publikáción alapuló bibliográfiát állítottam össze a Santesson 1952-es világmonográfiáját követő időszakról (**Farkas 2014a**).

Az 5 évenként megjelent cikkek számát diagramon követve eleinte lassú növekedés volt jellemző 1992-ig, majd enyhe egyenletes csökkenő tendencia figyelhető meg (16. ábra). Ennek oka valószínűleg más kutatási területeken (pl. makrozuzmók molekuláris filogenetikai kutatása) bekövetkező növekvő érdeklődésben keresendő.



16. ábra. Santesson (1952) monográfiája utáni publikációk száma 5 éves intervallumokban (Farkas 2014a alapján).

A fajleírásokban kiemelkedő időszakok jelentős kutatók munkásságával kapcsolhatók össze (17. ábra): E. Fries (1794–1878), A. L. A. Fée (1789–1874), W. Nylander (1822–1899), J. Müller Argoviensis (1828–1896), E. A. Vainio (1853–1929), A. A. Zahlbruckner (1860–1938), R. Santesson (1916–2013), A. Vězda (1920–2008), K. Kalb (1942–), H. J. M. Sipman (1945–), Sérusiaux (1953–), E. Farkas (1959–), R. Lücking (1964–).



17. ábra. 10 éves periódusok alatt leírt fajok száma az összes publikáció alapján 2012-ig (Farkas & Sipman 1993, 1997 és Farkas 2014a alapján).

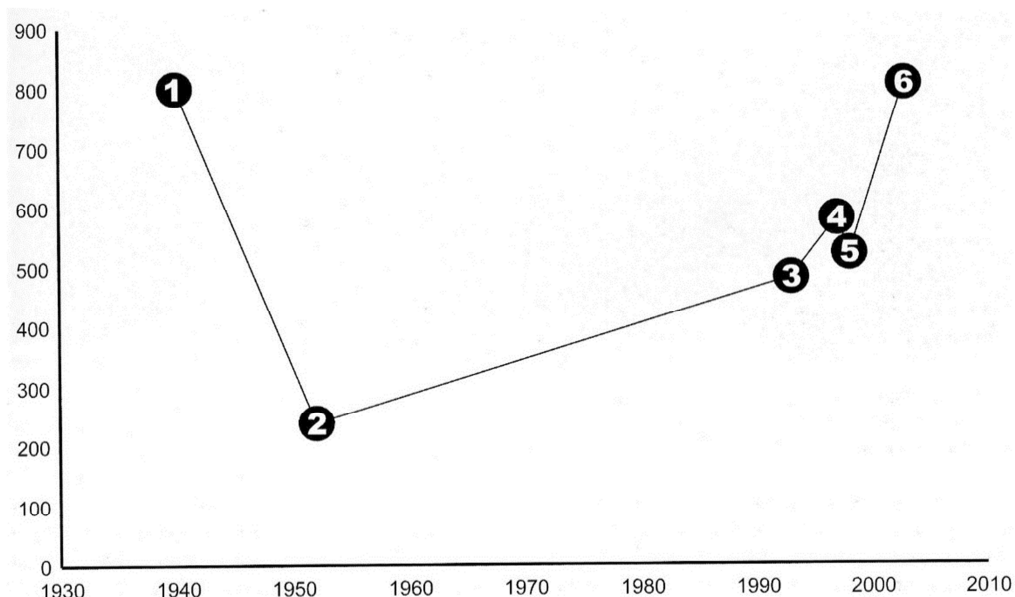
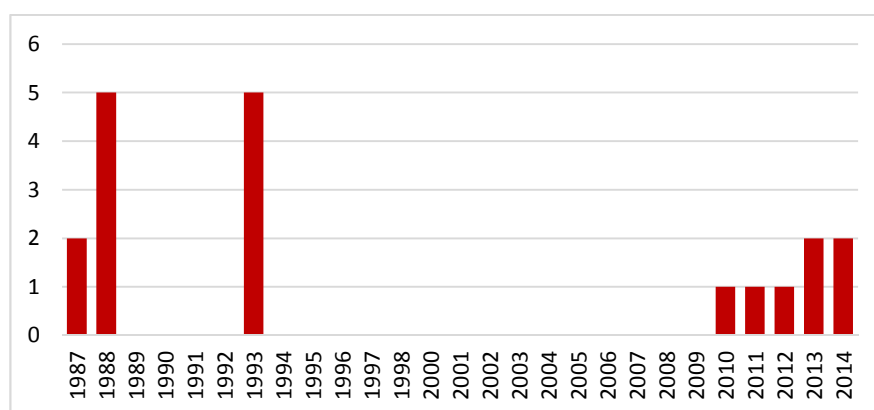


FIG. 7. Changes in the number of accepted species of foliicolous lichens, with Zahlbruckner's Catalogus and Santesson's monograph as references. (1) Zahlbruckner, 1921–1940; (2) Santesson, 1952; (3) Farkas & Sipman, 1993 (including Batista's synonyms); (4) Farkas & Sipman, 1997 (including Batista's synonyms); (5) Lücking et al., 1998a (after removal of Batista's synonyms); (6) Lücking, 2003.

18. ábra. Lücking 7. ábrája (Lücking 2008a: 21) a levéllakó zuzmók különböző korokban, a taxonómiai revízióknak megfelelően elfogadott fajszámának alakulását mutatja be.

A levéllakó zuzmók Lücking (2008) szerint közel 900 fajt számlálnak. Ennek megállapításához Zahlbruckner, Santesson és Batista (vö. **Farkas 2014**, Lücking *et al.* 1998) munkái mellett két munkámat (**Farkas & Sipman 1993, 1997**) használta fel és a 18. ábrán is bemutatta (ld. 3. és 4. pont) a fajszám ismeretének időbeli alakulására. Az összes ismert levéllakó faj száma adatbázisom szerint jelenleg 928. Saját adataimat a 19. ábrán mutatom be.



19. ábra. Az általam leírt levéllakó zuzmófajok száma évenként (1987–2014).

A leveleken és más fotoszintetizáló, levélszerű, lemezes felszíneken élő zuzmókat nevezik levéllakónak (20. ábra). A levéllakó zuzmók növekedési formájukat tekintve a bevonatképző, kéregtelepű típushoz tartoznak. Legtöbbjük a levelek színén helyezkedik el

(epifill), amelyek telepe néha a levél szélére kifutva, ill. sebzések körül a fonák irányában folytatja növekedését, és ott fejleszt termőtestet. A fajok egy része a fonáki oldalt borítja (hipofill).



20. ábra. Levéllakó zuzmók – terepen készített (E. Farkas 1989, Uluguru-hegység, Tanzánia) és SEM-felvétel (E. Farkas 1989, Zürich, Svájc)

A fakéreglakó kéregtelepűekkel ellentétben az epifill zuzmók nem hatolnak be az aljzatba, legtöbbjük szuprakutikuláris elhelyezkedésű. A szubkutikuláris csoportok (pl. *Strigula* nemzetség fajai) telepeinek hifái azonban a kutikula alatt is megtalálhatók.

Moore (2003) szerint bár a levéllakó zuzmók a levél adott felületére érkező sugárzást csaknem felére csökkentik, és ráadásul azonos hullámhossztartományt hasznosítanak, mint a gazdanövény levelei, mégsem befolyásolják jelentősen a gazdanövény szénanyagcseréjét. A leveleknek a zuzmóval fedett része árnyéklevélként működve nagyobb hatásfokkal képes a karbonfixációra akár igen kis sugárzás mellett. Ezeken a levélterületeken megnövekedett klorofill-koncentrációt mutattak ki, a klorofill a/b arány azonban változatlan volt. A levél a zuzmók fokozatos megtelepedésével és növekedésével párhuzamosan tud alkalmazkodni a fényviszonyokhoz, ill. a koevolúció során ezen szervezetek körében jelentős változatosság alakulhatott ki e speciális élőhelyen.

Ezeknek a gyorsan növvő, kéregtelepű zuzmóknak átlagosan 15 hónap áll rendelkezésükre. Az örökzöld levelek 1 és 3 év közötti időtartamig élnek, az ennél hosszabb életű levél igen ritka (Bentley 1979, Longman & Jenik 1987). Lücking (1992) szerint a legtöbb levéllakó zuzmó diasporája a száraz időszak alatt elpusztul, tehát elsődlegesen a kedvezőtlen klíma és nem a levelek hiánya gátolja a levéllakó zuzmók terjedését a száraz évszakban.

A lomblevelű, tűlevelű és babérlevelű fás szárú növények, élő füvek (pl. bambuszok), pálmák, páfrányok és páfrányfák mellett ritkán mohák levelén is megjelennek zuzmótelepek. A *Macentina hepaticola* a *Radula flaccida* májmoha levelén él.

A levéllakó életmódhoz ragaszkodó fajok száma magas, ezek az obligát levéllakók vagy eufoliikol fajok. A más szubsztrátumon (pl. fakérgen, faágakon) is élőket fakultatív levéllakónak vagy pszeudofoliikolnak nevezik (Sérusiaux 1989). A levélen csak kivételesen előforduló zuzmókat nem tekintik levéllakónak.

Több olyan leveleken élő zuzmót is felfedeztek, amit eredetileg más aljzatról, általában fakéregre írtak le, ilyenek pl. *Coccocarpia pellita* (Ach.) Müll. Arg. (syn.: *Parmelia pellita* Ach.), *Malcolmiella granifera* (Ach.) Kalb & Lücking (syn.: *Lecanora granifera* Ach.), *Porina tetracerae* (Afz.) Müll. Arg. (syn.: *Verrucaria tetracerae* Afz.).

Egy levélen általában 5–10 faj fordul elő, de extrém esetekben 50 (Lücking 2008a), sőt 80 (Pinokiyo *et al.* 2006) körüli fajszámot is találtak már. A különböző fajok megjelenésében szukcesszió érvényesül (Conran & Rogers 1983, Rogers & Conran 1994, Rogers 1995). Az elsőként megjelenő fajok hatással vannak arra, mely fajok követik őket:

1. korai kolonizálók, amelyek melyek a többi faj megjelenése előtt eltűnnek (pl. *Coccocarpia*, *Macentina*, *Tricharia* fajok),
2. a levél korának előrehaladtával növekvő gyakoriságú fajok (pl. *Porina*, *Mazosia* fajok),
3. később megjelenő fajok, amelyek gyakorisága folyamatosan nő, és amelyek gyakran még az elpusztult levélen is életben maradnak (pl. *Strigula* fajok),
4. ritka fajok, amelyek későn jelennek meg, majd gyakoriságuk hamarosan csökken (pl. *Sporopodium* fajok).

A levéllakó zuzmók trópusi, szubtrópusi területekre jellemzőek. Mérsékelt övi mikro-klimatikusan kedvező területeken *Abies alba*, *Buxus sempervirens*, *Picea abies*, *Thuja plicata*, *Vaccinium myrtillus* levelein csak kb. 20 faj lehet felfedezni, ami a ma ismert közel 900 fajhoz képest elenyésző mennyiség. A levéllakó zuzmók az árnyéknövényekhez hasonló életmódot folytatnak, a trópusi esőerdők aljnövényzetében általánosak. A lombkoronaszintből is kimutattak bizonyos fajokat (Sipman & Harris 1989). Ezek a jellemzően *Trebouxia* fotobiontát tartalmazó telepek a változó nedvességviszonyokhoz és az erős sugárzáshoz alkalmazkodtak. Modenesi *et al.* (1986) levéllakó zuzmók altelepének hifáiban karboxilált poliszacharidokat találtak, amelyeknek vízmegtartó képessége mellett szerepe lehet a baktériumok és gombák elleni védekezésben is. A levéllakó zuzmók mind síkvidéki, mind hegyvidéki esőerdőkben megtalálhatók a tenger szintjétől kb. 2000–2500 m magasságig, ritkábban az 3500 méteres szubalpin régióig (3200 m magasságban gyűjtötték az *Asterothyrium* spp., *Echinoplaca*

lucernifera, *Porina umbilicata*, *Sporopodium octosporum*, *Trichothelium montanum* fajokat). Magasabb régiókban gyakrabban találkozhatunk szorédiomos és vastag, szemcsés telepű fajokkal (pl. *Aspidothelium* spp., *Pyrenothrix mexicana*, *Strigula* spp., *Trichothelium* spp.). A termőtestek közül pedig a vörös és fekete színűek (pl. *Porina rubentior*, *P. rubrosphaera*, *P. rufula*, *P. barvica*, *Tapellaria leonora*) képviselnek nagyobb arányt (Lücking 1992, 2008).

A levéllakó zuzmók leginkább az olyan mikroklímikus viszonyok bioindikációjára alkalmasak, ami az esőerdők fafajonkénti szelektív irtásával vagy nagyobb erdőfelületek tájhasználat-változás miatti kivágásával függenek össze (vö. Shukla et al. 1990; Houghton 1991; Groombridge 1992; Rudel & Horowitz 1993, Romero 1999; Costa & Foley 2000; Vajpeyi 2001; Wood & Porro 2002). Továbbá a levéllakók modellszervezeteknek választhatók a trópusi esőerdők ökológiai viszonyainak tanulmányozására (Lücking 2008b). A leveleken található fajösszetételt leginkább a relatív fényintenzitás befolyásolja, valamint az ún. diffúz helyfaktor (DSF= diffuse site factor – vö. Anderson 1964). A DSF exponenciálisan függ a mikrohelyfaktortól (MI = microsite index, Lücking 1997): $DSF = 0.4 \times e^{MI}$,

ahol MI 5 lehetséges értéket vehet fel: 1 – árnyékos aljnövényzet, 2 – átmenet tisztások felé, 3 – tisztás, 4 – átmenet lombkoronaszint felé, 5 – lombkoronaszint. Ezek alapján alakulnak ki a mikroklímikus zónák.

A különböző élőhelytípusok között a fajok számára nem egyszerű az átjutás a számukra kedvező típusú élőhelyre, függ a tisztások (lékek) gyakoriságától. A lék- v. foltdinamika vizsgálatára a levéllakó zuzmók azért is ideális modellszervezetek, mert amellet, hogy néhány éves életciklusuknak köszönhetően – az erdőalkotó fákhöz képest – rövid időn belül több generáció vizsgálható, még mesterséges leveleken – közvetlenül mikroszkópba helyezhető átlátzó szubsztrátumokon is megtelepednek (vö. Sipman 1994; Lücking 1998b; Sanders 2001, 2002; Sanders & Lücking 2002; Lücking & Bernecker-Lücking 2002, 2005), ami kísérletezésre ad lehetőséget. A Janzen-Huston-Connell modell (Janzen 1970, Connell 1978, Huston 1979) és alternatív hipotézisek tesztelésére is lehetőség nyílik a kis skálán történő diverzitásmegőrzéssel kapcsolatban.

Három különböző területen magam is vizsgáltam a zuzmófajok összetételét az erdőtípusokkal vagy nagyobb területekkel összefüggésben. A kis fajszámokkal elvégzett kiértékelések azonban viszonylag egyszerű megállapításokat eredményeztek.

Trinidad és Tobago térségében 15 fajt mutattunk ki másodlagos élőhelyekről (**Farkas & Hawksworth 2004**). Lücking (1997) Costa Rica erdőterületein bevezetett ökológiai index értékeinek alkalmazásával az 1. vizsgálati helyen talált 9 faj közül 8 faj zárt vegetációjú antropogén élőhelyekre jellemzőnek bizonyult, míg a 2. helyen talált 7 fajból 4 zárt vagy

részben zárt erdőre jellemző elsődleges vagy idős másodlagos erdőre jellemző, illetve széles ökológiai amplitúdójú fajokat tartalmazott.

A tanzániai Kanga-hegységben azonosított 37 faj közül 8 faj származott száraz örökzöld és fél-örökzöld erdőből, 11 pedig sík vidéki esőerdőkből (**Farkas 2015a**). A leggazdagabbnak a szubmontán esőerdők bizonyultak, 35 fajjal. A szubmontán erdők két típusának hasonlósága Jaccard-index (SJ) számítása alapján: $SJ = 38\%$ volt. Az alacsonyabb tengerszint feletti magasságban előforduló szubmontán és sík vidéki erdők fajösszetétele kevésbé volt hasonló ($SJ = 30\%$). Kizárólag a *Gyalectidium caucasicum* (Elenk. et Woron.) Vězda faj volt közös ezekben az erdőkben. A sík vidéki erdők és a száraz örökzöld és fél-örökzöld erdők összetétele alig hasonlított ($SJ = 6\%$). A *Badimia cateilea* (Vain.) Lücking, Lumbsch et Elix faj kizárólag a sík vidéki erdőben fordult elő. A sziklás erdők viszont akár alacsony, akár magasabb tengerszint feletti magasságban húzódtak, fajösszetételük nagyon hasonló volt ($SJ = 71\%$).

A Botanische Staatssammlung München, Germany (M) Queenslandből (QLD) és New South Wales-ből (NSW) származó 41 faj tartalmazó gyűjtéseit hasonlítottam össze (**Farkas 2010a**). 22 fordult elő csak a trópusi QLD mintákban, 10 pedig kizárólag a szuptrópusi NSW-ben, csak 9 faj volt közös mindkettőben. A *Calenia subdepressa* Lücking faj pedig antropogén aljzaton, egy fapad festett felületén fordult elő.

A teleptől az ökoszisztémáig

Egy-egy zuzmótelep már önmagában is egy ökológiai rendszerként (ökoszisztéma) értelmezhető, mivel legalább két trofikus szintet képviselő különböző fajból (autotróf fotobiont és heterotróf mikobiont) tevődik össze, független más szervezetektől, stabilitását hosszú időn át megőrzi, növekedési rátája, ill. nettó produkciója pedig általában alacsony (Farrar 1976).

A telepfejlődés során anasztomizáló telepek alakulhatnak ki azonos vagy különböző fajokból, sőt több faj hifái által alkotott hibrid telepek is képződhetnek (Fahselt 1996). Genetikai állományuk heterogén, egyrészt szimbionta természetük miatt, másrészt a különböző eredetű vagy éppen egy aszkuszból származó, együtt maradó spórákból kialakuló hifák és fotobiontasejtek miatt. DePriest & Been (1992) egyetlen *Cladonia chlorophaea* gyeppen 13 különböző genotípust talált, ugyanakkor a *Cladonia subtenuis* fajnál egyáltalán nem volt kimutatható ilyen változatosság. A köldökkel rögzülő *Umbilicaria* fajok telepei viszonylag egyértelműen elhatárolhatók egymástól. Larson (1983), majd Larson & Carey (1986) *U. vellea*-n végzett mérései az élettani és biokémiai tulajdonságok mozaikos mintázatát mutatták ki telepen belül. Ez a szimbionta partnerek egyikének vagy mindkettőnek a variabilitására utal (Friedl 1987, Laundon 1978, Skult 1984). A növekedési ráta és a zuzmóanyagok termelésének intenzitása is

eltérő lehet bizonyos lebenyekben (Armstrong & Smith 1992). Ezek alapján bizonyos zuzmókat homogén telepűnek (homotallikusnak), másokat heterogén telepűnek (heterotallikusnak) tartanak (Honegger *et al.* 2004, Scherrer *et al.* 2005).

Zuzmótársulások

Több zuzmófaj együttesét önálló zuzmótársulásként (asszociáció) fogják fel, vagy bonyolultabb felépítésű biocönózisok szintközösségeinek (szinúgium) tekintik (Klement 1955). A magyarországi zuzmótársulásokat Gallé László (1977) tanulmányozta, rendszerezte, több társulást és társulásváltozatot ő írt le.

Ma a zuzmócönológia elhanyagolt terület, csak elvétve írnak le új társulásokat (pl. Spier & Aptroot 2000: *Fellhanerium myrtillicolae* Spier et Aptroot; Kürschner & Pócs 2002: *Hilperthio velenovskyi-Pterygoneuretum compacti* Kürschner et Pócs, mely esetben a zuzmó- és mohaközösség közösen alkot egy társulást). A hazai társulásokban a névadó fajok taxonómiai vagy nomenklaturai helyzete több változáson ment keresztül. Pl. a *Toninia caeruleonigricans* auct. faj hazai példányait ma 3 különböző fajhoz soroljuk (*T. opuntioides* (Vill.) Timdal, *T. physaroides* (Opiz) Zahlbr., *T. sedifolia* (Scop.) Timdal), ami a *Toninia coeruleonigricans* Hadač csoport társulásainak újraértékelését teszi szükségessé (Farkas & Lőkös 2003a).

A zuzmók, a talajképződés, a szukcesszió és a mikroélőhelyek

A zuzmók talajképződésben betöltött szerepéről régóta ismert, hogy a zuzmóanyagok kémiai mállasztó hatással bírnak. Emellett ma már azt is tudjuk, hogy a sziklák mikrorepedéseibe hatoló hifáknak a különböző nedvességviszonyok hatására történő váltakozó megduzzadása és kiszáradása közötti méretváltozás mechanikai hatása is érvényesül a szikla aprózódásában (Syers & Iskandar 1973, Jones 1988). Az elpusztult zuzmótelepek pedig a talaj szervesanyag-tartalmát és ásványianyag-tartalmát is gyarapítják. Ezáltal a szukcesszióban pionír szerepet töltenek be. A zuzmó-oribatida együttélések a talajminőségre nagy hatással vannak (Seyd & Seaward 1984, Seaward 1988).

A szabad talajfelszíneken cianobaktériumok, zuzmók és mohák jelennek meg leghamarabb, amelyek jellegzetes kéregbevonatot (kriptobiotikus kéreg) képeznek (Belnap & Lange 2003, Bowker *et al.* 2013, Péli *et al.* 2011, Pócs 2005, Rychert 2002). A kriptogám kéregbevonat segíti a nedvesség talajba jutását és befolyásolja az ökoszisztéma ásványi anyagcseréjét (Harper & Marble 1988). A cianobaktériumokból, zuzmókból és májmohákból álló levéllakó bevonatokat tágabb értelemben szintén a kriptobiotikus kéreghez sorolhatjuk. A talajlakó *Toninia* fajok kezdetben cianobaktériumokkal élnek együtt (Ott *et al.* 1995), majd kifejlett

zöldalga-fotobiontás telepeik a különböző mikroélőhelyeken eltérő gyakorisággal és tömegességgel fordulnak elő (Veres 2005, 2006, **Farkas & Veres 2009**, **Farkas et al. 2011**). Több mint 200 talajminta 6 paraméterének (típus, talajmélység, karbonáttartalom, szerves anyag-tartalom, pH, higroszkóposság) valamint a mikroélőhelyek kitettsége, lejtőszöge és a társuló moha- és zuzmófajok vizsgálata majd variancia-analízise (ANOVA) alapján megállapítottuk, hogy három közeli faj (*Toninia opuntioides*, *T. physaroides*, *T. sedifolia* – vö. **Farkas & Suija 2008**) mikroélőhelye leginkább a pH, karbonáttartalom, talajmélység, kitettség és lejtőszög tekintetében különbözik. A klasszifikációs és regressziós fák (CART) alapján a karbonát-tartalom, pH, higroszkóposság, talajmélység és kitettség befolyásolják leginkább a zuzmók tömegességét.

A 28,8% karbonáttartalom alatt a *T. sedifolia* fordul elő inkább, míg ugyanez a faj pH 7,21 alatt gyakorlatilag hiányzik. A *T. physodes* faj pedig a 2,11 higroszkópossági érték felett, ill. 9 mm talajvastagság felett fordul elő nagyobb tömegben. A *T. sedifolia* a másik két fajnál nagyobb mértékben található meg nyugati fekvésű mikroélőhelyen, a *T. physaroides* pedig a másik két fajhoz képest gyakrabban fordul elő vízszinteshez közeli helyen, míg a többi a meredekebb felszínen gyakori. Ezen paraméterek, illetve kombinációik alapján lehet a fajok megjelenését előre jelezni. Mindez összhangban van a Hawksworth & Hill (1984), illetve Nash (2008) által is említett szubsztrát-limitációs problémakörrel. Eszerint az aljzat textúrája megtelepedéskor elsődleges, az aljzat tartóssága a telepek élethossza szempontjából jelentős, a víztartalom és vízmegtartó-képesség a különböző társulások kialakulására van hatással. A különböző ásványi anyag-tartalom pedig azért a legfontosabb, mert a zuzmótelepek poikilohidrikus vízháztartású élőlények.

Az élőhelyi vizsgálatok eredményei is a három faj különálló taxonómiai helyzetét erősítik.

Hozzájárulás a biodiverzitáshoz

A zuzmók jelenlegi tudásunk szerint 13 500 fajjal járulnak hozzá (jelentéktelennek tűnő kinézetük ellenére) a Föld élővilágának biodiverzitásához. Bizonyos becslések alapján ez a szám a 20 000-ez áll közelebb (Feurer et Hawksworth 2007, Galloway 1992, Hawksworth 1991, 1997, Nash & Egan 1988, Kirk et al. 2008, Sipman & Aptroot 2001). E viszonylag magas fajszám ellenére a fajok zömének elterjedése jellemzően a trópusok, a magashegyek és a tundraterületek élőhelyeire korlátozódik. A számos kozmopolita faj mellett magas a szűktűrűsű, speciális élőhelyekhez alkalmazkodott fajok száma is. Ha a zuzmók fajszámát a magasabbrendű növényekéhez viszonyítjuk egy adott területen, akkor a legnagyobb értéket

(100) az Antarktiszon kapjuk. Sivatagokban ez az érték 0,05 és 2 közé esik. Trópusi esőerdőkben annak ellenére kaphatunk kis értéket (0,06 Jáva szigetén), hogy a zuzmók itt érik el a legnagyobb fajszámot, mivel a magasabbrendű növények fajszáma is magas (Kappen 1988). Hazai példaként megemlíthető a kriptogám fajok dominanciájára, hogy a Hortobágyi Nemzeti Park területéről 774 edényes növény mellett 982 kriptogám faj fordul elő (ebből 61 zuzmó) (Szujkó 1982), a Kiskunsági Nemzeti Parkban pedig 1334 edényes faj mellett 3194 kriptogám faj (ebből 219 zuzmó) (Szujkó-Lacza & Kováts 1993, Lőkös & Rajczy 2001).

Európában kb. 8000 zuzmófaj él (Smith *et al.* 2009, Wirth *et al.* 2013), ebből Magyarországon korábban 715 fajt mutattak ki (Verseghy 1994). Újabb vizsgálataink szerint a hazai fajszám közelebb áll a 900-hoz, online fajlistánk jelenleg 867 zuzmófajt, ezen kívül 56 zuzmólakó gombafajt tárgyal (Lőkös & Farkas 2009). A hazai zuzmóflóra feltárását lichenoológus kollégáimmal folyamatosan végezzük, mivel az évente előkerülő új fajok száma, továbbá a Magyar Biodiverzitás Napok éves tendenciái megerősítik, hogy Magyarország zuzmóflórája még egyáltalán nincs teljességgel kikutatva. Jól mutatja ezt az a tény is, hogy a 11 hazai nemzeti parkból eddig csak háromnál történt meg a kriptogámok, köztük a zuzmófajok felmérése (HNP – Verseghy 1982, KNP – Lőkös & Verseghy 2001, ANP – Lőkös 2009).

A fajlistánkban szereplő kb. 40 Magyarországra nézve új fajt külföldi irodalom és külföldi kutatók herbáriumi példányai igazolják. Korábban figyelembe nem vett irodalomból és herbáriumi példányok alapján is mutattunk ki eddig nem nyilvántartott fajokat, továbbá a megváltozott rendszertani felfogásnak, nomenklatúrai változásoknak is köszönhető a megnövekedett fajszám. Harmincöt fajt pedig elsőként mutattam ki az ország különböző területeiről: pl. *Bacidina egenula*, Farkas *et al.* 2001; *Leptogium biatorinum* és a *Leptogium magnussonii*, Czeika *et al.* 2004; *Normandina pulchella*, Farkas & Tuba 2005; *Ochrolechia arborea*, Farkas *et al.* 2009; *Sarcopyrenia gibba*, Farkas & Lőkös 2003b.

Emellett megkezdtem a hazánkban elhanyagolt zuzmólakó gombakutatás fejlesztését. Tanítványom, Varga Nóra egyetemi szakdolgozata (Varga 2009) készült ezen a területen, valamint újabban több hazai és nemzetközi poszter-publikációval (Farkas *et al.* 2013a, c, Farkas & Varga 2014, Varga *et al.* 2015a, b) is szerepeltünk. Elkészítettük 16 Magyarországra nézve új fajt tartalmazó folyóiratcikkünk kéziratát. Továbbá vizsgálatainkkal igazolni kívánjuk, hogy a természetesebb élőhelyeken a zuzmólakó gombák diverzitása is magasabb.

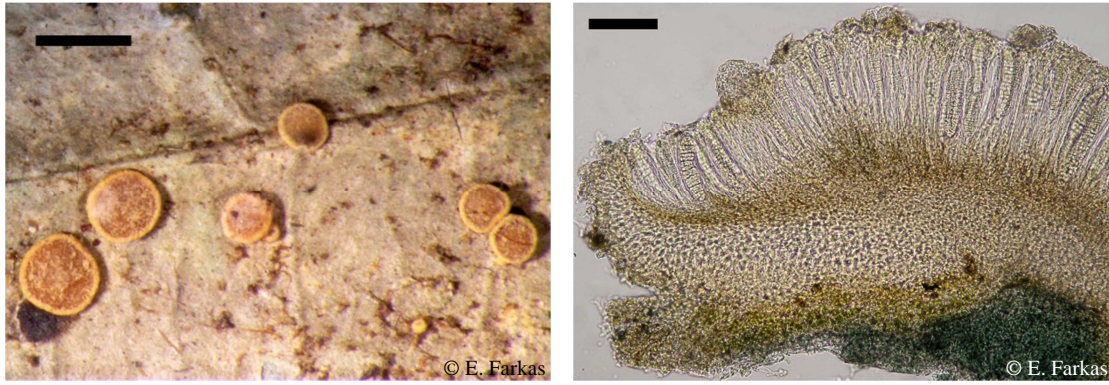
Hazai adatainkkal hozzájárultunk a Nyugati-Kárpátok zuzmólistájának elkészítéséhez (Bielczyk *et al.* 2004) és a környezet állapotára érzékeny közép-európai *Leptogium* fajok feldolgozásához (Czeika *et al.* 2004). A Nyugati-Kárpátok 7 országon húzódnak keresztül, hazánkból növényföldrajzi értelemben a teljes Északi-középhegység tartozik területéhez, ahol

a hazai zuzmófajok több mint 80%-a megtalálható. A lista 288 nemzetség 1817 fajt tartalmazza (az Európában előforduló fajok mintegy egynegyedét).

Áttekintettük a Szatala Ödön hazai lichenológus (1889–1958) pályája során leírt zuzmótaxonokat. Öt európai és négy ázsiai országban (Görögország, Magyarország, Irán, Irak, Jordánia, Palesztina, Románia, Törökország és Ukrajna) gyűjtött típusanyagok vizsgálatát végeztük el. A leírt 169 taxon közül 27 lektotipizálására került sor a *Taxon*, rangos nemzetközi folyóiratban megjelent nevezéktani áttekintésben (**Şenkardeşler et al. 2014**).

A következő 27 taxont érintette a lektotipizálás, amelyeknél sikerült pontosan azonosítanunk a típusanyagok hollétét (a fajok neve után a herbárium rövidítés szerepel az Index Herbariorum online rövidítése szerint): *Aspicilia latiloba* – W, *A. microspora* var. *astroidea* – W, *A. microspora* var. *insensibilis* – W, *A. subpercaena* – W, *Bacidia rhodi* – W, (M – isolectotype), *Buellia samothrakiana* – BP, *Catillaria lenticularis* var. *transsilvatica* – W, (BP – isolectotype), *C. servitii* – BP, (M – isolectotype), *C. zsakii* – BP, (BP – isolectotypes), *Dermatocarpon fuscatum* – W, *Diplotomma alboatrum* var. *virescens* – W, *Lecania nylanderiana* var. *ochracea* – BP, *Lecanora atra* var. *aegaeica* – W, (BP – isolectotype) *L. cengiæ-samboæ* – BP, (W – isolectotype, *L. rhodi* – BP, (M – isolectotype), *Lecidea aegaeica* – W, *L. aegaeica* f. *acrustacea* – BP, *L. aegaeica* f. *albida* – BP, (W – isolectotype), *L. aegaeica* var. *verruculosa* BP, (W, M – isolectotype), *L. euphorea* f. *decussata* – W, (BP – isolectotype), *L. iranica* – W, *L. stigmatea* f. *armeniaca* – W, *Pertusaria baskalensis* – W, *Physcia grisea* var. *elbursiana* – W, *Placodiella olivacea* var. *stampaliana* – W, (M – isolectotype), *Porina rechingeri* – W, (M – isolectotype) és *Verrucaria filarszkyana* – W. Ugyanitt szintén megállapítottuk, hogy a *Catillaria servitii* Szatala név prioritást élvez a *C. praedicta* Tretiach et Hafellner névvel szemben (vö. Szatala 1943, Tretiach & Hafellner 1998).

103 lichenológus által legújabbán, a világ minden táján felfedezett 100 új zuzmófaj leírását tartalmazó publikációnk (**Lumbsch et al. 2011**) hívja fel a figyelmet a még leíratlan taxonok nagy számára, a veszélyeztetett élőhelyek rendkívüli fajgazdagságára, ezáltal a taxonómiai kutatás nélkülözhetetlenségére. A még leíratlan zuzmógomba fajok számát kb. 10 ezerre tehetjük, ami több évtizedes munkát jelentene a taxonómusoknak még akkor is, ha nem csökken az ilyen kutatásokra szánt támogatás. A paleotrópusi és neotrópusi gyűjtések összehasonlítása vezetett a *Badimia vezdana* Lücking, Farkas et Wirth levéllakó zuzmófaj leírásához ebben a tanulmányban. A *Calopadia editae* Vězda ex Chaves et Lücking faj pedig Robert Lücking Costa Ricából és Farkas Edit Tanzániából származó gyűjtése alapján került leírásra ugyanitt Vězda herbárium elnevezése alapján (ld. még **Farkas 2015a**, 21. ábra).



21. ábra. *Calopadia editae* telepe apotéciumokkal (bal), egy apotécium metszete (jobb).Skála: 1mm, 50 μ m.
(Farkas 2015a alapján)

Santesson (1952) monográfiája 236 levéllakó fajt tartalmaz. Azóta az új fajleírások (pl. **Farkas 1987**, **Farkas et al. 2012a**, **Farkas 2014d**, **Flakus & Farkas 2013**, **Lumbsch et al. 2011**, Lücking 1991, 2008, Sérusiaux 1995, 1996, Vězda 1975, **Vězda & Farkas 1988**) és nomenklaturai változások következtében jelentősen megemelkedett az ismert levéllakó zuzmók fajszáma. 1986 óta követem a levéllakó zuzmók Santessont követő kutatásának és fajszáma alakulását (**Farkas 1986 a, b**, **Farkas & Sipman 1993, 1997**). Ezek a publikációk jelentették az alapját a levéllakó zuzmókat számba vevő online listánknak is (**Lücking et al. 2000**). Ez a lista közel háromszor annyi fajt (688) sorol fel, mint amennyit Santesson (1952) elfogadott. A legújabb összesítem és a korábbi becslések (Lücking 2003, 2008a) szerint pedig valamivel 900 feletti (928) ez a szám (vö. „A levéllakó zuzmó kutatása” 26–27. old, 17., 18. ábra).

Természetesen a fajsám megállapítása nem könnyű és egyértelmű feladat, hiszen a taxonómiai felfogás, az alkalmazott egyre újabb módszerek és elméleti megfontolások következtében időről időre változik. Így vált szükségessé a *Strigula smaragdula* var. *stellata* (Nyl. et Cromb. ex A.M. Ward) Farkas és *Thelenella verruculosa* (R. Sant) Farkas et Sipman (**Farkas & Sipman 1997** új kombinációk bevezetése).

Részletesen foglalkoztam a *Bacidia* s. l. taxonok nevezéktanával (**Farkas 2015a, b**). 135 jelenleg használt nevet állapítottam meg a *Bacidia* s. l. taxonjaira, továbbá 99 szinonim vagy érvénytelen nevet. A megjelenés helyére, a típusra és elterjedésre vonatkozó megjegyzéseket tettem. 8 új kombinációt vezettem be: *Bacidina cinnamomea* (Kremp.) Farkas, *Bacidina clauzadei* (Sérus. et Lambinon) Farkas, *Brasilicia dimerelloides* (Vězda) Farkas, *Brasilicia foliicola* (Vězda) Farkas, *Brasilicia ituriensis* (Vězda) Farkas, *Brasilicia olivaceorufa* (Vain.) Farkas, *Brasilicia subsimilis* (Vězda) Farkas, *Szczawinskia permira* (Vězda) Farkas.

Az átsorolások következtében a *Bacidia* De Not. nemzetségben nem találunk levéllakó taxonokat, ezek a következő 12 nemzetségbe kerültek átsorolásra: *Bacidina*, *Badimia*, *Badimiella*, *Baflavia*, *Bapalmuia*, *Barubria*, *Brasilicia*, *Eugeniella*, *Fellhanera*, *Fellhaneropsis*, *Scoliciosporum* és *Szczawinskia*.

A korábban szintén *Bacidia* (*Patellaria*, *Lecidea*) nemzetségbe tartozó trópusi kéreglakó zuzmót a *Sarrameana* nemzetségbe soroltam át, mint *Sarrameana albidoplumbea* (Hook. f. et Taylor) Farkas (Farkas 1995: 98).

Új fajok leírása

A trópusi esőerdőkben él a világ élőlényeinek a fele, a taxonok nagyobb része azonban még minden élőlénycsoportban leíratlan. A világ gombáinak mindössze 5%-a (!) vált ismertté a legutóbbi időkig (Hawksworth 1991, Hawksworth & Rossmann 1997). Ennek kb. egyharmada Ascomycetes, ahova a legtöbb zuzmót, mint lichenizált (zuzmóképző) gombát is soroljuk (Aptroot 1997). A tudomány szempontjából új fajok jelentős része olyan területekről kerül elő, amelyek megközelítése korábban nagy nehézségekbe ütközött (pl. magashegységek, trópusi területek, sarkvidékek).

Pályám során 20 tudományra nézve új fajt írtam le, elősorban trópusi leveleken élő zuzmófajokat Kelet-Afrikából (15) és Dél-Amerikából (3), továbbá egy levéllakó zuzmón élő gombát Bolíviából és egy ázsiai kéreglakó zuzmót. Mindez, még ha csekély mértékben is, de befolyással van a világon ismert fajszámra.

A biológiai fajkonceptió a zuzmóknál általában, összetett biológiai/taxonómiai természetük miatt korlátokba ütközik, keresztezési kísérletek nem lehetségesek (Purvis 1997). A molekuláris genetikai eredményeken alapuló filogenetikai fajkonceptió pedig még elegendő ismeretek hiányában nem alkalmazható maradéktalanul.

Lücking (2008a) a levéllakó zuzmótaxonok leírásában érvényesülő morfológiai fajkonceptiót így magyarázza: „Mint ahogy egy levélen nagyszámú faj élhet együtt és egy levélen a környezeti tényezők gyakorlatilag homogének, a szomszédos telepek közötti különbségeket genetikailag rögzültnek tekinthetjük, ezek a különböző formák külön fajokat vagy legalább különböző faj alatti taxonómiai egységeket képviselnek. Közeli rokon taxonok esetében is az egymás mellett növekvő telepek esetében a jellegzetes morfológiai különbségek szembetűnőek (vö. *Strigula subtilissima*, *S. maculata* fajok telepeinek körvonala, színe, peritéciumaik mérete).”

Részben saját (Tanzánia 1986, 1989; Kuba 1990), ill. hazai (Borhidi Attila, Pócs Tamás), valamint külföldi (Adam Flakus, Robert Lücking) kollégák trópusi gyűjtéseinek fel-

használásával 1991 óta 11 tudományra új levéllakó zuzmófajt írtam le (*Bacidina simplex* Farkas et Vězda 1993, *Badimia vezdana* Lücking, Farkas et Wirth 2011, *Byssoloma absconditum* Farkas et Vězda 1993, *Byssoloma confusum* Farkas et Vězda 1993, *Calopadia erythrocephala* Farkas, Elix et Flakus 2012, *Coenogonium seychellense* Farkas 2014, *C. subdilucidum* Farkas & Vězda 2014, *Gyalectidium palmicola* Farkas et Vězda 1993, *Lyromma coronatum* Flakus et Farkas és *L. multisetulatum* Flakus et Farkas 2013 *Macentina pocsii* Farkas et Vězda 1993), továbbá egy levéllakó zuzmón élő zuzmólakó gombát (*Keratosphaera antoniana* Flakus, Farkas et Lücking 2010 – vö. **Farkas 2010c, 2014d, Farkas & Vězda 1993, Farkas et al. 2012a, Flakus & Farkas 2013, Lumbsch et al. 2011**). További két levéllakó faj és egy nemzetség leírása publikálás alatt van.

Dél-Korea szubtrópusi területén történt gyűjtések epifiton anyagából is leírtunk egy tudományra új kéreglakó zuzmófajt (*Topelia jasonhurii* Lőkös, Farkas et S. Y. Kondr. (**Kondratyuk et al. 2013**).

A fajok rövid bemutatása, jelenlegi taxonómiai helyzete, értékelő utalások

Bacidina simplex Farkas et Vězda

FARKAS & VĚZDA 1993: 321.

