



MAGYAR AGRÁR- ÉS
ÉLETTUDOMÁNYI EGYETEM

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Biológiatudományi Doktori Iskola

**ZUZMÓLAKÓ GOMBÁK DIVERZITÁSA HAZAI GAZDAFAJAIKKAL
ÉS ÉLŐHELYÜKKEL ÖSSZEFÜGGÉSBEN**

DOI: 10.54598/004820

Doktori (PhD) értekezés tézisei

Varga Nóra

Gödöllő

2024

A doktori iskola

Megnevezése: Biológiatudományi Doktori Iskola

Tudományága: Biológia tudomány

Vezetője: Dr. Nagy Zoltán
intézetvezető, egyetemi tanár, az MTA doktora
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem
Növénytermesztési Tudományok Intézete

Témavezető: Dr. Farkas Edit
tudományos tanácsadó, az MTA doktora
HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont
Ökológiai és Botanikai Intézet

.....

Dr. Nagy Zoltán

Iskolavezető jóváhagyása

.....

Dr. Farkas Edit

Témavezető jóváhagyása

A MUNKA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITŰZÉSEK

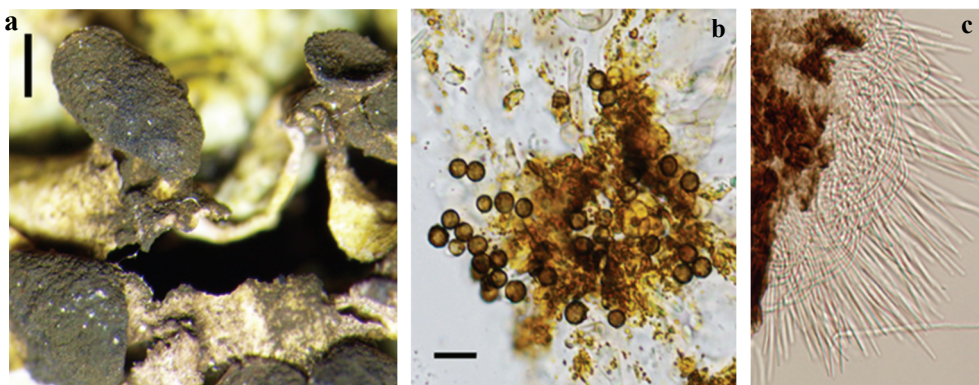
Napjaink egyik égető problémája globális szinten a biodiverzitás csökkenése. A klímaváltozás hatására az egyre szélsőségesebbé váló időjárási viszonyok is bizonytalanná tehetik a jövőben az eddig megismert élőhelyek stabilitását. A kriptogám szervezeteknek, így a zuzmóknak és zuzmólakó gombáknak is alkalmazkodniuk szükséges a változó környezeti feltételekhez (FARKAS et al. 2022a, MORILLAS 2024), figyelembe véve, hogy számukra a mikroklima és a mikroélőhelyek a dinamikusán változó körülmények között is biztosítanak megtelepedési lehetőségeket (VERES et al. 2021) és bár méretük meglehetősen apró, mégis nagymértékben hozzájárulhatnak a biodiverzitáshoz.

A zuzmókra miniatűr ökoszisztémaként tekintünk, amiben változatos élőlénycsoportok között alakul ki moderált kapcsolathálózat, azaz holobiontiként kezelhetjük őket (ASCHENBRENNER et al. 2016, GRUBE et al. 2009, 2012, GRIMM et al. 2021). A zuzmóképző gomba mellett másodlagos, járulékos gombaként élnek velük a dolgozatom tárgyát képező zuzmólakó gombák (1. ábra). A molekuláris genetikai vizsgálatok előretörésével elkerülhetetlenné vált ezek ismerete, hiszen egyáltalán nem mindegy, hogy egy zuzmótelep mely részéből történik a mintavétel, mert a zuzmó fő tömegét alkotó gombán kívül más gombák (zuzmólakók) is azonosításra kerülhetnek, akár úgy is, hogy a zuzmótelepen egyáltalán nem vehetők észre (endolichenikus gombák).