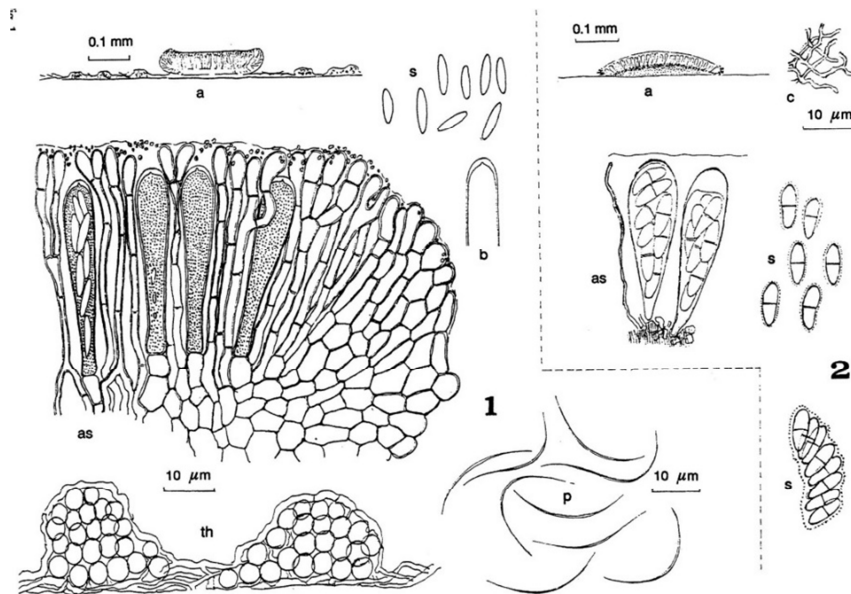
Thallus epiphyllus, crustaceus, tenuissimus, dilute leproso-granulosus, cinereo-viridis, 15-25,um crassus, cellulae algarum globosae, ad Chlorococcaceas pertinentes, virides, goniocystas primum liberis, demum confluentes, 15-25, m crassas, hyphis hyalinis 2-2.5, um crassis contextas formantes.

Apothecia rotundata, 0.15-0.25mm lata, 70 µm alta, basim versu sarcte constricta, discis planis pallide fuscoluteis, marginibus integris, colore testaceo tantum cognitis (haud elevatis). - Excipulum grosse pseudoparenchymaticum, hyalinum. Paraphyses rectae, simplices, rarius furcatae, 2-2.5, m crassae, cellulis apicalibus clavatis ad 5 µm crassis. Asci clavati, 8-spori. Ascosporae elongato-ellipsoideae, simplices, 7-9x 1.8-2 µm. Pycnidia verruciformia, conidia filiformia, arcuata vel subspiraliter contorta, apicibus elongato-attenuatis, 18-22x 0.5 µm.

TANZANIA. Morogoro District: Nguru Mts., Chazi valley; in lowland rainforest 5 km NW of Mhonda Mission, at 800-850m alt., 23 March 1989, E. FARKAS 89102 (VBI, holotype).

A nemzetséget az igen keskeny (1–2 µm) túalakú, általában több, párhuzamos válaszfallal osztott aszkospórák jellemzik, míg ezt a fajt az teszi különlegessé, hogy apró egysejtű spórái vannak. A termőtest (paraplectenchyma az excipulumban) és a telep (goniocystangium-képzés) egyéb tulajdonságai miatt írtuk le mégis ebben a nemzetségben. Újabban került leírásra a *Bacidina simplex* var. *cyanophila* Lücking (Lücking 2008a: 603), amely az eredeti faj szimbiodémje, vagyis egyedül a *Scytonema* sp. cianobaktérium foto-

szintetikus partnerben különbözik. Minthogy a gombapartner minden tulajdonsága azonos, faji rangon nem különböztethető meg. Ezáltal az eredeti *Chlorococcus* sp. zöldalgás alak pontos neve *Bacidina simplex* var. *simplex* Farkas et Vězda (22. ábra).



22. ábra. *Bacidina simplex* (1) és *Byssoloma absconditum* (2), aszkuszos termőtestek (a) metszetei, aszkospórák (s), aszkuszok (as), aszkuszcsúcs (b), parafízisek, excipulum (c), kondiumok (p) és telep (th) részlet (Farkas & Vězda 1993, 1. ábra).

Badimia vezdana Lücking, Farkas et Wirth

LUMBSCH *et al.* 2011: 20.

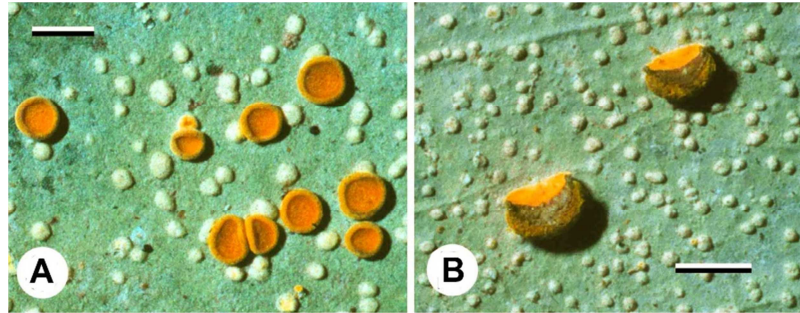
Sicut Badimia galbinea sed thallo continuo regulariter verrucoso differt.

Thallus foliicolous, continuous, 10–40 mm across and 15–25 µm thick, strongly verrucose, pale bluish grey; verrucae hemispherical, 0.1–0.15(–0.2) mm diameter, pale bluish grey to white, filled with yellow crystals. Apothecia rounded, 0.3–0.8 mm diameter and 150–220 µm high; disc plane to slightly concave, bright yellow to orange-yellow; margin distinct, slightly prominent, yellow to orange. Excipulum with indistinct structure due to strong incrustation with yellow crystals, 20–40 µm broad, grey, in K under pressure dissolving into free, moniliform hyphae with globose cells and constricted septa. Hypothecium 20–30 µm high, colourless to pale yellow, K–. Epithecium 5–10 µm high, yellow granular. Hymenium 40–60 µm high, colourless. Asci 35–50 × 8–12 µm. Ascospores ellipsoid to fusiform, 3-septate, with slight constrictions at septa, 10–16 × 3.5–5 µm, 3–3.5 times as long as broad, colourless. Campylidia 0.7–1.6 mm broad, ferruginous brown, wall incrustated with yellow crystals. Conidia filiform, 3–9-septate, 50–70 × 1.2–1.6 µm, with lateral appendages up to 10 µm long and 0.7 µm thick, colourless. Chemistry: usnic acid, zeorin.

Type:—COSTA RICA. Limón: Tortuguero National Park, 10°32'N, 83°30'W, sea level, lowland rainforestzone, primary rainforest close to village, June 1988, Lücking 88-56 (holotype F).

Paleotrópusi és neotrópusi gyűjtések összehasonlítása vezetett e faj leírásához (23. ábra). Legközelebbi rokona a paleotrópusi *Badimia galbinea* (Kremp.) Vězda, amely telepe az

előzőhöz képest tagoltabb, apróbb telepi szemölcssei elszórtan helyezkednek el, halvány sárgák, termőtesteik vöröses narancs színűek. A Costa Ricáról leírt új faj telepe folyamatos, fehér szemölcsökkel sűrűn borított, termőtesteik is halványabbak, sárga – sárgás narancs színűek.



23. ábra. *Badimia vezdana* telepe apotéciumokkal (A) és kampilídiumokkal (B). Skála = 1mm. (R. Lücking felvételei, **Lumbsch et al. 2010** alapján)

Byssoloma absconditum Farkas et Vězda

FARKAS & VĚZDA 1993: 323.

Thallus epiphyllus, crustaceus, tenuis, continuus, dilute granuloso-leprosus, haud distincte limitatus, fusco-luteus, 10-20 µm altus, alga ad Chlorococcaceas pertinens.

Apothecia rotundata, late adnata, 0.25-0.28 mm lata, 50-80 µm alta, tenuiter marginata, marginibus byssaceis, hyphis hyalinis, in aetate hyphis byssaceis nullis; disciplanivel leviter convexi pallide fusci. – Excipulum laterale hyphis ad 5µm longis, 1.5µm crassis contextis texturam laxam formantibus. Excipulum hypotheciale ab hymenio rubro-fusco vel pallide fusco haud bene limitatum. Hymenium 30-50 µm altum.

Paraphyses sparsae, simplices, 1µm crassae. Asci copiosi, 8-spori. Ascosporeae ovoideae vel ellipsoideae, 1-septatae, 8-12x 2.5-3.5µm.

TANZANIA. Tanga Region, East Usambara Mts., Kwamkoro Forest Reserve, SE of Kwamkoro Tea Estate. Intermediate rain forest, at 900-1030 m alt., 28 October 1986, E. FARKAS et A. BORHIDI 86214 (VBI, holotype).

A legkisebb termőtestű *Byssoloma* fajok közé tartozó, Tanzániából leírt fajt (22. ábra) Lücking (Lücking 2008a: 694) több közép- és dél-amerikai országból (Brazília, Costa Rica, Guatemala, Guyana, Kolumbia, Mexikó) is említi, vagyis elterjedése nem korlátozódik trópusi Afrikára.

Byssoloma confusum Farkas et Vězda

FARKAS & VĚZDA 1993: 324.

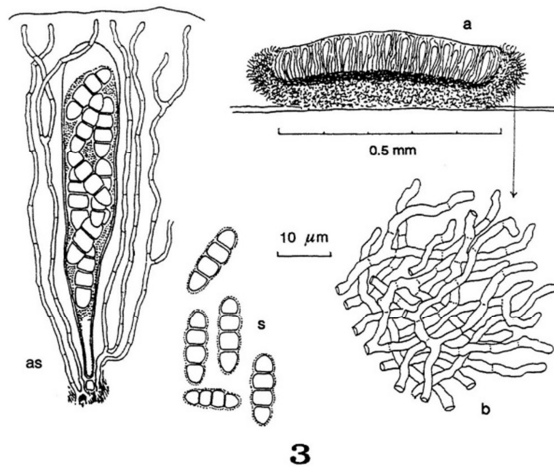
Thallus epiphyllus, crustaceus, tenuis, aequalis, late effusus, pallide cinereo-viridis, opacus, prothallo nullo, 10-20µm crassus, alga ad Chlorococcaceas pertinens.

Apothecia orbicularia, in aetate ambitu lobulato-crenulata, basi arcte constricta late autem adnata, 0.35-0.6mm lata, 0.15-0.2mm alta, crasse marginata, marginibus albidis byssaceis, discis planis demum convexis, spadiceis, nudis. - Excipulum laterale subhymenialeque hyphis liberis hyalinis contextis compositum, crystallis nullis.

Hypothecium brunneum, K-. Hymenium 65-75 μ m altum, hyalinum. Paraphyses tubulis 1.5 μ m crassis, simplices vel furcatae. Asci cylindrico-clavati, 8-spori. Ascosporae ellipsoideae, 3-septatae, halonatae, 10-14x 3.5-4.5 μ m, ad septa constrictae.

TANZANIA. Morogoro region, Nguru Mts., Dikurura valley, in elfin forest on ridge at 1900m alt., 6 June 1989, E. FARKAS 89120 (VBI, holotype).

Lücking a Costa Ricáról származó *Byssoloma braulii* Lücking (Lücking 2008a: 692) fajt leírásakor a *Byssoloma confusum* Farkas & Vězda fajhoz (24. ábra) hasonlítja, amelynek természetesen kisebb, aszkospórái pedig 3 válaszfallal osztottak: „Sicut *Byssoloma confusum* sed apotheciis pallidioribus et ascosporis (5-)7-septatis differt.”



24. ábra. *Byssoloma confusum* (3), aszkuszos termőtestek (a) metszetei, aszkospórák (s), aszkuszok (as), paraphízisek, excipulum (b) részlet (Farkas & Vězda 1993, 2. ábra).

Calopadia erythrocephala Farkas, Elix et Flakus

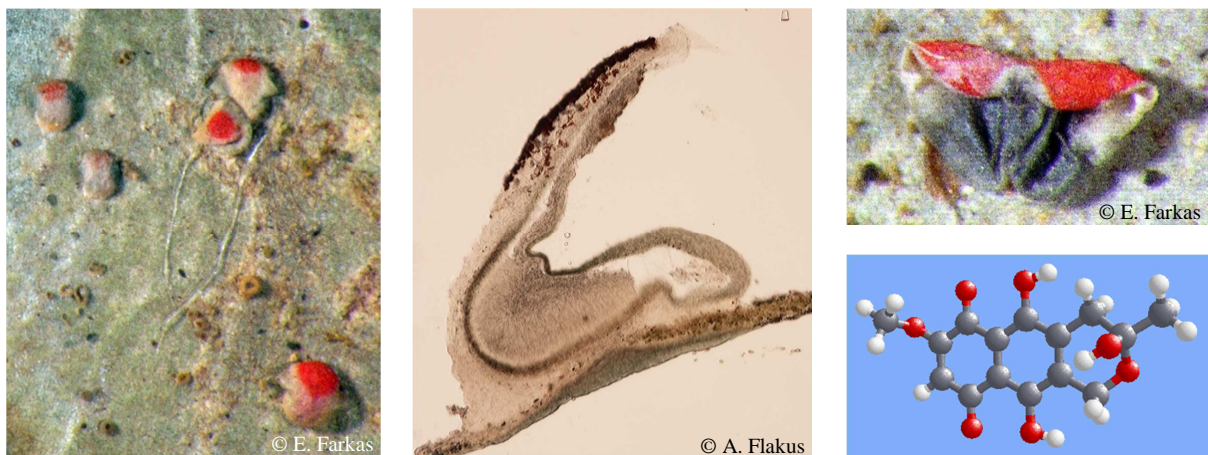
FARKAS *et al.* 2012a: 395.

Calopadia puiggarii affinis sed *campylidiis rubropruinosis* differt.

Thallus foliicolous, continuous or dispersed into patches along the margins, up to 15 mm wide, 20–30 mm thick, ecorticate, smooth, pale grey. Photobiont chlorococcoid, cells up to 12 μ m diam. Apothecia rounded to undulate, 03–06 mm diam., 220–240 mm high; disc flat to slightly convex in old apothecia, dark brown to almost black, epruinose; margin distinct, greyish white. Excipulum 30–50 mm wide, 50–60 mm high (below hymenium), hyaline to pale greyish brown, paraplectenchymatous, composed of cells 3–10(–15) μ m diam. Hymenium 100–120 mm high, colourless. Hypothecium 20–40 mm high, dark olivebrown, K-, a thin hypothecoid tissue developed inside the marginal part of the excipulum. Apothecial base aeruginous. Asci Sporopodium-type, 80–100 \times 20–30 μ m. Ascospores single in ascus, oblong-ellipsoid to broadly-ellipsoid, muriform, colourless, 45–80 \times 15–30 μ m. Campylidia sessile, 04–06(–10) mm broad; lobe well-developed, hood-shaped, pale grey to aeruginose grey, distinctly red pruinose in upper part. Conidia filiform with clavate apex, slightly to strongly sigmoid or curved, 3–7 septate, 45–65 \times 15–20 μ m (20–35 mm broad at the wider apex), without associated algal cells. Chemistry. Campylidia contain fusarubin; no additional substances detected in the thallus by HPLC.

Typus: BRAZIL, Estado São Paulo, São Roque, Cascada sobre la Laguna Sapucaia, in Atlantic submontane rainforest, c. 800 m, on leaves of a vascular plant, 2 January 1995, A. Borhidi s. n. (VBI-L 06001—holotypus; CANB, F, PRA-V, herb. Flakus—isotypi).

Borhidi Attila 1995-ös brazíliai expedíciójáról származó levéllakó gyűjteményben bukkantunk erre az igen feltűnő fajra. Brazília alanti esőerdőt kiemelkedő biodiverzitás és az endemikus fajok nagy száma jellemzi (Brown 1987; Groombridge 1992; Heywood 1995). Így nem meglepő ezen a speciális mikroklímával rendelkező élőhelyen egy új zuzmófaj felfedezése. E faj még ennek ismeretében is rendkívüli. A piros „fejű” kampilídiumok színe a fuzarubin naftakinon pigmentnek köszönhető (25. ábra), ami egyedülállóvá teszi ezt a különleges fajt a levéllakó zuzmók között. Rajta kívül a *Loflammia epiphylla* (Fée) Lücking et Vězda rendelkezik inkább narancsvörös kampilídiumokkal, de annak termőteste is vörös és nem feketés barna, mint ennél a fajnál, konidiumai válaszfal nélküliek, jóval kisebbek, szekunder anyagcseretermékei pedig eltérőek, atranorint, sztiktasavat, és hiposztiktasavat tartalmaz (Vězda 1986, Lücking 2008a).



25. ábra. *Calopadia erythrocephala* telepe kampilídiumokkal (bal), egy kampilídium metszete (közép), két egymással összenőtt kampilídium (jobb felső) és a fuzarubin pigment szerkezete (jobb alsó).

Coenogonium seychellense Farkas

FARKAS 2014d: 308

Differing from Coenogonium geralense having exclusively epiphyllous (not marginally hypophyllous) apothecia, by larger ascospores and much smaller conidia.

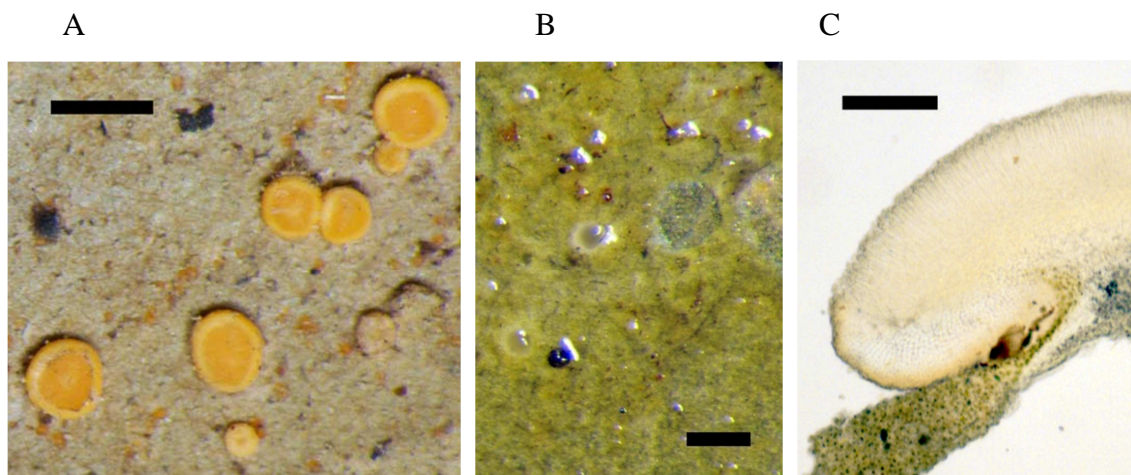
Thallus continuous, thin, smooth, green. *Photobiont* cells angular-rounded, in irregular plates or short threads.

Apothecia epiphyllous, sessile, rounded, 0.3–0.8(–1) mm diam. and 180–200 μm high; disc of apothecia slightly concave, bright yellow, margin thin, slightly prominent, smooth, pale wax-coloured to white. *Excipulum* 50–70 μm broad, colourless, consisting of 4–6 μm thick-walled cells. *Hypothecium* 10–15 μm high, colourless to pale yellow. *Hymenium* 80–100 μm high, colourless. *Asci* 35–45 \times 6–8 μm . *Ascospores* biserial, narrowly ellipsoid,

1-septate, $11\text{--}13 \times 2.2\text{--}3.2 \mu\text{m}$, 4–5 times as long as broad. *Pycnidia* not common, as white spots of 0.1–0.3 mm diam. *Conidia* ellipsoid, most probably non-septate (septa not visible), very small, $1\text{--}1.5 \times 0.3\text{--}0.5 \mu\text{m}$ (!).

Typus: SEYCHELLES, W coast of central Mahé. Dense semi-natural forest and thicket on the hill S of Anse Boileau village, $04^\circ 43' 10'' \text{ S}$, $55^\circ 28' 55'' \text{ E}$, at 50–100 m alt., T. Pócs 9330, 15 Aug. 1993. Holotype: VBI 06050; isotypes (LDEE nr. 50): BM, BP, F, HO, KRAM-L, PRA-V, SAV, STU, UPS, VBI, hb. Flakus, hb. Kalb.

Pócs Tamás 1993-as Seychelle-szigeteki gyűjtéséből került elő, további revízióink igazolta, hogy Vězda *Lichenes Rariores Exsiccati* két levéldarabot tartalmazó 428. példányának egy része szintén ezzel a fajjal azonos (26. ábra).



26. ábra. *Coenogonium seychellense* telepe apotéciumokkal (A), piknídiumokkal (B) és apotécium-metszete (C) (Farkas 2014d, 2. ábra). Skála: A = 0,5 mm, B = 0,2 mm, C = 100 μm .

A *Coenogonium geralense* (P. Henn.) Lücking faj áll hozzá legközelebb, de annak sokkal kisebb aszkospórái ($6\text{--}9 \times 1.8\text{--}2.5 \mu\text{m}$) mellett sokkal nagyobb ($2.5\text{--}3.5 \times 1.7\text{--}2 \mu\text{m}$) konídiumai vannak, továbbá elterjedése pántrópusi és gyakrabban található meg magasabb tengerszint feletti magasságokban.

C. subdilucidum Farkas et Vězda†

FARKAS 2014d: 309.

Differing from Coenogonium dilucidum by biseriate, much larger ascospores and somewhat larger conidia, from C. minimum by somewhat bigger opaque apothecia.

Thallus continuous, thin, ca 50 μm high, smooth, green, 2–8 mm in diam., without prothallus, older thalli becoming slightly pilose. *Photobiont* cells angular-rounded, in irregular plates or short threads. *Apothecia* sessile, rounded, urceolate, 0.1–0.3(–0.4) mm diam., and 100–180 μm high; disc concave, beige, pale brown, opaque; margin prominent, above somewhat paler and laterally darker than disc, often arranged densely in groups in the middle of the thallus. *Epithecium* 5–10 μm thick, pale brown. *Excipulum* 30–40(–50) μm broad laterally, 50–60 μm broad basally, colourless to yellow. It consists of 4–5 μm cells with thickened walls.

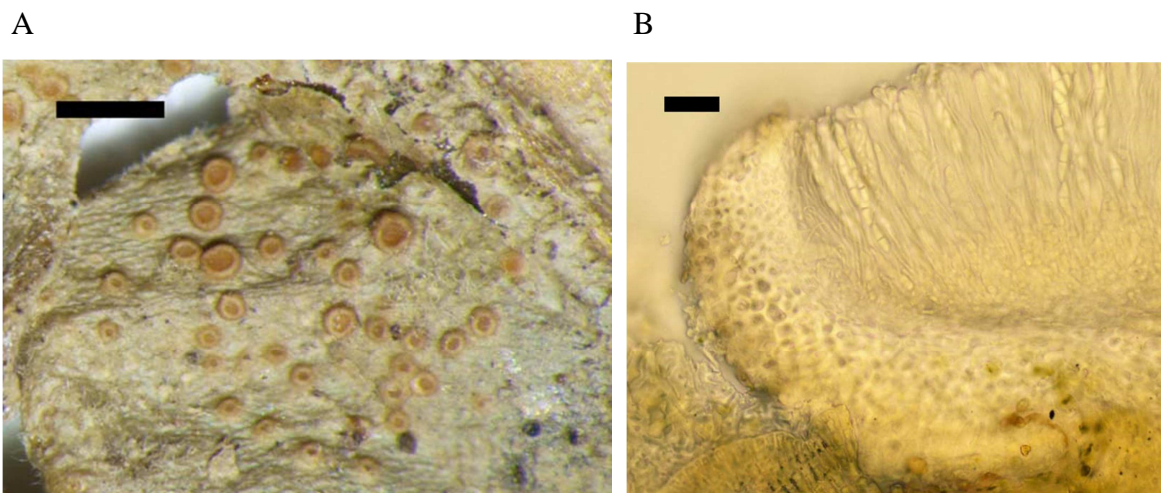
Hypothecium 10–20(–25) μm high, colourless. *Hymenium* 50–70(–75) μm high, colourless. *Asci* 45–65 \times 7.5–10

μm . *Ascospores* irregularly biseriata, ellipsoid, 1-septate, $11-15(-18) \times 3.5-4.5(-5) \mu\text{m}$, 3.2–4 times as long as broad. *Pycnidia* frequent, wart-shaped, 0.1–0.15 mm diam., pale green. *Conidia* bacillar, 1-septate, $17-20(-25) \times 1.8-2.7 \mu\text{m}$.

Typus: TANZANIA, East-Usambara Mts, Mtai Forest Reserve, on the E slopes of Mtai ridge, W of Maramba village, alt. 250–500 m, epiphyllous on fern fronds in semideciduous forest and secondary dry vegetation. Leg. E. Farkas 86245/LD, 13 Nov. 1986. Holotype: VBI 06051.

A már 1988-ban Tanzániából származó gyűjtésben is felfedezett fajt (Vězda & Farkas 1988) az újabb, különböző növényföldrajzi régiókból származó gyűjtéseknek köszönhetően tudtam érvényesen leírni.

Vězda Lichenes Rariores Exsiccati Seychelle-szigeteken gyűjtött (F. Ceni és A. Vězda 2000) 428. példányának két levéldarabjából az egyikben *Coenogonium seychellense*, a másikon *C. subdilucidum* található. Pócs Tamás 1993-as gyűjtéseiben szintén megtaláltam mindkettőt. Ez utóbbi fajt ezenkívül korábban még Tanzániából (Borhidi, Farkas, Hedrén 1984 és 1986-es gyűjtéseiből, 27. ábra) és újabban Brazíliából (gyűjtötte: Borhidi, 1995) is kimutattuk.



27. ábra. *Coenogonium subdilucidum* telepe apotéciumokkal (A) és metszete (B) (Farkas 2014d, 3. ábra).
Skála: A = 0,5 mm, B = 20 μm

Gyalectidium palmicola Farkas et Vězda

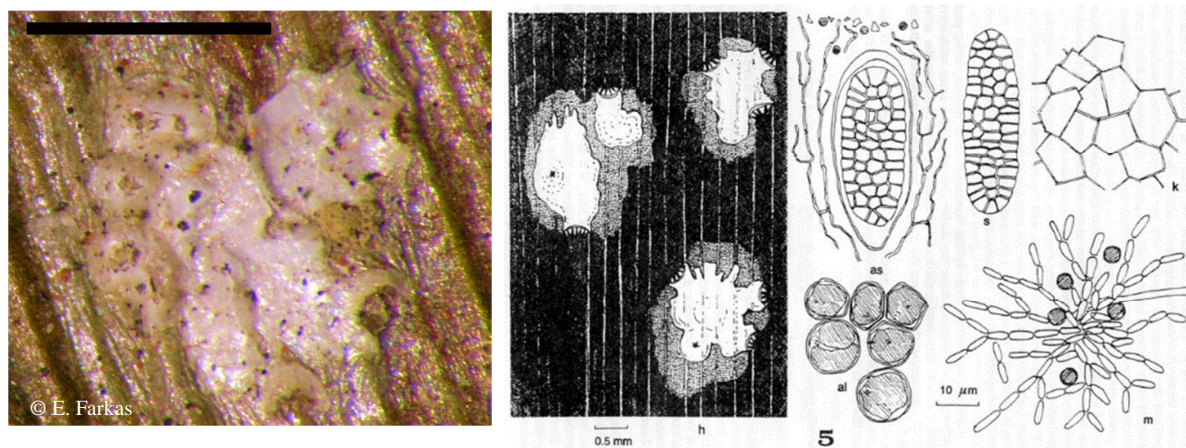
FARKAS & VĚZDA 1993: 326.

Thallus epiphyllus, crustaceus, dispersus $15-20 \mu\text{m}$ crassus, thalli singuli $0.5-1.5 \text{ mm}$ lati, marginibus irregulariter lobulatis vel laceratis, laevigati, pure albidis, nitidi, prothallis hyalinis, $0.2-0.35 \text{ mm}$ latis, perlucentibus cincti; hyphophori lunaeformis, sub marginibus adscendentium thallorum siti, superne haud visibiles, squamulis hyalinis dentati sprotecti; diahyphae fasciculos formantes, moniliformes, cellulis $4-6 \mu\text{m}$ longis, $2 \mu\text{m}$ crassis, immixtis algarum parvis cellulis globosis; thallus $15-20 \mu\text{m}$ crassus, strato crystallino compacto.

Apothecia in thallo per 2-3 immersa, $0.1-0.2 \text{ mm}$ lata, discis griseo-albidis, primum concavis demum planis, in aetate obvallati. *Hymenium* $40-50 \mu\text{m}$ altum, in zona epihymeniali crystallis hyalinis cellulisque algarum parvis tectum. *Asci* saccati. *Ascospores* singulae, elongato-ellipsoideae, murales, $28-45 \times 10-12 \mu\text{m}$.

CUBA. Botanical Garden of Havana, on Palm leaves, 12 July 1990, E. FARKAS (VBI, holotype; VĚZDA:Lichenes Rariores Exsiccati, nr.93, isotypes)

Kubában pálmalevélen gyűjtöttem 1990-ben. Jellegzetes, pikkelyszerű hifofóráiban termelődő terjesztő hifái moníliaszzerűen lefűződő sejtláncokból állnak, közöttük apró algasejtek helyezkednek el (28. ábra), ami egyedülállóan megkülönbözteti a többi levéllakó *Gyalectidium* fajtól. Több hifaköteg az algákkal együtt maradvá teszi lehetővé az ivartalan szaporodást.



28. ábra. *Gyalectidium palmicola* telepe hifofórákkal, aszkospórák, algasejtek és terjesztő hifák apró algasejtekkel (Farkas & Vězda 1993, 3. ábra).

Keratosphaera antoniana Flakus, Farkas et Lücking

FARKAS 2010c: 333.

Fungus lichenicola in thallis epiphyllis specierum generis Trichothelium vigens. Similis speciei Keratosphaera dimerellae, sed setae ascimatorum valde verruculosae, apicibus acutis et hospite differt.

Ascomata lichenicolous, perithecioid, subglobose to almost globose, 20–35 µm in diam., pale brown to brown (under dissecting microscope), with up to about 20 setae above, sessile on the host thallus, numerous, K–. *Setae* oblique to incurved, up to 15(–17) µm long and up to 3(–4) µm wide, unbranched, non-septate, tapering from the base, distinctly pointed at the tips (acute), dark brown, strongly warted. *Ostiole* apical, ca. 5 µm in diam..

Periphyses absent. *Interascal hyphae* gelatinising, K/I–. *Asci* bitunicate, broadly clavate, ascus apex K/I–, 8-spored, 15–20 × 5–7 µm. *Ascospores* hyaline, 1-septate, narrowly ellipsoid, with rounded ends, upper cell slightly thicker than lower one, without a gelatinous perispore, smooth, slightly constricted at the septum, 6–8.5 × 1.5–2.5 µm. *Vegetative hyphae* not distinct. *Conidiomata* not seen.

Typus: BOLIVIA, Dept. Santa Cruz, Prov. Guarayo, Plan de Manejo AISU, Reserva de Vida Silvestre Ríos Blanco y Negro, 15° 01' 49" S, 62° 46' 36" W, alt. 236 m, on the thallus of *Trichothelium argenteum* growing on palm leaf, lowland Amazon forest. Leg. A. Flakus 14291 and P. Rodriguez, 25 July 2009. Holotype: KRAM-L; isotypes: BM, F, HO, LG, LPB, PRA-V, UPS, VBI, hb. Flakus, hb. Kalb.

Trichothelium argenteum levéllakó zuzmófaj telepén élő rendkívül apró zuzmólakó gomba (Farkas 2010c, 13. ábra). A legközelebbi rokon *K. dimerellae* Matzer faj sörtéinek felszíne sima, csúcsa lekerekített és más gazdafajon (*Coenogonium* species) él (Matzer 1996).

***Lyromma coronatum* Flakus et Farkas**

FLAKUS & FARKAS 2013: 128.

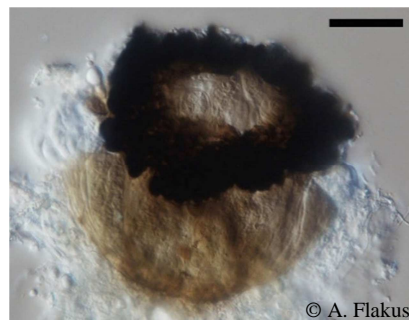
Differs from other *Lyromma* species by its reduced perithecial appendages composed of numerous individual clavate hyphae that form a regular crown around the ostiole.

Thallus foliicolous, epiphyllous, ecorticate, formed by rounded patches, smooth, 0.4–3 mm wide, olive-green; photobiont *Phycopeltis*, cells rectangular, 12–20 × 4–6 μm, arranged in radiate plates; perithecia sessile, globose, 50–100 μm in diam., and 50–80 μm high, pale brown, around ostiole furnished with crown of almost reduced appendages; ostiole apical, 20–35 μm wide; setae dark brown, almost reduced to 5–7(–12) × (4–)5–7 μm, forming a very regular crown around ostiole, composed of numerous individual clavate, apically thickened (apical walls c. 1 μm thick) hyphae (sometimes branched apically); peridium pale brown, 3–5 μm thick, composed of rectangular cells (3–5 μm wide), thick walled (c. 1–1.5 μm thick), arranged irregularly to almost parallel; paraphyses sparse in mature perithecia, simple, c. 1 μm thick; asci bitunicate, 8-spored, 30–50 × 10–15 μm; ascospores fusiform, hyaline, 3-septate, with slight constrictions at septa, upper second cell usually slightly enlarged, 17–20 × 4–5 μm; pycnidia not seen.

Type — BOLIVIA, Dept. Beni, Prov. Ballivian, near Río Pircayo, 14°18'56"S 67°26'34"W, 190 m, lowland Amazon forest, 4 Dec. 2004, A. Flakus 4315 (Holotype, KRAM; isotype, LPB).

A *Lyromma* Bat. & H. Maia (*Lyrommataceae* Lücking, *Chaetothyriales*) nemzetséget tárgyaló cikkünkben (Flakus & Farkas 2013) a korábban kevés ismert példánynak köszönhetően külön fajokként kezelt peritéciumos és piknidiumos alakok között találtunk összefüggéseket (vö. Lücking 2008). Revideálni tudtuk az ismert taxonokat, felismertük, hogy a *L. confusum* Lücking et Sérus. a *L. nectandrae* Bat. & H. Maia szinonimja. Új gyűjtéseken is alapuló revíziós munkánk közben új fajokat fedeztünk fel.

A *L. coronatum* Bolívia Amazonas-menti sík vidéki esőerdeiben két helyről került begyűjtésre. Peritéciumai halványbarnák. A szájadék körüli, igen rövid (redukált) sörték (*setae* – szőrszerű függelékek) koronává olvadnak össze (29. ábra).



29. ábra. *Lyromma coronatum* peritéciuma a jellegzetes sörte-koronával. Skála 25 μm.

Lyromma multisetulatum Flakus et Farkas

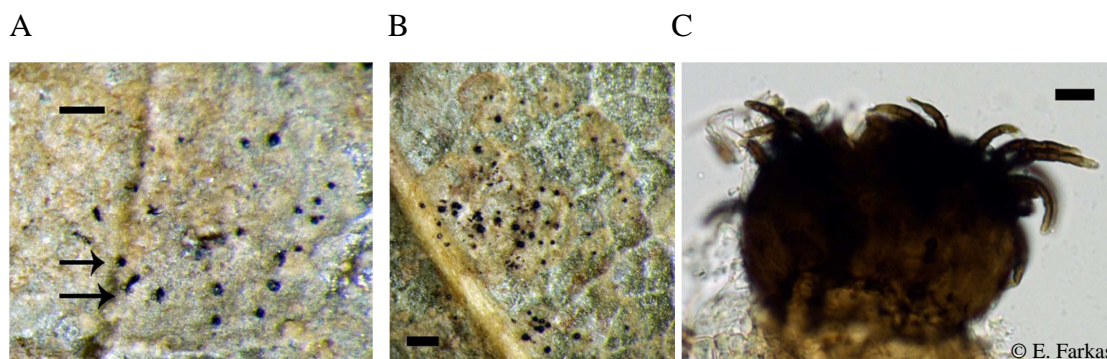
FLAKUS & FARKAS 2013: 333.

Differs from Lyromma pilosum by its more numerous, larger, and strongly recurved perithecial appendages.

Thallus foliicolous, epiphyllous, ecorticate, formed by rounded patches, smooth, 1–2 mm wide, olive-green; photobiont *Phycopeltis*, cells rectangular, 18–22 × 6–8 µm, arranged in radiate plates; perithecia sessile, subglobose to globose, 70–80 µm in diam., and 70–90 µm high, dark brown, around ostiole furnished with (10–)15–30(–40) setae; setae dark brown, septate, strongly recurved, composed of individual hyphae, 30–50(–60) µm long and 3–4 µm broad (2–3 µm broad in apical part); peridium dark brown, lower part slightly paler, 3–4 µm thick, composed of rectangular cells (3–4 µm wide), thick walled (c. 1 µm thick), arrangement irregular to almost parallel; paraphyses sparse in mature perithecia, simple, c. 1 µm thick; asci bitunicate, 8-spored, 30–35 × 10–13 µm; ascospores fusiform, hyaline, 3-septate, with slight constrictions at septa, 14–18 × 4–5 µm; pycnidia elongate, barrel-shaped with tapering top, 100–130 µm high and 80–90 µm wide, dark brown, upper part around ostiole furnished with 15–30 setae; setae dark brown, septate, strongly recurved, composed of individual hyphae, (20–)30–50(–60) µm long and 3–4 µm broad (1–2 µm broad in apical part); conidia (microconidia) bacilliform, nonseptate, 2–5 × 0.8–1.2 µm.

Type — BOLIVIA, Dept. Santa Cruz, Prov. Guarayos, Reserva Vida Silvestre Rios Blanco y Negro, Plan de Manejo AISU, 15° 01' 58" S, 62° 46' 36" W, 242 m, lowland Amazon forest, 24 July 2009, A. Flakus 13961 & P. Rodriguez (Holotype, KRAM; isotype, LPB).

A Bolívia és Brazília esőerdeiből leírt faj a már ismert *L. pilosum* Lücking fajtól nagyobb számú és erősen visszahajló sörtéivel különböztethető meg (30. ábra). Mindkét faj sörtéit magányos hifák alkotják, míg több faj esetében (*L. dolicebelum* Cavalc., *L. ornatum* Lücking, Kalb et Sérus., *L. nectandrae*) a sörték hifakötegekből állnak, emiatt szélesebbek. Ennek a tulajdonságnak filogenetikai vonatkozása egyelőre nem ismertek. A *Lyromma* nemzetségbe tartoznak a legapróbb levéllakó zuzmók, ezért korábbi tanzániai tanulmányaink során elkerülte figyelmünket. Legújabbban a nagyobb felbontású mikroszkópoknak köszönhetően Tanzániából és Kenyából származó gyűjtésből is kimutattuk (Farkas & Flakus 2015).



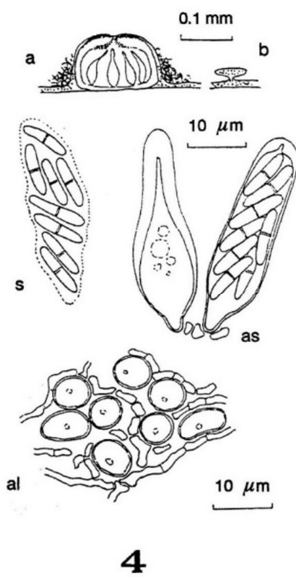
30. ábra. *Lyromma pilosum* telepe peritéciumokkal és piknídiumokkal (A), *Lyromma multisetulatum* telepe peritéciumokkal és piknídiumokkal (B) és egy peritécium (C) szájadéka körül nagyszámú sörtével. Skála: A = 200 µm, B = 10 µm (Farkas & Flakus 2015 alapján).

Macentina pocsii Farkas et Vězda**FARKAS & VĚZDA 1993:** 328.

Thallus epiphyllus, crustaceus, tenuissimus, continuus, laevigatus, cinereo-viridis, opacus, haud distincte limitatus, isidiis depresso-globosis, 0.08-0.15 mm latis, 0.05-0.1 mm altis, albo-viridibus instructus; cellulae algarum globosae, virides, 7-10, umin diametro. Ascomata perithecioida, 0.18-0.2 mm lata, fere hemisphaerica, 0.1 mm alta, sicca in centro paulum impressa, thallo tenuiter tecta, cinereo-viridia, circa ostiolum pallidebrunnea, in partibus basalibus hyphis liberis hyalinis pubescentia. Paries simplex, tenuis, incoloratus, apicem versus pallide brunneus, ± paraplectenchymaticus, extus strato thallino tectus, intus in vicinitate ostioli periphysioideis hyalinis brevibus ornatus. Paraphysioidei nulli. Asci fissitunicati, saccati, J+ vinose rubri, 8-spori. Ascospores elongato-ellipsoideae, uniseptata, 8-9 x 2 μm.

TANZANIA. Morogoro region, Nguru Mts., Chazi valley, 5 km NW of Mhonda Mission, 800-850m alt. Lowland rainforest, 23 March 1989, E. FARKAS 89101 (VBI, holotype; herb. VĚZDA, isotype).

Kelet-Afrikából írtuk le (31. ábra), Sérusiaux *et al.* (2007) Pápua Új-Guineából említik. Újabban a *Phylloblastia* nemzetségbe sorolták át, mint *Phylloblastia pocsii* (Farkas & Vězda) Lücking (Lücking 2008a).

**4**

	<i>M. pocsii</i>	<i>M. uniseptata</i>	<i>M. borhidii</i>
Isidia	0.08-0.15 mm ϕ ± disc-shaped	absent	0.05-0.07 mm ϕ ± globose
Ascomata	0.18-0.20 mm ϕ	0.10-0.12 mm ϕ	0.15-0.20 mm ϕ
Ascospores	1-septate, 8-9 x 2 μ m	1-septate, 8-12 x 2-2.5 μ m	3-septate, 18-23 x 4.5-5 μ m
Distribution	East-Africa	Brazil	East-Africa, Australia

31. ábra. *Macentina pocsii* peritéciuma (a), izidiuma (b), aszkusza (as), aszkospórái (s) és telepe, valamint összehasonlítása egyéb fajokkal. (Farkas & Vězda 1993, 2. ábra).

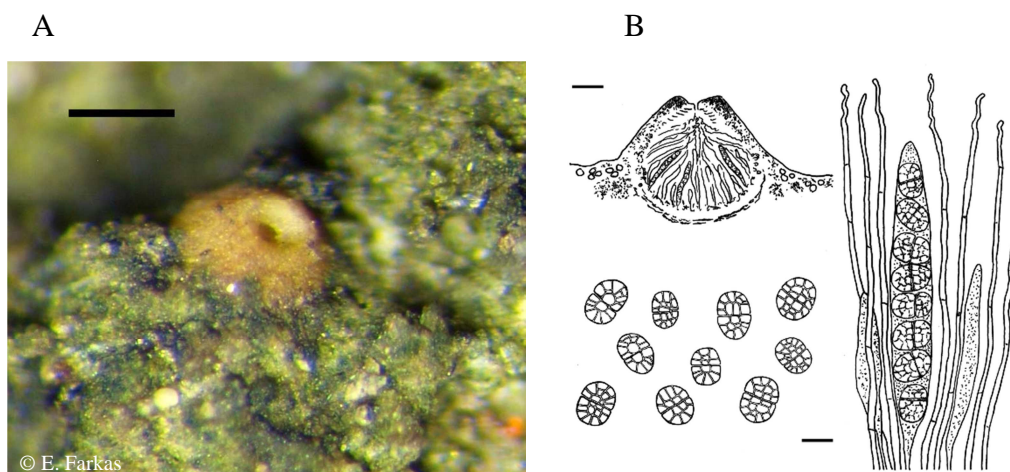
Topelia jasonhurii Lőkös, Farkas et S. Y. Kondr.**KONDRATYUK *et al.* 2013:** 314.

Similar to Topelia nimisiana, but differs in having smaller ascospores.

Thallus corticolous, crustose, with a smooth or uneven surface, greenish, partly immersed but mostly epiphloedic, ecorticate. Photobiont coccoid, up to 5–10 μ m diam., belonging to *Trentepohlia*. Ascomata closed, perithecioid, spherical to somewhat wider than high, to 0.5–0.6 mm wide and 0.4 mm high, immersed in the thallus and developing more or less singly. Externally mainly punctiform ostiolum is visible. Excipulum hyaline,

40–55(–60) μm wide, colourless, or with outer layer (to 25 μm thick) light yellow brownish or light brownish in the upper portion and slightly darker to pale brown in lower portion, inner layer to 30 μm thick hyaline, paraplectenchymatous, cells lumina to (1–)2–3 μm diam./wide; the excipulum not covered by thallus. Periphyses near the ostiole short, to 20–35 μm long and 2–2.5 μm diam., straight, colourless. Hypothecium yellowish, without oil droplets. Paraphyses 1.5–2(–3) μm diam., septate, straight (or somewhat wavy toward the tip), not branched and not widened towards the tips. Asci cylindrical, 95–125 \times 12 μm , with conical tips, and very thin membranes, without apical thickening, as typical for the genus, 8-spored. Ascospores uniseriate, ellipsoid to somewhat quadric or spherical, richly muriform, not halonate, (11–)12–15(–17) \times 9–11 μm . Pycnidia not seen. Type: REPUBLIC OF KOREA: Cheju-do Island, Nabeup-ri (Cheju-si, Hangeong-myeon, Aewol-eup), Keumsna Park, warm temperate forest, on bark of *Machilus thunbergii*. Lat.: 33° 26' 06.50" N; Long.: 126° 19' 48.50" E; Alt.: 90 m a.s.l. Coll.: Lökös, L., 05.07.2012. Holotype: BP; isotypes: KoLRI-019444 (122092), KW-L.

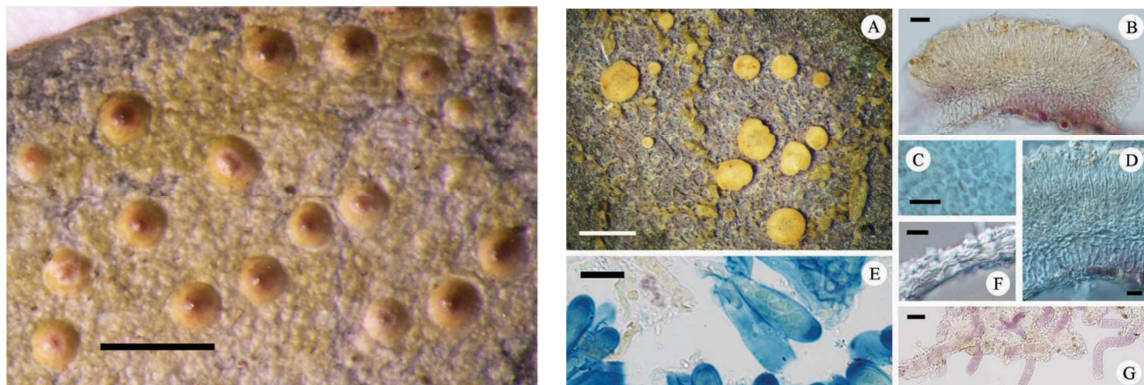
Dél-Koreában, a Cheju-do szigeten került begyűjtésre (Lökös 2012, 32. ábra) egy idős *Machilus thunbergii* fa kérgéről. A tömzsibb ellipszis alakú aszkospóra hosszúsági/szélességi aránya jellegzetesen eltér a korábban ismert jobban megnyúlt ellipszis alakú spórát termelő *T. nimisiana* Tretiach et Vězda fajától (Tretiach & Vězda 1992).



32. ábra. *Topelia jasonhurii* telepe egy peritécium-szerű termőtesttel mikrofotón (A) és rajzon (B) aszkospórákkal, aszkuszokkal és parafízisekkel (Kondratyuk et al. 2013., 28. ábra). Skála: A=200 μm B=100 μm és 10 μm (aszkospóra, aszkusz)

Amennyiben kereken 20 ezernek tekintjük a zuzmógombák számát, az általam 1987 és 2014 között leírt 20 fajt ehhez viszonyítva elmondhatom, hogy minden ezredik fajt én írtam le társszerzőimmel. Ezekon kívül jelenleg publikálás alatt van a *Tamasia fijiensis* Farkas gen. et spec. nova tudományra új faj és nemzetség és a *Porina kadavuensis* Farkas sp. n. faj valamint 67 levéllakó faj Fidzsi szigetekre új elterjedési adata (Farkas 2008, 2013, 33. ábra). Emellett számos további florisztikai újdonságot is kimutattam, pl. a Dél-Afrikára új adatot jelentő 13 faj között két faj (*Arthonia mira*, *Porina palmicola*) Afrikára is új adatot jelentett (Farkas 2004). A Trinidadból publikált 15 levéllakó zuzmó közül 4 volt új a Karib-szigetek térségére

(*Byssolecania fumosonigricans*, *Calopadia phyllogena*, *Phyllophilae viridis*, *Tricharia longispora*), 9 pedig Trinidad és Tobago területére (Farkas & Hawksworth 2004).



33. ábra. *Porina kadavuensis* sp.n. (bal) és *Tamasia fijiensis* Farkas gen. et sp.n. (jobb) a Fidzsi-szigetéről leírás alatt álló új taxonok – részlet a kézirat egyik ábrájából (Farkas 2013).

A biodiverzitás becslése

A *BioAssess EU FP7* projekthez kapcsolódóan 8 ország részvételével készült el két európai zuzmó-biodiverzitást felmérő tanulmányunk (Bergamini *et al.* 2005, Stofer *et al.* 2006), amelyben adataink a lichenológiai szempontból is egyedülálló Pannon régiót képviselik. Magyarországról közel 50 ezer példány került feldolgozásra. A nemzetközi részvétel hatalmas adatmennyiséget biztosított az elemzésekhez.

A biodiverzitás felmérése és összefüggések megállapítása a tájhasználatban kapcsolatban, lehetőséget ad a környezet állapotának predikciójára. Nem mindig van elegendő idő, pénz, energia egy terület biodiverzitásának pontos megállapítására, viszont mégis bizonyos élőlénycsoportok kiválasztásával és felmérésével meg lehet becsülni a terület állapotát. Egy ilyen felmérésre adott lehetőséget a BioAssess projekt. A zuzmóvegetáció monitorozása 6 különböző növényföldrajzi régiót képviselő 8 európai országban történt meg. A költség-hatékonyság tesztelésére két potenciális indikátor-jellemzőt választottunk ki: a nemzetség-diverzitás és a makrozuzmók (lombos és bokros telepű zuzmók együtt) diverzitásának vizsgálatára koncentráltunk (Bergamini *et al.* 2005). A diverzitás a fajösszetételt és fajgazdagságot együttesen jelzi. Minden egyes országban 6, egyenként 1 km² kiterjedésű tájhasználati egységet vizsgáltunk. A tájhasználat grádiense a természetes erdőtől a szántóföldig terjedt. Lehetőség szerint minden aljzat-típus képviselőjét (talajlakó, kőzetlakó, kéreglakó) monitoroztuk 16 mintavételi területen. 157 nemzetséghez tartozó 768 fajt találtunk.

A fajgazdagság erős korrelációt ($p < 0.001$) mutatott a nemzetségbeli gazdagsággal és nemzetség-denzitással, ugyancsak a makrozuzmók fajgazdagságával és denzitásával. A kéregtelepű zuzmók fajgazdagsága és makrozuzmók fajgazdagsága, valamint denzitásaik között is erős korreláció ($p < 0.001$) mutatkozott. Hasonló összefüggést kaptunk egyrészt az összes szubsztrát adatait elemezve, másrészt csak a kőzetlakók, illetve csak a kéreglakók elemzése során. A nemzetségbeli, illetve makrozuzmó-gazdagság és denzitás a fajgazdagság és a denzitás varianciájának nagy részét megmagyarázta (R_2 : 71,9–98.0%). A kéregzuzmók és makrozuzmók közötti kapcsolat kisebb részt képviselt (R_2 : 37,7–70.1%).

A tájhasználat intenzitásának hatása a nemzetségbeli, fajbéli és kéregzuzmókra vonatkozó gazdagságra és denzitásra nagyon hasonló volt, kivéve azt a különbséget, ami az erdővel borított és nyílt területek között fordult elő a kéreglakó kéregtelepű zuzmók tekintetében. A kéreglakó makrozuzmókkal kapcsolatban kevesebb szignifikáns eredményt értünk el. Minthogy a kéregzuzmóknál kevésbé fajgazdag makrozuzmók gyakorisága hasonló tendenciát képviselt a tájhasználattal összefüggésben, mint a kéregzuzmóké, a terepmunka és a fajmeghatározáshoz szükséges laboratóriumi munkabefektetés jelentősen csökkenthető, amennyiben a teljes zuzmóflóra helyett csak a makrozuzmók mintavételét választjuk (Dietrich & Scheidegger 1996). Ez meglehetősen durva léptéket jelent, ami nem specialista gyűjtők esetén is alkalmazható. Az ezt elemző vizsgálatok a fajok egyharmadát mutatták ki ilyen esetekben (Will-Wolf et al. 2002, McCune et al. 1997). Országokénti felmérésekben a kéregzuzmók bevonása finom különbségeket jelezhet. A mintavételi körülményeket azért is mindenképpen mérlegelni kell, mert pl. egy kéregzuzmókban gazdag terület felszámolása esetén nyilván a kizárólagosan makrozuzmókkal történő monitorozó vizsgálat nem nyújthatja a kellő eredményeket (Obermayer 1997, Hilmo & Holien 2002).

A DCA (detrended correspondence analysis) elemzés hasonlóan rendezte el a helyeket a fő grádiensek mentén, és a grádiens-hosszak hasonlóak voltak a nemzetségekre, fajokra, makrozuzmókra és kéregtelepű zuzmókra. Mind a nemzetségek, mind a makrozuzmók a teljes fajgazdagság és denzitás hasznos indikátorainak bizonyultak.

A makrozuzmók azonban jobban megfelelnek indikátoroknak, mint a nemzetségek annak köszönhetően, hogy 1) fajaik taxonómiai helyzete stabilabb, mint a nemzetségeké, 2) nem-specialista gyűjtők számára lehetőséget biztosít a vizsgálatban, 3) a fajmegőrzésben a nemzetség adatoknak kisebb a jelentősége, és 4) a nem-monotipikus nemzetségek nem jelzik a faj-kihalást.

Ha mindezt szaporodási, vegetatív és ökológiai zuzmófunkciós csoportok szempontjából vizsgáljuk, a relatív fajgazdagságot megadhatjuk minden csoportra a

tájhasználati grádiens mentén (Stofer *et al.* 2005). Nyílt és intenzíven használt tájegységben több termőtestet fejlesztő telepet mutattunk ki, mint erdei vegetációban. Más terjesztő gombapropagulumok (pl. konídium) esetében hasonló eredményt kaptunk. A nagyobb méretű szimbionta propagulumok (szorédium, izídium) gyakorisága viszont ellentétes tendenciát mutatott. A kisebb méretű spórákkal és konídiummal való terjesztés a nagyobb távolságok áthidalásának kedvez a megfelelő élőhelyek között (Tibell 1994, Bjellard 2001), ezzel szemben a fotobionta partnerekereket egyben tartó szorédiummal és izídiummal való szaporodás inkább lokális terjesztő szerepet tölt be (Hedenås & Ericson 2000). *Trebouxia* s.l. fotobionta tartalmú fajok fontossága a tájhasználati intenzitással összefüggésben lineárisan emelkedett. Ugyanakkor fordított tendencia érvényesült *Trentepohlia* fotobionta partner esetén. Ennek okairól még kevés az ismeretanyag, bár azt már korábban megállapították, hogy a lombkoronaszintben élő levéllakó zuzmófajok jellemzően *Trebouxia* fotobiontát tartalmaznak, ezáltal alkalmazkodtak az erős sugárzáshoz és változó nedvességviszonyokhoz. Ilyen értelemben mind a lombkoronaszint, mind a nagyobb tájhasználati intenzitással jellemezhető szántó, legelő erősebb sugárzásnak van kitéve, ami a sugárzást jobban tűrő *Trebouxia* fotobiontát tartalmazó fajok gyakoriságát indokolhatja (vö. Holzinger & Karsten 2013). Meglepő volt azonban, hogy a mikroklimatikus tényezőkre érzékenyebb cianobaktériumos zuzmókat (vö. Hedenås & Ericson 2000) a természetes erdőkből nem tudtuk nagyobb gyakorisággal kimutatni, inkább az összes mintát tekintve ritkaságukat állapíthattuk meg a vizsgálat során (a 48 mintavételi egységből mindössze 7 tájhasználati egységben fordultak elő). Arra következtettünk, hogy a vizsgált élőhelyek, erdőtípusok általában sehol sem nem voltak kedvezőek számukra. Rabinowitz (1981) élőhelyek és ritkaság közötti összefüggéseket elemző munkája nyomán azt is megállapítottuk, hogy az erdőtől a nyílt mezőgazdasági területek felé haladva csökken a relatív fajgazdagság és növekszik a széles elterjedésű (generalista) fajok gyakorisága. A ritka zuzmók fajszerkezetének erőteljes csökkenése a tájhasználat intenzitásának további növekedésével összefüggésben előre jelezhető.

Konzervációbiológia

Néhány, kevés fajt érintő, közismert esettől (pl. lakmusz, illatszer, festőanyag, gyógyászat, koszorúdekoráció; pl. *Cetraria islandica*, *Cladonia* fajok, *Evernia prunastri*, *Pseudevernia furfuracea*, *Usnea* fajok) eltekintve a zuzmók ipari méretű hasznosítása nem számottevő, így veszélyeztetettségük nem a túlzott gyűjtésnek köszönhető. Sokkal nagyobb veszélyt jelent számukra a speciális élőhelyek megszűnése vagy a levegőszennyeződés

megnövekedése. Mivel a zuzmók gazdasági jelentősége egyelőre csekély, a lichenológiai kutatások, ezen belül a konzervációbiológiai, ill. természetvédelmi kutatások elhanyagolt területeknek számítanak, pedig a biodiverzitás megőrzése a jövő számára napjaink kulcsfontosságú feladata. A veszélyeztetettség mértékére vörös listák révén hívják fel a figyelmet. A zuzmó vörös listákat már szinte minden európai országban elkészítették (Clerk *et al.* 1992, Cieslinsky *et al.* 1986, Hauck 1992, Jacobsen *et al.* 1992, John 1992a, 1992b, Kappen & Müller 1982, Kashiwadani & Kurokawa 1995, Litterski 1996, Pisút 1985, Pisút *et al.* 1993, Scholz 1992a, 1992b, Siebel *et al.* 1992, Tschabanenko 1995, Trass & Randlane 1987, Türk & Wittmann 1987, Wirth 1977, 1984, Wirth *et al.* 1996). Magyarországon az IUCN-kategóriáknak – kipusztult, fokozottan veszélyeztetett, veszélyeztetett, sérülékeny – megfelelő listához nem áll rendelkezésre minden szükséges adat, ezért egy ún. ideiglenes lista készült (Lőkös & Tóth 1997, vö. Rakonczay 1989, Siller & Vasas 1993, 1995a, b, Thor 1995, Wolseley 1995). A zuzmók konzervációjának kérdéseivel nemzetközi szinten az IAL International Committee for Conservation of Lichens (ICCL), illetve az IUCN Species Survival Commission (SSC) foglalkozik. Hosszú évek alatt tett komoly erőfeszítéseik eredményeként 2003-ban mindössze két faj (*Cladonia perforata*, *Erioderma pedicellatum*) került fel a Globális Vörös Listára.

Újabban további 2 fajt említenek a javasoltak között: *Anzia centrifuga* és *Gymnoderma insulare*. A Habitat Direktiva V.b. függelékében (2003) a zuzmók közül a *Cladonia* nemzetség *Cladina* alnemzetsége szerepel, amelynek három hazai képviselője is van: *Cladonia arbuscula*, *C. mitis* és *C. rangiferina*.

Védett zuzmófajok Magyarországon

A zuzmók hazai védelmére irányuló törekvések fenti nemzetközi folyamatokkal párhuzamosan valósultak meg. A hazai zuzmók vörös listájának első változatát Lőkös & Tóth 1997-ben állította össze. Noha a fajok elterjedésének hiányos ismerete miatt több faj is felülvizsgálatra szorult, ez a lista alkalmas volt arra, hogy a zuzmók törvényes védelmére tett első ajánlásunkat (29 fokozottan védendő faj, 79 védendő faj) megalapozza (Farkas *et al.* 1999). Második javaslatunk (Farkas & Lőkös 2003c) 10 fokozottan védendő fajt és 13 védendő fajt tartalmazott. Végül a harmadik javaslatban (Farkas & Lőkös 2004) említett 5 faj került a törvényes védelem alá, annyi eltéréssel, hogy az eredeti verzióban szereplő *Cetraria islandicá*-t kereskedelmi szabályokkal való ütközés miatt egy rokon fajjal kellett helyettesítenünk. A 2005. augusztus 31-én elfogadott „23/2005. (VIII.31.) KvVM” törvény a következő fajok védelmét biztosítja: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (tüskés vértecs),

Cladonia magyarica Vainio (magyar tölcsérzuzmó), *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (virágos szakállzuzmó), *Xanthoparmelia pseudohungarica* (Gyelnik) Hale (mai nevén *X. pulvinaris* (Gyeln.) Ahti & D. Hawksw., magyar bodrány), és *Xanthoparmelia subdiffluens* Hale (terülekeny bodrány) (Farkas & Lőkös 1994, 2007, Sinigla et al. 2014).

Mind az öt faj a nagyobb felületű, ezáltal a levegőszennyezettségére érzékenyebb bokros vagy lombos telepű növekedési formába tartozik, viszonylag jól felismerhető, azonosítható. Az *Usnea florida* (és más *Usnea* fajok) és a *Cetraria aculeata* meglehetősen ritkák Magyarországon. A *Cladonia magyarica* és a fenti *Xanthoparmelia* fajok első leírása magyarországi populációik alapján történt, elterjedésük közel endemikus, a legjellemzőbb populációik a Kárpát-medencében találhatók

Az első öt zuzmófaj védelmének, függetlenül a fajok számától, példaértékén keresztül rendkívüli volt a jelentősége. Mivel a zuzmófajok nem szakértő számára nehezen különböztethetők meg, a védelemnek gyűjtéstől visszatartó szerepe lett. Elsősorban az fontos, hogy a zuzmók számára kedvező potenciális, pionír élőhelyeken ne gyűjtsenek zuzmót, illetve sehol se gyűjtsenek nagyobb mennyiséget, ami az adott faj védelmén túl a biodiverzitás megőrzését szolgálja. A zuzmófajokon keresztül egy újabb kriptogám élőlénycsoport bekerülése a hazai törvényes védelem körébe a természetes vegetáció és a biodiverzitás megőrzésének fontosságára irányítja a figyelmet.

2008-ban a Habitat Direktiva V.b. függelékében szereplő zuzmók, mint populációs szempontból jelentős, tömeges gyűjtés alól kizárt fajok – *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. (erdei rénzuzmó), *C. mitis* Sandst. (szelíd rénzuzmó) és *C. rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (valódi rénzuzmó) – törvényes védelme valósult meg a „18/2008(VI.19.) KvVM” rendelet hatására. Legújabb kémiai revízióink alapján ezek a következő taxonoknak felelnek meg: *C. arbuscula ssp. squarrosa* (Wallr.) Ruoss, *C. arbuscula ssp. mitis* (Sandst.) Ruoss és *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. (Farkas et al. 2012b, Varga et al. 2014) (ld. 70–72. old.). Kimutatuk, hogy mindhárom taxon nagyon ritka hazánkban, védettségük egyaránt indokolt.

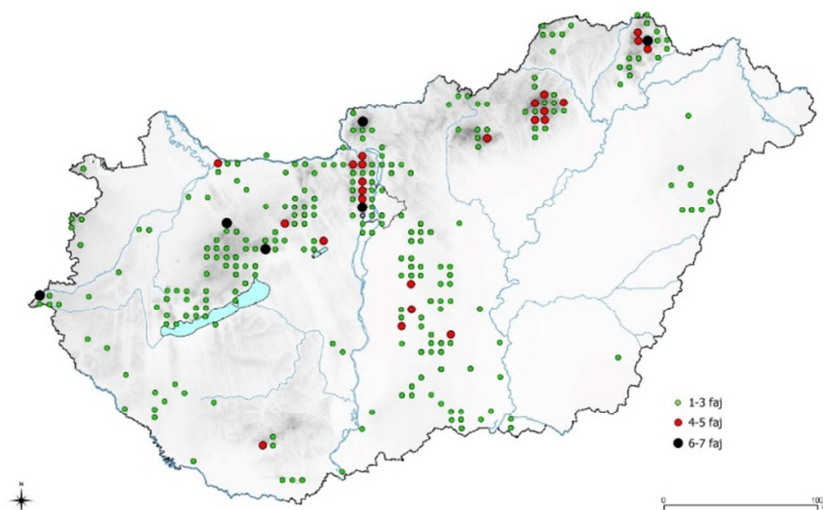
A hazai zuzmófajok revíziója és elterjedési vizsgálata alapján szakmai javaslatot tudunk tenni a fajok gyakoriságára, veszélyeztetettségére és törvényes védettségére vonatkozóan. A védett fajok között a legújabb „83/2013.(IX.25.) VM” törvényben javaslatunk alapján 9 további rendkívül ritka, veszélyeztetett makrozuzmó szerepel a védettek között: *Cetraria islandica* (L.) Ach. (izlandi zuzmó), *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (tüdőzuzmó), *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. (változó ebzuzmó), *Solorina saccata* (L.). Ach. (pettyezetett tárctalapony), *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg. (korpás csigalapony),

Umbilicaria hirsuta (Sw. ex Westr.) Ach. (bozontos csigalapony), *Umbilicaria polyphylla* (L.) Baumg. (soklombú csigalapony), *Xanthoparmelia pokornyii* (Körb.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. et Lumbsch (Pokorny-bodrány), *X. ryssolea* (Ach.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. et Lumbsch (homoki bodrány) (Farkas & Lőkös 2009, Sinigla et al. 2015).

Legújabb eredményeink alapján pedig a *Cetrelia* fajok, mindenekelőtt a *C. chicitae* (W.L. Culb.) W.L. Culb. et C.F. Culb. védettsége ajánlott (vö. 67–70. old.).

Mint hogy a makrozuzmók diverzitása és a terület teljes zuzmófaj-diverzitása, illetve teljes biodiverzitása erős korrelációt mutat (Hedenås & Ericsson 2000, Bergamini et al. 2005), a makrozuzmóknak bioindikátor szerepe van a védett területek kijelölése szempontjából, fokozott védelmük az adott helyeken ezért is igen jelentős. Szinte az összes fenti fajra vonatkozóan elmondható, hogy a másutt tömeges, de hazánkban ritka fajok hazai populációinak védelme azért indokolt, mert ez biztosítja a fajok kriptikus genetikai diverzitásának megőrzését (vö. Bickford et al. 2007, Crespo & Lumbsch 2010, Crespo & Pérez-Ortega 2009, Hawksworth & Rossman 1997). A Föld génkészletéből a zuzmók csak egy kis töredéket képviselnek, de talán nagyobb, mint amit méretük alapján feltételeznénk.

A 34. ábra mutatja be, hogy az ország különböző területein hány védett faj él.



34. ábra. Védett fajok számának elterjedése Magyarországon.

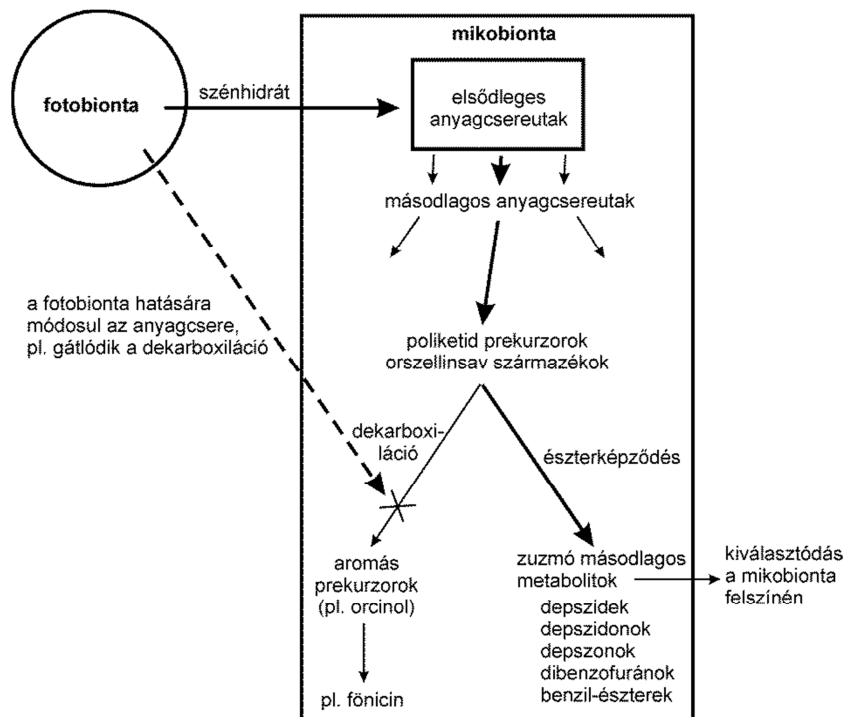
Mivel a zuzmók legtöbbje érzékeny a környezet állapotában bekövetkező változásokra, növekedésük üteme pedig lassú, a zuzmók biodiverzitását úgy tudjuk megőrizni, ha tartózkodunk tömeges gyűjtésüktől, függetlenül attól, hogy törvényesen védettek-e vagy sem. Helytelen az a nézet, miszerint a gyümölcsösökben a zuzmókat le kell kaparni a fák

kérgéről, mert parazitaként kárt okoznak. A zuzmók közvetlenül nem károsítják a fákat, mivel csak a holt fakéreggel vannak kapcsolatban. A zuzmótelepek alatt viszont könnyen megtelepedhetnek káros rovarok, így közvetve, azok elszaporodását segítve, valóban kárt okozhatnak. Ugyanakkor hasznos vagy védett rovarok is téli védelmet kaphatnak a zuzmótelepek alatt. A zuzmók számára ezek az élőhelyek is fontosak, mivel számos zuzmó természetes élőhelye visszaszorulóban van, s akár egy gyümölcsöskert is szolgálhat zöld folyosóként, ami a biodiverzitás megőrzése szempontjából szintén fontos lehet. Ezzel pedig nem a zuzmók diverzitásán keresztül, hanem közvetve, bizonyos állatok diverzitásának megőrzésével is hozzájárulhatnak (**Farkas 2010b**).

A speciális zuzmóanyagok kutatása

A zuzmók kémiai összetétele természetesen nem tér el jelentősen más élő szervezetekétől, az őket felépítő algák, cianobaktériumok és gombák összetevőit találjuk meg bennük a megfelelő mennyiségi arányokban. Ugyanakkor speciális, csak a zuzmókra jellemző kémiai tulajdonságokkal is rendelkeznek, mind szerves, mind szervesetlen kémiai vonatkozás tekintetében. Rendkívüli elemakkumulációs képességüknek bioindikációs jelentősége van (pl. **Farkas et al.** 1985, Glavich & Geiser 2008, Sheppard *et al.* 2007). Szerves kémiai összetevőik közül a zuzmóanyagoknak (korábban zuzmósavaknak) nevezett vegyületcsoport teszi őket különlegessé.

Az orcinolt, az első zuzmóanyagot a *Pertusaria dealbata* és *Roccella* zuzmófajokból kristályosították ki (Robiquet, P. J. 1829). [Ennek azért is szenteltek különös figyelmet, mert a sav-bázis reakciókat indikáló lakmuszt a Madagaszkárról behozott *Roccella montagnei* telepekből állították elő Angliában az 1950-es évekig (Richardson 1988), illetve a zuzmókból kivont természetes festőanyagokat felhasználva speciális eljárással festették meg a gyapjúfonalakat Nagy-Britanniában és Észak-Európában. Bíbor színekhez az *Ochrolechia tartarea* mellett a *Roccella* fajokat használták.] A nagyszámú speciális zuzmóanyag intenzív kutatásának hatására keletkezett a zuzmókémiának nevezett tudományág az 1800-as évek második felében (Zopf 1907). Mivel szabadon élő gombákban csak elvétve találhatók meg ezek a vegyületek, feltételezik, hogy a fotobionta-partner módosítja a gombában zajló kémiai folyamatokat, pl. a másodlagos anyagcsereúton egy dekarboxilációs lépés gátlódik, az észterképződés pedig a másodlagos zuzmóanyagok közül depszidek, depszidonok, depszonok, dibenzofuránok és benzil-észterek termelődését biztosítja (35. ábra). A molekuláris genetikai kutatások fejlődésével a zuzmóanyagok szintéziséhez szükséges enzimátikus háttérrel is egyre több ismeret áll rendelkezésre – részben a szabadon élő gombák kutatásának köszönhetően (Joneson *et al.* 2011, Steinová *et al.* 2013, Stocker-Wörgötter *et al.* 2013).



35. ábra. Az elsődleges és másodlagos anyagcsere összefüggése zuzmókban (Smith & Douglas (1987) alapján).

A zuzmók sokféle másodlagos anyagcsere-terméket (ún. zuzmóvegyületet) termelnek, amelyek legtöbbje más élőlényben egyáltalán nem fordul elő. Ezek a gombahifák sejtfalán extracellulárisan lerakódó, kémiaiailag igen változatos vegyületek többféle biológiai hatással rendelkeznek, amelyek még nem eléggé ismertek (vö. **Molnár & Farkas 2010, 2011a**, Hegnauer 1962–1986). Szerepet játszhatnak a növényevők, a patogének, a kompetítorok, valamint külső abiotikus tényezők, pl. a magas UV-besugárzás elleni védekezésben. Befolyásolhatják a zuzmótelep fémháztartását és levegőszennyezés-tűrését. Antioxidáns, láz- és fájdalomcsillapító hatású vegyületek is ismertek.

A zuzmóanyagok

A formagazdagság mellett leginkább a zuzmók színének változatossága szembetűnő. Már a 19. században ennek alapján választották szét a hasonló felépítésű lombos zuzmófajokat (pl. *Physcia*, *Xanthoria* fajok). Azóta kb. 1000 féle szerves vegyületet mutattak ki a zuzmókból, amennyiben a kultúrákban termelt, de a természetben nem képződő anyagaikat is figyelembe vesszük (vö. Stocker-Wörgötter 2008). Közülük kb. 950 kizárólag a zuzmókban képződő másodlagos anyagcsere-termék. Ritka az, amely szabadon élő gombákban vagy magasabbrendű növényekben is megtalálható. Kezdetben zuzmósavaknak nevezték őket, újabban a zuzmóanyag és a zuzmóvegyület elnevezés terjedt el, mivel nem kizárólag savas karakterű vegyületek vannak közöttük.

Az algákban, cianobaktériumokban és gombákban ugyanazok a sejten belüli szerves anyagok fordulnak elő, mint más élőlényekben: aminosavak, fehérjék, zsírok, szénhidrátok, poliolok. A zuzmókból kinyert anyagokról általában nem lehet tudni, hogy melyik partnerben termelődnek. A fotobionta-partnerből a mikobiontába átjutó szerves vegyület cianobaktériumok esetében glükóz, zöldalgáknál legtöbbször ribitol, ill. más poliolok (pl. eritritol) lehetnek, ezek az anyagok a gombában mannitollá alakulnak, ami a fotobionta számára már nem hozzáférhető. A mannitol a gomba szénhidrát-anyagcseréje során tovább alakul, ami végül a zuzmóanyagok képződéséhez is vezet.

A zuzmóban (a gomba sejtfalában) raktározódó szénhidrát a zuzmókeményítő: lichenin és izolichenin. A lichenin olyan poli- β -D-glükopiranoz, ahol a β -(1 \rightarrow 3) és β -(1 \rightarrow 4) glikozidkötések aránya 27 : 73. Az izolichenin (lineáris poliglükozid) zuzmókeményítőben α -(1 \rightarrow 3) és α -(1 \rightarrow 4) kötések találunk 45 : 55 arányban. Az izolichenin felelős a Lugol-oldat kék színreakciójáért a zuzmókban.

A legtöbb zuzmóanyag színtelen, alacsony molekulású aromás vagy alifás felépítésű vegyület. A telepben a mikobionta szintetizálja őket (Elix 1996), és a gombafonalak külső felszínén rakódnak le apró extracelluláris kristályokként. Keletkezésüket a 36. ábrán foglaltuk össze (Elix & Stocker-Wörgötter 2008). Legtöbbjük az acetyl-polimalonil anyagcsereúton keletkezik.

Kiemelt szerepe van a para-depszideknek (pl. atranorin, lekanorasav), mint átmeneti termékeknek a meta-depszidek, depszonok, difenil-éterek, depszidonok (pl. fumar-proto-cetrársav) és dibenzofuránok kialakulásában.

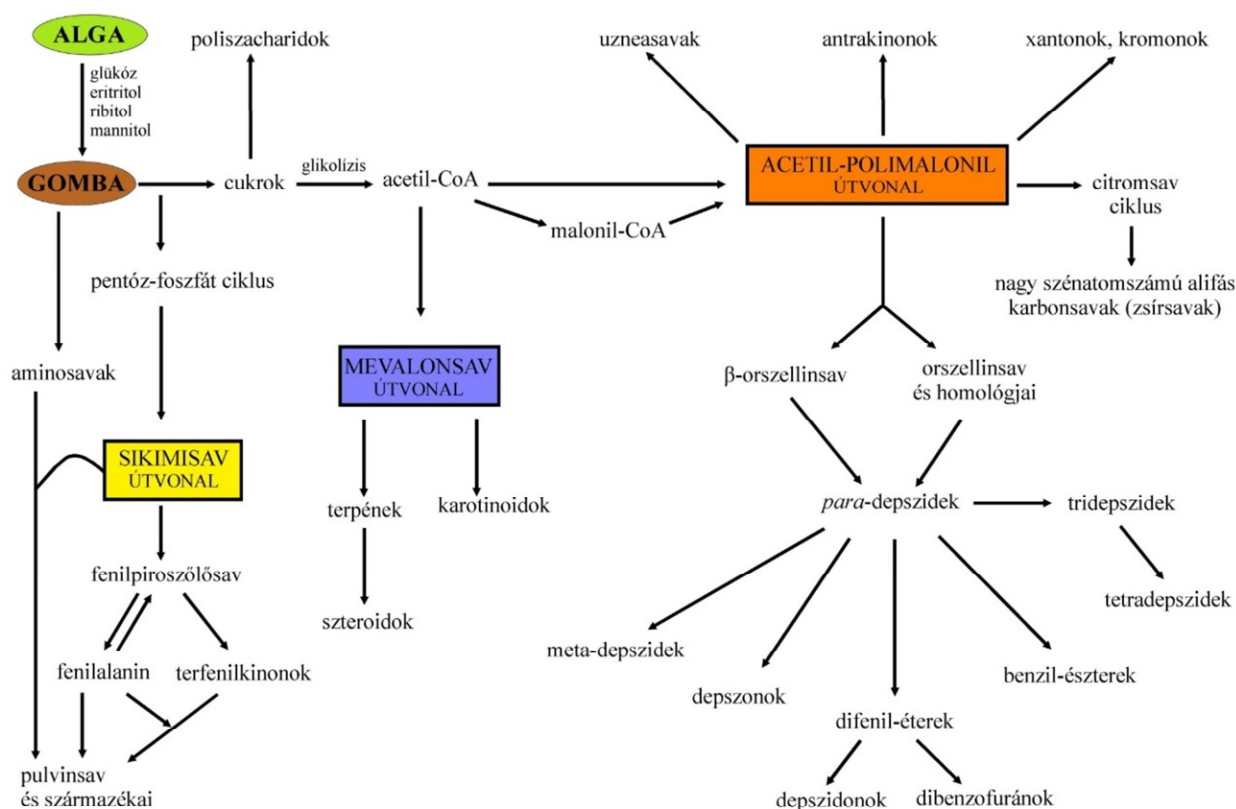
Jelentős még a sikimisavas és a mevalonsavas anyagcsereúton keletkező anyagok száma is. Az anyagokat a keletkezés módja és kémiai felépítése alapján az 1. táblázatnak megfelelően csoportosíthatjuk. A zuzmók másodlagos anyagcsere-termékeinek ma elfogadott osztályozása Culberson & Elix (1989) nevéhez kötődik, akik a zuzmóanyagokat bioszintézisük és kémiai tulajdonságaik alapján csoportosították.

Néhány gyakori zuzmóanyag szerkezetét mutatja be a 37. ábra. A zuzmóanyagok elnevezése gyakran annak a zuzmónak a nevére utal, amelyből először kimutatták (pl. uzneasav: *Usnea* fajok; lekanorasav: *Lecanora rupicola*; parietin: *Xanthoria parietina*).

A zuzmóanyagok neveit csak ritkán találjuk meg magyar nyelvű forrásokban, ezért magyar átírásuk időnként gondot okoz. A korábbi forrásokban említett nevek használata nem következetes, pl. uzninsav, usninsav, uzneasav. Mindegyikben felfedezhető az *Usnea* nemzetségnévből eredő tö. Kézenfekvő, hogy ha zuzmónévre utal a kémiai név, a zuzmó latin nevének magyar kiejtését vegyük alapul, és úgy írjuk át a neveket. Így kapjuk, pl. az uzneasav

zuzmóanyag magyar nevét. Ahol csak lehet (pl. fonetikus átírás, egybeírás-különírás tekintetében) célszerű a *Helyesírási és tipográfiai tanácsadó* (Timkó *et al.* 1972) ajánlásait követni. Ennek megfelelően a „ch” hangzót megtartjuk, de a „q” előfordulása esetén a hangzás szerinti átírást követjük, pl. a „squa-” szótag „szkva”-vá alakul. Néhány olyan példát említünk, amelyek alapján legtöbb zuzmóanyag neve értelemszerűen átírható:

atranorin → atranorin, barbatic acid → barbátasav, barbatolic acid → barbatolsav, bourgeanic acid → burgeánasav, cetraric acid → cetráriásav, evernin → evernin, evernic acid → everniasav, caperatic acid → kaperátasav, lecanoric acid → lekanorasav, lichesterinic acid → licheszterinsav, parietin → parietin, placodiolic acid → plakodiolsav, protolichesterinic acid → proto-licheszterinsav, prunastric acid → prunasztrisav, pulvinic acid → pulvinsav, rangiformic acid → rangiformiszsav, rocellaric acid → rokcelláriásav, rocellic acid → rokcellasav, salazinic acid → szalazinsav, solorinic acid → szolorinasav, squamatic acid → szkvamátsav, strepsilin → sztrepszilin, umbilicatic acid → umbilikáriásav, usnic acid → uzneasav, variolaric acid → varioláriásav, vulpinic acid → vulpinsav, zeorin → zeorin.