A zuzmólakó gombák egy ökológiai szempontból erősen specializálódott és sikeres csoportot alkotnak a gombák birodalmán (Regnum Fungi) belül, mivel szinte kizárólag zuzmókon élnek. Leggyakrabban fajspecifikusan kötődnek egyes zuzmóképző gombafajokhoz, nemzetségekhez, de vannak közöttük széles gazdaspektrummal rendelkező patogének, szaprotrófok és kommenzalisták is. Rendszertani szempontból azonban nem egységesek, a legkülönbözőbb morfológiai és származástani képviselőik vannak (DIEDERICH

et al. 2018, LAWREY & DIEDERICH 2003). Ennek megfelelően széleskörű mikológiai ismeretekre van szükség tanulmányozásukhoz.

A mai Magyarország területéről legkorábban Hazslinszky közölt adatokat, elsőként az *Abrothallus smithii*-ről (HAZSLINSZKY 1859). Őt követte Lojka, Hollós, Kalchbrenner, Sántha, Szatala és Gyelnik, akik munkáiban szintén találunk zuzmólakó gomba adatokat. Szatala írja le tudományra új fajként a *Hollósia vértensis*-t *Peltigera canina* zuzmóról (KŐFARAGÓ-GYELNIK 1939), amelynek a holotípusa a BP gyűjteményben található (BP 91043, T 197), s ma érvényes neve *Scutula epiblastematica*. Ezen fentebb említett természettudósok (botanikusok, lichenológusok, mikológusok) munkáit foglalja magában többek között BÁNHEGYI et al. (1985a, b, 1987) “Magyarország mikroszkopikus gombáinak határozókönyve 1–3” címet viselő műve. Ebben a határozókönyvben lévő zuzmólakó gomba adatokról részletes feldolgozást készítettem egyetemi diplomamunkámban (VARGA 2009). Ezt követően pedig Diederich, Thor, Verseghy, Farkas, Grube, Hafellner, Lawrey, Lőkös, Šoun, Vondrák neveit sorolhatjuk, mint akik különböző taxonok előfordulásait említették hazánkból. Fontos állomás volt a zuzmólakó fajok



1. ábra. *Xanthoria parietina* zuzmón élő néhány zuzmólakó mikrogomba: **a** = *Xanthoriicola physciae* feketére színezi a gazdazuzmó apotéciumait és telepét (skála: 500 μ m); **b** = *Xanthoriicola physciae* barna színű, gömb alakú konídiumai (skála: 10 μ m); **c** = *Epithamnolia xanthoriae* hosszú, fonál alakú, színtelen konídiumokkal (skála: 10 μ m)

szerepeltetése LŐKÖS & FARKAS (2009) listájában, majd az első különálló zuzmólakó gomba lista összeállítása (VARGA et al. 2021).

Doktori disszertációm alapját és magját ez, a Diversity folyóiratban 2021-ben megjelent “*Annotated checklist of the lichenicolous fungi of Hungary*” című cikkünk adja (VARGA et al. 2021), amiben feldolgoztuk az általunk fellelhető irodalmi adatokat és gyűjteményekben elhelyezett példányokat. Az új eredményeink döntő többségében a saját gyűjtéseinkből származnak. Dolgozatomban ennek a listának az újravizsgált, kiegészített és részletesen értékelt változatát készítettem el. A fajok alfabetikus rendben szerepelnek jellemzéssel és értékeléssel, amelyet határozókulccsal egészítettem ki.

Doktori munkám célkitűzése tehát, hogy

- elkészítsem a hazai fajok revideált listáját, amit a gazdafajaikkal, élőhelyi adataikkal és a legfontosabb megfigyelt vagy mért tulajdonságaikkal egészítsek ki, s ahol szükséges, további értékelést adjak az egyes taxonokról;
- a jelentősebb és számos adattal rendelkező fajok elterjedését térképen ábrázoljam;
- a zuzmólakó index (LI) használatával a hazai zuzmólakó fajok diverzitására vonatkozóan más földrajzi területekkel nagy léptékű összehasonlítást tegyek;
- a zuzmólakó gombák jelenlétét nyomon kövessem a *Cladonia foliacea* zuzmóanyagainak kioldására és újratermelődésére vonatkozó kísérletekben;
- a fajok könnyebb azonosítása érdekében határozókulcsot készítsek.