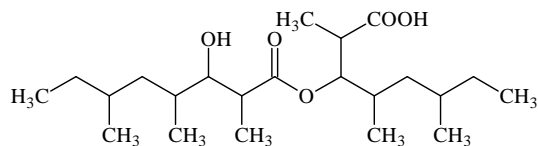
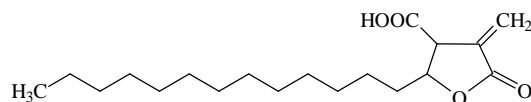
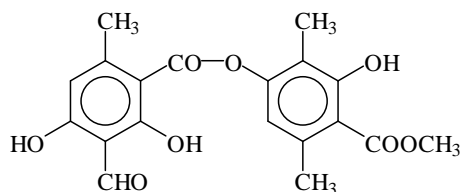
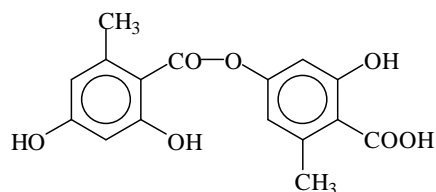
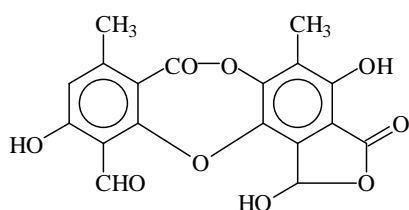
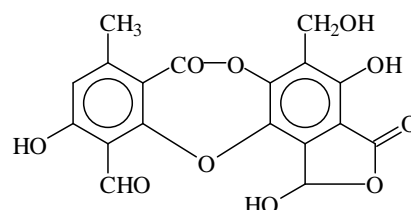
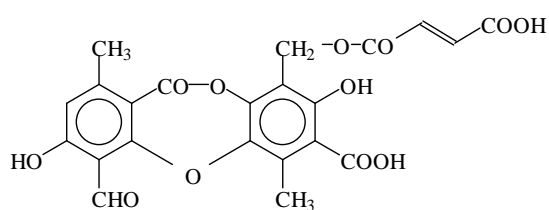
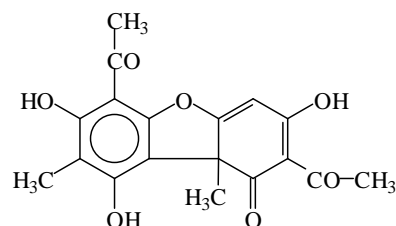
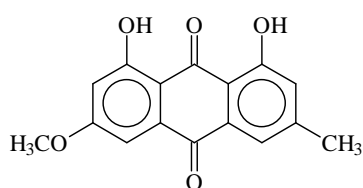
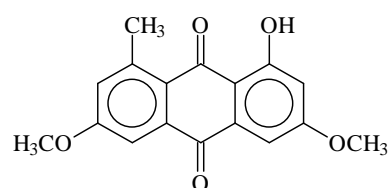
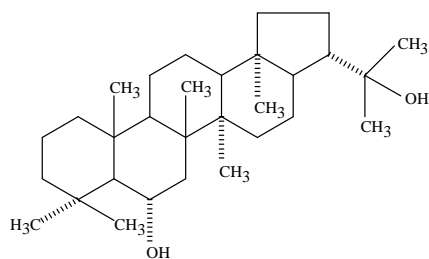
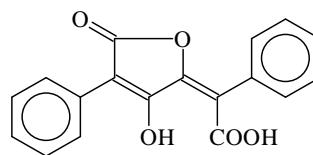


36. ábra A zuzmóanyagok keletkezésének feltételezett útvonalai (Elix & Stocker-Wörgötter 2008 alapján).

1. táblázat. A zuzmóanyagok főbb csoportjai (Elix (1996) alapján) és néhány jellegzetes példa (37. ábra).

A zuzmóanyagok főbb csoportjai (számuk)	Példák
1. Acetil-polimalonil anyagcsereút	
1.1. Szekunder alifás savak, észterek és származékai (45)	burgeánasav, proto-licheszterinsav
1.2. Poliketidek aromás származékai	
1.2.1. Egygyűrűs fenolszármazékok (19)	
1.2.2. Többgyűrűs fenolszármazékok	
1.2.2a. Depszidek, tridepszidek és benzil-észterek (185)	atranorin, lekanorasav
1.2.2b. Depszidonok és difenil-éterek (112)	norsztiktasav, szalazinsav, fumár-proto-cetrársav
1.2.2c. Depszonok (6)	
1.2.2d. Dibenzofuránok, uzneasavak és származékai (23)	uzneasav
1.2.3. Antrakionok és biogenetikailag rokon xantonok (56)	parietin
1.2.4. Kromonok (13)	
1.2.5. Naftakinonok (4)	
1.2.6. Xantonok (44)	lichexanton
2. Mevalonsav anyagcsereút	
2.1. Di-, szeszter- és triterpenoidok (70)	zeorin
2.2. Sztteroidok (41)	
3. Sikimisav anyagcsereút	
3.1. Terfenilkinonok (2)	
3.2. Pulvinsav származékok (12)	pulvinsav

Az azonosításban eleinte a cseppreakciókat (reagenspróba) alkalmazták. A színtelen zuzmóanyagokat kivonás nélkül közvetlenül a zuzmótelepből mutatták ki azáltal, hogy bizonyos reagenseket cseppentettek rájuk, és megfigyelték a színváltozást. Nylander már az 1860-as évektől kezdődően alkalmazta a jód (Nylander 1865), a klórmész (kalcium-hipoklorit) (Nylander 1866a) és a kálium-hidroxid (Nylander 1866b) oldatokat. Leighton kombinálta a kálium-hidroxid és a klórmész cseppreakciókat (Leighton 1867), így olyankor is látott színváltozást, amikor a külön-külön alkalmazott próbákkal nem. Majd Asahina az 1930-as években (Asahina 1934) vezette be a para-fenilén-diamin tesztet aromás aldehidek kimutatására. A leggyakoribb reagenseken kívül speciális vegyületek segítségével ritkább zuzmóanyagok kimutatására is lehetőség van (Asahina 1936). Ezek az egyszerű reagenspróbák a mai napig fennmaradtak a mindennapi lichenológiai gyakorlatban. Azt, hogy a hosszúhullámú (350–366 nm) UV-fény hatására bizonyos zuzmók fluoreszkálnak, Černohorský (1950) számos *Parmelia* fajon demonstrálta. Hale (1956) felismerte, hogy a különböző depszidek és depszidonok eltérő intenzitással fluoreszkálnak, Černohorský (1957) később *Cladonia* fajok zuzmóanyagainak fluoreszcenciáját vizsgálta. Azonban csak évtizedekkel később ajánlották a fluoreszcencia alkalmazását zuzmók azonosítására a cseppreakciók mellett (Nourish & Oliver 1974, 1976). Bár a Culberson házaspár is megpróbálta kimutatni (Culberson & Culberson 1958), Miranda & Fahselt (1978) állapították meg, hogy összefüggés van a különböző teleprészek kora és zuzmóanyag-termelése között.

**burgeánasav****proto-licheszterinsav****atranorin****lekanorasav****norsziktasav****szalazinsav****fumar-proto-cetrársav****uzneasav****parietin****lichexanton****zeorin****pulvinsav**

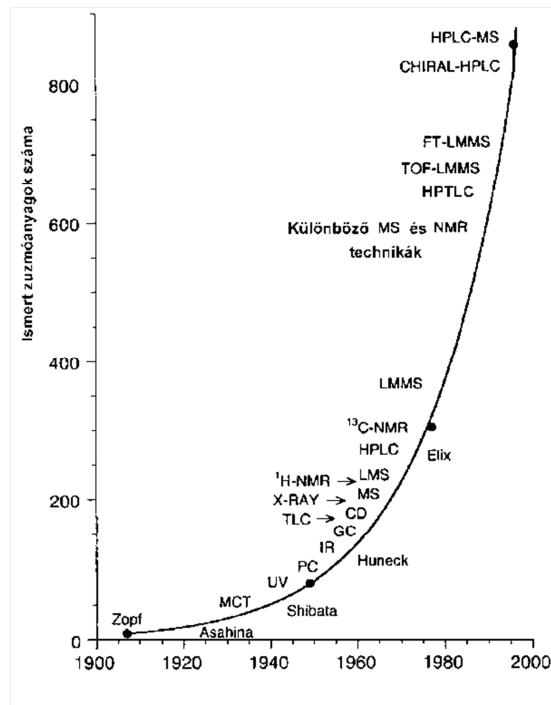
37. ábra. Néhány jellegzetes zuzmóanyag szerkezeti képlete (Huneck és Yoshimura (1996) alapján).

A zuzmóanyagok telepen belüli elhelyezkedését fluoreszcenciamikroszkóppal (Kauppi & Verseggy-Patay 1990, Boluda *et al.* 2014) és SEM-mel vizsgálták (Peveling 1973, Hale 1976).

Kezdetben csak a zuzmóanyagok összetétele volt ismert. Zopf 1907-es úttörő *Die Flechtenstoffe ...* című munkájában 150 féle zuzmóvegyületet jellemez. Asahina és Shibata 1954-es *Chemistry of lichen substances* című művében már szerkezeti képleteket is találunk. Ezek a munkák alapozták meg azt, hogy a zuzmókémia különálló tudományággá fejlődhetett. A cseppreakciókat a mikrokristályosítási tesztek, a papír-, majd vékonyréteg-kromatográfia (TLC, HPTLC) követte. Az amerikai Chicita Culberson munkatársaival együtt a vékonyréteg-kromatográfia sztenderd eljárását dolgozta ki kifejezetten lichenológiai alkalmazásra (Culberson és Kristinsson 1970, Culberson 1972, 1974). Ugyanő még a számítógépes korszak, adatbázisok használatának lehetősége előtt katalógusokat jelentetett meg a zuzmóanyagok és a zuzmókémiai irodalomban való eligazodás megkönnyítésére (Culberson 1969a, 1970a, Culberson *et al.* 1977). A mai modern kémiai vizsgáló módszerek (gázkromatográfia, nagyhatékonyságú folyadékkromatográfia, röntgen-krisztallográfia, tömegspektrometria stb.) bevezetésével rohamosan (exponenciálisan!) nő a kimutatott anyagok száma J. Elix, S. Huneck, I. Yoshimura, és C. Leuckert és mások tevékenységének köszönhetően (Culberson & Culberson 2001, 38. ábra).

J. Elix ausztrál biokémikus, lichenológus pályája során számos új zuzmóanyag szerkezetét tárta fel a modern szerves kémiában alkalmazott szerkezetvizsgáló módszerek (pl. tömegspektroszkópia, NMR, részleges szintézis, derivatizáció (pl. oxidáció) és degradáció stb.) segítségével (pl. Elix 1999). Várhatóan még további zuzmóanyagokat mutatnak ki a jövőben is. A molekuláris módszerek fejlődése pedig lehetővé teszi az anyagcsereutak irányának és körülményeinek mind pontosabb megismerését (Joneson *et al.* 2011, Steinová *et al.* 2013, Stocker-Wörgötter *et al.* 2013).

Az egyes zuzmóvegyületek a telep speciális részeiben találhatóak (Feige & Lumbsch 1995, Nybakken & Gauslaa 2007), ami összefüggésben van a biológiai szerepükkel. Hyvärinen *et al.* (2000) szerint a szekunder anyagcseretermékek koncentrációja több faj esetében magasabb a szexuális és aszexuális reproduktív teleprészekben, mint a vegetatívokban. Ez az eloszlási mintázat összhangban van az ún. optimális védelmi elmélettel, amely szerint a fitness szempontjából legjelentősebb struktúrák kémiaiilag védettebbek (Fraenkel 1959, McKey 1979, Zangerl & Rutledge 1996).



38. ábra. A megismert zuzmóanyagok száma új kémiai analitikai módszerek bevezetésével összefüggésben (Culberson & Culberson 2001 alapján, módosítva).

Zuzmóanyagokban gazdag taxonok revíziós vizsgálata – a biológiai és kémiai diverzitás szerepe

A zuzmóvegyületek előfordulási mintázata általában taxonspecifikus, ezért széles körben használják a zuzmótaxonómiában és -szisztematikában (pl. Culberson 1969*b*, 1970*b*, 1986*a, b* Hawksworth 1976, Nylander 1866*a, b*).

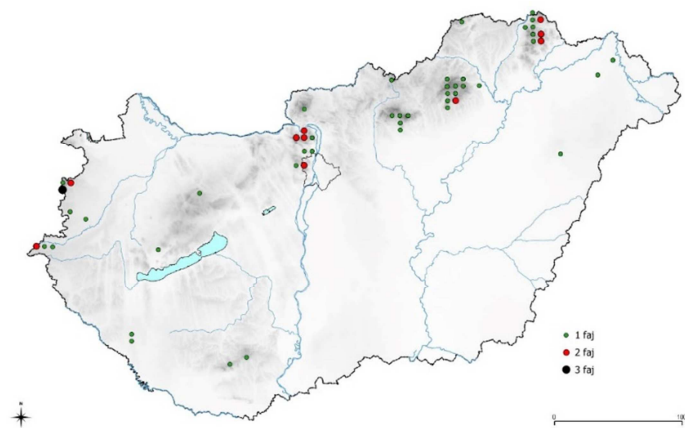
A zuzmóanyagok előfordulása felhasználható a rendszerezésben. Bizonyos zuzmók egyáltalán nem tartalmaznak zuzmóanyagokat, mások 1–3(–12) anyagot termelnek. Tehát többnyire nem egyetlen zuzmóanyag jelenléte vagy hiánya, hanem több anyag együttes jelenléte jellemezhet egy adott taxont. A rendszertannak az az ága, amely a kémiai összetevők előfordulásán alapul, a kemotaxonómia, először a lichenológián belül alakult ki. Az, hogy a kémiai összetételt milyen rangon veszik figyelembe, több tényezőtől függ. Bizonyos esetekben családszintű, máskor kémiai változatok elkülönítésére ad lehetőséget a zuzmóanyagok ismerete (Hawksworth 1976, Lendemer 2012, Nourish & Oliver 1976, Osyczka & Skubała 2011, Randle *et al.* 2009).

Számos olyan zuzmócsoporthoz tartozik, amely kizárólag morfológiai szempontból nehezen elkülöníthető taxonokat tartalmaz (pl. *Cetrelia*, *Cladonia*, *Usnea*, *Xanthoparmelia* fajok). Amennyiben korábban egy taxonhoz sorolt példányok zuzmóanyag-összetételét vékonyréteg-

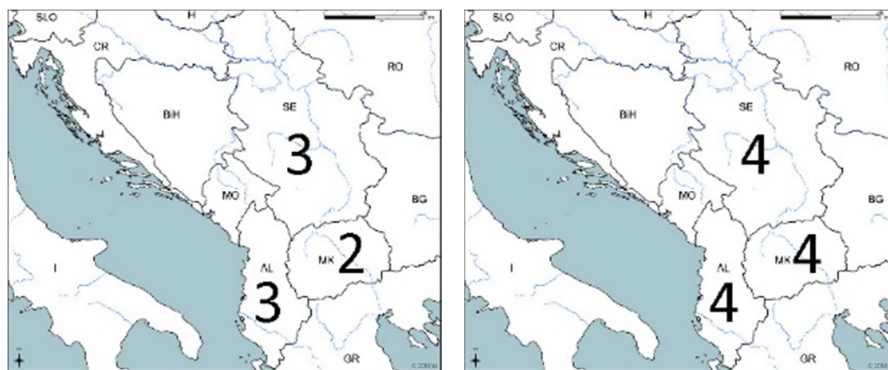
kromatográfiával analizáljuk, majd az így azonosított taxonok előfordulását térképen ábrázoljuk, kimutatható akár az adott hely diverzitásának növekedése (esetleg csökkenése) is (Farkas *et al.* 2015a; 39, 40. ábra).

Ezen a területen több nemzetségben folytattunk hazai vizsgálatokat, ahol a morfológiai tulajdonságok mellett a zuzmóanyagok kimutatásának jelentős szerepe volt a taxonok azonosításában, elkülönítésében.

Még Magyarországra új taxonokat (*Cetrelia chicitae*, *C. monachorum*, *Cladonia arbuscula* ssp. *squarrosa*) is eredményeztek kémiai vizsgálataink. Azokra a taxonokra koncentráltunk, ahol a zuzmóanyagok kémiai azonosítása korábban nem történt meg, de elkerülhetetlen a taxonok pontos azonosításához.



39. ábra. A *Cetrelia* fajok száma Magyarországon a revízió után



40. ábra. A *Xanthoparmelia* fajok száma a kémiai revízió előtt (bal) és után (jobb) néhány Balkán országban (Szerbia (SE), Albánia (AL), Macedonia (MK)).

A vizsgált csoportok között a kriptikus taxonok jellegzetes példáit találjuk (vö. Bickford *et al.* 2007, Crespo & Lumbsch 2010, Crespo & Pérez-Ortega 2009, Hawksworth & Rossmann 1997, Leavitt *et al.* 2011, Lendemer 2011, Molina *et al.* 2011, Muggia *et al.* 2014). A morfológiai szempontból hasonló taxonok kémiai szempontból eltérő csoportjait kémiai változatként

vagy faji rangon különítik el. Ha a kémiai különbség mellett eltérő morfológiai bélyegeket (pl. apotécium, izídium, szorédium előfordulása, különböző típusa) találunk, általában fajokat különböztetnek meg, de pusztán kémiai alapon is határolnak el fajokat. Mindenképpen a kémiai különbség növeli a nemzetségen/ fajon belüli diverzitást, a populációk genetikai változatosságát, aminek többek között természetvédelmi jelentősége van.

Az élővilág változatosságát őrzik az évszázadok során begyűjtött, szárított zuzmóminták, herbáriumi példányok. Ezek részletes morfológiai, anatómiai, kémiai vizsgálatával és a vizsgált paraméterek frissen gyűjtött telepeken való összevetésével kapott leggyakoribb eredmény szerint a múltbeli változatosság nem minden esetben tükröződik a jelenlegi példányokon. A taxonómiai revíziós tevékenység gyakran a biodiverzitás csökkenését demonstrálja. A modern taxonómia a vizsgált példányok külső-belső tulajdonságain kívül elemzi élőhelyi tulajdonságaikat, foglalkozik földrajzi elterjedésükkel is. Az ily módon összetett tulajdonságokkal felruházott taxonok a környezet minőségére nézve indikátorértékűek. Eltérő szerepet tölthetnek be a különböző társulásokban, életközösségekben.

A hazai újabb gyűjtésekben és a hazai herbáriumokban előforduló összes példányt részletesen vizsgáltuk a következő nemzetségeken belül: *Cetrelia*, *Cladina*, *Lepraria*, *Toninia*, *Xanthoparmelia*. A hazai uzneasav-tartalmú *Xanthoparmelia* fajok, valamint három *Toninia* faj molekuláris genetikai vizsgálata is megtörtént. Továbbá kevés példányszámban előforduló, kémiai szempontból nehezen azonosítható további példányok vizsgálatát végeztük el több taxon esetében.

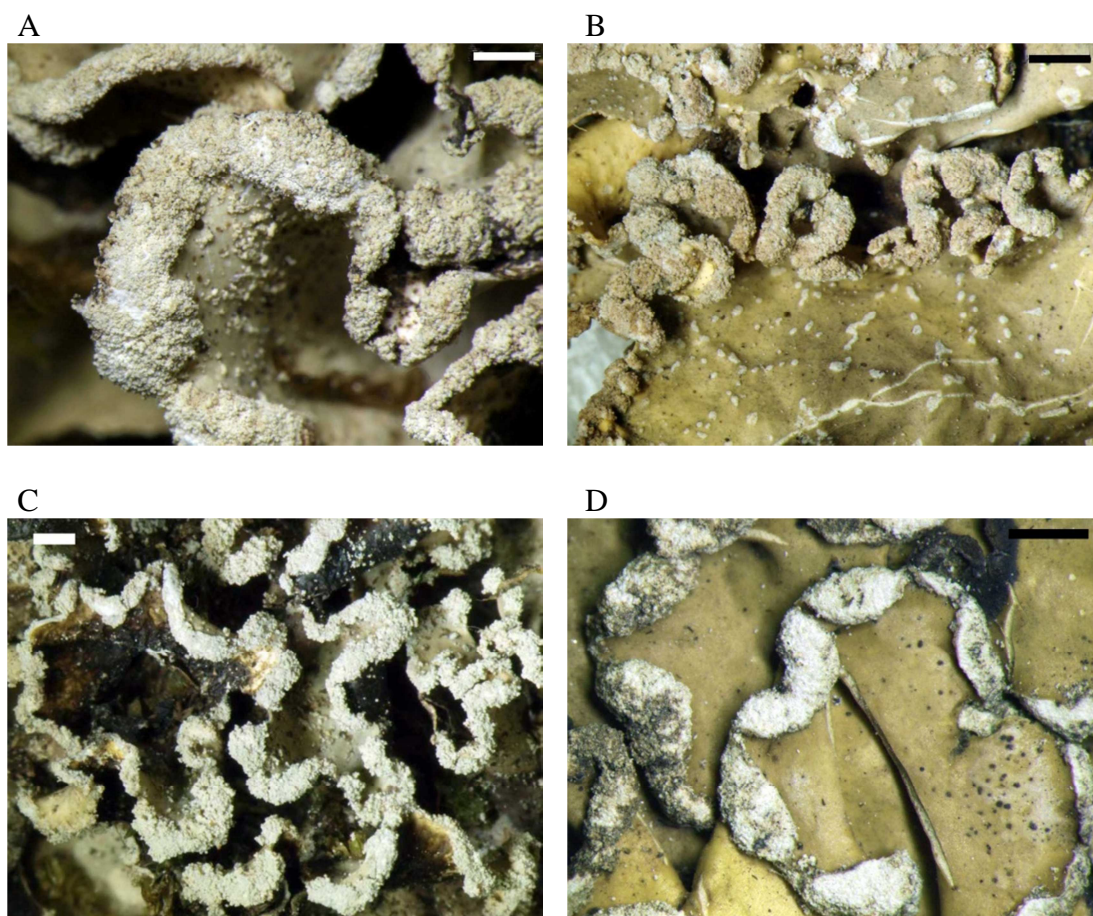
Cetrelia

Cetrelia vizsgálataink példáján részletesebben mutatjuk be kémiai revíziós tevékenységünket. A *Cetrelia* nemzetség 18 faja ismeretes a világon. Fajait Culberson & Culberson (1968) vizsgálatai szerint kémiai és morfológiai tulajdonságok alapján különböztetjük meg. Az utóbbi években több publikáció is megjelent európai országokból (Bely *et al.* 2014, Kukwa & Motiejūnaitė 2012, Kukwa *et al.* 2012, Obermayer & Mayrhofer 2007, Randlane & Saag 1991, Wirth *et al.* 2013), amelyekben Culbersonék fajkoncepcióját követik. Európából mindössze 4 fajt mutattak ki: *Cetrelia cetrarioides*, *C. chicitae*, *C. monachorum* és *C. olivetorum* (41. ábra).

A vizsgált fajok morfológiai karaktereik (pl. szorédium típusa) alapján nehezen különíthetők el egymástól, illetve téveszthetők *Parmotrema*, *Platismatia* és *Punctelia* fajokkal. Magyarországon korábban a példányokat *Cetrelia cetrarioides* és *C. olivetorum* fajokhoz sorol-

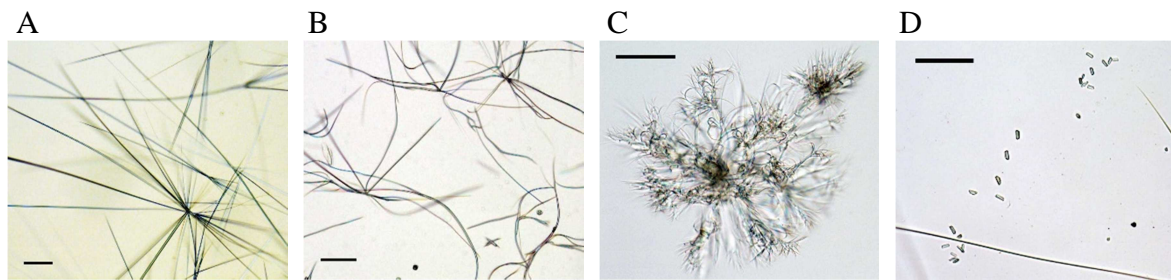
ták. Az elkülönítő reagens próba (C+/C-), a halvány, rózsaszín színváltozás nem jól észlelhető diagnosztikai bélyegnek bizonyult.

A *Cetrelia* nemzetség HPTLC-n alapuló kemotaxonómiai vizsgálata során analizáltuk az alektoronsav, imbrikáiasav, 4-O-demetil-imbrikáiasav, α -kollatolsav, olivetorsav, perlatolsav és egyéb járulékos komponensek előfordulását (Farkas & Biró 2015, Farkas *et al.* 2015a). Az atranorin szinte minden mintában jelen volt, bár az atranorin kivételesen néhány mintában csak nyomokban volt megtalálható vagy hiányzott.



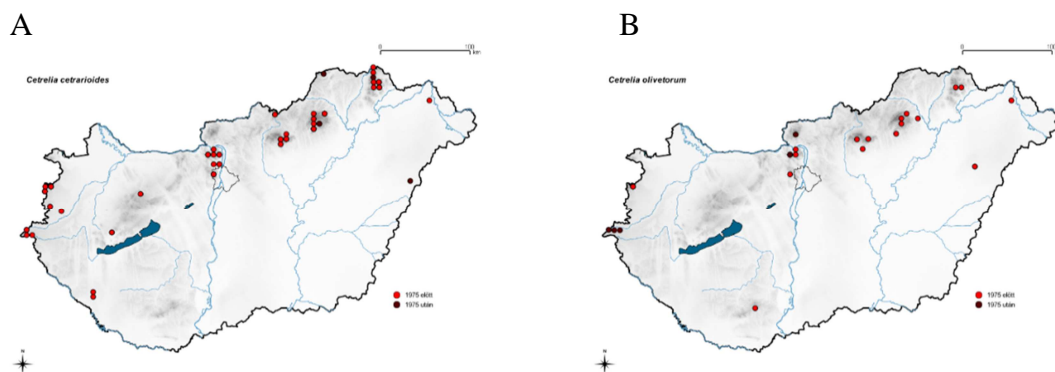
41. ábra. *Cetrelia cetrarioides* (A), *C. chicitae* (B), *C. monachorum* (C) és *C. olivetorum* (D) telepek részletei (Skála 1 mm).

Az irodalmi források említik a mikrokristályteszt alkalmazását a nehezen elválasztható imbrikáiasav és perlatolsav kimutatására (42. ábra). Ezt az évtizedekig elhanyagolt és némileg túlhaladott módszernek tekintett vizsgálatot is sikerrel alkalmaztuk eredményeink ellenőrzésére. Acetonos kioldás után GE elegyet (glicerín- és etanoltartalmú kristályosító reagens) alkalmaztunk.

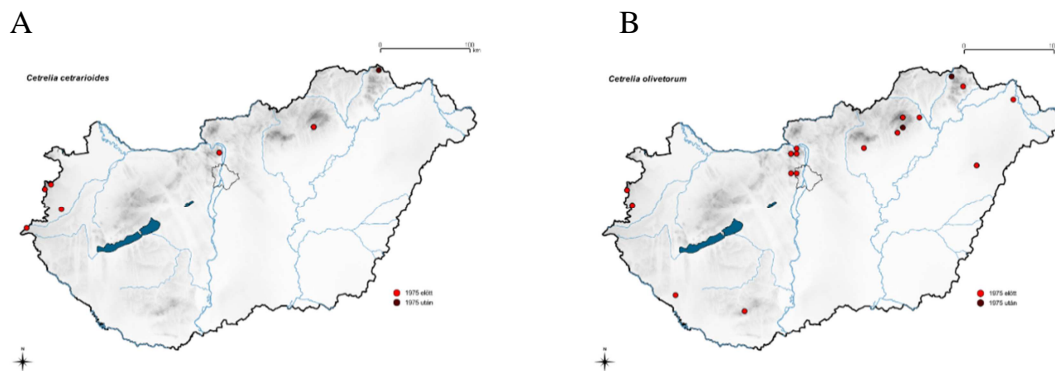


42. ábra. Imbrikáriasav (A), perlatolsav (B), olivetorsav (C) és atranorin (D) kristályok GE elegyben (Skála 50 μ m).

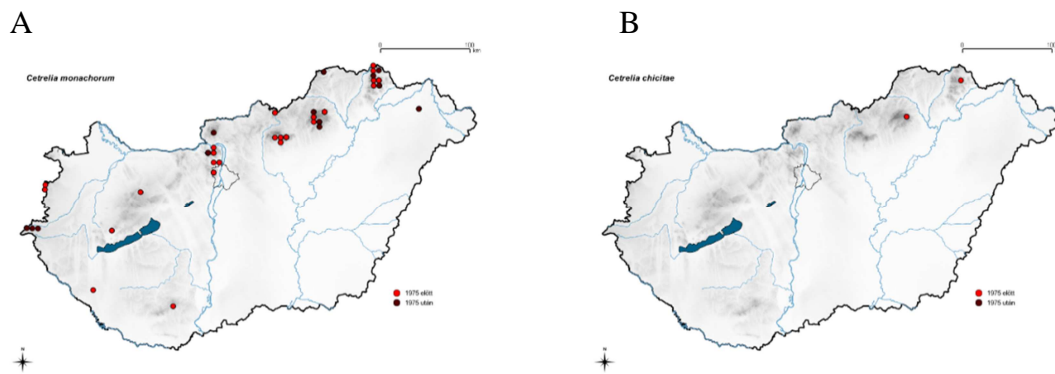
A BP zuzmógyűjteménye 110 korábban *Cetrelia cetrarioides* fajként határozott példányát és 41 vidéki gyűjteményi, valamint frissen gyűjtött példányt vizsgáltunk Magyarországról (43A ábra), amelyből 13 *C. cetrarioides* és 92 *C. monachorum* eredményt kaptunk. A *C. monachorum* Magyarországra új fajt képvisel. A két faj morfológiailag és kémiai is nehezen elválasztható, az imbrikáriasav és perlatolsav közeli helyzetben található a kromatográfiás lapon. A *C. monachorum* a leggyakoribb faj (45A ábra), a *C. cetrarioides* pedig jóval ritkább, mint ahogy korábban hittük (44A ábra). A vizsgált 33 *C. olivetorum* példány esetében 25 példány maradt a revízió után is *C. olivetorum*, míg 12 példány részben *C. monachorum*-nak bizonyult (vö. 43B ábra és 44B ábra). A reagens próba eredményei ellenére is számos példányból hiányzott a jól azonosítható olivetorsav. Vagyis ezeket a fajokat a kromatográfiás vizsgálat nélkül nem lehetett pontosan azonosítani.



43. ábra. A *Cetrelia cetrarioides* (A) és *C. olivetorum* (B) magyarországi elterjedése a taxonómiai revízió előtt.



44. ábra. A *Cetrelia cetrarioides* (A) és *C. olivetorum* (B) magyarországi elterjedése a taxonómiai revízió után.

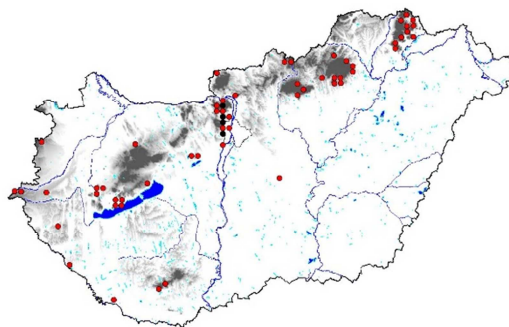


45. ábra. A *Cetrelia monachorum* (A) magyarországi elterjedése a taxonómiai revízió után. (B) A *Cetrelia chicitae* magyarországi elterjedése.

A *C. chicitae* 2 példányát azonosítottuk a Bükkből és a Zempléni-hegységből (45B ábra). Ritkasága miatt védett fajként való nyilvántartása indokolt. A *C. cetrarioides* védettsége is megfontolásra érdemes.

Cladina

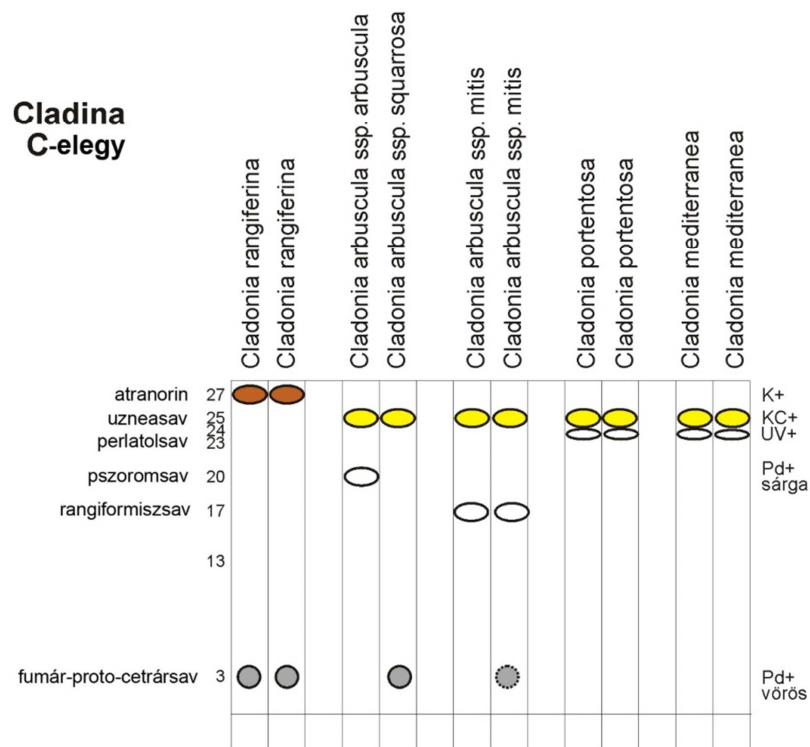
A *Cladonia* subgenus *Cladina* fajok az EU Élőhelyirányelv 5b. függelékében szereplő közösségi szempontból jelentős taxonjai közé tartoznak 2003 óta. Emiatt vált fontossá a hazai fajok taxonómiai és zuzmókémiai revíziója. A revízió előtti elterjedési térkép a nemzetség elterjedését mutatja a fajok megkülönböztetése nélkül (46. ábra).



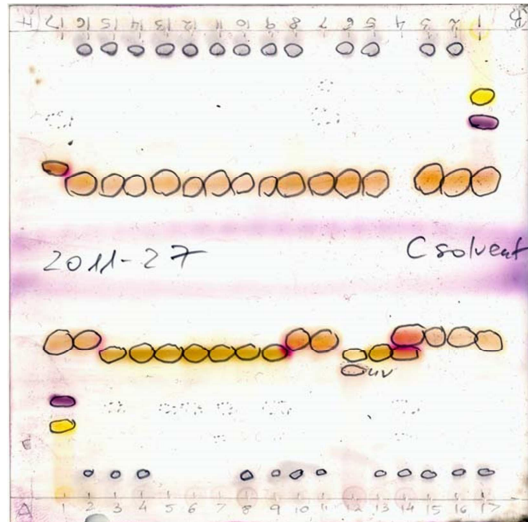
46. ábra. A *Cladina* alnemzetség elterjedése.

A *Cladina* fajok rendszertani helye hol a különálló *Cladina* nemzetségben volt, hol a *Cladonia* fajok alfajaként tárgyalták őket. Abban minden kutató egyetért, hogy a podéciumokon hiányzik a kéregréteg ezeknél a fajoknál. A molekuláris vizsgálatok egyelőre még változó eredményeket hoznak. Időről időre egyrészt önálló *Cladina* nemzetséget támogató molekuláris morfológiai és kémiai bélyegeket hangsúlyoznak (Ahti 2000, Blum & Kashevarov 1992, Kashevarov 1992), illetve szintén molekuláris genetikai vizsgálatok, morfológiai és kémiai bélyegek alapján a *Cladonia* nemzetség egységét fogadják el (Stenroos *et al.* 1997, 2002).

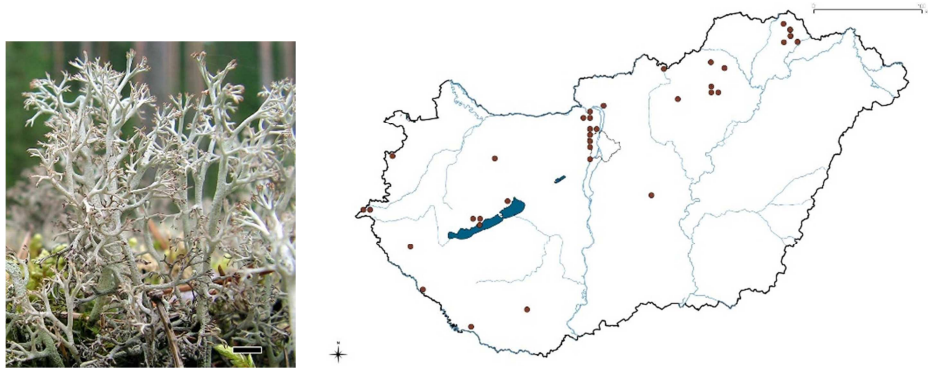
Mi 121 *Cladonia rangiferina* és 146 *C. arbuscula* s. l. zuzmópéldányt vizsgáltunk meg mikroszkópos morfológiai tulajdonságok (elágazások, ágak, ágvégek alakja, vastagsága, színe) és vékonyréteg-kromatográfiával kimutatható zuzmóanyagaik (atranorin, fumár-proto-cetrársav, norrangiformiszsav, rangiformiszsav, uzneasav) szempontjából (47, 48. ábra). A védett *Cladina* zuzmófajok példányai a revízió alapján a *Cladonia arbuscula* subsp. *squarrosa* (Wallr.) Ruoss (syn.: *Cladonia arbuscula* subsp. *squarrosa* (Wallr.) Burgaz), *Cladonia arbuscula* subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss (syn.: *Cladonia arbuscula* subsp. *mitis* (Sandst.) Burgaz) és a *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (syn.: *Cladonia rangiferina* (L.) Nyl.) taxonokkal azonosíthatók a jelenlegi fajkonceptió alapján (Farkas *et al.* 2012b, Varga *et al.* 2014). A *C. arbuscula* subsp. *arbuscula* (Wallr.) Flot.– a csoport harmadik alfajának – létét Magyarországról eddig nem igazoltuk (vagyis egyik példány sem tartalmazott pszoromsavat). A revízió alapján elkészítettük a *Cladina* fajok aktuális elterjedési térképeit (49–51. ábra). Ezáltal kimutattuk, hogy mindhárom taxon egyaránt ritka és védelemre érdemes.



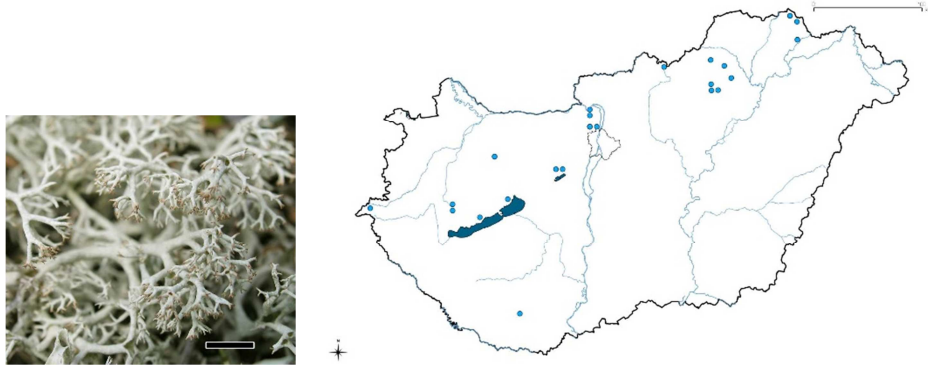
47. ábra. *Cladina* fajok zuzmóanyagainak áttekintő diagramja az irodalom alapján várható vékonyréteg-kromatográfiás eredményekről (Nimis & Martellos 2004, Ruoss 1990, Smith *et al.* 2009, Wirth 1995 alapján).



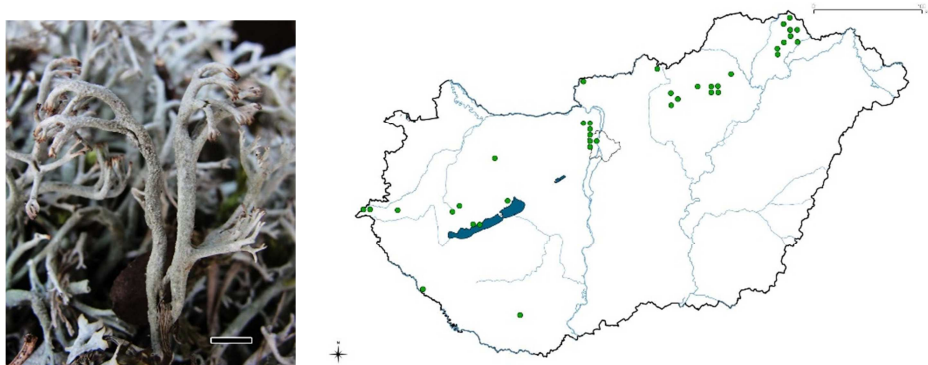
48. ábra. *Cladonia* fajok kromatogramja C oldószer-elegyen.



49. ábra. *Cladonia arbuscula* subsp. *squarrosa* telepe (skála 3 mm) és elterjedése.



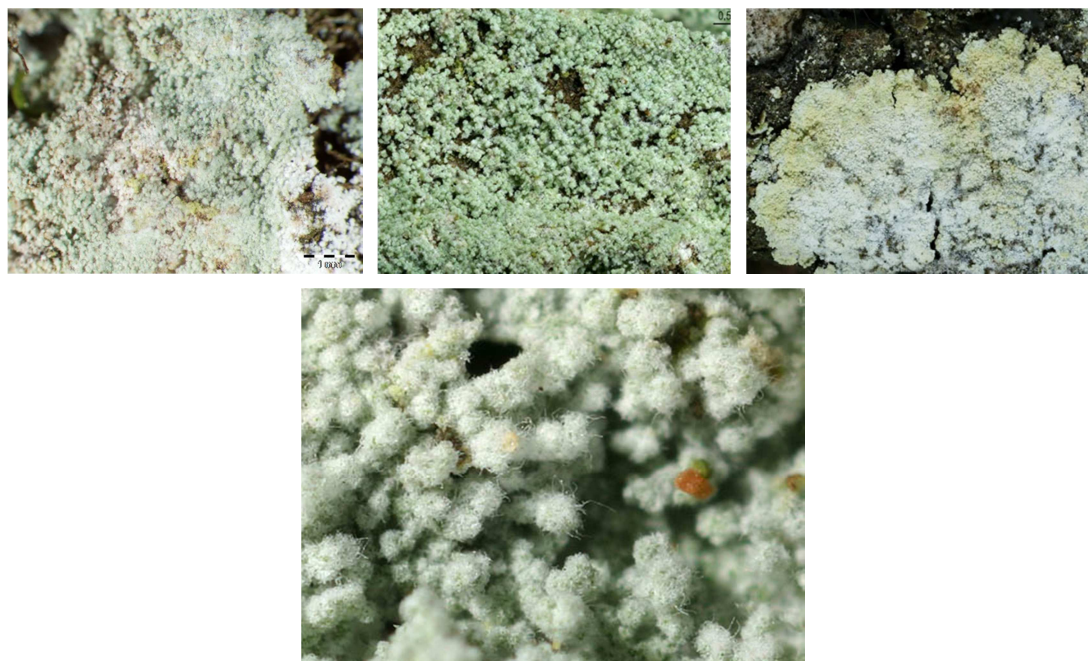
50. ábra. *Cladonia arbuscula* subsp. *mitis* telepe (skála 3 mm) és elterjedése.



51. ábra *Cladonia rangiferina* telepe (skála 3 mm) és elterjedése.

Lepraria

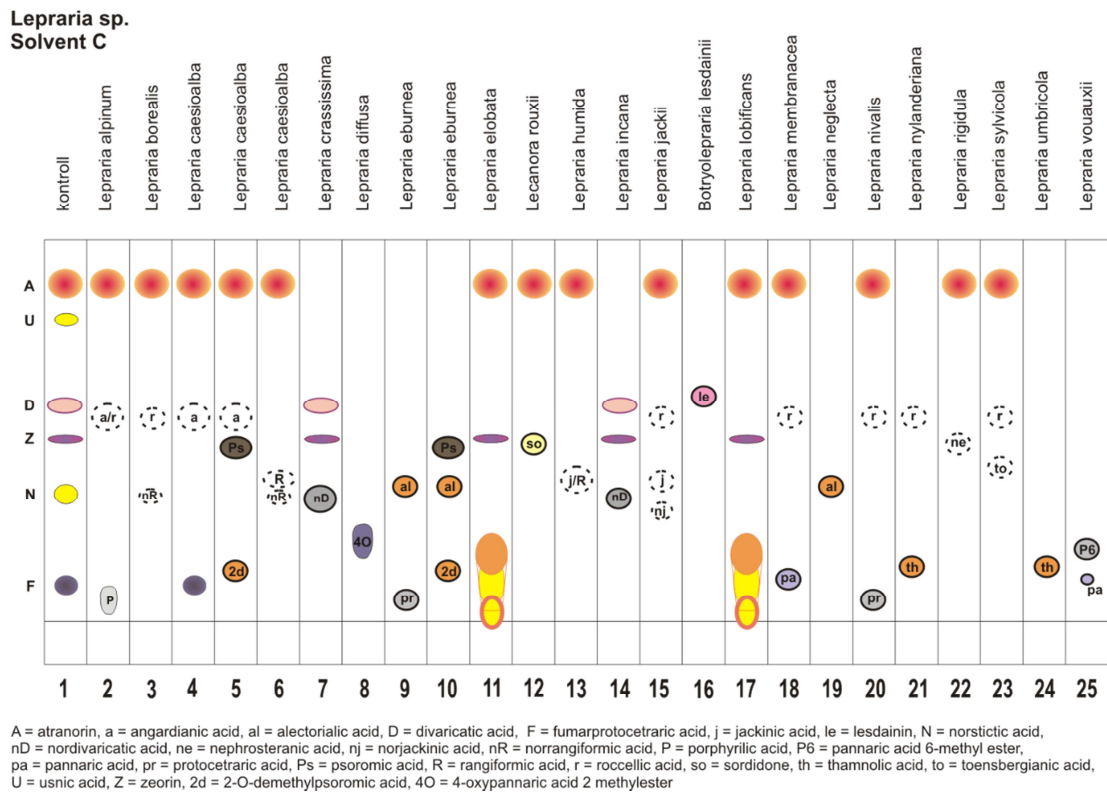
A hazai gyűjteményekben a *Lepraria* nemzetség fajai közül leginkább a *L. incana* (L.) Ach. név alatt tartott példányok szorultak revízióra. Közel 300 *Lepraria* példányt vizsgáltunk meg a BP és VBI gyűjteményben. Morfológiai alapon a *L. membranacea* (Dicks.) Vain. különíthető el legjobban. Ennek telepe kompaktabb, kifejezett szegéllyel rendelkezik, a többi faj folytonosan szorédiumos. A szorédiumok mérete és a szabad hifák mennyisége eltérő, de egyéb morfológiai bélyeg nincs segítségünkre (52. ábra). A *Lepraria* fajok irodalma gazdag, a Magyarországon előforduló fajokkal kapcsolatos irodalom szétszórtan fordul elő a forrásokban (Arup *et al.* 1993, Leuckert & Kümmerling 1994, Leuckert *et al.* 1995 Orange *et al.* 2001, Sipman 2004, Saag *et al.* 2009, Lendemmer 2013).



52. ábra *Lepraria* fajok: *L. jackii*, *L. lobificans*, *L. membranacea* szorédiumos telepei (felül balról jobbra) és *L. rigidula* szorédiuma (alul) erős nagyításban. (N. Stapper felvételei).

A HPTLC-vizsgálatunkban a zuzmóanyagok (2-O-demetil-pszoromsav, atranorin, divarikátasav, dzseksav, leszdénin, nefroszteránsav, nordzseksav, norsztiktasav, pannarin, pannárisav, pannárisav-6-metilészter, rangiformiszsav, sztiktasav, zeorin, zsírsavak) jelenlétét/hiányát/összetételét vizsgáltuk (53. ábra). A kémiai revízió után a következő fajokat különböztetjük meg: *Botryolepraria lesdainii* (Hue) Canals, Hern.-Mar., Gómez-Bolea & Llimona (syn.: *Lepraria lesdainii* Hue R.C. Harris), *Lepraria caesioalba* (B. de Lesd.) J. R. Laundon, *L. elobata* Tønsberg, *L. incana* (L.) Ach., *L. jackii* Tønsberg, *L. lobificans* Nyl., *L. membranacea* (Dicks.) Vain., *L. rigidula* (B. de Lesd.) Tønsberg, *L. vouauxii* (Hue) R. C.

Harris (vö. **Lőkös & Farkas 2000, Farkas & Lőkös 2010, Farkas et al. 2013b, 2014, Vondrák et al. 2009**). Emellett a téveszthető steril kéregtelepű fajok is előfordulnak, pl.: *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach.



53. ábra *Lepraria* fajok zuzmóanyagainak áttekintő diagramja az irodalom alapján várható vékonyréteg-kromatográfiás eredményekről (Arup et al. 1993, Orange et al. 2001, Sipman 2004, Saag et al. 2009, Lendemer 2013 alapján).

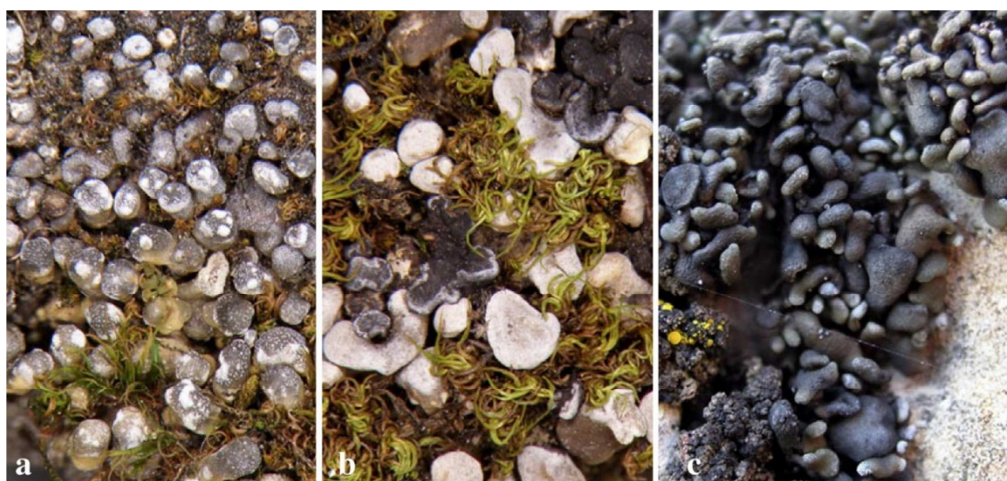
Toninia

A *Toninia* nemzetség hazai fajai sztyeppvidékeinken és sziklagyepjeinkben domináló talaj-, ill. sziklalakó zuzmók. A legújabb taxonómiai felfogás szerint 10 *Toninia* faj ismert Magyarországról (**Farkas & Lőkös 2002**). A hazai növénycönológiai irodalomban is gyakran szereplő, korábban *T. coeruleonigrans*-nak tartott talajlakó zuzmófaj herbárium példányai 3 fajba kerültek át morfológiai és kémiai tulajdonságok alapján: *T. opuntioides* (Vill.) Timdal, *T. physaroides* (Opiz) Zahlbr. és *T. sedifolia* (Scop.) Timdal (54. ábra). Az Alföldről (főleg a Duna-Tisza-közéről) származó homoki példányok mindegyike *T. physaroides*. A Tarna-vidékről, homokkőről származó *T. diffracta* (A. Massal.) Zahlbr. gyűjtések Magyarországra új elterjedési adatot jelentenek. A hegyvidéki területeken fentiekén kívül még a *T. candida* (Weber) Th. Fr. fordul elő. A többi faj ritka vagy kipusztult (*T. aromatica* (Turner) A. Massal., *T. athallina* (Hepp) Timdal, *T. cinereovirens* (Schaer.) A. Massal., *T. toniniana* (A.

Massal.) Zahlbr., *T. tristis* (Th. Fr.) Th. Fr.), adataik igazolásra szorulnak. A *T. caradocensis* (Leight. ex Nyl.) J. Lahm a *Hypocenomyce caradoncesis* (Leight. ex Nyl.) P. James & Gotth. Schneid. fajjal azonos, a *Toninia lobulata* (Sommerf.) Lynge mai neve pedig *Bilimbia lobulata* (Sommerf.) Hafellner & Coppins. A *Tonina zsakii* (Szat.) Lettau (= *Catillaria zsakii* Szatala; **Şenkardeşler et al. 2014**) példányok a revízió szerint *Micarea melaenida* (Nyl.) Coppins fajhoz tartoznak, a *Toninia tumidula* (Sm.) Zahlbr. faj ma más nemzetségbe sorolva (*Porpidinia tumidula* (Sm.) Timdal; Timdal 2010) szintén kizárandó a *Toninia* nemzetségből.

Igen alapos revíziónak vetettük alá a „tarkazuzmó-társulás” egyik képviselőjének, a *T. caeruleonigricans* auct.-nak (gyakran, mint *Toninia „coeruleonigricans”*) a példányait (235), mivel a legtöbb régebbi gyűjtést e fajnak határozták, illetve a hazai növénycönológiai (ill. moha-zuzmó-cönológiai) szakirodalom tabelláiban is számos helyen szerepelt a *Toninia caeruleonigricans* név, ezért a társulástani felvételezésnél a *T. caeruleonigricans* három helyettesítő fajának pontos azonosítása nélkülözhetetlen. Ezt a „fajt” a korábbi szerzők nagyon változatosnak találták (Szatala 1939, Verseghy 1975, 1994), a példányok morfológiai heterogenitását különféle infraspecifikus elnevezésekkel próbálták áthidalni (f. *argillacea*, f. *caulescens*, f. *dehiscens*, f. *dispersa*, var. *glebosa*, var. *opuntioides*, var. *subcandida* stb.).

Timdal (1991) világmonográfiája alapján a *T. opuntioides* fajra jellemző az ismeretlen kémiai összetételű Y terpenoid előfordulása, ami a kromatográfiás lapon sárga foltként jelenik meg (vö. „yellow substance” = „sárga anyag”, Timdal 1991: 18–20). Minthogy Timdal hagyományos függőleges kádas 20x20 cm-es eltérő szemcsemérettel jellemzett szilikagél-lapos TLC-t alkalmazott, a HPTLC-re vonatkozó, előzőleg nem ismert, R_f-értékeket mi állapítottuk meg a szokásos 3 sztenderd oldószerkeletben: R_{f_Y} / R_{f_{norstictic acid}}, R_{f_{atranorin}} (mm) = 28/25,38 A-elegyben, 7/21,29 B-elegyben és 14/15, 28 C-elegyben.



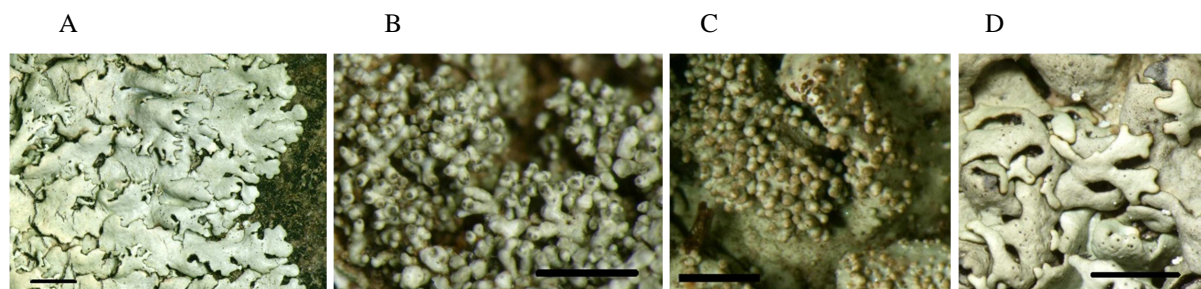
54. ábra *Toninia* fajok: a) *T. physaroides*, b) *T. sedifolia*, c) *T. opuntioides* (Farkas & Suija 2008 alapján).

Az Y terpenoid nélküli *T. physaroides* és *T. sedifolia* példányai morfológiai alapon, többek között a *T. physaroides* telepek bélfifáinak jellegzetes 3–5 µm-es sejtfallvastagodása (2A ábra) alapján különíthetők el (vö. **Farkas & Suija 2008**). Revíziókn nyomán 81 példány *T. physaroides*-nek, 56 példány *T. opuntioides*-nek, a fennmaradó 99 példány pedig *T. sedifolia*-nak bizonyult. Ily módon három, jóval homogénebb, morfológiai és kémiai alapon, ill. elterjedési és élőhely-preferencia tekintetében is jobban körülhatárolható taxonhoz jutottunk. Revíziós vizsgálataink szerint az Alföldön a *T. physaroides* él, a középhegységi élőhelyeken mindhárom faj előfordulhat. Vagyis a *T. physaroides* inkább az alföldi nyílt homokterületek, míg a másik két faj a középhegységi sziklagyepek lakója. A *T. sedifolia* legtöbbször talajon nő, mészkőszikla-repedések talaján is. A *T. opuntioides* gyakran közvetlenül a sziklán telepedik meg, sokszor együtt található a *T. sedifolia*-val (**Farkas & Veres 2009**). A fajok mikroélőhelyein felvételezett paraméterek alapján készített klasszifikációs fák (CART) igazolták, hogy a három faj különböző aljzatot preferál. A karbonát-tartalom, pH, higroszkóposság, talajmélység és kitettség jelentik a legfontosabb paramétereket, ami alapján a fajok abundanciája előre prediktálható (**Farkas et al. 2011**) (vö. 32–33. old).

DNS-szekvencia vizsgálatok. A három gyakori *Toninia* faj 30 mintáján DNS-szekvencia-vizsgálatot (*ITS*, *nSSU*, *LSU*) végeztünk, egyúttal ezek voltak az első hazai molekuláris genetikai vizsgálatok, ahol zuzmóból nyertünk ki DNS-t (**Farkas et al. 2008**). Kimutattuk, hogy a *T. sedifolia* és *T. opuntioides* *nSSU* szekvenciái közelebb állnak egymáshoz, míg a *T. physaroides* minták elkülönültek és egy jellegzetes intronnal rendelkeztek.

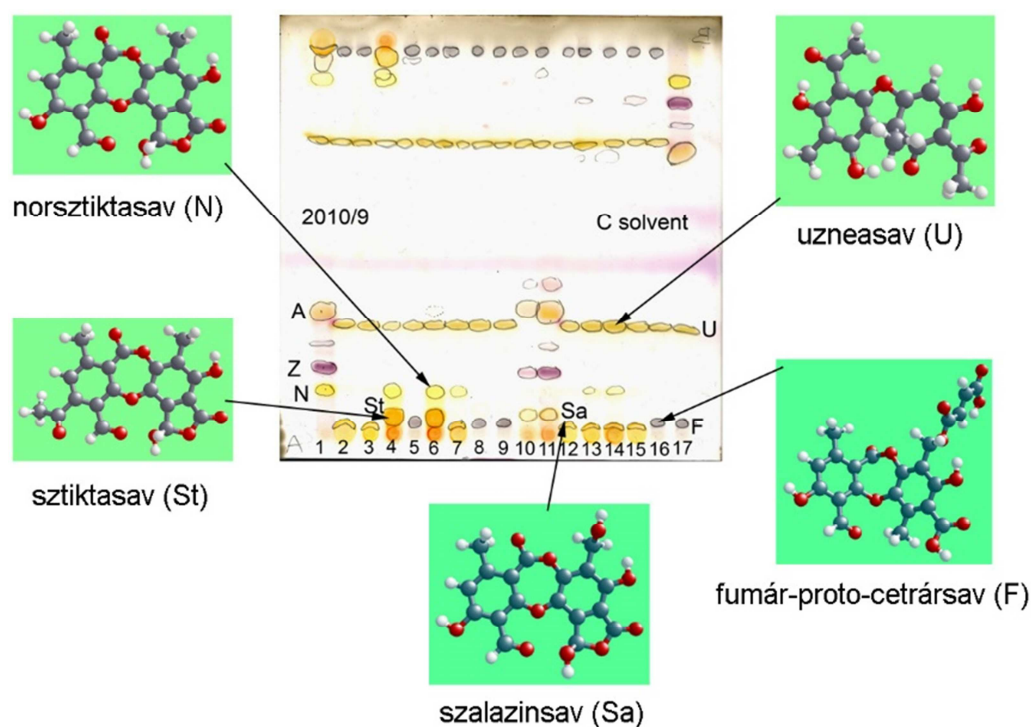
Xanthoparmelia

A hazai uzneasav-tartalmú *Xanthoparmelia* fajok taxonómiai revízióját végeztük el morfológiai és zuzmókémiai adatok alapján. Közel 800 korábban gyűjtött herbáriumi (BP – 478, EGR – 55, JPU – 9, SZE – 188 és VBI – 32 zuzmógyűjteményekből) és friss gyűjtésű zuzmópéldány morfológiai (mikroszkópos) és zuzmókémiai (vékonyréteg-kromatográfiás, HPTLC) vizsgálatát végeztük el (**Farkas et al. 2012c**). A vizsgált fajoknál a morfológiai bélyegek közül a lebenyek, az izídiumok, a fonák színe, a rizinák és a piknídiumok tulajdonságai fontosak taxonómiai szempontból (55. ábra). A világszerte 800 fajt számláló nemzetség mai taxonómiai koncepcióját a morfológiai és kémiai paraméterek vizsgálatával párhuzamosan, molekuláris genetikai vizsgálatokon alapuló filogenetikai elemzések is alakítják (Hale 1990, Elix 1993, Blanco et al. 2004, Thell et al. 2006, Crespo et al. 2007, 2010).



55. ábra *Xanthoparmelia* fajok: A) *X. angustiphylla* lebenyei (skála 2 mm), b) *X. conspersa* izidiumai (skála 1 mm), c) *T. tinctina* izidiumai (skála 1 mm), D) *X. protomatrae* lebenyei (skála 2 mm) (Farkas et al. 2012b alapján).

A vékonyréteg-kromatográfiás vizsgálatok a szekunder anyagcseretermékek – e fajok esetében fumar-proto-cetrársav, szalazinsav, sztiktasav, konsztiktasav, norsztiktasav és uzneasav – szemikvalitatív azonosítását szolgálják, melyek mintázata taxonspecifikus (56. ábra). Ez a módszer különösen alkalmas bizonyos, morfológiai szempontból közeli fajok elválasztására, például a fumar-proto-cetrársavat tartalmazó *X. protomatrae* és a szalazinsav-tartalmú *X. stenophylla* egyike sem izidiumos. Az ugyancsak szalazinsav-tartalmú *X. tinctina* telepén viszont gömb alakú izidiumokat találunk. A szintén azonos zuzmóvegyületeket (sztiktasav, konsztiktasav, norsztiktasav) tartalmazó izidiumos *X. conspersa* és nem izidiumos *X. angustiphylla* morfológiai különbözőségük alapján választható el egymástól.



56. ábra. Az uzneasav-tartalmú *Xanthoparmelia* fajok speciális zuzmóvegyületeinek szerkezete és előfordulása jellegzetes kombinációkban a kromatográfiás lapon (Farkas et al. 2012b alapján).

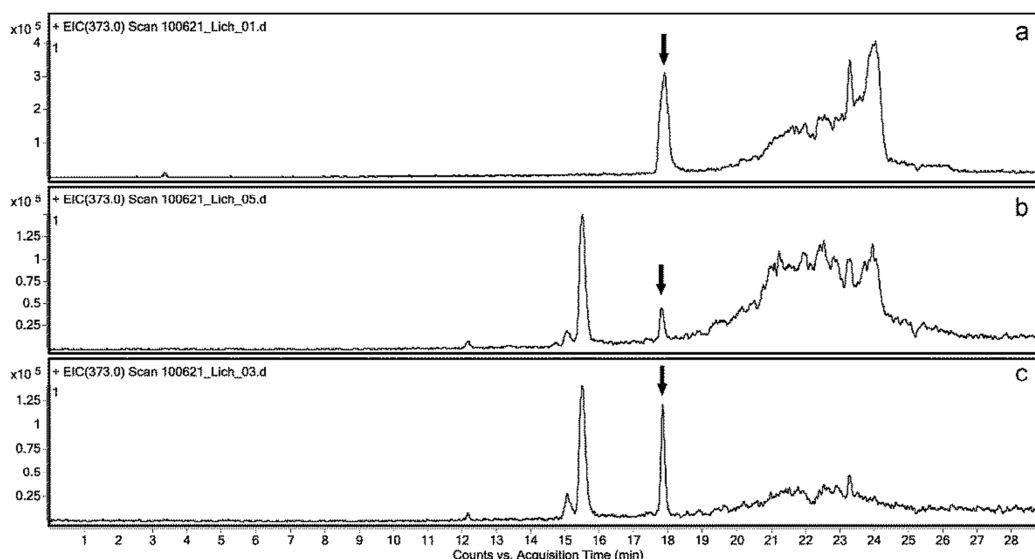
Hasonló módon hét sziklagyepekben és homoki gyepekben élő faj jelenlétét igazoltuk Magyarországon: *Xanthoparmelia angustiphylla* (Gyelnik) Hale, *X. conspersa* (Ach.) Hale, *X. protomatrae* (Gyelnik) Hale, *X. pulvinaris* (Gyelnik) Ahti et D. Hawksw., *X. stenophylla* (Ach.) Ahti et D. Hawksw., *X. subdiffluens* Hale, *X. tinctina* (Maheu et Gillet) Hale, melyből két faj törvényes védeltséget kapott: *X. pulvinaris*, *X. subdiffluens*. Kimutattuk, hogy a korábban *Parmelia taractica* Kremp.-ként azonosított példányok valójában a *X. angustiphylla*, *X. protomatrae* vagy *X. stenophylla* fajok valamelyikébe tartoznak. A herbáriumi *Parmelia hypoclusta* (Nyl.) Klem. példányok a *X. protomatrae*, *X. pulvinaris* vagy *X. stenophylla* fajok valamelyikét tartalmazzák. A korábbi *Parmelia somloensis* Gyelnik példányokat pedig a *X. angustiphylla*, *X. conspersa*, *X. protomatrae*, *X. pulvinaris*, *X. stenophylla* fajok valamelyikeként azonosítottuk a revízió során.

Új kemotípusok kimutatása. LC-MS analízis segítségével a *X. pulvinaris* és *X. subdiffluens* fajoknál igazoltuk a vékonyréteg-kromatográfiával azonosított β -orcinol depszidon típusú norsztiktasav jelenlétét, és ezzel mindkét fajnál egy-egy új kemotípust mutattunk ki (**Farkas et al. 2015b**, 57, 58. ábra). Korábbi irodalmakban (Hale 1987, 1988, 1990, Huneck et al. 1992, Pérez-Ortega & Elix 2007) csak a szalazinsav, konszalazinsav és uzneasav előfordulását jelezték ezekből a fajokból.



57. ábra. *Xanthoparmelia pulvinaris* (bal), *X. subdiffluens* (közép) zuzmófajok Tatárszentgyörgyön, homokon és a norsztiktasav szerkezete (jobb). (**Farkas et al. 2015b** alapján).

Ezeknek a hazánkban korlátozott elterjedésű (főleg a *X. subdiffluens* igen ritka) fajoknak a norsztiktasav termelése valószínűleg összefügg élőhelyük közel természetes voltával és jellegzetes környezeti paramétereivel. Eldrige & Tozer (1996) Ausztráliában más *Xanthoparmelia* fajokon tett megfigyeléséhez hasonlóan ezek a fajok is valószínűleg a természetes vegetációt, természetközeli élőhelyeket jelzik.



58. ábra. Extrahált ionkromatogramok (m/z 373): *Pleurosticta acetabulum* (a), *Xanthoparmelia pulvinaris* (b), és *X. subdiffluens* (c). A nyilak a norsztiktasavat jelzik (Farkas et al. 2015b alapján).

DNS-szekvencia vizsgálatok. A hazánkból leírt fajok közül a korábban genetikailag feltáratlan *Xanthoparmelia pulvinaris* (syn.: *X. pseudohungarica* Gyelnik) zuzmófaj három nukleotidszekvenciája (nucITS rDNA, mitSSU rDNA, nuLSU rDNA) került kimutatásra és feltöltésre a GenBank adatbázisba (Molnár et al. 2012).

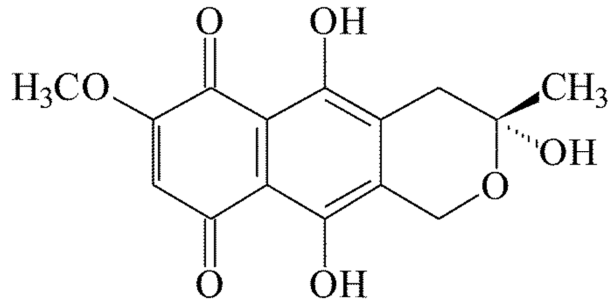
A molekuláris genetikai vizsgálatok laboratóriumi részét (PCR és szekvenálás) három genetikai marker (mitSSU, ITS, nuLSU) esetén mind a hét faj egy-egy példányánál elvégeztük. A szekvenciák analízise folyamatban van. A DNS-adatok segítségével a *X. angustiphylla* és a *X. pulvinaris* fajok rokonsági viszonyairól, pontos taxonómiai helyzetéről kívánunk információt kapni. A DNS-szekvenciák elemzését spanyol lichenológus kollégákkal spanyolországi példányok szekvenciáival összehasonlítva folytatjuk.

Új zuzmóanyag-kimutatás levéllakó zuzmóból

A levéllakó zuzmók legtöbbje nem termel zuzmóanyagokat (Lücking 2008a), csak néhány csoportjukban (pl. *Badimia*, *Byssoloma*, *Eugeniella*, *Sporopodium* – Farkas 2014c, Elix et al. 1992, 1995) fordulnak elő kivételesen bizonyos speciális zuzmóanyagok, pl. zeorin, xantokionok és egyéb kinonok.

Tudományra újként került leírásra a *Calopadia erythrocephala* Farkas, Elix et Flakus zuzmófaj (Farkas et al. 2012a), amelyben a piros „fejű” kampilídiumok (konídiumképző struktúrák, a zuzmógomba ivartalan szaporítóképletei) színe a fuzarubin naftakinonnak köszönhető (59. ábra). Ez a pigment első kimutatása a levéllakó zuzmók köréből. A kémiai azonosítást

John Elix ausztrál kollégánk végezte HPLC segítségével. Ez az anyag korábban a *Fusarium javanicum* Koor. és *F. solani* (Mart.) Sacc. patogén gombafajokból és egy nem levéllakó zuzmófajból (*Xanthoparmelia endomiltodes* (Nyl.) Hale) volt ismert (Elix & Wardlaw 2002).



59. ábra. *Calopadia erythrocephala* kampilídiuma és a belőle kimutatott fuzarubin pigment szerkezete (Farkas *et al.* 2012a alapján).

A zuzmóanyagok szerepe

A zuzmóanyagokat a gombák sejten kívüli térbe választják ki. Kristályos formában a hifák külső felületén helyezkednek el. Vízen csak mérsékelten oldódnak, emiatt csak szerves oldószerekkel (pl. acetone) vonható ki a telepből. A víztaszító csoportok miatt a zuzmók még állandóan nedves környezetben sem itatódnak át teljesen vízzel, a bélfifák közötti üregekben levegőbuborékok maradnak, ami lehetővé teszi a gázcserét. A kelátképzésre alkalmas zuzmóvegyületek pedig a magas nehézfém-koncentrációjú aljzatokon (pl. meddőhányókon) való megtelepedést teszik lehetővé. Az emberi tevékenység (pl. cementgyártás, bányatevékenység, fémfeldolgozás, korábban az ólomtartalmú üzemenyagok használata) kicserélhető elemeket bocsát a környezetbe, megváltoztatva a biogeokémiai ciklusokat, a biológiai evolúció során hosszú időn keresztül kialakult egyensúlyt. A levegőbe természetes úton, a talajból, vulkáni hamuból, erdőtüzek során képződő hamuból is jutnak különböző ásványianyag-tartalmú szemcsék, amelyek a gravitáció hatására leülepedve és a csapadékvízben oldódva kerülnek a zuzmók telepének felszínére, ill. belsejébe. Mivel az ioncsere-mechanizmus reverzibilis folyamat, az extracelluláris kötőhelyek elemtartalma az atmoszferikus depozíció aktuális értékét jelzi, ami függ a hely topográfiájától, tengerszint feletti magasságától, klimatikus és más környezeti tényezőktől és az alkalmazott faj tulajdonságaitól. Deruelle & Petit (1983) kimutatta, hogy bár az utak mentén előforduló nehézfém-szennyezettség hatására csökken a telepek nettó fotoszintézisének értéke, fajokként eltérő határértékig ez még nem okozza pusztulásukat. Ezért a zuzmók bizonyos fajait (pl. *Hypogymnia physodes*, *Parmelia*, *Ramalina*,

Cladonia fajok) a légi úton szállított szennyező anyagok megbízható akkumulátorainak tartják (Brown & Brown 1991, Bargagli & Mikhailova 2002).

A zuzmók telepükbe biológiai szükségletüknél jóval több fémiont tudnak felvenni a szubsztrátumból és az atmoszférából, mind száraz, mind nedves depozíció folytán (Nash 1989). Jelentős károsodás nélkül képesek felhalmozni a nehézfémeket, ill. a radioaktív elemeket is (Nimis 1996, Richardson 1992, Seaward 2002, Tuominen & Jaakkola 1973). A nehézfémek nem károsak a zuzmókra, ha a telep felszínén vagy a kéregrétegben lerakódnak, vagy komplex vegyületeként gyakorlatilag inaktív állapotban maradnak hosszú ideig. Az ionok közötti kompetíció csökkenti a citoplazmába jutó toxikus elemek mennyiségét (Beckett & Brown 1984). Bizonyos zuzmófajok ismeretlen sejten belüli mechanizmussal tolerálják a megemelkedett fémkoncentrációt (Ochiai 1977). A bioindikációs vizsgálatokban ezt a jelenséget felhasználják. Passzív indikáció során a különböző mértékben szennyezett területeken fejlődő zuzmótelepeket gyűjtik be, és közvetlenül mérik bennük az elemtartalmat (pl. **Farkas & Pátkai** 1989). Aktív indikáció során természetes, szennyezésmentes élőhelyekről szennyezett területekre áthelyezett (transzplantált) zuzmótelepekben meghatározott idő alatt összegyűlt elemek mennyiségét mérik. Már néhány hónap expozíciós idő elegendő. A mérést különböző eljárásokkal végzik (pl. atomabszorpciós spektrofotometriával – **Farkas et al.** 1985), energiadiszperzív röntgen-analízissel – **Farkas & Pátkai** 1989). Az alkalmazott fajokról és módszerekről Garty (2002) tanulmányában táblázatos összefoglalást találunk. Amennyiben az emissziós forrás megszűnik, a zuzmókban néhány év után (az elemektől és fajoktól függően 1–5 év alatt) az elemszintek visszaállnak a háttérértékek szintjére (Walther *et al.* 1990).

A zuzmóanyagok talajképződésben betöltött szerepéről a 32. oldalon írtam, hogy a kémiai hatás mellett a hifák váltakozó kiszáradásából és duzzadásából származó erők szerepe sem elhanyagolható.

A zuzmóanyagok biológiai aktivitásának kutatása

A zuzmóanyagok biológiai aktivitásával (60. ábra) összefoglaló cikkünkben foglalkoztunk kb. 200 irodalmi forrás alapján, valamint saját vizsgálatokat folytatattunk (**Molnár & Farkas 2010, 2011a**).

Megállapítottuk, hogy a zuzmóanyagok ökológiai szerepe még nagyrészt feltáratlan, a gyógyászat, mezőgazdaság és a környezetvédelem számára fontos hatásai pedig részben kihasználatlanok. A trópusi területek intenzív kutatásával további zuzmóanyagok felfedezése

várható, természetvédelmi okok miatt az új tenyésztési módszerek szerepe jelentős (pl. Stocker-Wörgötter 2008). Néhány jellegzetes példát említek a tárgyalt gazdag irodalomból:



60. ábra. A speciális zuzmóvegyületek biológiai hatásainak összefoglalása (Molnár & Farkas 2011a alapján).

Szabadgyökfogók, antioxidánsok

Mivel a szintetikus antioxidánsok gyakran rákkeltőek, a zuzmókban található természetes antioxidánsok feltárására jelentős. Luo *et al.* (2009) szerint az Antarktiszon uralkodó extrém környezeti körülmények között élő zuzmók nagyobb mennyiségű és erősebb antioxidáns hatással rendelkező vegyületet tartalmaznak, mint a trópusi vagy mérsékelt övi elterjedésű zuzmók. Amo de Paz *et al.* (2010) kimutatták, hogy a *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale és *X. conspersa* zuzmók szalazinsav, sztiktasav, uzneasav tartalmú metanolos kivonatai csökkentik a hidrogén-peroxid-indukálta reaktív oxigénszármazékok (ROS) képződését humán asztrocitákban, ezáltal az említett anyagok felhasználhatóak pl. Alzheimer- és Parkinson-kór kezelésében.

Zuzmóanyagok hatása a nehézfém-homeosztázisra és a levegőszennyezettség-tűrésre

A zuzmóvegyületek érzékenyek a nehézfémekre és a levegőszennyező anyagokra, és szerepet játszanak a zuzmótelep fémháztartásában és szennyezés tűrésében. Białonska & Dayan (2005) szerint az atranorin, a fizodsav és a hidroxifizodsav szintje jelentősen csökkent azokban a *Hypogymnia physodes* telepeken, amelyeket króm-, foszfor- és kénvegyületeket előállító vegyi üzem szomszédságába telepítettek. Ezzel szemben a fizodálsav szintje

szignifikánsan növekedett, azt sugallva, hogy ez a komponens hatékony lehet a szennyezés-stresszel szemben. Hauck *et al.* (2009) vizsgálataiban az uzneasav és a divarikátasav szignifikánsan növelte a Cu^{2+} -ion sejtbe történő felvételét *Evernia mesomorpha* és *Ramalina menziesii* fajokban, ugyanakkor a Mn^{2+} felvételét csökkentették, ezáltal elősegítvén a két faj túlélését. Kimutatták, hogy levegőszennyezéstől érintett területeken a *Parmelia sulcata* szalazinsav-tartalma megváltozik, a zuzmóanyag vörös színű pigmentté alakul.

Hazai Hypogymnia physodes vizsgálatok. A toxitoleráns *Hypogymnia physodes* faj 380 hazai példányának (és összehasonlításként 111 külföldi példány) kémiai vizsgálatát Molnár Katalin PhD hallgatónnal végeztük el (Molnár & Farkas 2011b). A *H. physodes* faj gyakori kéreglakó, lombos telepű zuzmófaj. Nagy elterjedési területe, továbbá a kén-dioxiddal és a nehézfémekkel szembeni mérsékelt érzékenysége miatt gyakran alkalmazták a levegőszennyezettség bioindikátoraként.

Hétféle zuzmóanyag jelenlétét igazoltuk a telepekben HPTLC és HPLC analízissel: a kéregrétegben található β -orcinol para-depszid-típusú atranorin és klór-atranorin, a bélrétegbeli β -orcinol depszidon-típusú fizodálsav és proto-cetráriasav, valamint szintén a bélrétegben található orcinol depszidon-típusú fizodsav, 3-hidroxi-fizodsav (syn. oxifizodsav, konfizodsav) és 2'-*O*-metil-fizodsav. Eltérő kemotípusok nem jellemzik. Mennyiségi vizsgálataink szerint a bélréteg hifáin lerakódott depszidonok képezik a fő szekunder anyagcseretermék-készletet, a kéregrétegben található depszidek pedig jelentősen kisebb koncentrációban fordulnak elő. Az általunk vizsgált minták közötti mennyiségi eltérések nem mutattak egyértelmű mintázatot és összefüggést az eltérő környezeti körülményekkel.

HPLC vizsgálataink elsődleges célja a *H. physodes*-ben előforduló anyagok pontos azonosítása és azok mennyiségének összehasonlítása volt. A HPLC-vel kimutatott hétféle szekunder anyagcseretermék az összes vizsgált mintában jelen volt, ezért megállapíthatjuk, hogy a faj kémiaiailag jól meghatározott karakterű és nincsenek különböző kemotípusai. Ez az eredmény megerősíti a HPTLC-s vizsgálataink eredményeit. Magyarországon két másik *Hypogymnia* faj is előfordul a „Magyarországi zuzmók és zuzmólakó mikrogombák revideált fajlistája” online adatbázis (Lőkös & Farkas, 2009) szerint: a *H. farinacea* Zopf és a *H. tubulosa* (Schær.) Hav. A három faj morfológiailag eltérő, de esetenként a példányok fejletlensége vagy károsodott volta miatt a megkülönböztetés nehézségekbe ütközhet. Mivel azonban másodlagos kémiájukat tekintve is különböznek (vö. Zeybek *et al.*, 1993a, b; 2. táblázat), ez segíthet eldönteni a példány faji hovatartozását.

2. táblázat. A három hazai *Hypogymnia* faj zuzmóanyagai előfordulásának összevetése [Zeybek *et al.* (1993a, b) alapján].

	atranorin	klór-atranorin	fizodálsav	proto-cetráriásav	fizodsav	3-hidroxi fizodsav	2'- <i>O</i> -metil-fizodsav	alektoriasav
<i>farinacea</i>	+	+	-	-	+	+	+	-
<i>physodes</i>	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>tubulosa</i>	+	+	-	-	+	+	+	nyomokban

Molekuláris genetikai vizsgálataink során az AFTOL törzsfelődéstani és rendszertani kutatóprogram adta korlátozott lehetőségünk kapcsán az ott használt lokuszok szekvenciáinak elemzésére koncentráltunk a hazai *Hypogymnia physodes* minták vonatkozásában is. Mint-hogy a telepek különböző élőhelyekről származtak, a kis mintaszám adta lehetőségek mellett megpróbáltunk következtetéseket levonni arra vonatkozóan, hogy a különböző környezeti körülmények közül származó populációk genotípusában vannak-e eltérések.

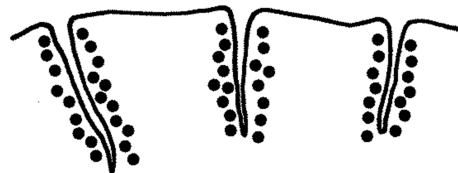
A DNS-amplifikáció és -szekvenálás 16 *ITS* (6 kb), 18 *nucLSU* (1,4 kb), 3 *nucSSU* (1,6 kb), 21 *mitSSU* (8 kb), 1 *RPB1* (A–D régió 1,2 kb; D–G régió 1,8 kb), 10 *RPB2* (5–7 régió 1,2 kb; 7–11 régió 9 kb), és 15 *EF1 α* (1,4 kb) szekvenciát eredményezett. Ezek közül az *ITS*, *LSU*, *nucSSU*, *mitSSU* és *EF1 α* használható populációs szintű vizsgálatokhoz zuzmóknál. Az általunk tanulmányozott populációk esetén kismértékű különbség volt detektálható az említett szekvenciákban. Ezt az *ITS* és az *EF1 α* szekvenciák maximum parszimónia elven alapuló analízise is megerősítette. Eredményeink alapján összességében megállapítható, hogy a vizsgált, eltérő földrajzi helyekről származó *Hypogymnia physodes* populációk (15 magyarországi és 3 svédországi) genetikailag kis eltéréseket mutatnak a fenti lokuszok tekintetében, ezek viszont nem jeleznek földrajzi mintázatot. Azaz, a különböző természetes élőhelyeken ugyanaz a tág tűrésű faj fordul elő, nem lehetett kimutatni a finom élőhelyi különbségeknek megfelelő típusok jelenlétét.

Fény- és UV-védelem

A zuzmók egyik stratégiája – a morfológiai modifikációk mellett (ld. 61. ábra) – a célból, hogy védelmezzék fényérzékeny fotobiontaikat az erős fénytől és az UV-sugárzás káros hatásaitól: a fényszűrés és UV-B-védelem zuzmóanyagok által. A fényszűrés elmélete Ertl (1951) nevéhez fűződik, aki megfigyelte, hogy a felső kéregrétegben elhelyezkedő zuzmóvegyületek növelik annak átlátszatlanságát, és így csökkentik az algasejtek rétegét elérő beeső fény-sugárzás mennyiségét. A fényszűrő kéregpigmentek (például parietin, uzneasav,

vulpinsav) elnyelik a beeső fény nagy részét (Rao & Leblanc 1965), ezáltal védik a fotoszintetizáló partnert a túl erős fénysugárzástól (Galloway 1993, Solhaug & Gauslaa 1996).

Újabban, a globális klímaváltozás kapcsán került a figyelem előterébe a magashegységi zuzmókban található uzneasav UV-szűrő tulajdonsága. (Legújabbban a sugárzásnak kitett helyeken élő hazai uzneasav-tartalmú fajokkal kapcsolatban terveztünk vizsgálatot, benyújtott *NKFI-OTKA NN* pályázat). A zuzmóanyagok termelődése a termőhely bizonyos tényezőivel (pl. kitettség, hőmérséklet) összefüggésbe hozható (Rikkinen 1995). A fajok zuzmóanyag-mintázatai felhasználhatók a nagy magasságok, ill. sarkvidékek környezeti tényezőiben beálló változások monitorozására is, ami előrevetítheti az ózonlyuk növekedésének következtében várható globális változásokat is.