Ennek érdekében

- összegyűjtöm és listázom szakirodalmi adatok alapján azokat a fajokat, amiket már közöltek az országból (kritikával illetve a történelmi Magyarország területéről származó adatokat);

- megvizsgálom a hazai herbáriumokban fellelhető példányokat, s szükség esetén elvégezem a revíziót;
- szisztematikusan átvizsgálom a herbáriumokban elhelyezett zuzmópéldányok bizonyos csoportjait (*Hypocenomyce scalaris*, *Solorina saccata*, *Varicellaria lactea* és *Xanthoria parietina* fajok, valamint *Cetraria*, *Cetrelia*, *Cladonia*, *Lepraria*, *Parmelia*, *Xanthoria* s. l. nemzetségek), ahol zuzmólakó gombák előfordulása leginkább várható;
- terepmunkám során célzottan gyűjtök zuzmólakó gombákat, illetve gazdafajként jellemző zuzmótelepeket;
- összehasonlító példányokat helyezek el a BP és VBI zuzmógyűjteményekben.

ANYAG ÉS MÓDSZER

13 herbárium (BP, CBFS, DE, EGR, GODU, JPU, M, PRA, S, SAMU, SZE, VBI, W) anyagát tekintetem át a zuzmólakó gombák hazai előfordulási adatainak összegyűjtése céljából. 8 hazai herbárium (BP, DE, EGR, GODU, JPU, SAMU, SZE, VBI) közel 3 000 példányát vizsgáltam meg, amelyek között 300 példány saját gyűjtésemből származott. A fajlistában azokat a taxonokat szerepeltettem, amelyek példánnyal/példányokkal alátámasztottak, és igazoltan zuzmókon fordultak elő a hazai vagy külföldi herbáriumokban.

A gazdazuzmófajok és a zuzmólakó gombák meghatározásához legtöbbször DIEDERICH et al. (2022), IHLEN & WEDIN (2008), HAWKSWORTH et al. (2010), SMITH et al. (2009), VERSEGHY (1994), WIRTH et al. (2013) határozókulcsait használtam. Ahol csak lehetett figyelembe vettem az „egy gomba – egy név” elvet (vö. HAFELLNER 2018).

A nevezéktan LŐKÖS & FARKAS (2009) listájához hasonlóan főként az Index Fungorum (IF) (CABI 2024) és a MycoBank (MB) rendszerét követi, de DIEDERICH et al. (2018, 2022), valamint HAWKSWORTH (1983), HAWKSWORTH et al. (2010), IHLEN & WEDIN (2008), KOCOURKOVÁ (2000), NASH et al. (2004, 2007), SANTESSON et al. (2004), ZHURBENKO & PINO-BODAS (2017) műveit is alkalmaztam. A gazdafajok szerzőnevei az IF és MB adatbázisokban megtalálhatók, azokat csak a zuzmólakó gombafajoknál jelzem.

Kutatásom során a klasszikus mikroszkópos morfológiai módszereket alkalmaztam. Sztereomikroszkóppal (Olympus SZX9, Nikon SMZ18) vizsgáltam a gazdazuzmók és zuzmólakó gombák habitusát, továbbá kézi metszetek vízben lefedett preparátumait (kb. 5 000) vizsgáltam különböző reagensekkel és festékekkel (PD, K, Cl, K/I, N, gyapotkék, kongóvörös) kutatómikroszkópban (Olympus BX50, NIKON Eclipse/NiU). Mikrofotók készítéséhez Olympus E450 tükkörreflexes fényképezőgépet (Quick Photo Camera 2.3 szoftverrel), valamint NIS-Elements BR ML szoftverrel felszerelt Nikon DS-Fi1c és Fi3 digitális kamerákat használtam. A zuzmóanyagok azonosítása HPTLC kémiai analitikai módszerrel történt. Az elterjedési térképek QGIS 3.18.2 „Zürich”, 2020 számítógépes programmal készültek a legalább 10 adattal rendelkező zuzmólakó gombafajokról.