61. ábra. Ablakos felépítésű zuzmó (*Lecanora cf. transbaicalica*) (Schubert 1982 alapján).

Allelopátia

A zuzmók szekunder anyagcseretermékei allelopatikus ágensként viselkedhetnek, azaz befolyásolhatják a szomszédos zuzmók, nem-lichenizált gombák, mohák és edényes növények, valamint mikroorganizmusok fejlődését és növekedését (Lawrey 1986, 1995, Pyatt 1967, 1968, Rundel 1978, Romagni *et al.* 2004, Macías *et al.* 2007). Reutimann & Scheidegger (1987) szerint bizonyos atkafajok zuzmófogyasztása és -kerülése összefüggésben van eltérő zuzmóanyag-összetételükkel.

Antimikrobiális hatás

Az atranorin, fumár-proto-cetrársav, giroforasav, lekanorasav, fizodsav, proto-cetrárisav, sztiktasav és uzneasav zuzmóanyagok antimikrobiális hatást mutattak hat baktérium és tíz gomba ellen, ezek között voltak állati-, növényi- és humánpatogének, mikotoxin termelők és élelmiszerek romlását okozó organizmusok (Ranković & Mišić 2008). Mivel a mikroorganizmusok rezisztenciát fejleszhetnek ki az antibiotikumokkal szemben, a zuzmóanyagok hatékony új bioaktív anyagokként szolgálhatnak.

Antiherbivor hatás

A zuzmók szerkezeti tulajdonságaik és a zuzmóanyag-termelésük folytán alacsony tápértékű táplálékul szolgálhatnak egyes növényevők számára, pl. rovarok, atkák, csigák (Nimis &

Skert 2006, Pöykkö *et al.* 2005). Minthogy a szintetikus vegyszerekkel szemben a természetes növényi eredetű anyagok kevésbé ártalmas hatásúak a környezetre, a zuzmóanyagok alkalmasak lehetnek új növényvédő szerek előállítására (Dayan & Romagni 2001).

Citotoxikus, rákellenes és vírusellenes hatás

Több zuzmóanyag rendelkezik citotoxikus, antivirális vagy virucid tulajdonságokkal. Az uzneasavat tekintik az elsőszámú megfelelő jelöltnek új, természetes eredetű, nem-genotoxikus kemoterápiás gyógyszeralapanyagként (Scirpa *et al.* 1999. Mayer *et al.* 2005). A *Cetraria*, *Cladonia*, *Lasallia*, *Lobaria*, *Parmelia*, *Ramalina*, *Sticta*, *Umbilicaria* és *Usnea* fajok nagy poliszacharid-, illetve pszoromsav, proto-licheszterinsav vagy nefroszterénsav tartalmuknak köszönhetően szintén hatásosak (Nishikawa *et al.* 1970, 1974, Tokuzen 1971), Takahashi *et al.* 1974).

Allergének

A zuzmóanyagok (pl. atranorin, lobáriasav, sztiktasav). kontakt dermatitist, bőr és légzőszervi tüneteket (pl. bőrpír, viszketés, hámlás, csalánkiütés, szénanátha és asztma) okozhatnak az erdőszetben és kertészetben dolgozóknál, szabadban töltött tevékenységek során, valamint olyan kozmetikumok használatakor, amelyek zuzmóanyagokat tartalmaznak, pl. parfümök, borotválkozás utáni szerek, fényvédő szerek (Aalto-Korte *et al.* 2005, Mitchell & Champion 1965).

Láz- és fájdalomcsillapító hatás

Megállapították, hogy a *Roccella montagnei* zuzmóból kivont uzneasav gyulladáscsökkentő hatású (Vijayakumar *et al.* 2000). Okuyama *et al.* (1995) vizsgálatai szerint a diffraktasav és az uzneasav fájdalomcsillapító hatású.

Ranković (2015) összeállítása szerint a bioaktív zuzmóvegyületek gyógyászati felhasználásának lehetőségei még nagyrészt kihasználatlanok. A napjainkig azonosított több mint 1000 zuzmóvegyületen túl ez a szám bizonyosan növekedni fog az újonnan leírásra kerülő (főként trópusi) fajok kémiaiájának analízise folytán. A kísérletes technikák fejlődésével pedig egyre teljesebb képet kapunk a zuzmóanyagok keletkezéséről, biológiai hatásairól, és a zuzmószimbiózisban betöltött tényleges szerepükről.

A zuzmók jövőben várható szerepének kutatása

A zuzmók a környezetminőség változásának érzékeny indikátorai. Ezért a különböző monitorozásokban mindig is szerepet kaphatnak. A globális klímaváltozás hatására, akár kontinentális, akár óceánikus irányú a változás, mindenképpen a zuzmók fajösszetétel-beli és borításváltozására lehet számítani Földünk nagy részén. Bizonyos helyeken mennyiségük csökkenhet, másutt ugyanakkor tömegesebbé válhatnak taxononként más-más arányban. Az extrém környezeti körülményekkel kapcsolatos tűrőképességük inkább azt sugallja, hogy több helyen válhatnak uralkodóvá a vegetációban. Mivel képesek a ködcsapadékot hasznosítani, ködsivatagokban (pl. Atacama) tömegesen fordulhatnak elő.

A természetvédelmi szempontokra ma már a társadalom és a gazdaság jobban figyel, mint korábban. Ez remélhetőleg így lesz a zuzmók felhasználásával kapcsolatban is. A jövő számára kitűzött cél, hogy zuzmótenyészetekből vonják ki az antibiotikum-természetű és illatszer-gyártásban eddig felhasznált zuzmóanyagokat (vö. Stocker-Wörgötter 2008, Stocker-Wörgötter & Elix 2002). Ily módon lehetővé válik az is, hogy akár ritka zuzmók kis mennyiségben előforduló biológiailag aktív anyagait is hasznosítsák. Arra is sor kerülhet, hogy szintetikus úton állítsák elő ezeket a vegyületeket.

Újabban egyre nagyobb súlyt fektetnek a zuzmók antitumor aktivitásának kutatására. (vö. Mayer *et al.* 2005, Ranković 2015).

A jövő kutatási irányait jelzi egy űrkísérlet (Cain 2005). Ennek során 15 napig tartottak űrbeli körülmények (20 °C és -20 °C közötti hőingadozás, UV-sugárzás, légmentes tér) között két zuzmófajt (*Rhizocarpon geographicum*, *Xanthoria elegans*). A zuzmók a világűrben inaktív állapotban voltak, azonban a Földre visszatérve normális életjelenségeket mutattak. Mindezek, még ha korlátozott mértékben is, de a marsi élet, illetve az élet múltbeli és jövőbeli bolygók közötti szállítási lehetőségének bizonyítékai lehetnek (Horváth *et al.* 2006). De Vera *et al.* (2014) bebizonyították, hogy egy cianobaktérium fotobiontát tartalmazó zuzmó (*Collema* sp.) képes túlélni a Mars felületének klimatikus körülményeit.

A zuzmók változatos felépítése, extrém környezeti tényezőkkel szemben ellenálló élettani tulajdonságai és speciális zuzmóanyagai ma még feltáratlan lehetőségeket rejtenek magukban. Csak további tanulmányozásuk deríthet fényt ezekre a lehetőségekre.

Eredményeim összefoglalása

Legfontosabb hozzájárulásaimat a lichenológia fejlődéséhez az alábbi területeken tettem.

Összefoglaló könyv írása

A szakterületet összefoglaló, addigi kutatási eredményeimet áttekintő magyarnyelvű könyvem 2007-ben jelent meg (**Farkas 2007**).

A biodiverzitás kutatása

A biodiverzitás számbavétele

A Földön közel 20 000 (Sipman & Aptroot 2001, Feuerer et Hawksworth 2007, Kirk *et al.* 2008), Európában kb. 8000 zuzmófaj él (Smith *et al.* 2009, Wirth *et al.* 2013), ebből Magyarországon korábban 715 fajt mutattak ki (Verseghy 1994). Újabb vizsgálataink szerint a hazai fajszaám közelebb áll a 900-hoz, online fajlistánkban jelenleg 867 zuzmófaj, ezenkívül 56 zuzmólakó gombafaj szerepel (**Lőkös & Farkas 2009**). Ezek közül 35 fajt elsőként mutattam ki az ország különböző területeiről: pl. *Bacidina egenula*, **Farkas et al. 2001**; *Leptogium biatorinum* és a *Leptogium magnussonii*, **Czeika et al. 2004**; *Normandina pulchella*, **Farkas & Tuba 2005**; *Ochrolechia arborea*, **Farkas et al. 2009**; *Sarcopyrenia gibba*, **Farkas & Lőkös 2003b**.

Megkezdtem a hazánkban elhanyagolt zuzmólakó gombakutatás fejlesztését. Tanítványommal, Varga Nóra PhD hallgatóval több hazai és nemzetközi poszter-publikációt (**Farkas et al. 2013c**, **Farkas & Varga 2014**, **Varga et al. 2015a, b**) készítettünk e témában. Kéziratban elkészült 16 Magyarországra új fajt tartalmazó folyóiratcikkünk. Vizsgálatainkkal igazoljuk, hogy a természetesebb élőhelyeken a zuzmólakók diverzitása magasabb.

Áttekintettem a Szatala Ödön hazai lichenológus (1889–1958) által leírt zuzmótaxonokat. Öt európai és négy ázsiai országban gyűjtött típusanyagok vizsgálatát végeztük el. A leírt 169 taxon közül 27 nevének lektotipizálására került sor a *Taxon*, rangos nemzetközi folyóiratban megjelent nevezéktani munkánkban (**Şenkardeşler et al. 2014**).

Számba vettem az ismert levéllakó zuzmótaxonokat és megállapítottam, hogy az első világmonográfiában (Santesson 1952) bemutatott 236 fajhoz képest az új leírások és nomenklaturai változások következtében jelentősen megemelkedett a levéllakó zuzmók fajszaama (337 – **Farkas 1986a, b**; 482 – **Farkas & Sipman 1993**; 573 – **Farkas & Sipman 1997**; 688 – **Lücking és mtsai 2000**; kb. 900 – **Lücking 2008a**), jelenleg 928, ami a monográfiát

követően megjelent 708 publikációnak köszönhető (**Farkas 2014a**). Adatainkat folyóiratcikkekben és tankönyvekben idézték a globális biodiverzitás mértékének szemléltetésére (Hawksworth 1991, Honegger 1996, 2008, Lücking 2003, 2008a).

A levéllakó zuzmók körében florisztikai újdonságként mutattam ki 67 fajt a Fidzsi szigetekre (**Farkas 2008**, 2013), Dél-Afrikára új adatot jelentő 13 faj között két fajt (*Arthonia mira*, *Porina palmicola*) Afrikára is újként (**Farkas 2004**), 4 fajt a Karib-szigetek térségére, 9 fajt pedig Trinidad és Tobago területére (**Farkas & Hawksworth 2004**).

Új fajok leírása, rendszertani átsorolások

A globális környezeti problémák megértése és megoldása érdekében a környezet minőségére érzékeny trópusi levéllakó kriptogám szervezetek biodiverzitásának kutatása során összesen 19 tudományra új levéllakó fajt írtam le (részben társszerzőkkel: Elix, Flakus, Lücking, Vězda, Wirth) Afrikából és Amerikából, 1991 után 12 fajt: *Bacidina simplex* Farkas et Vězda 1993, *Badimia vezdana* Lücking, Farkas et Wirth 2011, *Byssoloma absconditum* Farkas et Vězda 1993, *Byssoloma confusum* Farkas et Vězda 1993, *Calopadia erythrocephala* Farkas, Elix et Flakus 2012, *Coenogonium seychellense* Farkas 2014, *C. subdilucidum* Farkas et Vězda† 2014, *Gyalectidium palmicola* Farkas et Vězda 1993, *Lyromma coronatum* Flakus et Farkas, *L. multisetulatum* Flakus et Farkas 2013 és *Macentina pocsii* Farkas et Vězda 1993) zuzmófajokat, továbbá egy levéllakó zuzmón élő zuzmólakó gombát: *Keratosphaera antoniana* Flakus, Farkas et Lücking 2010 (**Farkas 2010c**, **Farkas & Vězda 1993**, **Lumbsch et al. 2011**, **Farkas et al., 2012a**, **Flakus & Farkas 2013**, **Farkas 2014d**).

Az új levéllakó zuzmófajokon kívül egy kéreglakó fajt is leírtam társszerzőségben: *Topelia jasonhurii* Lőkös, Farkas et S. Y. Kondr. (**Kondratyuk et al. 2013**).

Ezekon kívül jelenleg publikálás alatt van a *Tamasia fijiensis* Farkas gen. et spec. nova tudományra új faj és nemzetség és a *Porina kadavuensis* Farkas sp. n. faj (**Farkas 2008**, 2013).

1991 után 11 új kombinációt vezettem be (**Farkas 1995**, **Farkas & Sipman 1997**, **Farkas 2015a, b**). 135 jelenleg használt nevet állapítottam meg a *Bacidia* s. l. levéllakó taxonjaira, továbbá 99 szinonim vagy érvénytelen nevet (**Farkas 2015a, b**). Új pozíciójuk megállapítását követően 8 fajt soroltam át másik nemzetségbe: *Bacidina cinnamomea* (Kremp.) Farkas, *Bacidina clauzadei* (Sérus. et Lambinon) Farkas, *Brasilicia dimerelloides* (Vězda) Farkas, *Brasilicia foliicola* (Vězda) Farkas, *Brasilicia ituriensis* (Vězda) Farkas, *Brasilicia olivaceorufa* (Vain.) Farkas, *Brasilicia subsimilis* (Vězda) Farkas, *Szczawinskia permira* (Vězda) Farkas. Korábbi publikációkban, 1991 után még 3 új kombinációt hoztam létre: *Sarrameana albidoplumbea* (Hook. f. et Taylor) Farkas (**Farkas 1995**), *Strigula smaragdula*

var. *stellata* (Nyl. et Cromb. ex A. M. Ward) Farkas, *Thelenella verruculosa* (R. Sant.) Farkas et Sipman (Farkas & Sipman 1997).

A taxonómiai rendezés következtében a levéllakó zuzmótaxonok között nem maradt egyetlen *Bacidia* faj sem, a korábbi, *Bacidia* De Not. nemzetségbe tartozó fajok 12 nemzetségbe kerültek átsorolásra: *Bacidina*, *Badimia*, *Badimiella*, *Baflavia*, *Bapalmuia*, *Barubria*, *Brasilicia*, *Eugeniella*, *Fellhanera*, *Fellhaneropsis*, *Scoliciosporum* és *Szczawinskia* (vö. Lücking *et al.* 2000).

A biodiverzitás becslése, bioindikáció

Bioindikációs zuzmóterképezési vizsgálatunkban (Farkas *et al.* 2001) Komáromból 84 helyről gyűjtött 630 példány alapján 50 zuzmófajt mutattunk ki, amelyek közül 18 faj kizárólag fakérgen él. A korábbi debreceni és szegedi vizsgálatokhoz hasonlóan a leggyakoribb, egyúttal nitrofrekvens fajok (pl. *Lenora hagenii*, *Amandinea punctata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Xanthoria parietina*) egyértelműen a megemelkedett porszennyeződésre utaltak, mivel Komárom esetében az értékek az egész év során az egészségre káros határérték közelében voltak, sőt néha meg is haladták azt. A városban két küzdelmi zónát jelöltünk ki az előforduló zuzmótelepek mérete, faji hovatartozása és borítása alapján.

A *BioAssess EU FP7* projekthez kapcsolódóan vettem részt két nagyszámú (Magyarországról közel 50 ezer példány, a teljes vizsgálatban 157 nemzetség/ 768 faj) adaton alapuló európai zuzmó-biodiverzitást felmérő tanulmányunk (Bergamini *et al.* 2005, Stofer *et al.* 2006) elkészítésében, amelyben adataink a lichenológiai szempontból is egyedülálló Pannon régiót képviselik. Ez esetenként referenciaként szolgált a teljes vizsgálat számára. A kiválasztott élőlénycsoportok között a zuzmók biodiverzitásának (növekedési forma, szaporodási típusok, fotobionta partner, generalista/specialista fajok) felmérése és összefüggések megállapítása – a tájhasználattal kapcsolatban – a környezet állapotának megítélését és predikcióját biztosította. Az intenzív tájhasználattal jellemzett területeken észlelt gyakorisági értékek igazolták a kisebb méretű propagulumok nagyobb távolságok közötti terjesztő szerepének jelentőségét. Durva léptékű vizsgálatban makrozuzmók felmérését javasoltuk a teljes zuzmóflóra helyett, ami jelentős időt, pénzt és energiát takaríthat meg a terepi és laboratóriumi munkák során. A ritka zuzmók fajszerkezetének további erőteljes csökkenését prediktáltuk a tájhasználat további intenzív növekedése esetén.

Megállapítottam, hogy a trópusi élőhelyek állapotának (antropogén hatások), típusának (nyílt/zárt vegetáció, erdőtípusok), illetve mikroklímájának jellemzésére az általam

vizsgált trinidadai, ausztráliai és tanzániai mintahelyeken is alkalmasak a levéllakó zuzmók (Farkas & Hawksworth 2004, Farkas 2010a, 2015a).

A zuzmók kémiai diverzitásának kutatása

A HPLTC bevezetése a hazai lichenológiába

A HPLTC nagyfelbontású vékonyréteg-kromatográfia lichenológiai adaptálását (Arup *et al.* 1993) követően 1998-ban bevezettem és alkalmaztam a módszert több hazai zuzmócsoport (pl. *Hypogymnia physodes*, Molnár & Farkas 2011b) és trópusi levéllakó zuzmók vizsgálatára (pl. Farkas *et al.* 2012a, Farkas 2010, 2011, 2014c). Mintegy 150 faj kb. 4-5000 mintájából 57 különböző zuzmóanyagot mutattam ki, amelyek magyar nevét is újként hoztam létre.

A témavezetésemmel doktorált Molnár Katalin tanítványommal együtt közel 200 irodalmi forrás alapján összefoglaltuk a zuzmók szekunder anyagcseretermékeinek biológiai hatásairól megjelent eredményeket (Molnár & Farkas 2010, 2011a). Megállapítottuk, hogy a zuzmóanyagok ökológia szerepe még nagyrészt feltáratlan, a gyógyászat, mezőgazdaság és a környezetvédelem számára fontos hatásai pedig részben kihasználatlanok. A trópusi területek intenzív kutatásával további zuzmóanyagok felfedezése várható, természetvédelmi okok miatt az új tenyésztési módszerek szerepe jelentős (pl. Stocker-Wörgötter 2008).

A *Cetrelia* (143), *Cladina* (267), *Lepraria* (300), *Toninia* (235), *Xanthoparmelia* (800) zuzmónemzetségek összes elérhető hazai példányát (számuk zárójelben) vizsgáltuk HPTLC-módszerrel, ahol a morfológiai tulajdonságok mellett a zuzmóanyagok kimutatásának jelentős szerepe volt a taxonok azonosításában, elkülönítésében (Farkas & Biró 2015, Farkas *et al.* 2012b, Varga *et al.* 2014, Lőkös & Farkas 2000, Farkas & Lőkös 2002, 2010, Farkas & Suija 2008, Farkas & Veres 2009, Farkas *et al.* 2011, 2012c, 2013b, 2014, Vondrák *et al.* 2009).

Kémiai vizsgálatokkal kimutattuk a *Cetrelia chicitae*, *C. monachorum* és *Cladonia arbuscula* ssp. *squarrosa* taxonok Magyarországra nézve új jelenlétét.

Korábban egy taxonhoz sorolt példányok zuzmóanyag-összetételének elemzésével azonosított taxonok (pl. hazai *Cetrelia* fajok, *Xanthoparmelia* fajok néhány Balkán országból) előfordulását térképen ábrázolva kimutattuk az adott helyek diverzitásának növekedését (Farkas *et al.* 2015a; 39, 40. ábra).

Annak alapján, hogy a HPTLC-vel és HPLC-vel kimutatott hétféle szekunder anyagcseretermék az összes vizsgált *Hypogymnia physodes* mintában (380 hazai és 111 külföldi példány) jelen volt, megállapítottuk, hogy a faj kémiai jól meghatározott karakterű és

nincsenek különböző kemotípusai, a mennyiségi eltérések nem függenek össze az eltérő környezeti körülményekkel (Molnár & Farkas 2011b).

A HPLC és LC-MS lichenológiai alkalmazása

Az új levéllakó *Calopadia erythrocephala* fajból elsőként mutattuk ki az élővilágból alig ismert fuzarubin naftakinon pigmentet (Farkas *et al.* 2012a).

Két, hazánkból leírt *Xanthoparmelia* faj (*X. pulvinaris* (Gyelnik) Ahti et D. Hawksw., *X. subdiffluens* Hale) új norsztiktasav tartalmú kémiai változatait mutattam ki és igazoltam munkatársaimmal együtt tömegspektrometriával kapcsolt folyadékkromatográfiás módszerrel (LC-MS) (Farkas *et al.* 2015b).

Egyéb eredmények

Molekuláris genetikai vizsgálatok elindítása a hazai lichenológiában

Molnár Katalinnal és további munkatársaimmal együtt elsőként végeztünk molekuláris genetikai szekvenciavizsgálatokat hazai zuzmókon (*Hypogymnia physodes*, *Toninia* fajok, *Xanthoparmelia pulvinaris*, Farkas *et al.* 2008, Molnár & Farkas 2011b, Molnár *et al.* 2012). A *H. physodes* mintákon a módszer bioindikációs alkalmazási lehetőségét is vizsgáltuk az *ITS* és az *EF1 α* lokuszokon, ezek viszont nem jeleztek földrajzi mintázatot. Azaz, a különböző természetességű élőhelyeken ugyanaz a tág tűrésű faj fordul elő, nem lehetett kimutatni a finom élőhelyi különbségeknek megfelelő típusok jelenlétét.

Ugyancsak kimutattuk, hogy a *T. sedifolia* és *T. opuntoides* *nSSU* szekvenciái közelebb állnak egymáshoz, míg a *T. physaroides* minták elkülönültek és egy jellegzetes intronnal rendelkeztek.

Konzervációbiológia – zuzmófajok törvényes védettsége

Tizenhét zuzmófaj törvényes védelmét előkészítő konzervációbiológiai kutatást folytattunk. A hazai zuzmófajok morfológiai és kémiai vizsgálatokon alapuló taxonómiai revíziója és elterjedési vizsgálata szakmai javaslatot tett lehetővé a fajok gyakoriságára, veszélyeztetettségére és törvényes védettségére vonatkozóan. A „23/2005. (VIII.31.) KvVM” törvény a következő fajok védelmét biztosítja: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *Cladonia magyarica* Vainio, *Usnea florida* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *Xanthoparmelia pseudohungarica* (Gyelnik) Hale (mai nevén *X. pulvinaris* (Gyeln.) Ahti et D. Hawksw.), és *X. subdiffluens* Hale (Farkas & Lőkös 1994, 2007, Sinigla *et al.* 2014). A *C. aculeata* és *U.*

florida fajok védelmét hazai rendkívüli ritkaságuk, a többi három fajét közel endemikus voltuk indokolja. 2008-ban a Habitat Direktiva V.b. függelékében szereplő zuzmók, mint populációs szempontból jelentős, tömeges gyűjtés alól kizárt fajok – *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. mitis* Sandst. és *C. rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg.– törvényes védelme valósult meg a 18/2008(VI.19.) KvVM r. hatására. Legújabb kémiai revízióink alapján ezek a következő taxonoknak felelnek meg: *C. arbuscula ssp. squarrosa* (Wallr.) Ruoss, *C. arbuscula ssp. mitis* (Sandst.) Ruoss és *C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. (**Farkas et al. 2012b**). Kimutattuk, hogy mindhárom taxon nagyon ritka hazánkban, védettségük egyaránt indokolt.

Javaslatunk alapján 9 újabb rendkívül ritka, veszélyeztetett makrozuzmófaj (*Cetraria islandica* (L.) Ach., *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln., *Solorina saccata* (L.) Ach., *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg., *U. hirsuta* (Sw. ex Westr.) Ach., *U. polyphylla* (L.) Baumg., *Xanthoparmelia pokornyi* (Körb.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. et Lumbsch, *X. ryssolea* (Ach.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. et Lumbsch) vált a 83/2013.(IX.25.) VM törvény által védetté (**Farkas & Lőkös 2009, Sinigla et al. 2015**). Minthogy a makrozuzmók diverzitása és a terület teljes zuzmófaj-diverzitása, illetve teljes biodiverzitása erős korrelációt mutat (Hedenås & Ericsson 2000, **Bergamini et al. 2005**), a makrozuzmóknak bioindikátor szerepe van a védett területek kijelölése szempontjából, fokozott védelmük az adott helyeken ezért is igen jelentős. Szinte az összes fenti fajra vonatkozóan elmondható, hogy a másutt tömeges, de hazánkban ritka fajok hazai populációinak védelme azért indokolt, mert ez biztosítja a fajok kriptikus genetikai diverzitásának megőrzését (vö. Bickford et al. 2007, Crespo & Lumbsch 2010, Crespo & Pérez-Ortega 2009, Hawksworth & Rossmann 1997).

Tudománytörténeti kutatások

A 18. századi múltra visszatekintő hazai zuzmókutatás legfontosabb személyeit, eseményeit, szakaszait és kutatási témáit 1999-ben tekintetem át (**Farkas & Lőkös 2009**).

Tudománytörténeti tevékenységem során feldolgoztam dr. Antonín Vězda (1920–2008) munkásságát, aki 1948–2008 között 376 tudományos publikációjában 478 taxont (2 családot, 38 nemzetséget, 399 fajt) írt le (**Farkas et al. 2010a, b**). A Gomphillaceae, Pilocarpaceae és Ecolchiaceae családok kutatására koncentrált. Ő írta le és nevezte el az egyik jellegzetes ivartalan szaporító-képletet, a hifofórát és különböző típusait (Vězda 1973, Kalb & Vězda 1988), ami levéllakó zuzmóknál különösen gyakori. Gyűjteményi munkája (1960–1991: Lichenes Selecti Exsiccati, 1–2500 – benne 126 levéllakó, 1992–2003: Lichenes Rariores

Exsiccati, 1–500 – benne 71 levéllakó) a világon egyedülálló szolgálatot jelentett a lichenológiai kutatás fejlődése számára.

Ezzel összefüggésben 2010-ben elindítottam a *Lichenes Delicati Exsiccati Editae in memoriam Antonín Vězda exsiccata* sorozatot, ahol eddig a 60. sorszámot értem el (**Farkas 2010c, 2011, 2014c, d**).

Köszönetnyilvánítás

A disszertáció készítése során Borhidi Attila, Fekete Gábor, Pócs Tamás és Vida Gábor akadémikusoktól és Vörös Lajostól, az MTA doktorától kaptam rendkívül hasznos tanácsokat.

Dr. Lőkös László kemény kritikája és pótolhatatlan támogatása eddigi pályám során végig elkísért.

Továbbra is rendkívül hálás vagyok mindazon tanárainknak, pályatársaimnak és családtagjaimnak, akiket részletesen felsorolok könyvem 11–12. oldalán, most azonban szeretnék megemlíteni néhány további olyan személyt és történetet is, ami nélkül nem születhetett volna meg ez a munka.

Diákéveim, majd pályám során kivételes személyiségekkel hozott össze a sors. Általános iskolai „élővilág”-tanárom Kádár Józsefné Magdi néni órái máig felejthetetlenek számomra. Sajó Istvánné Ildikó pedig gimnáziumban tanított biológiára és kémiára – a tananyaggal kapcsolatos minden kérdésemre választ és olvasnivaló irodalmak sorát kaptam tőle az órák végén vagy a következő tanóra során. Testvérem, aki ma dr. Farkas Lajos állatorvos – ösztönzött a tanulmányi versenyeken való részvételre, segítségével egy évvel korábban megtanultam a negyedik gimnáziumi biológia tananyagot. Az első biológus, akit személyesen megismerhettem, dr. Sente Lajos volt, aki mára a kémiai tudományok doktora, a Cyclolab igazgatója. Mellette készítettem az első kromatogramot még középiskolás koromban. Pócs Tamás, az MTA r. tagja hívta fel a figyelmemet a levélen élő trópusi zuzmók sokaságára és ismerttetett meg dr. Antonín Vězda cseh-morva lichenológussal, akivel e zuzmók sokféle szépségét és érdekességét fedeztük fel. Dr. Hildur Krog már az 1980-as évek végén buzdított a levéllakó zuzmók kémiai vizsgálatára, végül dr. Adam Flakus lengyel és dr. John A. Elix ausztrál kollégáimmal volt szerencsénk összekapcsolni a levéllakó zuzmótaxonómiát és a speciális zuzmóanyagok kémiáját, amikor a *Calopadia erythrocephala* levéllakó zuzmóban, mint az élővilág negyedik képviselőjében megtaláltuk a fuzarubin naftakinont (**Farkas et al. 2012a**).

Tanítványaim közül kiemelem dr. Molnár Katalin, Veres Katalin, Varga Nóra és Biró Bernadett együttműködő segítségét.

Az *Országos Tudományos Kutatási Alapprogramok* több pályázata (000939, 000941, 013275, 030209, 047160, 081232) 1991 óta folyamatosan támogatta kutatásaimat, amelyek eredményei az itt tárgyalt ismeretek közé is beépültek.

A Bolyai János Kutatási Ösztöndíj, ami 1998–2001, illetve 2004–2007 között két periódus során nyújtott számomra támogatást, doktori értekezésem keretében szolgáló könyvem kéziratának megírását tette lehetővé.

Az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézetnek és az MTA Ökológiai Kutatóközpontnak köszönöm munkakörülményeim biztosítását, kollégáim – mindenekelőtt a Növénykémiai és Botanikai Kutatócsoport mindenkori tagjainak – kitüntető figyelmét és érdeklődését.

Irodalomjegyzék

Az irodalmi hivatkozások közül saját publikációimat a szövegben félkövér szedéssel emelem ki, az 1991 utáni publikációk esetén az évszám is félkövér.

A disszertációhoz felhasznált saját IF publikációk, 1992–2015

- Bergamini, A., Scheidegger, C., Stofer, S., Carvalho, P., Davey, S., Dietrich, M., Dubs, F., Farkas, E., Groner, U., Kärkkäinen, K., Keller, C., Lőkös, L., Lommi, S., Máguas, C., Mitchell, R., Pinho, P., Rico, V. J., Aragón, G., Truscott, A.-M., Wolseley, P. & Watt, A. 2005: Performance of macrolichens and lichen genera as indicators of lichen species richness and composition. – *Conservation Biology* **19**(4): 1051–1062.
IF: 4.110
- Farkas, E. & Flakus, A. (2015): Rare or overlooked? - Two species of *Lyromma* (Lyrommataceae, lichenized Ascomycota) are new for Africa. – *Herzogia* **28**(1): 204–211.
IF: 0.653
- Farkas, E. & Hawksworth, D. L. (2004): New foliicolous lichen records from two different habitats in Trinidad. – *Caribbean Journal of Science* **40**(3): 399–401.
IF: 0.533
- Farkas, E. & Vězda, A. (1993): Five new foliicolous lichen species. – *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* **28**: 321–330.
IF: 0.039
- Farkas, E., Elix, J. A. & Flakus, A. (2012): *Calopadia erythrocephala*, a new foliicolous lichenised fungus from Brazil. – *Lichenologist* **44**(3): 395–399.
IF: 1.135
- Farkas, E., Lücking, R. & Wirth, V. (2010a): A tribute to Antonín Vězda (1920-2008). – *Lichenologist* **42**: 1–5.
IF: 1.231
- Farkas, E., Kursinszki, L., Szöke, É. & Molnár, K. (2015b): New chemotypes of the lichens *Xanthoparmelia pulvinaris* and *X. subdiffluens* (Parmeliaceae, Ascomycota). – *Herzogia* **28**(2): 679–689.
IF: 0.653
- Flakus, A. & Farkas, E. (2013): A contribution to the taxonomy of *Lyromma* (Lyrommataceae, lichenized Ascomycota) with a species key. – *Mycotaxon* **124**: 127–141.
IF: 0.643
- Molnár, K. & Farkas, E. 2010. Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. – *Zeitschrift für Naturforschung* **65c**: 157–173.
IF: 0.718
- Molnár, K. & Farkas, E. (2011b): Depsides and depsidones in populations of the lichen *Hypogymnia physodes* and its genetic diversity. – *Annales Botanici Fennici* **48**: 473–482.
IF: 1.014
- Lumbsch, H.T., Ahti, T., Altermann, S., De Paz, G.A., Aptroot, A., Arup, U., Pena, A.B., Bawingan, P.A., Benatti, M.N., Betancourt, L., Bjork, C.R., Boonpragob, K., Brand, M., Bungartz, F., Caceres, M.E.S., Candan, M., Chaves, J.L., Clerc, P., Common, R., Coppins, B.J., Crespo, A., Dal-Forno, M., Divakar, P.K., Duya, M.V., Elix, J.A., Elvebakk, A., Fankhauser, J.D., Farkas, E., Ferraro, L.I., Fischer, E., Galloway, D.J., Gaya, E., Giralt, M., Goward, T., Grube, M., Hafellner, J., Hernandez, J.E., Campos, M.D.H., Kalb, K., Kärnefelt, I., Kantvilas, G., Killmann, D., Kirika, P., Knudsen, K., Komposch, H., Kondratyuk, S., Lawrey, J.D., Mangold, A., Marcelli, M.P., McCune, B., Messuti, M.I., Michlig, A., Gonzalez, R.M., Moncada, B., Naikatini, A., Nelsen, M.P., Ovstedal, D.O., Palice, Z., Papong, K., Parnmen, S., Perez-Ortega, S., Printzen, C., Rico, V.J., Plata, E.R., Robayo, J., Rosabal, D., Ruprecht, U., Allen, N.S., Sancho, L., De Jesus, L.S., Vieira, T.S., Schultz, M., Seaward, M.R.D., Sérusiaux, E., Schmitt, I., Sipman, H.J.M., Sohrabi, M., Søchting, U., Sogaard, M.Z., Sparrius, L.B., Spielmann, A., Spribille, T., Sutjaritturakan, J., Thammathaworn, A., Thell, A., Thor, G., Thus, H., Timdal, E., Truong, C., Türk, R., Tenorio, L.U., Upreti, D.K., Van den Boom, P., Rebuelta, M.V., Wedin, M., Will-Wolf, S., Wirth, V., Wirtz, N., Yahr, R., Yeshitela, K., Ziemmeck, F., Wheeler, T., Lücking, R. (2011): One hundred new species of lichenized fungi: a signature of undiscovered global diversity. – *Phytotaxa* **18**: 1–127.
IF: 1.797

- Şenkardeşler, A., Lőkös, L. & Farkas, E. (2014): Lectotypification of names of lichen taxa described by Ödön Szatala. – *Taxon* **63**(1): 139–145.
IF= 3.299
- Stofer, S., Bergamini, A., Aragón, G., Carvalho, P., Coppins, B. J., Davey, S., Dietrich, M., Farkas, E., Kärkkäinen, K., Keller, Ch., Lőkös, L., Lommi, S., Máguas, C., Mitchell, R., Pinho, P., Rico, V. J., Truscott, A.-M., Wolseley, P. A., Watt, A. & Scheidegger, C. (2006): Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. – *Lichenologist* **38**(4): 331–353.
IF: 0.880

A disszertációhoz felhasznált saját további publikációk, 1992–2015

- Bielczyk, U., Lackovicová, A., Farkas, E., Lőkös, L., Liska, J., Breuss, O. & Kondratyuk, S. Y. A. (2004): Checklist of lichens of the Western Carpathians. – Wladyslaw Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Krakow, 181 p.
- Czeika, H., Czeika, G., Guttová, A., Farkas, E., Lőkös, L. & Halda, J. (2004): Phytogeographic and taxonomic remarks on eleven species of cyanophilic lichens from Central Europe. – *Preslia* **76**: 183–192.
- Farkas, E. (1995): Notes on the genus *Sarrameana* Vězda et P. James and some blackfruited species of *Bacidia* s.l. (Lichenized Ascomycetes). – *Bibliotheca Lichenologica* **58**: 97–106.
- Farkas, E. (2004): Recent additions to the knowledge of the foliicolous lichen flora of South Africa. In: Döbblers, P. and Rambold, G. (eds): Contributions to lichenology. Festschrift in honour of Hannes Hertel. – *Bibliotheca Lichenologica* **88**: 111–125.
- Farkas, E. (2007): *Lichenológia – a zuzmók tudománya*. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót, 193 pp.
- Farkas, E. (2008): *Contributions to the foliicolous lichen flora of the Fiji Islands*. – In: Biology of lichens and bryophytes”. The 6th IAL Symposium and Annual ABLs Meeting, Asilomar, Amerikai Egyesült Államok, 2008.07.13–2008.07.19. p. 17.
- Farkas, E. (2010c): Notes and schedae to *Lichenes Delicati Exsiccati Editae in memoriam Antonín Vězda (1920–2008)*, Fasc. 1. – *Acta Botanica Hungarica* **52**: 331–340.
- Farkas, E. (2010a): *Foliicolous lichens from Australia in the Botanische Staatssammlung München*. – IMC9 The biology of fungi, Edinburgh, UK, 01–06.08.2010, p. –.
- Farkas, E. (2010b): Megtűrik-e a zuzmókat a gyümölcsösben? – *Kertészet és Szőlészet* **12**: 14–16.
- Farkas, E. (2011): Notes and schedae to *Lichenes Delicati Exsiccati Editae in memoriam Antonín Vězda (1920–2008)*, Fasc. 2. – *Acta Botanica Hungarica* **53**: 101–109.
- Farkas, E. (2013): Current knowledge on the foliicolous lichen flora of the Fiji Islands. – Manuscript submitted for *Lichenologist*, 18 pp.
- Farkas, E. (2014a): Bibliography of foliicolous lichenised fungi, 1952–2013. – *Acta Botanica Hungarica* **56**(1–2): 33–68.
- Farkas, E. (2014b): In honour of the 80 years old Tamás Pócs. – *Acta Botanica Hungarica* **56**(1–2): 1–7.
- Farkas, E. (2014c): Notes and schedae to *Lichenes Delicati Exsiccati Editae in memoriam Antonín Vězda (1920–2008)*, Fasc. 3. – *Acta Botanica Hungarica* **56**(1–2): 69–76.
- Farkas, E. (2014d): Notes and schedae to *Lichenes Delicati Exsiccati Editae in memoriam Antonín Vězda (1920–2008)*, Fasc. 4. – *Acta Botanica Hungarica* **56**(3–4): 305–317
- Farkas, E. (2015a): Foliicolous lichen collections on Mount Kanga, Tanzania (East Africa). – *Acta Botanica Hungarica* **57**(1–2): 41–50.
- Farkas, E. (2015b): Names of *Bacidia* s. l. in current use for foliicolous lichens – an annotated nomenclatural study. – *Acta Botanica Hungarica* **57**(1–2): 51–70.
- Farkas, E. & Biró, B. 2015: *A hazai Cetrelia zuzmófajok elterjedési és élőhely-ökológiai viszonyai*. – In: Padisák, J., Liker, A. & Stenger-Kovács, Cs. (ed.): X. Magyar Ökológus Kongresszus. Veszprém, Magyarország, 2015.08.12–2015.08.14. – Pannon Egyetem, Veszprém, p. 52.
- Farkas, E. & Lőkös, L. S. (1994): Distribution of the lichens *Cladonia magyarica* ěain., and *Solorinella asteriscus* Anzi in Europe. – *Acta Botanica Fennica* **150**: 21–30.
- Farkas, E., & Lőkös, L. (1999): The research of lichenized fungi in Hungary. – *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* **46**:(2-3) pp. 199–203.
- Farkas, E. & Lőkös, L. (2002): *Toninia species in Hungary*. – Book of abstracts, IMC7, The 7th International Mycological Congress, Oslo, 11–17 August 2002, pp. 199–200.
- Farkas, E. & Lőkös, L. (2003a): Biodiverzitás-vizsgálatok hazai *Toninia* fajokon. [Biodiversity studies on *Toninia* species in Hungary.] – In: Dombos Miklós, Lakner Gábor (eds) 6. Magyar Ökológus Kongresszus: Előadások és poszterek összefoglalói. Gödöllő, Magyarország, 2003.08.27–2003.08.29. Bessenyei György Kiadó, Budapest, p. 86.

- Farkas, E. & Lőkös, L. (2003b): Pyrenolichens of the Hungarian lichen flora II. *Sarcopyrenia gibba* (Nyl.) Nyl. new to Hungary. – *Acta Botanica Hungarica* **45**(3–4): 273–278.
- Farkas E. & Lőkös L. (2003c): *Védelemre javasolt fajok. Zuzmók (lichenizált gombák)*. 2. javaslat. 23 zuzmófaj (10 fokozottan védett, 13 védett). – Budapest, mscr.
- Farkas E. & Lőkös L. (2004): *Védelemre javasolt fajok. Zuzmók (lichenizált gombák)*. 3. javaslat. 5 védett zuzmófaj. – Budapest, mscr.
- Farkas, E. & Lőkös, L. (2007): Védett zuzmófajok Magyarországon. (Protected lichen species in Hungary). – *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **45**(1–3): 159–171. (2006).
- Farkas, E. Lőkös, L. (2009): *Lobaria pulmonaria* (lichen-forming fungi) in Hungary. – *Mikológiai Közlemények-Clusiana* **48**: 11–18.
- Farkas, E. & Lőkös, L. (2010): Zuzmók biodiverzitás-vizsgálata Gyűrűfü környékén. (Biodiversity studies on lichen-forming fungi at Gyűrűfü (SW Hungary)). – *Clusiana, Mikol. Közlem.* **48**(2): 145–153. (2009).
- Farkas, E. & Molnár, K. (2002): Secondary metabolites of lichens and habitat factors. – *Acta Microbiol. Immunol. Hung.* **49**: 376.
- Farkas, E. & Pócs, T. (eds) (1997): Cryptogams in the phyllosphere: systematics, distribution, ecology and use. – *Abstracta Botanica* **21**(1): 1–216.
- Farkas, E. & Sipman, H. J. M. (1993): Bibliography and checklist of foliicolous lichenized fungi up to 1992. – *Tropical Bryology* **7**: 93–148.
- Farkas, E. & Sipman, H. J. M. (1997): Checklist of foliicolous lichenized fungi. After Farkas & Sipman (1993), with additions to 1996. – *Abstracta Botanica* **21**(1): 173–206.
- Farkas, E. & Suija, A. (2008): Species of the former “*Toninia coeruleonigrians*” group in Estonia. – *Folia Cryptogamica Estonica* **44**: 33–36.
- Farkas, E. & Tuba, Z. (2005): Contributions to the lichen flora of the Hungarian Bodrogek (NE Hungary). – *Thaiszia - Journal of Botany (Kosice)* **15**: 129–141.
- Farkas, E. & Varga, N. (2014): *Lichenicolous fungi living on Pertusaria lactea (lichenised Ascomycetes) in Hungary*. – In Latvian Mycological Society (szerk.) XIX Symposium of the Baltic Mycologists and Lichenologists. Skede, Lettország, 2014.09.22-2014.09.26. Latvian Mycological Society, Skede, 2014. p. 14.
- Farkas, E. & Veres, K. (2009): Habitat preferences on soil-inhabiting *Toninia* species in Hungary. – *Acta Botanica Hungarica* **51**: 289–300.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Biró, B. (2015a): *A biológiai és kémiai diverzitás összefüggésének néhány példája a lichenológiából.* – In: Padisák, J., Liker, A., Stenger-Kovács, Cs. (szerk.): X. Magyar Ökológus Kongresszus. Veszprém, Magyarország, 2015.08.12-2015.08.14. – Pannon Egyetem, Veszprém, p. 53.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Mázsa, K. (1998): HPTLC-vizsgálatok magyarországi Umbilicaria zuzmófajokon. – *Kitaibelia* **3**: 349–351.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Mázsa, K. (1999): Introducing HPTLC analysis for screening of lichen substances in Hungary. – *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* **46**: 311–312.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Molnár, K. (2001): Lichen mapping in Komárom, NW Hungary. – *Acta Botanica Hungarica* **43**: 147–162.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Molnár, K. (2009): Az Ochrolechia arborea zuzmófaj megjelenése Magyarországon *Mikológiai Közlemények-Clusiana* **48**: 19–24.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Molnár, K. (2012b): *Legally protected species of lichen-forming fungi in Hungary*. – In: Lipnicki, L.: *Lichen protection - Protected lichen species*. Poland, Brody 2012.09.11-2012.09.14. Gorzów Wielkopolski: Sonar Literacki, pp. 35–42.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Molnár, K. (2012c): *Taxonomic revision of the usnic acid containing Xanthoparmelia species in Hungary morphological, chemical and molecular investigations*. – In: Book of abstracts. The 7th Symposium of the International Association for Lichenology. Bangkok, Thaiföld, 2012.01.09-2012.01.13. p. 107.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Molnár, K. (2013a): *Zuzmólakó gombák hazai Xanthoparmelia fajokon*. – In: Pénzesné Kónya Erika (szerk.) II. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában Konferencia. 2013.09.30-2013.10.01. Eger, Magyarország, Absztraktok, p. 21.
- Farkas, E., Lőkös, L. & Molnár, K. (2013b): Zuzmók biodiverzitás-vizsgálata a szentbékállai „Fekete-hegy” mintaterületen. (Biodiversity of lichen-forming fungi on Fekete Hill (Szentbékállai, Hungary)). – *Folia Mus. Hist-nat. Bakony*. **29**: 29–46. (2012).
- Farkas E., Lőkös L. & Tóth E. (1999): *Védelemre javasolt fajok. Zuzmók (lichenizált gombák)*. 108 zuzmófaj (29 fokozottan védett, 79 védett). – Budapest, mscr.
- Farkas, E., Lücking, R. and Wirth, V. (2010b): In memoriam Antonín Vězda (1920–2008). – *Acta Botanica Hungarica* **52**: 9–21.
- Farkas, E., Veres, K. & Czúcz, B. (2011): Statistical analysis of substrate investigations of terricolous *Toninia* species in Hungary – *Acta Botanica Hungarica* **53**: 313–320.

- Farkas, E., Lőkös, L., Molnár, K. & Varga, N. (2013c): *The study of lichenicolous fungi in Hungary*. In: Thell A, Kärnefelt I, Seaward M, Westberg M (szerk.) In the Footsteps of Eric Acharius: 20th Biennial Meeting of the Nordic Lichen Society, Lund: Lund University, 2013. p. 20. poszter
- Farkas, E., Lőkös, L., Sinigla, M. & Varga, N. (2014): A Mogyorós-hegy (Litér) és az Ugri-hegy (Királyszentistván) zuzmóflórája. (The lichen flora of the hills “Mogyorós-hegy” (Litér, Hungary) and “Ugri-hegy” (Királyszentistván, Hungary)). – *Folia Mus. Hist-nat. Bakony*. **31**: 7–24.
- Farkas, E., Kovács, G. M., Molnár, K., Lőkös, L. & Veres, K. (2008): Molecular investigations of various lichen taxa and populations in Hungary. – *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* **55**(2): 187–188.
- Kondratyuk, S., Lőkös, L., Tschabanenko, S., Haji Moniri, M., Farkas, E., Wang, X. Y., Oh S.-O. & Hur, J.-S. (2013): New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi. *Acta Botanica Hungarica* **55**: 275–349.
- Lőkös, L. & Farkas, E. (2000): Contributions to the knowledge of lichens of the forests along the Fekete-Körös, SE Hungary. – *Studia Botanica Hungarica* **30–31**: 69–78.
- Lőkös, L. & Farkas, E. (2009): *Revised checklist of the Hungarian lichen-forming and lichenicolous fungi. (Magyarországi zuzmók és zuzmólakó mikrogombák revideált fajlistája)*. – <http://www.nhmus.hu/modules.php?name=Tar-Noveny&op=mozuzmolista2>
- Lücking, R., Farkas, E., Sérusiaux, E. & Sipman, H. J. M. (2000): *Checklist of foliicolous lichens and their lichenicolous fungi. Part I. Foliicolous lichens*. (Extended version). – <http://www.bio.uni-bayreuth.de/planta2/ass/robert/lichens/checkfol.html>
- Molnár, K. & Farkas, E. (2011a): *A zuzmók szekunder anyagcseretermékei és biológiai hatásai*. – In: Mázsa K. (szerk.) *Válogatás az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet kutatási eredményeiből*. [Selection from recent research results of the Institute of Ecology and Botany of the Hungarian Academy of Sciences (IEB HAS).] Vácrátót: MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet, 2011. p. CD. (ÖBKI Műhelyfüzetek; 3. köt.)
- Molnár, K., Lőkös, L., Schrett-Major, Á. & Farkas, E. (2012): Molecular genetic analysis of *Xanthoparmelia pulvinaris* (Ascomycota, Lecanorales, Parmeliaceae). – *Acta Botanica Hungarica* **54**(1-2): 125–130.
- Sinigla, M., Lőkös, L., Varga, N. & Farkas, E. (2014): Distribution of the lichen species *Cetraria aculeata* in Hungary. – *Studia Botanica Hungarica* **45**: 5–15.
- Sinigla, M., Lőkös, L., Varga, N. & Farkas, E. (2015): Distribution of the legally protected lichen species *Cetraria islandica* in Hungary. – *Studia Botanica Hungarica* **46**: 91–100.
- Varga, N., Lőkös L. & Farkas, E. (2015a): Az *Athelia arachnoidea* (Atheliaceae, Basidiomycota) parazita mikrogombafaj elterjedésének vizsgálata Magyarországon. – In: Horváth, J., Haltrich, A. & Molnár J. (szerk.) 61. Növényvédelmi Tudományos Napok. Budapest, Magyarország, 2015.02.17-2015.02.18. MAE Növényvédelmi Társaság, Budapest, p. 96.
- Varga, N., Lőkös L. & Farkas, E. (2015b): *Investigation of lichenicolous fungi in Hungary – Xanthoriicola physciae*. – In: Baptista-Ferreira, J. (ed.) XVII Congress of European Mycologists. Madeira, Portugal, 2015.09.21-2015.09.25., p. 114.
- Varga, N., Lőkös, L., Molnár, K. & Farkas, E. (2014): *Hazai Cladina fajok kemotaxonomiai revíziójának természetvédelmi vonatkozásai*. – In: Lengyel, Sz. (szerk.): IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia „Tudományoktól a döntéshozatalig” Absztrakt-kötet. Szeged, Magyarország, 2014.11.20-2014.11.23. Magyar Biológiai Társaság, 2014. p. 137.

A disszertációhoz felhasznált saját publikációk, 1982–1991

- Farkas, E. (1982): *Légszennyeződési vizsgálatok Budapest területén zuzmó-bioindikátorokkal*. – Szakdolgozat, ELTE TTK, Növényrendszertani és -ökológiai Tanszék, Budapest, 91 pp.
- Farkas, E. (1986a): Recent literature on foliicolous lichens, 1952–1985. – *Botanikai Közlemények* **73**: 81–86.
- Farkas, E. (1986b): Checklist of new foliicolous lichen taxa and combinations, 1952–1985. – *Botanikai Közlemények* **73**: 87–91.
- Farkas, E. (1987a): Foliicolous lichens of the Usambara Mountains, Tanzania I. – *Lichenologist* **19**: 43–59. IF: 0.611
- Farkas, E. (1987b): *Importance of the asexual reproductive organs in foliicolous lichen taxonomy*. – In: Greuter, W., Zimmer, B. and Behnke, H.-D. (eds): Abstracts of the general lectures, symposium papers and posters. XIV International Botanical Congress, Berlin, p. 252.
- Farkas, E. (1988): *Foliicolous lichens; Checklist: obligately foliicolous lichens of the Usambara Mountains*. – In: Hedberg, I. & Hedberg, O. (eds): The SAREC supported Integrated Usambara Rain Forest Project Tanzania. Report for the period 1983–1987. Department of Systematic Botany, Uppsala, p. 30; Appendix 3 (5 unnumbered pages).
- Farkas, E. (1989a): *Az ivartalan szaporító-képletek morfológiája és szerepük a levéllakó zuzmók azonosításában*. – Az V. Magyar Növényanatómiai Szimpózium Magyar Nyelvű Összefoglalói, 1989. augusztus 25–26., Szeged, p. 18. (in Hungarian).

- Farkas, E. (1989b): Lichen mapping in the Budapest agglomeration area (Hungary). – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A* **456**: 59–65.
- Farkas, E. (1990a): *Asexual reproductive organs and the systematics of foliicolous lichens*. – Resúmenes, V Congreso Latinoamericano de Botánica, La Habana, 24 al de junio de 1990, p. 207.
- Farkas, E. (1990b): *Lichenológiai vizsgálatok Budapesten és a Pilis Bioszféra Rezervátumban – elterjedés, bioindikáció*. (Investigation of the lichen flora in Budapest and in the Pilis Biosphere Reservation – distribution and bioindication.) (In Hungarian.) – Kandidátusi értekezés (Ph.D. Thesis), MTA ÖBKI, Vácrátót, 121 pp.
- Farkas, E. (1990c): *The foliicolous lichen flora and vegetation of the Usambara Mountains*. – In: Hedberg, I. and Persson, E. (eds): Research for conservation of Tanzanian catchment forests. Proceedings from a workshop held in Morogoro, Tanzania, March 13–17, 1989. Uppsala Universitet Reprocentralen HSC, pp. 86–92.
- Farkas, E. (1991): *New and interesting records of Tanzanian foliicolous lichens*. – In: Galloway, D. J. (ed.): Tropical lichens: their systematics, conservation, and ecology. Systematics Association Special Volume 43, Clarendon Press, Oxford, pp. 95–104.
- Farkas, E. & Pátkai, T. (1989): Lichens as indicators of air pollution in the Budapest agglomeration. II. Energy dispersive X-ray microanalysis of *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. thalli. – *Acta Botanica Hungarica* **35**(1–4): 55–71.
IF: 0.069
- Farkas, E. & Pócs, T. (1989): Foliicolous lichen-mimicry of a rainforest treefrog? – *Acta Botanica Hungarica* **35**(1–4): 73–76.
IF: 0.069
- Farkas, E. & Vězda, A. (1987): *Macentina borhidii*, eine neue foliicole Flechte aus Tansania. – *Acta Bot. Hung*
Acta Botanica Hungarica **33**(3–4): 295–300.
IF: 0.019
- Farkas, E., Lőkös, L. & Verseghy, K. (1985): Lichens as indicators of air pollution in the Budapest Agglomeration. I. Air pollution map based on floristic data and heavy metal concentration measurements. – *Acta Botanica Hungarica* **31**(1–4): 45–68.
IF: 0.074
- Verseghy, K. és Farkas, E. (1984): Untersuchungen der Luftverunreinigung im Gebiet von Budapest mit Hilfe der Flechtenkartierung als Indikatoren. – *Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol.* **24–26**: 163–184.
- Vězda, A. & Farkas, E. (1988): Neue foliicole Arten der Flechtengattung *Dimerella* Trevisan (Gyalectaceae) aus Tansania. – *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* **23**: 187–197.
IF: 0.204

A disszertációhoz felhasznált további publikációk

- Aalto-Korte K., Lauerma A. & Alanko K. (2005): Occupational allergic contact dermatitis from lichens in present-day Finland. – *Contact Derm.* **52**: 36–38.
- Ahti, T. (2000): *Cladoniaceae*. – Flora Neotropica, 78, Organization for Flora Neotropica and New York Botanical Garden, Bronx. 362 pp.
- Alatalo, J. M., Jägerbrand, A. K. & Molau, U. (2015): Testing reliability of short-term responses to predict long-term responses of bryophytes and lichens to environmental change. – *Ecological Indicators* **58**: 77–85.
- Amo De Paz, G., Raggio, J., Gómez-Serranillos, M. P., Palomino, O. M., Gonzálezburgos, E., Carretero, M. E. & Crespo, A. (2010): HPLC isolation of antioxidant constituents from *Xanthoparmelia* spp. – *Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis* **53**: 165–171.
- Anderson, M. C. (1964): Light relations of terrestrial plant communities. *Biol. Rev.* **39**: 425–486.
- Aptroot, A. (1997): Species diversity in tropical rainforest ascomycetes: lichenized versus non-lichenized; foliicolous versus corticolous. – *Abstracta Botanica* **21**(1): 37–44.
- Arnold, A.E. & Lutzoni, F. (2007): Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? – *Ecology* **88**: 541–549.
- Armstrong, R. A. és Smith, S. N. (1992): Lobe growth variation and the maintenance of symmetry in foliose lichen thalli. – *Symbiosis* **12**: 145–158.
- Arup, U., Ekman, S., Lindblom, L. & Mattsson, J.-E. (1993): High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. – *Lichenologist* **25**(1): 61–71.
- Asahina, Y. (1934): Über die Reaktion von Flechten-Thallus. – *Acta phytchim.* **8**: 47–64.
- Asahina, Y. (1936): Diagnose einiger Alectoria-Arten durch die Diamin-Probe. – *J. Jap. Bot.* **12**: 678–690.
- Asta, J., Erhardt, W., Ferretti, M., Fornasier, F., Kirschbaum, U., Nimis, P. L., Purvis, O. W., Pirintsos, S., Scheidegger, C., van Haluwyn, C. & Wirth, V. (2002): *Mapping lichen diversity as an indicator of environmental quality*. – In: Nimis, P.L. et al. (eds): Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens. NATO Science Series, IV, vol. 7. Kluwer, Dordrecht, pp. 273–279.

- Bargagli, R. & Mikhailova, I. (2002): *Accumulation of inorganic contaminants*. – In: Nimis, P. L., Scheidegger, C. & Wolseley, P. A. (eds): *Monitoring with lichens – monitoring lichens*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 65–84.
- Belinchón, R., Yahr, R., & Ellis, C.J. (2015): Interactions among species with contrasting dispersal modes explain distributions for epiphytic lichens. – *Ecography* **38**(8): 762–768.
- Belnap, J. & Lange, O. L. (ed.) (2003): *Biological soil crusts: structure, function, and management*. – Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 503 pp.
- Bely, P., Golubkov, V., Tsurykau, A. & Sidorovich, E. (2014): The lichen genus *Cetrelia* in Belarus: distribution, ecology and conservation [Kerpių gentis *Cetrelia* Baltarusijoje: paplitimas, ekologija ir apsauga]. – *Bot. Lith.* **20**(2): 69–76.
- Bentley, B. L. (1979): Longevity of individual leaves in a tropical rainforest under-storey. – *Ann. Bot.* **43**: 119–121.
- Białońska, D. & Dayan, F. E. (2005): Chemistry of the lichen *Hypogymnia physodes* transplanted to an industrial region. – *J. Chem. Ecol.* **31**(12): 2975–2991.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S., Ng, P. K., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. & Das, I. (2007): Cryptic species as a window on diversity and conservation. – *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 148–155.
- Bjelland, T. (2001): Comparative studies of the distribution and ecology of some oceanic species in the genus *Leptogium* (Lecanorales, Ascomycotina) in Norway. – *Nova Hedwigia* **72**: 1–44.
- Bjerke, J. W., Zielke, M. & Solheim, B. (2003): Long-term impacts of simulated climatic change on secondary metabolism, thallus structure and nitrogen fixation activity in two cyanolichens from the Arctic. – *New Phytol.* **159**: 361–367.
- Blanco, O., Crespo, A., Elix, J. A., Hawksworth, D. L. & Lumbsch, H. T. (2004): A new classification of parmelioid lichens containing *Xanthoparmelia*-type lichenan (Ascomycota: Lecanorales) based on morphological and molecular evidence. – *Taxon* **53**: 959–975.
- Boluda, C. G., Rico, V. J. & Hawksworth, D. L. (2014): Fluorescence microscopy as a tool for the visualization of lichen substances within *Bryoria* thalli. – *Lichenologist* **46**: 723–726.
- Borhidi, A. (1984): Role of mapping the flora of Europe in nature conservation. – *Norrlinia* **2**: 87–98.
- Bowker, M. A., Eldridge, D. J., Val, J. & Soliveres, S. (2013): Hydrology in a patterned landscape is co-engineered by soil-disturbing animals and biological crusts. – *Soil Biology and Biochemistry* **61**: 14–22.
- Blum, O. B. & Kashevarov, G. P. (1992): The DNA homologies as a proof of the legitimacy of the establishment of the lichen genera *Lasallia* Me´rat, *Cladina* (Nyl.) Harm. and *Pseudevernia* Zopf. – In “2nd Int. Lichenol. Symp.,” Abstracts (Suppl.), p. 1. Båstad.
- Brown, K. S. Jr. (1987): *Conclusions, synthesis and alternative hypotheses*. – In: Whitmore T. C. & Prance, G. T. (eds): *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*. Clarendon Press, Oxford, pp. 175–196.
- Brown, D. H. & Brown, R. M. (1991): Mineral cycling and lichens: the physiological basis. – *Lichenologist* **23**: 293–307.
- Cain, F. (2005): *Lichen can survive in space*. (ESO News Release). – [<http://www.universetoday.com/2005/11/09/lichen-can-survive-in-space>].
- Černohorský, Z. (1950): Fluorescence of lichens in ultra-violet light. Genus *Parmelia* Ach. – *Studia Bot. Československa* **11**: 98–100.
- Černohorský, Z. (1957): Fluoreszenz der Flechten im ultravioletten Licht. II. Gattung *Cladonia* (Hill) Vain. – *Preslia* **29**: 1–4.
- Cieslinsky, S., Czyżewska, K. & Fabiszewski, J. (1986): Red list of threatened lichens in Poland. – In: Zarzycki, K. & Wojewoda, W. (eds) *List of threatened plants in Poland*, pp. 83–107. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Cislaghi, C. & Nimis, P. L. (1997): Lichens, air pollution and lung cancer. – *Nature* (London) **387**: 463–464.
- Clerc, P., Scheidegger, C. & Ammann, K. (1992): Liste rouge des macrolichens de la Suisse. (The red data list of Swiss Macrolichens.) *Bot. Helv.* **102**: 71–83.
- Colesie, C., Scheu, S., Green, T. G. A., Weber, B., Wirth, R. & Büdel, B. (2012): The advantage of growing on moss: Facilitative effects on photosynthetic performance and growth in the cyanobacterial lichen *Peltigera rufescens*. – *Oecologia* **169**(3): 599–607.
- Connell, J. H., (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. – *Science* **199**: 1302–1310.
- Conran, J. G. & Rogers, R. W. (1983): Lichen succession on leaves of *Wilkiea macrophylla* in Southeast Queensland. – *Bryologist* **86**: 347–353.
- Costa, M. H. & Foley, J. A. (2000): Combined effects of deforestation and doubled atmospheric CO₂ concentrations on the climate of Amazonia. – *J. Clim.* **13**: 18–34.
- Crespo, A., Kauff, F., Divakar, P.K., del Prado, R., Pérez-Ortega, S., de Paz, G. A., Ferencova, Z., Blanco, O., Roca-Valiente, B., Núñez-Zapata, J., Cubas, P., Argüello, A., Elix, J. A., Esslinger, T. L., Hawksworth, D. L., Millanes, A., Molina, M. C., Wedin, M., Ahti, T., Aptroot, A., Barreno, E., Bungartz, F., Calvelo, S., Candan, M., Cole, M., Ertz, D., Goffinet, B., Lindblom, L., Lücking, R., Lutzoni, F., Mattsson, J.-E.,

- Messuti, M. I., Miadlikowska, J., Piercey-Normore, M., Rico, V. J., Sipman, H. J. M., Schmitt, I., Spribille, T., Thell, A., Thor, G., Upreti, D. K. & Lumbsch, H. T. (2010): Phylogenetic generic classification of parmelioid lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) based on molecular, morphological and chemical evidence. – *Taxon* **59**(6): 1735–1753.
- Crespo, A., Lumbsch, H. T., Mattsson, J.-E., Blanco, O., Divakar, P. K., Articus, K., Wiklund, E., Bawingan, P. A. & Wedin, M. (2007): Testing morphology-based hypotheses of phylogenetic relationships in Parmeliaceae (Ascomycota) using three ribosomal markers and the nuclear *RPB1* gene. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 812–824.
- Crespo, A. & Lumbsch, H. T. (2010): Cryptic species in lichen-forming fungi. – *IMA Fungus* **1**(2): 167–170.
- Crespo, A. & Pérez-Ortega, S. (2009): Cryptic species and species pairs in lichens: a discussion on the relationship between molecular phylogenetics and morphological characters. – *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **66S1**: 71–81.
- Culberson, C. F. (1969a): *Chemical and botanical guide to lichen products*. – The University of North Carolina Press, Chapel Hill, 628 pp.
- Culberson, W. L. (1969b): The use of chemistry in the systematics of the lichens. *Taxon* **18**: 152–166.
- Culberson, C. F. (1970a): *Supplement to „Chemical and botanical guide to lichen products”*. – *Bryologist* **73**: 177–377.
- Culberson, C. F. (1972): Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographic method. – *J. Chromatogr.* **72**: 113–125.
- Culberson, C. F. (1974): Conditions for the use of Merck silica gel 60 F254 plates in the standardized thin-layer chromatographic technique for lichen products. – *J. Chromatogr.* **97**(2): 107–108.
- Culberson, C. F. (1986a): Biogenetic relationships of the lichen substances in the framework of systematics. – *Bryologist* **89**(2): 91–98.
- Culberson, C. F. & Culberson, W. L. (1958): Age and chemical constituents of individuals of the lichen *Lasallia papulosa*. – *Lloydia* **21**: 189–192.
- Culberson, C. F. & Culberson, W. L. (2001): Future directions in lichen chemistry. – *Bryologist* **104**(2): 230–234.
- Culberson, C. F. & Johnson, A. (1976): A standardized two-dimensional thin-layer chromatographic method for lichen products. – *J. Chromatogr.* **128**: 253–259.
- Culberson, C. F. & Johnson, A. (1982): Substitution of methyl tert.-butyl ether for diethyl ether in the standardized thin-layer chromatographic method for lichen products. – *J. Chromatogr.* **238**: 483–487.
- Culberson, C. F. & Kristinsson, H. (1970): A standardized method for the identification of lichen products. – *J. Chromatogr.* **46**: 85–93.
- Culberson, C. F., Culberson, W. L. & Johnson, A. (1977): *Second supplement to „Chemical and botanical guide to lichen products”*. – The American Bryological and Lichenological Society, St. Louis, 400 pp.
- Culberson, W. L. (1970b): Chemosystematics and ecology of lichen-forming fungi. – *Ann. Rev. Ecol. Systematics* **1**: 153–170.
- Culberson, W. L. (1986b): Chemistry and sibling speciation in the lichen-forming fungi: ecological and biological considerations. – *Bryologist* **89**(2): 123–131.
- Culberson, W. L. & Culberson, C. F. (1968): The lichen genera *Cetrelia* and *Platismatia* (Parmeliaceae). – *Smiths. Contrib. Bot.* **34**(7): 449–558.
- Culberson, C. F. & Elix, J. A. 1989: Lichen substances. In: Dey P. M. & Harborne J. B. (eds): *Methods in plant biochemistry, Vol. 1. Plant phenolics*. Academic Press, London, pp. 509–535.
- Curtis, T. P., Sloan, W. & Scannell, J. (2002): Estimating prokaryotic diversity and its limits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**: 10494–10499.
- Dayan, F. E. & Romagni, J. G. (2001): Lichens as a potential source of pesticides. – *Pestic. Outlook* **12**: 229–232.
- DePriest, P. T. & Been, M. D. (1992): Numerous group I introns with variable distributions in the ribosomal DNA of a lichen fungus. – *J. Mol. Biol.* **228**: 315–321.
- Deruelle, S. & Petit, P. J. X. (1983): Preliminary studies on the net photosynthesis and respiration responses of some lichens to automobile pollution. – *Cryptogamie, Bryol. Lichenol.* **4**: 269–278.
- De Vera, J.-P., Dulai, S., Kereszturi, A., Koncz, L., A., Lorek, L., Mohlmann, D., Marschall, M. & Pócs, T. (2014): Results on the survival of cryptobiotic cyanobacteria samples after exposure to Mars-like environmental conditions. – *International Journal of Astrobiology* **13**(1): 35–44.
- Dietrich, M. & Scheidegger, C. (1996): The importance of sorediate crustose lichens in the epiphytic lichen flora of the Swiss Plateau and the Pre-Alps. – *Lichenologist* **28**: 245–256.
- Dobson, F. S. (2001): The problems and dangers of using para-phenylenediamine. – *British Lichen Soc. Bull.* **88**: 56–57.
- Doggart, N., Dilger, M., Kilenga, R. & Fanning, E. (1999): *Mtai Forest Reserve. A biodiversity survey*. – East Usambara Conservation Area Management Programme. Technical Paper 39, 110 pp.

- Dukay-Hernádi, K. (2001): *Városökológiai vizsgálatok Szegeden, különös tekintettel a légszennyezettségre.* – Diplomadolgozat, Szegedi Tudományegyetem, Természeti Földrajzi Tanszék, Szeged, 47 pp.
- Ehrlich, P. R. & Pringle, R. M. (2008): Where does biodiversity go from here? A grim business-as-usual forecast. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 11579–11586.
- Eldridge, D. J. & Tozer, M. E. (1996): Soil crust *Xanthoparmeliae*: key indicators of rangeland health in semi-arid New South Wales. – *Australasian Lichenological Newsletter* **38**: 19–20.
- Elix, J. A. (1993): Progress in the generic delimitation of *Parmelia* sensu lato lichens (*Ascomycotina: Parmeliaceae*) and a synoptic key to the *Parmeliaceae*. – *Bryologist* **96**(3): 359–383.
- Elix, J. A. (1996): Biochemistry and secondary metabolites. – In: Nash, T. H. III (eds.): *Lichen biology*, 1st ed.. Cambridge University Press, pp. 155–180.
- Elix, J. A. (1999): The structure of chalybaeizanic acid and quaesitic acid, two new lichen depsidones related to salazinic acid. – *Austral. J. Chem.* **52**: 713–715.
- Thell, A., Feuerer, T., Elix, J. A. & Kärnefelt, I. (2006): A contribution to the phylogeny and taxonomy of *Xanthoparmelia* (*Ascomycota, Parmeliaceae*). – *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **100**: 797–807.
- Elix, J. A. (2014): *A Catalogue of Standardized Chromatographic Data and Biosynthetic Relationships for Lichen Substances*. Third Edition. Published by the author, Canberra.
- Elix, J. A. & Stocker-Wörgötter, E. (2008): *Biochemistry and secondary metabolites*. – In: Nash, T. H. III (eds): *Lichen biology*, 2nd ed. Cambridge University Press, pp. 104–133.
- Elix, J. A. & Wardlaw, J. H. (2002) Fusarubin from a lichen source. *Australasian Lichenology* **51**: 2–3.
- Elix, J. A., Crook, C. E. & Lumbsch, H. T. (1992): The chemistry of foliicolous lichens. 1. Constituents of *Sporopodium vezdeanum* and *S. xantholeucum*. – *Mycotaxon* **44**(2): 409–415.
- Elix, J. A., Lumbsch, H. T. & Lücking, R. (1995): The chemistry of foliicolous lichens. 2. Constituents of some *Byssoloma* and *Sporopodium* species. – *Bibliotheca Lichenologica* **58**: 81–96.
- Ertl, L. (1951): Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. *Planta* **39**, 245 – 270.
- Fahselt, D. (1996): *Individuals, populations, and population ecology*. – In: Nash III, T. H. (ed.): *Lichen biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 181–198.
- Farrar, J. F. (1976): *The lichen as an ecosystem: observation and experiment*. – In: Brown, D. H., Hawksworth, D. L. & Bailey, R. H. (ed.): *Progress and problems*. Academic Press, London, pp. 385–406.
- Fée, A. L. A. (1824): *Essai sur les cryptogames des écorces exotiques officinales*. – Paris. (1), 1-4, i-vi pp.
- Feige, G. B. & Lumbsch H. T. (1995): Some types of chemical variation in lichens. *Crypt. Bot.* **5**: 31–35.
- Feige, B., Lumbsch, H. T., Huneck, S. & Elix, J. A. (1993): Identification of lichen substances by standardized high-performance liquid chromatographic method. – *J. Chromatogr.* **646**: 417–427.
- Felföldy, L. (1941): A debreceni Nagyerdő epiphyta vegetációja. (Die Epiphytenvegetation des Waldes "Nagyerdő" bei Debrecen). – *Acta Geobot. Hung.* **4**(1): 35–73.
- Feuerer, T. & Hawksworth, D. L. (2007): Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. – *Biodiversity and conservation* **16**: 85–98.
- Fraenkel, G. (1959). "The raison d'être of secondary plant substances". *Science* **129** (3361): 1466–70.
- Friedl, T. (1987): Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen *Diploschistes muscorum*. – *Lichenologist* **19**: 183–191.
- Fries, E. M. (1823): *Systema Mycologicum*. **2**: 276–620.
- Fries, E. M. (1830): *Eclogae fungorum, praecipue ex herbaris germanorum de scriptorum*. *Linnaea*. **5**: 497–553.
- Fröhlich, J. & Hyde, K. D. (1999): Biodiversity of palm fungi in the tropics: are global fungal diversity estimates realistic. – *Biodiversity and Conservation* **8**: 977–1004.
- Fröhlich, J. & Hyde, K. D. (2000): *Palm Microfungi* [Fungal Diversity Research Series 3]. Fungal Diversity Press, Hong Kong.
- Gallé, L. (1977): Magyarország zuzmócönózisai. – *Móra Ferenc Múzeum Évkönyve*, Szeged, **1976–77**: 429–493.
- Gallé, L. (1979): Wirkung der Luftverunreinigung auf die Verarmung der Flechtenvegetation der Stadt Szeged und ihrer Umgebung. – *Acta Biologica* (Szeged) **25**(1–2): 3–15.
- Galloway, D. J. (1992): Biodiversity: a lichenological perspective. – *Biodiversity and Conservation* **1**: 312–323.
- Galloway, D. J. (1993): Global environmental change: lichens and chemistry. – *Bibliotheca Lichenologica* **53**: 87–95.
- Garty, J. (2002): *Biomonitoring heavy metal pollution with lichens*. – In: Kranner, I., Beckett, R. P. és Varma, A. K. (eds): *Protocols in lichenology: culturing, biochemistry, ecophysiology, and use in biomonitoring*. Springer lab manual. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 458–482.
- Gerson, U. & Seaward, M. R. D. (1977): *Lichen – invertebrate associations*. – In: Seaward, M. R. D. (ed.): *Lichen ecology*. Academic Press, London, pp. 69–119.
- Glavich, D. A. & Geiser, L. H. (2008): Potential approaches to developing lichen-based critical loads and levels for nitrogen, sulfur and metal-containing atmospheric pollutants in North America. – *Bryologist* **111**: 638 – 649.
- Govaerts, R. (2001): How many species of seed plants are there? – *Taxon* **50**: 1085–1090.

- Groombridge, B., (ed) (1992): *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. World Conservation Monitoring Centre. Chapman & Hall, London.
- Hamilton, A. C. & Bensted-Smith, R. (eds) (1989): *Forest Conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania*. – IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 392 pp.
- Hale, M. E. (1956): Fluorescence of lichen depsides and depsidones as a taxonomic criterion. – *Castanea* **21**: 30–32.
- Hale, M. E. (1976): *Lichen structure viewed with the scanning electron microscope*. – In: Brown, D. H., Hawksworth, D. L. & Bailey, R. H. (eds): *Lichenology: progress and problems*. Academic Press, London, pp. 151–175.
- Hale, M. E. (1987): A monograph of the lichen genus *Parmelia* Acharius sensu stricto (Ascomycotina: Parmeliaceae). – *Smithsonian Contributions to Botany* **66**: 1–55.
- Hale, M. E. (1988): New combinations in the lichen genus *Xanthoparmelia* (Ascomycotina: Parmeliaceae). – *Mycotaxon* **33**: 401–406.
- Hale, M. E. (1990): A synopsis of the lichen genus *Xanthoparmelia* (Vainio) Hale (Ascomycotina, Parmeliaceae). – *Smithsonian Contributions to Botany* **74**: 1–250.
- Harper, K. T. & Marble, J. R. (1988): *A role of nonvascular plants in management of semiarid rangelands*. – In: Tueller, P. T. (ed.): *Vegetation science applications for rangeland analysis and management*. Kluwer Academic Publishers, London, pp. 135–169.
- Hauck, M. (1992): Rote Liste der gefährdeten Flechten in Niedersachsen und Bremen. – *Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen* **12**(1): 1–44.
- Hauck, M., Willenbruch, K. & Leuschner, C. (2009): Lichen substances prevent lichens from nutrient deficiency. *J. Chem. Ecol.* **35**: 71–73.
- Hawksworth, D. L. (1976): *Lichen chemotaxonomy*. – In: Brown, D. H., Hawksworth, D. L. & Bailey, R. H. (eds): *Lichenology: progress and problems*. The Systematics Association Special Volume, No. 8, Academic Press, London and New York, pp. 139–184.
- Hawksworth, D. L. (1991): The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. – *Mycological Research* **95**: 641–655.
- Hawksworth, D. L. (1997): Orphans in 'Botanical' diversity. – *Muelleria* **10**: 111–123.
- Hawksworth, D. L. (2001): The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. – *Mycological Research* **105**: 1422–1432.
- Hawksworth, D. L. & Hill, D. J. (1984): *The lichen-forming fungi*. – Blackie, Glasgow and London, 158 pp.
- Hawksworth, D. L. & Honegger, R. (1994): *The lichen thallus: a symbiotic phenotype of nutritionally specialized fungi and its response to gall producers*. – In: Williams, M. A. J. (ed.): *Plant galls. Organisms, interactions, populations*. The Systematics Association Special Volume, Clarendon Press, Oxford, pp. 77–98.
- Hawksworth, D. L. & Rossman, A. Y. (1997): Where are all the undescribed fungi? – *Phytopathology* **87**: 888–891.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L. & DeWaard, J. R. (2003): Biological identifications through DNA barcodes. – *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **270**: 313–321.
- Hedenås, H. & Ericson, L. (2000): Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. – *Biological Conservation* **93**: 43–53.
- Hegnauer, R. (1962–1986): *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Bände 1–7. – Birkhäuser, Basel.
- Herrera-Campos, M. A., Lücking, R., Perez, R.-E., Campos, A., Colin, P. M. & Bárcenas Peña, A. (2004): The foliicolous lichen flora of Mexico. V. Biogeographical affinities, altitudinal preferences, and an updated checklist of 293 species. – *Lichenologist* **36**: 309–327.
- Heywood, V. H. (ed.) (1995): *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hilmo, O. & Holien, H. (2002): Epiphytic lichens response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in central Norway. – *The Bryologist* **105**: 48–56.
- Holzinger, A. & Karsten, U. (2013): Desiccation stress and tolerance in green algae. consequences for ultrastructure, physiological and molecular mechanisms. – *Front Plant Sci.* **4**: 327.
doi: 10.3389/fpls.2013.00327
- Honegger, R. (1996): Mycobionts. – In: Nash, T. H.: *Lichen biology*. – University Press, Cambridge, pp. 24–36.
- Honegger, R. (2008): Mycobionts. – In: Nash, T. H.: *Lichen biology*. 2nd edn – University Press, Cambridge, pp. 27–39.
- Honegger, R., Zippler, U., Gansner, H. & Scherrer, S. (2004): Mating systems in the genus *Xanthoria* (lichen-forming ascomycetes). – *Mycol. Res.* **108**(5): 480–488.
- Horváth, A., Gánti, T., Bérczi, Sz., Pócs, T., Kereszturi, Á. & Sik, A. (2006): Marsi sötét dűnefoltok: az élet lehetősége a Marson? – *Magyar Tudomány* **11**: 1357–1375.
- Houghton, R. A. (1991): Tropical Deforestation and Atmospheric Carbon Dioxide. – *Climate Change* **19**: 99–118.

- Hughes, J. B., Daily, G. C. & Ehrlich, P. R. (1997): Population diversity: its extent and extinction. – *Science* **278**: 689–692.
- Huneck, S., Ahti, T., Cogt, U., Poelt, J. & Sipman, H. (1992): Zur Verbreitung und Chemie von Flechten der Mongolei. III. Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expedition seit 1962 Nr. 217. – *Nova Hedwigia* **54**(3–4): 277–308.
- Huneck, S. & Yoshimura, I. (1996): *Identification of lichen substances*. – Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 493 pp.
- Huovinen, K. (1987): A standard HPLC method for the analyses of aromatic lichen compounds. – *Bibliotheca Lichenologica* **5**: 457–466.
- Huovinen, K., Hiltunen, R., & von Schantz, M. (1985): A high performance liquid chromatographic method for the analysis of lichen compounds from the genera *Cladonia* and *Cladonia*. – *Acta Pharmaceutica Fennica* **94**: 99–112.
- Huston, M. (1979): A general hypothesis of species diversity. – *Am. Nat.* **113**. 81–101.
- Hyvärinen, M., Koopmann, R., Hormi, O. & Tuomi, J. (2000): Phenols in reproductive and somatic structures of lichens: a case of optimal defence? – *Oikos* **91**: 371–375.
- IUCN (1994): The IUCN Red List Categories. IUCN Species Survival Commission. IUCN, 21 pp.
- Jacobsen, P., Scholz, P., John, V. & Wirth, V. (1992): Bearbeitungsstand und methodische Probleme bei der Erstellung von Roten Listen gefährdeter Flechten. *Schr. Reihe Vegetationskde.* **23**: 113–121.
- Jalas, J. & Suominen, J. (eds) (1972): *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 1. Pteridophyta (Psilotaceae to Azollaceae)*. — The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki. 121 pp. [maps 1–150 + folded base map], ISBN not assigned
- Jalas, J. & Suominen, J. (eds) (1973): *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 2. Gymnospermae (Pinaceae to Ephedraceae)*. – The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki. 40 pp. [maps 151–200]
- Janzen, D. (1993): Taxonomy: Universal and essential infrastructure for development and management of tropical wildland biodiversity. In: Sandlund, O.T. & Schei, P.J. (eds) *Proceedings of the Norway UNEP Expert Conference on Biodiversity, Trondheim*: 100–113.
- Janzen, D. H., (1970): Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* **104**: 501–528.
- John, V. (1992a): Bearbeitungsstand Roter Listen Pflanzen in Rheinland-Pfalz. – *Schr. Reihe Vegetationskde.* **23**: 27–28.
- John, V. (1992b) Bearbeitungsstand Roter Listen Pflanzen in Saarland. – *Schr. Reihe Vegetationskde.* **23**: 28–29.
- Jones, D. (1988): *Lichens and pedogenesis*. – In: Galun, M. (ed.): CRC handbook of lichenology. Vol. III. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, pp. 109–124.
- Joneson, S., Armaleo, D. Lutzoni, F. (2011): Fungal and algal gene expression in early developmental stages of lichen-symbiosis. – *Mycologia* **103**(2): 291–306.
- Kalb, K. & Vězda, A. (1988): Neue oder bemerkenswerte Arten der Flechtenfamilie Gomphillaceae in der Neotropis. – *Bibliotheca Lichenologica* **29**: 1–80.
- Kappen, L. (1988): *Ecophysiological relationships in different climatic regions*. – In: Galun, M. (eds): CRC handbook of lichenology. Vol. II. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, pp. 37–99.
- Kappen, L. & Müller, K. (1982): Rote Liste der Flechten des Landes Schleswig-Holstein. – *Schriftenreihe des Landesamtes für Naturschutz und Landschaftspflege* **5**: 53–56.
- Kashevarov, G. P. (1992): Gene systematics of species belonging to the Cladoniaceae family (Lichenes). – *Ukrains'k. Bot. Zhurn.* **49**(5): 95–99. [In Ukrainian].
- Kashiwadani, H. & Kurokawa, S. (1995): Endangered lichens in Japan. – *Mitt. Eidgenöss. Forsch. anst. Wald Schnee Landsch.* **70**: 141–146.
- Kauppi, M. & Verseghe-Patay, K. (1990): Determination of the distribution of lichen substances in the thallus by fluorescence microscopy. – *Ann. Bot. Fennici* **27**(2): 189–202.
- Kirk, P. M. Cannon, P. F., Minter, D. W. & Stalpers, J. A. (2008): *Dictionary of the Fungi*. 10th ed. CAB International, Wallingford.
- Kirschbaum, U. & Wirth, V. (1995): *Flechten erkennen – Luftgüte bestimmen*. – Ulmer, Stuttgart, 128 pp.
- Klement, O. (1955): Prodröm der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. – *Feddes Repert.* **135**: 5–194.
- Kukwa, M. & Motiejūnaitė, J. (2012): Revision of the lichen genera *Cetrelia* and *Punctelia* (Lecanorales, Ascomycota) in Lithuania with implications for their conservation. – *Herzogia* **25**: 5–14.
- Kukwa, M., Pietnoczko, M. & Czyżewska, K. (2012): The lichen family Parmeliaceae in Poland. II. The genus *Cetrelia*. – *Acta Soc. Bot. Poloniae* **81**(1): 43–52.
- Kürschner, H. & Pócs, T. (2002): Bryophyte communities of the loess cliffs of the Pannonian basin and adjacent areas, with the description of *Hilpertio velenovskyi-Pterygoneuretum compacti* ass. nov. Studies on the cryptogamic vegetation of loess cliffs, VI. – *Nova Hedwigia* **75**: 101–119.
- Larson, D. W. (1983): The pattern of production within individual *Umbilicaria* lichen thalli. – *New Phytol.* **94**: 409–419.