A zuzmólakó index (LI) ZHURBENKO (2007) szerint egy adott terület zuzmólakó gombafajainak és zuzmófajainak hányadosa.

A *Cladonia foliacea* zuzmófaj uzneasav és fűmár-proto-cetráriasav zuzmóanyagainak acetonos kioldására és újratermelődésére vonatkozó kísérletek (2017–2020) e zuzmóanyagok termelődésének dinamikájára irányultak (VERES et al. 2022). Sík vidéki homoki (Vácrátót, Tece) és hegyvidéki dolomitsziklagyepi (Bakony, Sóly) élőhelyekről származó telepeket helyeztünk ki szabadföldi (Ökológiai Kutatóközpont, Vácrátót) hosszú távú terepi kísérletre. Minthogy a vizsgált zuzmóban termelődő zuzmóanyagok befolyással lehetnek a zuzmólakó gombák megjelenésére (ASPLUND et al. 2018, LAWREY 2000),

előfordulásukat félévente prezencia/abszencia (+/–), illetve egyszerű tömegesség-változás (+, ++, +++) jelölésével rögzítettük kezelésként.

EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

A magyarországi zuzmólakó gombák legújabb listája 110 olyan fajt tartalmaz, amelyek mindegyikét megerősítettem és herbáriumi példánnyal támasztottam alá. 97 fajnak helyeztem el új példányaikat gyűjteményekben (BP, VBI) és további fajok jelenlétét erősítettem meg a korábban elhelyezett gyűjteményi anyagokon, s közel 800 példányadatot gyűjtöttem össze.

A gazdazuzmókat listáztam, így kimutattam, hogy legalább 83 gazdazuzmó fajon él a 110 zuzmólakó gomba Magyarországon. Ezek közül 50 olyan faj él hazánkban, amelyekről jelenleg egyetlen zuzmólakó gombafajt sikerült azonosítanom. Kettő zuzmólakó fajt azonosítottam 15 gazdazuzmóról, három zuzmólakó gombát a *Cladonia pyxidata*, a *Diploschistes scruposus*, a *Squamarina cartilaginea* és a *Xanthoparmelia conspersa* zuzmókról, négy zuzmólakó fajt hat zuzmóról, ötöt a *C. foliacea*, a *Hypogymnia physodes*, a *Parmelia sulcata* és a *Solorina saccata* zuzmókról, hatot a *C. magyarica* és a *Lecanora* sp. zuzmókról, tíz zuzmólakó gombafaj él *Physcia adscendens* telepein és a legnagyobb számban, 18 zuzmólakó fajt pedig a *Xanthoria parietina* zuzmóról azonosítottam.

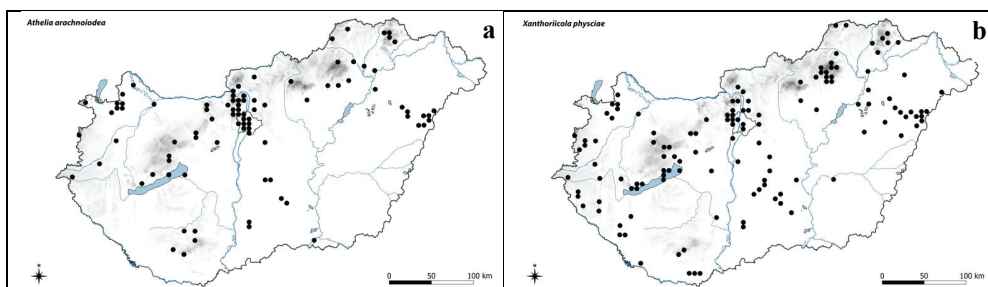
A gazdazuzmók közül a *Cladonia* nemzetség és a *Lecanora* s. l. fajok 7–7, a Physciaceae család pedig 10 fajjal szerepel a listában. A cianobaktériumot tartalmazó zuzmók, amelyek nem, vagy kis számban tartalmaznak zuzmóanyagokat, alacsony számban jelennek meg a listában. A *Peltigera* fajok közül 4 faji rangon s egy nemzetség szinten szerepel, s csupán 1–2 elterjedési adattal, s ugyanez érvényes a korábbi *Collema* és *Leptogium* fajokra is. A *Peltigera* fajok általában nagy telepet képeznek, s elég felületet biztosítanak ezáltal a zuzmólakó gombák megtelepedéséhez, s a másodlagos anyagcseretermékeik kis száma