- Larson, D. W. & Carey, C. K. (1986): Phenotypic variation within „individual” lichen thalli. – *Amer. J. Bot.* **73**: 214–223.
- Lawrey, J. D. (1986): Biological role of lichen substances. – *Bryologist* **89**: 111–122.
- Lawrey, J. D. (1995): *Lichen allelopathy: A review*. – In: Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications (Inderjit, Dakshini K. M. M., and Einhellig F. A., (eds). ACS Symposium Series 582. American Chemical Society, Washington, DC, pp. 26 – 38.
- Lawrey, J. D. & Diederich, P. (2003): Lichenicolous fungi: interactions, evolution and biodiversity. – *The Bryologist* **106**: 80–120.
- Leavitt, S. D., Johnson, L. A., Goward, T. & St. Clair, L. L. (2011): Species delimitation in taxonomically difficult lichen-forming fungi: an example from morphologically and chemically diverse *Xanthoparmelia* (*Parmeliaceae*) in North America. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* **60**(3): 317–332.
- Leighton, W. A. (1867): Notulae lichenologicae. No. XII. On the Cladonieae in the Hookerian herbarium at Kew. – *Ann. Mag. nat. Hist., ser. 3*, **19**: 99–124.
- Lendemer, J. C. (2012): Perspectives on chemotaxonomy: Molecular data confirm the existence of two morphologically distinct species within a chemically defined *Lepraria caesiella* (Stereocaulaceae). – *Castanea* **77**(1): 89–105.
- Lendemer, J. C. (2013): A monograph of the crustose members of the genus *Lepraria* Ach. s. str. (Stereocaulaceae, Lichenized Ascomycetes) in North America north of Mexico. – *Opuscula Philolichenum*, **11**: 27–141.
- Leuckert, C. & Kümmerling, H. (1994): Chemotaxonomie der Gattung *Lepraria* in Mitteleuropa. – *Aktuelle Lichenologische Mitteilungen* **5**: 13–15.
- Leuckert, C., Kümmerling, H. & Wirth, V. 1995: Chemotaxonomy of *Lepraria* Ach. and *Lepruloma* Nyl. ex Crombie, with particular reference to Central Europe. – *Bibliotheca Lichenologica* **58**: 245–259.
- Litterski, B. (1996): *Rote Liste der Flechten (Lichenes) der Bundesrepublik Deutschland*. Schr.-R. f. Vegetationskde. **28**: 307–368.
- Longman, K. A. & Jenik, J. (1987): *Tropical forest and its environment*. – Longman Scientific & Technical, New York, 347 pp.
- Longton, R. E. (1992): *The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems*. – In: Bates, J. W. és Farmer, A. M. (ed.): Bryophytes and lichens in a changing environment. Clarendon Press, Oxford, pp. 32–76.
- Lőkös, L. (2009): *The lichen-forming fungi of the Aggtelek National Park (NE Hungary)*. – In: Papp, B. (ed.): Flora of the Aggtelek National Park. Cryptogams. Hungarian Natural History Museum, Budapest, 109–174 pp.
- Lőkös, L. & Rajczy, M. (eds) (2001): *The Flora of the Kiskunság National Park. Vol. 2. Cryptogams*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 460 pp.
- Lőkös, L. & Tóth, E. (1997): *Red list of lichens of Hungary (a proposal)*. – In: Tóth, E. & Horváth, R. (eds): Proceedings of the “Research, Conservation, Management” Conference, Aggtelek, Hungary, 1–5 May 1996, Volume I, pp. 337–343.
- Lőkös, L. & Versegly, P. K. (2001): *The lichen flora of the Kiskunság National Park and the southern part of the Danube–Tisza Interfluve*. – In: Lőkös, L. & Rajczy, M. (eds) (1999): The Flora of the Kiskunság National Park. Vol. 2. Cryptogams. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 299–362.
- Luo, H., Yamamoto, Y., Kim, J. A., Jung, J. S., Koh, Y. J. & Hur, J.-S. (2009): Lecanoric acid, a secondary lichen substance with antioxidant properties from *Umbilicaria antarctica* in maritime Antarctica (King George Island). – *Polar Biol.* **32**: 1033–1040.
- Lücking, R. (1991): Neue Arten foliikoler Flechten aus Costa Rica, Zentralamerika. – *Nova Hedwigia* **52**(3–4): 267–304.
- Lücking, R. (1992): Zur Verbreitungsökologie foliikoler Flechten in Costa Rica, Zentralamerika, Teil 1. – *Nova Hedwigia* **54**(3–4): 309–353.
- Lücking, R. (1997): The use of foliicolous lichens as bioindicators in the tropics, with special reference to the microclimate. – *Abstr. Bot.* **21**: 99–116.
- Lücking, R. (1998a): Ecology of foliicolous lichens at the Botarrama trail (Costa Rica) a neotropical rain forest site. II. Patterns of diversity and area cover and their dependence on microclimate and phorophyte species. – *Ecotropica* **4**: 1–24
- Lücking, R. (1998b): ‘Plasticolous’ lichens in a tropical rain forest at La Selva Biological Station, Costa Rica. – *Lichenologist* **30**: 287–301.
- Lücking, R. (2003): Takhtajan’s floristic regions and foliicolous lichen biogeography: a compatibility analysis. – *Lichenologist* **35**(1): 33–54.
- Lücking, R. (2008a): Foliiicolous lichenized fungi. – *Flora Neotropica Monograph* **103**: 1–867.
- Lücking, R. (2008b): Foliiicolous lichens as model organisms to study tropical rainforest ecology: background, data, and protocols. Foliiikole Flechten als Modellorganismen für das Studium der ökologie tropischer Regenwälder: Hintergrund, Daten, und Protokolle. – *Sauteria* **15**: 335–362.

- Lücking, R. (2009): Taxonomy: a discipline on the brink of extinction. Are DNA barcode scanners the future of biodiversity research? *Archives des Sciences* 61: 75–88.
- Lücking, R. & Bernecker-Lücking, A. (2002): Distance, dynamics, and diversity in tropical rain forests: an experimental approach using lichens on artificial leaves. – *Ecotropica* 8:1–13.
- Lücking, R. & Bernecker-Lücking, A. (2005): Drip-tips do not impair the development of epiphyllous rain-forest lichen communities. – *J. Tro. Ecol.* 21 :1–7.
- Lücking, R., Sérusiaux, E., Maia, L. C. & Pereira, C. G. (1998): A revision of the names of foliicolous lichenized fungi published by Batista and co-workers between 1960 and 1975. – *Lichenologist* 30: 121–191.
- Macías, F. A., Molinillo, J. M. G., Varela, R. M. & Galindo, J. C. G. (2007): Allelopathy – a natural alternative for weed control. – *Pest Manag. Sci.* 63: 327 – 348.
- May, R. M. (1988): How many species are there on Earth? – *Science* 241: 1441–1449.
- Mayer, M., O’Neill, M. A., Murry, K. E., Santos-Magalhães, N. S., Carneiro-Leão, A. M. A., Thompson, A. M., & Appleyard V. C. L. (2005): Usnic acid: a non-genotoxic compound with anti-cancer properties. – *AntiCancer Drugs* 16: 805 – 809.
- Matzer, M. (1996): *Lichenicolous Ascomycetes with fissitunicate asci on foliicolous lichens*. – Mycological Papers 171, CAB International, Wallingford, x + 202 pp.
- McCune, B., Dey, J. P., Peck, J. E., Cassell, D., Heiman, K., Will-Wolf, S. & Neitlich, P. N. (1997): Repeatability of community data: species richness versus gradient scores in large-scale lichen studies. – *The Bryologist* 100: 140–46.
- McKey, D. (1979): *The distribution of secondary compounds within plants*.–. In: Rosenthal, G. A. & Janzen. D. H.: *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. Boston: Academic Press, pp. 55–133.
- Millanes, A. M., Truong, C., Westberg, M. & Diederich, P. (2014): Host switching promotes diversity in host-specialized mycoparasitic fungi: uncoupled evolution in the Biatoropsis-Usnea system. – *Evolution* 68(6): 1576–1593.
- Mirando, M. & Fahselt, D. (1978): The effect of thallus age and drying procedure on extractable lichen substances. – *Can. J. Bot.* 56: 1499–1504.
- Mitchell, J. C. & Champion, R. H. (1965): Human allergy to lichens. – *Bryologist* 68: 116–118.
- Modenesi, P., Lajolo, L. & Dondero, G. (1986): Acid carbohydrates in the hypothallus of *Catillaria bouteillei* (Desm.) Zahlbr. A histochemical localization. – *Cryptogamie, Bryol. Lichenol.* 7: 1–10.
- Molina, M. C., Del-Prado, R., Divakar, P. K., Sánchez-Mata, D. & Crespo, A. (2011): Another example of cryptic diversity in lichen-forming fungi: The new species *Parmelia mayi* (Ascomycota: Parmeliaceae). – *Organisms Diversity and Evolution* 11(5): 331–342.
- Molnár, K. (1999): *A zuzmók szerepe Komárom és környéke környezetminőségének vizsgálatában*. – Szakdolgozat, ELTE TTK, Növényrendszertani és -ökológiai Tanszék, Budapest, 105 pp.
- Moore, P. D. (2003): Shady deals with lichens. – *Nature* 421: 591, 593.
- Mueller, G. M. & Schmit, J. P. (2007): Fungal biodiversity: What do we know? What can we predict? – *Biodiversity and Conservation* 16: 1–5.
- Muggia, L., Pérez-Ortega, S., Fryday A., Spribille, T. & Grube, M. (2014): Global assessment of genetic variation and phenotypic plasticity in the lichen-forming species *Tephromela atra*. – *Fungal Diversity* 64(1): 233–251.
- Nash III, T. H. (1989): *Metal tolerance in lichens*. – In: Shaw, A. J. (ed.): *Heavy metal tolerance in plants: evolutionary aspects*. CRC Press, Boca Raton, pp. 119–131.
- Nash III, T. H. & Egan, R. S. (1988): The biology of lichens and bryophytes. – *Bibliotheca Lichenologica* 30: 11–22.
- Nash III, T. H. (2008): *Lichen biology*. 2nd edn – University Press, Cambridge, 486 pp.
- Niklfeld, H. (1971): Bericht über die Kartierung der Flora Mitteleuropa. – *Taxon* 20(4): 545–571.
- Nimis, P. L. (1996): Radiocesium in plants of forest ecosystems. – *Studia Geobotanica* 15: 3–49.
- Nimis, P. L. & Martellos, S. (2004): *Keys to the Lichens of Italy. I. Terricolous Species*. – Le Guide di Dryades 1 – Serie Licheni I (L-I), Edizioni Goliardiche, Trieste. 341 pp.
- Nimis, P. L., Scheidegger C. & Wolseley, P. A. (eds) (2002): *Monitoring with lichens – Monitoring lichens*. – Kluwer Academic Publishers, The Hague.
- Nimis, P. L. & Skert, N. (2006): Lichen chemistry and selective grazing by the coleopteran *Lasioderma serricorne*. *Environ. Exp. Bot.* 55, 175 – 182.
- Nishikawa, Y., Yanaka, M., Shibata, S. & Fukuoka, F. (1970): Polysaccharides of lichens and fungi. IV. Antitumour active O-acetylated pustulan-type glucans from the lichens of Umbilicaria species. – *Chem. Pharm. Bull. Jpn.* 18: 1431–1434.
- Nishikawa, Y., Ohki, K., Takahashi, K., Kurono, G., Fukuoka, F. & Emori, M. (1974): Studies on the water-soluble constituents of lichens. II. Antitumor polysaccharides of *Lasallia*, *Usnea* and *Cladonia* species. – *Chem. Pharm. Bull. Jpn.* 21: 1014–1019.

- Nourish, R. & Oliver, R. W. A. (1974): Chemotaxonomic studies on British lichens I. *Cladonia* subgenus *Cladonia*. – *Lichenologist* **6**: 73–95.
- Nourish, R. & Oliver, W. A. (1976): *Chemotaxonomic studies on the Cladonia chlorophaea-pyxidata complex and some allied species in Britain*. – In: Brown, D. H., Hawksworth, D. L. & Bailey, R. (eds): *Lichenology: progress and problems*. The Systematics Association, Special Vol. 8. Pp. 185–214. Academic Press, London and New York.
- Nybakken, L. & Gauslaa, Y. (2007): Difference in secondary compounds and chlorophylls between fibrils and main stems in the lichen *Usnea longissima* suggests different functional roles. – *Lichenologist* **39**: 491–494.
- Nylander, W. (1865): Ad historiam reactionis iodi apud Lichenes et Fungos notulae. – *Flora* (Jena) **48**: 465–468.
- Nylander, W. (1866a): Circa novum in studio lichenum criterium chemicum. – *Flora* (Jena) **49**: 198–201.
- Nylander, W. (1866b): Quaedam addenda ad nova criteria chemica in studio lichenum. – *Flora* (Jena) **49**: 233–234.
- Obermayer, W. (1997): *Flechten der Hochgebirge*. – In: Schöller, H. (ed.): *Flechten. Geschichte, Biologie, Systematik, Ökologie, Naturschutz und kulturelle Bedeutung*. Kramer, Frankfurt am Main, pp. 119–127.
- Obermayer, W. & Mayrhofer, H. (2007): Hunting for *Cetrelia chicitae* (lichenized Ascomycetes) in the eastern European Alps (including an attempt for a morphological characterization of all taxa of the genus *Cetrelia* in Central Europe). – *Phyton* (Horn, Austria) **47**: 231–290.
- Ochiai, E. (1977): *Bioinorganic chemistry: an introduction*. – Allyn et Bacon, Boston.
- Okuyama, E., Umeyama, K., Yamazaki, M., Kinoshita Y. & Yamamoto Y. (1995): Usnic acid and diffractaic acid as analgesic and antipyretic components of *Usnea diffracta*. – *Planta Med.* **61**, 113–115.
- Orange, A., James, P. W. & White, F. J. (2001): *Microchemical methods for the identification of lichens*. – British Lichen Society, London, 101 pp.
- Osyczka, P. & Skubała, K. (2011): Chemical races of *Cladonia cariosa* and *C. symphylicarpa* (lichenized Ascomycota) a Polish case study in a worldwide context. – *Nova Hedwigia* **93**(3–4): 363–373.
- Ott, S., Meier, T. & Jahns, H. M. (1995): Development, regeneration, and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans*. – *Can. J. Bot.* **73**(Suppl. 1): 595–602.
- Pallos, G. (1996): *Gyöngyös levegőszennyezetségének vizsgálata a zuzmóflóra alapján*. – Diplomadolgozat, GATE MGK, Gyöngyös, 57 pp.
- Péli, E. R., Lei, N., Pócs, T., Laufer, Z., Porembski, S., Tuba, Z. (2011): Ecophysiological responses of desiccation-tolerant cryptobiotic crusts. – *Central European Journal of Biology* **6**(5): 838–849.
- Pérez-Ortega, S. & Elix, J. A. (2007): *Xanthoparmelia pseudohungarica* in Spain. – *Lichenologist* **39**: 297–300.
- Peveling, E. (1973): *Fine structure*. – In: Ahmadjian, V. és Hale, M. E. (ed.): *The lichens*. Academic Press, New York, pp. 147–182.
- Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L. & Brooks, T. M. (1995): The future of biodiversity. – *Science* **269**: 347–350.
- Pinokiyo, A., Singh, K. P. & Singh, J. S. (2006): Leaf-colonizing lichens: their diversity, ecology and future prospects. – *Curr. Sci.* **90**(4): 509–518.
- Pisút, I. (1985): Zoznam vyhynutych, nezvestnych a ohrozenych lissajnikov Slovenska (1.ver.). (List of extinct, missing and threatened lichens in Slovakia (1st draft).) – *Biológia (Bratislava)* **40**(9): 925–935.
- Pisút, I., Lackovicová, A. & Lisická, E. (1993): Súpis lissajnikov Slovenska. (Checklist of Slovak Lichens). – *Biológia (Bratislava)* **48**(Suppl. 1) 53–98.
- Pitman, N. C. A. & Jørgensen, P. M. (2002): Estimating the size of the threatened world flora. – *Science* **298**: 989.
- Pócs, T. (2005): Aerophytic cyanobacteria from the Mții Apuseni (Romania Western Carpathians, Transylvania), I. The epilithic crusts at the entrance of Huda lui Papara Cave. – *Kanitzia* **13**: 99–108.
- Prance, G.T., Beentje, H., Dransfield, J. & Johns, R. (2000): The tropical flora remains undercollected. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* **87**: 67–71.
- Purvis, O. W. (1997): *The species concept in lichens*. – In: Claridge, M. F., Dawah, H. A. & Wilson, M. R. (eds): *Species: The Units of Biodiversity*. – The Systematics Association Special Volume Series, Chapman & Hall, London, pp. 109–134.
- Pyatt, F. B. (1967): The inhibitory influence of *Peltigera canina* on the germination of graminaceous seeds and the subsequent growth of the seedlings. – *The Bryologist* **70**: 326–329.
- Pyatt, F. B. (1968): The effect of sulfur dioxide on the inhibitory influence of *Peltigera canina* on the germination and growth of grasses. – *The Bryologist* **71**: 97–101.
- Pyatt, F. B. (1973): Lichen propagules. – In: Ahmadjian, V. & Hale, M. E. (eds): *The lichens*. Academic Press, New York, pp. 117–145.
- Pöykkö, H., Hyvärinen, M. & Bačkor, M. (2005): Removal of lichen secondary metabolites affects food choice and survival of lichenivorous moth larvae. – *Ecology* **86**: 2623–2632
- Rabinowitz, D. (1981): *Seven forms of rarity*. – In: Synge, H. (ed.): *The biological aspects of rare plant conservation*. Proceedings of an International Conference. Wiley, Chichester, pp. 205–217.

- Rakonczay, Z. (ed.) (1989): *Vörös Könyv .A Magyarországon kipusztult és veszélyeztetett növény- és állatfajok.* [The Hungarian Red Data Book. Extinct and threatened plant and animal species in Hungary.] Akadémiai Kiadó, Budapest, 360 pp.
- Randlane, T. & Saag, A (1991): Chemical and morphological variation in the genus *Cetrelia* in the Soviet Union. – *Lichenologist* **23**(2): 113–126.
- Randlane, T., Tõrra, T., Saag, A. & Saag, L. (2009): Key to European *Usnea* species. – *Bibliotheca Lichenologica* **100**: 419–462.
- Ranković, B. (ed.) (2015): *Lichen secondary metabolites: Bioactive properties and pharmaceutical potencial.* – Springer International Publishing, Cam, Switzerland, 202 pp.
- Ranković, B. & Mišić, M. (2008): The antimicrobial activity of the lichen substances of the lichens *Cladonia furcata*, *Ochrolechia androgyna*, *Parmelia caperata* and *Parmelia conspersa*. – *Biotechnol. Biotechnol. Equip.* **22**: 1013 – 1016.
- Rao, D. N. & LeBlanc, F. (1965): A possible role of atranorin in the thallus. – *Bryologist* **68**: 284–289.
- Reutimann, P. & Scheidegger, C. (1987): Importance of lichen secondary products in food choice of two oribatid mites (Acari) in an alpine meadow ecosystem. – *J. Chem. Ecol.* **13**: 363–369.
- Rhoades, F. M. (1983): Distribution of thalli in a population of the epiphytic lichen *Lobaria oregana* and a model of population dynamics and production. – *Bryologist* **86**: 309–331.
- Richardson, D. H. S. (1988): *Medicinal and other economic aspects of lichens.* – In: Galun, M. ed.): CRC handbook of lichenology. Vol. III. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, pp. 93–108.
- Richardson, D. H. S. (1992): *Pollution monitoring with lichens.* – Richmond Publishing Co. Ltd., Slough, 76 pp.
- Rikkinen, J. (1995): What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens. – *Bryobrothera* **4**: 1–239.
- Robiquet, P. J. (1829): Essai analytique des lichens de l'orseille. – *Annales de chimie et de physique* **42**: 236–257.
- Rogers, R. W. (1995): Lichen succession on leaves of the rainforest shrub, *Capparis arborea* (Capparaceae). – *Austral. J. Bot.* **43**: 387–396.
- Rogers, R. W. & Conran, J. G. (1994): Lichen succession on *Wilkiea macrophylla* leaves. – *Lichenologist* **26**: 135– 147
- Romagni, J. G., Rosell, R. C., Nanayakkara, N. P. D. & Dayan, F. E. (2004): *Ecophysiology and potential modes of action for selected lichen secondary metabolites.* In: Allelopathy: Chemistry and Mode of Action of Allelochemicals (Macías F. A., Galindo J. C. G., Molinillo J. M. G., and Cutler H. G., eds.). CRC Press LLC, Boca Raton, pp. 13 –33.
- Romero, C. (1999): Reduced-impact logging effects on commercial non-vascular pendant epiphyte biomass in a tropical montane forest in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* **118**: 117–125.
- Rosenzweig, M. L., Turner, W. R., Cox, J. G. & Ricketts, T. H. (2003): Estimating diversity in unsampled habitats of a biogeographical province. – *Conservation Biology* **17**: 864–874.
- Rudel, T. K. & Horowitz, B. (1993): *Tropical Deforestation: Small Farmers and Land Clearing in the Ecuadorian Amazon.* Columbia University Press, New York.
- Rychert, R. C. (2002): Assessment of cryptobiotic crust recovery. – *Western North American Naturalist* **62**(2): 223–227.
- Saag, L., Saag, A. & Randlane, T. (2009): World survey of the genus *Lepraria* (*Stereocaulaceae*, lichenized Ascomycota) – *Lichenologist* **41**(1): 25–60
- Sanders, W. B. (2001): Preliminary light microscope observations of fungal and algal colonization and liehen thallus initiation on glass slides placed near foliicolous liehen communities within a lowland tropical forest. – *Symbiosis* **31**: 85–94.
- Sanders, W. B. (2002): In situ development of the foliicolous liehen *Phyllophiale* (*Trichotheliaceae*) from propagule germination to propagule production. – *American Journal of Botany* **89**:1741–1746.
- Sanders, W. B. & Lücking, R. (2002): Reproductive strategies, relichenization and thallus development observed in situ in leaf-dwelling liehen communities. – *New Phytologist* **155**: 425–435.
- Santesson, R. (1952): Follicolous lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately follicolous, lichenized fungi. – *Symbolae Bot. Upsal.* **12**(1): 1–590.
- Scheidegger, C., Groner, U., Keller, C. & Stofer, S. (2002): *Biodiversity assessment tools – lichens.* – In: Nimis, P. L., Scheidegger, C. és Wolseley, P. A. (eds): *Monitoring with lichens – monitoring lichens.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 359–365.
- Scherrer, S., Zippler, U. & Honegger, R. (2005): Characterisation of the mating-type locus in the genus *Xanthoria* (lichen-forming ascomycetes, Lecanoromycetes). – *Fungal Genetics and Biology* **42**: 976–988.
- Schloss, P., Larget, B. R. & Handelsman, J. (2004): Integration of microbial ecology and statistics: a test to compare gene libraries. *Applied and Environmental Microbiology* **70**: 5485–5492.
- Scholz, P. (1992a): Synopse der Roten Listen Flechten. – *Schr. Reihe Vegetationskde.* **23**: 73–111.

- Scholz, P. (1992b): Rote Liste der Flechten des Landes Sachsen-Anhalt. des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt 1: 38-43.
- Schubert, R. (1982): Lichens of central Asia. – *J. Hattori Bot. Lab.* **53**: 341–343.
- Scirpa, P., Scambia, G., Masciullo, V., Battaglia, F., Foti, E., Lopez, R., Villa, P., Malecore, M. & Mancuso, S. (1999): Terapia adiuvante con un preparato a base di zinco solfato e acido usnico delle lesioni genitali da Human Papilloma Virus (HPV) dopo trattamento chirurgico distruttivo. – *Minerva Ginecologica* **51**: 255–260.
- Scotland, R. W. & Wortley, A. H. (2003) How many species of seed plant are there? – *Taxon* **52**: 101–104.
- Seaward, M. R. D. (1988): *Contribution of lichens to ecosystems*. – In: Galun, M. (ed.): CRC handbook of lichenology. Vol. II. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, pp. 107–129.
- Seaward, M. R. D. (2002): *Lichens as monitors of radioelements*. – In: Nimis, P. L., Scheidegger, C. & Wolseley, P. A. (eds): Monitoring with lichens – monitoring lichens. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 85–96.
- Sérusiaux, E. (1989): Foliicolous lichens: ecological and chorological data. – *Bot. J. Linn. Soc.* **100**: 87–96.
- Sérusiaux, E. (1995): Further new lichen species producing campylidia or complex conidiomata. – *Bibliotheca Lichenologica* **58**: 411–431.
- Sérusiaux, E. (1996): Foliicolous lichens from Madeira, with the description of a new genus and two new species and a world-wide key of foliicolous Fellhanera. – *Lichenologist* **28**: 197–227.
- Sérusiaux, E., Coppins, B. J. & Lücking, R. (2007): Phylloblastia inexpectata (Verrucariaceae), a new species of foliicolous lichen from Western Europe and Madeira. – *Lichenologist* **39**(2): 103–108.
- Seyd, E. L. & Seaward, M. R. D. (1984): The association of oribatid mites with lichens. – *Zool. J. Linn. Soc.* **80**: 369.
- Sheppard, P. R., Speakman, R. J., Ridenour, G., & Witten, M. L. (2007): Using lichen chemistry to assess airborne tungsten and cobalt in Fallon, Nevada. – *Environ. Monit. Assess.* **130**: 511 – 518.
- Shukla, J., Nobre, C. & Sellers, P. (1990): Amazon deforestation and climate change. – *Science* **247**: 1322–1325.
- Siebel, H. N., Aptroot, A., Dirkse, G. M., van Dobben, H. F., van Melick, H. M. H. & Touw, A. (1992): Rode Lijst van in Nederland verwenen en bedreigde mossen en korstmossen. – *Gorteria* **18**: 1-20.
- Siller, I. & Vasas, G. (1993): Védelemre javasolt magyarországi nagygombák. (List of the mushrooms recommended for protection in Hungary). – *Mikol. Közlem., Clusiana* **32**(1–2): 75–80.
- Siller, I. & Vasas, G. (1995a) List of the mushrooms recommended for protection in Hungary. – *Acta bot. hung.* **38**(1-4): 309–314. (1993–1994).
- Siller, I. & Vasas, G. (1995b): Red list of macrofungi of Hungary (revised edition). – *Studia bot. hung.* **26**: 7–14.
- Sipman, H. J. M. (1994): Foliicolous lichens on plastic tape. – *Lichenologist* **26**: 311–312.
- Sipman, H. J. M. (2004): Survey of *Lepraria*-like lichens with lobed thallus margins in the tropics. – *Herzogia* **17**: 23–35
- Sipman, H. J. M. & Aptroot, A., (2001): Where are the missing lichens? – *Mycological Research* **105**:1433–1439.
- Sipman, H. J. M. & Harris, R. C. (1989): *Lichens*. – In: Lieth, H. & Weger, M. J. A. (ed.): Tropical rain forest ecosystems. Ecosystems of the world, No. 14B, Elsevier, Amsterdam, pp. 303–309.
- Slack, N. G. (1988): The ecological importance of lichens and bryophytes. – *Bibliotheca Lichenologica* **30**: 1–53.
- Smith, C. W., Aptroot, A., Coppins, B. J., Fletcher, A., Gilbert, O. L., James, P. W., Wolseley, P. A. (ed.) (2009): *The lichens of Great Britain and Ireland*. – British Lichen Society, London, 1046 pp.
- Solhaug, K. A. & Gauslaa, Y. (1996): Parietin, a photoprotective secondary product of the lichen *Xanthoria parietina*. – *Oecologia* **108**: 412–418.
- Spier, L. & Aptroot, A (2000): *Fellhaneretum myrtillicolae* ass. nov., the lichen association on *Vaccinium myrtillus* [*Fellhaneretum myrtillicolae* ass. nov., die Flechtengesellschaft auf *Vaccinium myrtillus*]. – *Herzogia* **14**: 43–47.
- Steiner, M. (1955): Ein stabiles Diaminreagens für lichenologische Zwecke. – *Ber. Deutsch. Bot. Gesell.* **48**: 35–40.
- Steinová, J., Stenroos, S., Grube, M. & Škaloud, P. (2013): Genetic diversity and species delimitation of the zeorin-containing red-fruited *Cladonia* species (lichenized Ascomycota) assessed with ITS rDNA and β -tubulin data. – *Lichenologist* **45**(5): 665–684.
- Stenroos, S. Ahti, T. & Hyvönen, J. (1997): Phylogenetic analysis of the genera *Cladonia* and *Cladina* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycota). – *Plant Systematics and Evolution* **207**: 43–58.
- Stenroos, S., Hyvönen, J., Myllys, L., Thell, A. & Ahti, T. (2002): Phylogeny of the genus *Cladonia* s. lat. (Cladoniaceae, Ascomycetes) inferred from molecular, morphological, and chemical data. – *Cladistics* **18**:237–278.
- Stocker-Wörgötter, E. (2008): Metabolic diversity of lichen-forming ascomycetous fungi: culturing, polyketide and shikimate metabolite production, and PKS genes. – *Natural Product Reports* **25**: 188–200.

- Stocker-Wörgötter, E. & Elix, J. A. (2002): Secondary chemistry of cultured mycobionts: formation of a complete chemosyndrome by the lichen fungus of *Lobaria spathulata*. – *Lichenologist* **34**: 351–359.
- Stocker-Wörgötter, E., Cordeiro, L. M. C. & Iacomini, M. (2013): Accumulation of potential pharmaceutically relevant lichen metabolites in lichens and cultured lichen symbionts. – *Studies in Natural Products Chemistry* **39**: 337–380.
- Syers J. K. & Iskandar, I. K. (1973): *Pedogenetic significance of lichens*. – In: Ahmadjian, V. és Hale, M. E. (eds): *The lichens*. Academic Press, New York, pp. 225–248.
- Szabados, K. (1993): *Biomonitoring of air quality by lichen mapping in Vác*. – European master's degree course in environmental sciences and engineering in collaboration with the TEMPUS program. Project work. Budapest, 42 pp.
- Szatala, Ö. (1939): Lichenes Hungariae. Magyarország zuzmóflórája. III. Gymnocarpeae (Cyclocarpineae: Peltigeraceae – Lecideaceae). – *Folia Cryptog.* **2**(5): 267–460.
- Szatala, Ö. (1943): Lichenes. – In: Rechinger, K. H. (ed.): *Flora Aegaea: Flora der Inseln und Halbinseln des Ägäischen Meeres*. – *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl.* **105**(1): 16–58.
- Szujkó, J. (ed.) (1982): *The Flora of the Hortobágy National Park*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 172 pp.
- Szujkó-Lacza, J. & Kováts, D. (eds) (1993): *The Flora of the Kiskunság National Park. Vol. 1. The flowering plants*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 469 pp.
- Takahashi, K., Takeda, T., Shibata, S., Inomata, M. és Fukuoka, F. (1974): Polysaccharides of lichens and fungi. IV. Antitumour active polysaccharides of lichens in Stictaceae. – *Chem. Pharm. Bull. Jpn.* **22**: 404–408.
- Taylor, J. W., Jacobson, D. J., Kroken, S., Kasuga, T., Geiser, D. M., Hibbett, D. S. & Fisher, M. C. (2000): Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. – *Fungal Genetics and Biology* **31**: 21–32.
- Thiers, B. [2015, continuously updated]. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. – New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. – <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- Thomas, C. D., Cameron, A. & Green, R. E. (2004): Extinction risk from climate change. – *Nature* **427**: 145–148.
- Thor, G. (1995): Red Lists - Aspects of their Compilation and Use in Lichen Conservation. – *Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch.* **70**: 29-39.
- Tibell, L. (1994): Distribution patterns and dispersal strategies of Caliciales. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **116**: 159–202.
- Timkó, Gy., Farle, J. & Rátz, M. (1972): *Helyesírási és tipográfiai tanácsadó*. – Nyomdai Egyesülés, Budapest, 336 pp.
- Timdal, E. (1991): A monograph of the genus *Toninia* (Lecideaceae, Ascomycetes). – *Opera Bot.* **110**: 1–137.
- Timdal, E. (2010): *Porpidinia* (Porpidiaceae), a new genus for *Toninia tumidula*. – *Bibliotheca Lichenologica* **104**: 333–337.
- Tokuzen, R. (1971): Comparison of local cellular reaction to tumor grafts in mice treated with some plant polysaccharides. – *Cancer Res.* **31**: 1590–1593.
- Toldi, O. (1986): *Debrecen és környéke összehasonlító zuzmóflorisztikai felmérése, a zuzmóvegetáció szünfenológiai és ökológiai vizsgálata*. – TDK Dolgozat, Debrecen, 57 pp.
- Tóth, Z. (1992): *Sopron levegőszennyezettségének vizsgálata zuzmó bioindikátorokkal*. – TDK Dolgozat, EFE, Sopron, 12 pp.
- Trass, H. & Randlane, T. (1987): Extinct macrolichens of Estonia. – *Folia Cryptog.Eston.* **25**: 1–16.
- Tretiach, M. & Hafellner, J. (1998): A new species of *Catillaria* from coastal Mediterranean regions. – *Lichenologist* **30**(3):221–229.
- Tretiach, M. & Vězda, A. (1992): *Topelia nimisiana*, a new epiphytic lichen species from Italy. – *Lichenologist* **24**(2): 107–110.
- Tschabanenko, S. I. (1995): Rare and vulnerable species of lichens in the southern part of the Russian Far East - Primorye and Sakhalin Regions. Mitt. Eidgenöss. Forsch. anst. – *Wald Schnee Landsch.* **70**: 147–152.
- Tuominen, Y. & Jaakkola, T. (1973): Absorption and accumulation of mineral elements and radioactive nuclides. – In: Ahmadjian, V. & Hale, M. E. (eds): *The Lichens*. – Academic Press, New York and London, pp. 185–223.
- Türk, R. & Wittmann, H. (1987): Flechten im Bundesland Salzburg (Österreich) und im Berchtesgadener Land (Bayern, Deutschland) - die bisher beobachteten Arten und deren Verbreitung. – *Sauteria* **3**: 1–313.
- Vajpeyi, D. (2001): *Deforestation, Environment and Sustainable Development: A comparative analysis*. – Praeger, Westport, Connecticut.
- Vánca, A. L. (1991): Mindennapi levegőnk és Miskolc zuzmótérképe. – *Új Kör-Kép*, pp. 8–9 (1991 május, június).
- Vánca, A. & Vánca, A. (1990): Miskolc zuzmótérképe. – *Élet és Tudomány* **45**(47): 1487.
- Varga, N. (2009): *Zuzmólakó mikrogombák Magyarországon az irodalmi adatok tükrében*. – ELTE TTK, Növényészervezteti Tanszék. Szakdolgozat. Budapest. 84 pp. (kézirat)

- Varga, S. (1906): *Gömör vármegye zuzmó-flórájának oikológiai viszonyai*. – Stief Jenő és társa Könyvsajtója, Kolozsvár, 24 pp.
- Veres, K. (2005): *Előtanulmányok hazai Toninia zuzmófajok élőhely-preferencia vizsgálatához a Nagy-Szénás területén*. – Szakdolgozat, ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest, 56 pp. (kézirat)
- Veres, K. (2006): *Előtanulmányok hazai Toninia fajok élőhely-preferencia vizsgálatához a Nagy-Szénás területén*. – In: Gulyás, P. et al (szerk.): *Ökológiánk mai helyzete. Juhász Nagy Pál most lenne 70 éves (1935–1993)*. – TKTE Hírlevél 2006/2–3: 92–94.
- Verseghy, K. (1975): Talajlakó xerofiton zuzmófajok ökológiája és elterjedése Magyarországon (II.) s néhány taxon revíziója. (Ökologie und Verbreitung der bodenbewohnenden xerophytischen Flechtenarten in Ungarn (II), und Revision einiger Taxonen). – *Studia bot. hung.* **10**: 41–61.
- Verseghy, K. P. (1982): The lichen flora of the Hortobágy National Park. – In: Szujkó, J. (ed.): *The Flora of the Hortobágy National Park*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 91–95.
- Verseghy, K. (1994): Magyarország zuzmóflórájának kézikönyve. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 415 pp.
- Vězda, A. (1973): Foliicole Flechten aus der Republik Guinea (W-Afrika). I. – *Acta Musei Silesiae, Opava, Ser. A* **22**: 67–90.
- Vězda, A. (1975): Foliicole Flechten aus Tanzania (Ost-Afrika). – *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, **10**: 383–432.
- Vězda, A. (1986): Neue Gattungen der Familie Lecideaceae s. lat. (Lichenes). – *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, **21**: 199–219.
- Vida, G. (2008): *Helyiünk a bioszférában*. – Typotex Kiadó, Budapest.
- Vijayakumar, C. S., Viswanathan, S., Reddy, M. K., Parvathavarthini, S., Kundu, A. B., & Sukumar, E. (2000): Anti-inflammatory activity of (+)-usnic acid. – *Fitoterapia* **71**: 564–566.
- Vondrák, J., Šoun, J., Lőkös, L. & Khodosovtsev, A. (2009): Noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi from the Bükk Mts, Hungary. – *Acta Botanica Hungarica* **51**(1–2): 217–230.
- Walther, D. A., Ramelov, G. J., Beck, J. N., Young, J. C., Callahan, J. D. & Marcon, M. F. (1990): Temporal changes in metal levels of the lichen *Parmotrema praesorediosum* and *Ramalina stenospora*, southwest Louisiana. – *Water, Air and Soil Pollution* **53**: 189–200.
- White, F. W. & James, P. W. (1985): A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. – *British Lichen Soc. Bull.* **57** (suppl.).
- Williamson, P. & Day, J. G. (2007): The problem with protists: is barcoding the answer? – *The Biologist* **54**: 86–90.
- Will-Wolf, S., Scheidegger, C. & McCune, B. (2002): *Methods for monitoring biodiversity and ecosystem function. Monitoring scenarios, sampling strategies and data quality*. – In: Nimis, P. L., Scheidegger, C. és Wolseley, P. A. (eds): *Monitoring with lichens – monitoring lichens*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 147–162
- Wirth, V. (1977): Rote Liste der Flechten (Lichenes). – *Naturschutz aktuell* **1**: 60–64.
- Wirth, V. (1984): *Rote Liste der Flechten (Lichenisierte Ascomyzeten)*. – In: Blab, J., Nowak, E., Trautmann, W. & Sukopp, H. (eds) *Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der BRD*. Greven, Kilda, pp. 152–162.
- Wirth, V., Hauck, M. & Schultz, M. (2013): *Die Flechten Deutschlands*. – Ulmer-Verlag, Stuttgart, 1244 pp.
- Wirth, V., Schöller, H., Scholz, P., Ernst, G., Feuerer, T., Gnüchtel, A., Hauck, M., Jacobsen, P., John, V. & Litterski, B. (1996): Rote Liste der Flechten (Lichenes) in der Bundesrepublik Deutschland. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **28**: 307–366.
- Wolseley, P. A. (1995): A Global Perspective on the Status of Lichens and their Conservation. – *Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch.* **70**: 11–27.
- Woodruff, D.S. (2001): Declines of biomes and biotas and the future of evolution. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* **98**: 5471–5476.
- Wood, C. & Porro, R. (eds) (2002): *Deforestation and Land Use in the Amazon*. – University of Florida Press, Gainesville.
- Zagyva, A. (2000): *A zuzmók bioindikációs jelentősége a levegőszennyeződés kimutatásában Miskolc területén*. – Diplomadolgozat, DE TTK, Növénytani Tanszék, Debrecen, 55 pp.
- Zangerl, A. R. & Rutledge, C. E. (1996): The probability of attack and patterns of constitutive and induced defense: A test of optimal defense theory. – *The American Naturalist* **147**(4): 599–608.
- Zeybek U., Lumbsch H. T., Feige G. B., Elix J. A., & Volker J. (1993a): Chemosyndromic variation in *Hypogymnia* species, mainly from Turkey (lichenized Ascomycotina). – *Crypt. Bot.* **3**: 260–263.
- Zeybek U., Volker J., & Lumbsch H. T. (1993b): Türkiye likenlerinden *Hypogymnia* (Nyl.) Nyl. cinsi üzerinde taksonomik araştırma. – *Turk. J. Bot.* **17**: 109–116.
- Zopf, W. (1907): *Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung*. – Fischer, Jena.