kevésbé lehet akadályozó tényező a megtelepedésükhöz (LAWREY & DIEDE-
RICH 2003, MOLNÁR & FARKAS 2010).

A *Physcia adscendens* és a *Phaeophyscia orbicularis* a leggyakrabban előforduló zuzmók a *Xanthoria parietina* mellett az antropogén környezetben jelen lévő zuzmóközösségben, s ezekről sikerült a legnagyobb fajszámban kimutatnom zuzmólakó gombákat (*P. adscendens* – 10, *X. parietina* – 18).

Mindemellett a védett és élőhelye veszélyeztetettsége miatt visszahúzódóban lévő *Solorina saccata* faj hazai példányairól is viszonylag nagyszámú, 5 (FARKAS et al. 2022b), míg a szintén védett *Cladonia magyarica*-ról 6 zuzmólakó gombát azonosítottam.

A zuzmólakó gomba és a gazdazuzmó listák két szélsőséges pontja az *Athelia arachnoidea* és a *Xanthoria parietina*. Az *A. arachnoidea* széles gazdaspektrumú parazita, ami nemcsak zuzmókat támad meg, hanem mohákon és szabadon élő algákon is él. Magyarország különböző pontjairól 19 zuzmófajról azonosítottam. A *Xanthoria parietina* zuzmólakó gombái közül vannak, amiket egy helyről mutattam ki csupán (pl. *Capronia suijsae*, *Pleospora xanthoriae*, *Pseudorobillarda xanthoriae* ad int.), míg a csak ezt a zuzmót parazitáló *Xanthoriicola physciae* az ország majdnem minden pontjáról előkerült, s olykor domináns parazitaként van jelen. Az *A. arachnoidea* és *X. physciae* fajok a leggyakoribb zuzmóparaziták az országban, ezt az elterjedési térképen jelölt pontok és a gyűjteményi példányok is alátámasztják (2. ábra), kiegészülve észlelési adatokkal, amelyeket a fajok gyakorisága miatt nem rögzítünk.



2. ábra. Zuzmólakó gombafajok elterjedési térképei: **a** = *Athelia arachnoidea*,
b = *Xanthoriicola physciae*

A zuzmólakó index (LI) értékek alapján megállapíthatjuk, hogy a hazai zuzmólakó gombák ismertsége valamivel meghaladja a világra vonatkoztatott értéket (ld. 1. táblázat).

1. táblázat. Zuzmólakó index (LI) értékei országok és régiók szerint a zuzmófajok és a zuzmólakó gombafajok számával

Ország/régió	Zuzmólakó gombák (db)	Zuzmófajok (db)	Zuzmólakó index (LI)
Bajorország (Németország)	399	1624	0,246
Nagy-Britannia	384	1677	0,229
Belgium, Luxemburg, Észak-Franciaország	201	930	0,216
Németország	392	1946	0,201
Olaszország	492	2565	0,192
Franciaország 2020	592	3185	0,186
Skandinávia	430	2387	0,180
Franciaország 2017	546	3082	0,177
Franciaország 2014	513	3528	0,145
USA, Kanada	631	4880	0,129
Ukrajna	246	1910	0,129
Magyarország 2024	110	954	0,115
Magyarország 2021	104	926	0,112
Világ	2000	19387	0,103
Albánia	38	398	0,095
Oroszország	276	3388	0,081
Görögország	64	1353	0,047
Bulgária	45	1120	0,040
Románia	40	1194	0,034
Szerbia	15	668	0,022

Vizsgálataink alapján a hosszú távú zuzmóanyag kioldási / újratermelődési kísérlet számára gyűjtött zuzmók már a gyűjtéskor fertőzöttek lehettek a zuzmólakó gombákkal. Az általuk okozott fertőzésnek

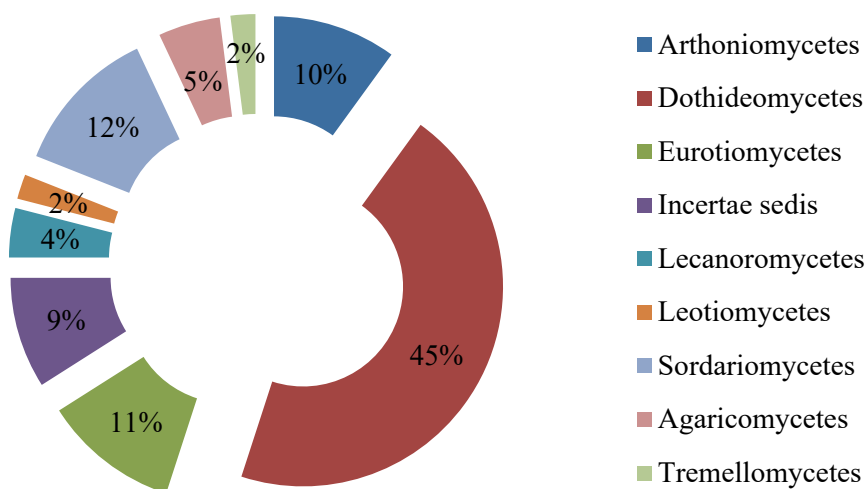
tulajdonítható elváltozások (nekrotikus foltok és fekete határoló sávok) eleinte a lebenyvégeken (kb. 0,5 cm²) (3a. ábra), majd később a telep felületén nagyobb összefüggő foltokként (3b. ábra) is megfigyelhetők voltak, idővel akár az egész telepet kolonizálták. Mind a kontroll, mind a kezelt alföldi vagy hegyvidéki élőhelyekről származó telepeken megtaláltuk a *Didymocyrtis cladoniicola* zuzmólakó gombát. A zuzmólakó *Syspastospora cladoniae* csak az egyik sík vidéki kontroll telepen fordult elő, a kezelt mintákon nem.



3. ábra. *Cladonia foliacea* kezelt és transzplantált telepei: **a** = lebenyvégeken lévő nekrotikus elváltozások; **b** = a teljes telepet érintő elszíneződés. (VERES et al. 2022, Fig.1a-b)

Vannak olyan zuzmónemzetségek, amelyekről egyelőre nincsenek zuzmólakó adataink pl. *Ramalina*, *Usnea*, számos kőzetlakó zuzmó, így ezekre a zuzmókra a jövőben nagyobb figyelmet kell fordítani.

A 110 zuzmólakó gombafaj két gombatörzsbe sorolható, ebből 102 az aszkuszos gombák (Ascomycota), 8 pedig a bazídiumos gombák (Basidiomycota) közé tartozik. Az aszkuszos gombák közül 50 a Dothideomycetes, 13 a Sordariomycetes, 12 az Eurotiomycetes, 11 az Arthoniomycetes, 4 a Lecanoromycetes és 2 a Leotiomycetes osztályba tartozik, míg 10 elhelyezkedése osztály szinten bizonytalan. A bazídiumos gombák közül 6 az Agaricomycetes, 2 pedig a Tremellomycetes osztályba sorolható (4. ábra).



4. ábra. A magyarországi zuzmólakó gombák százalékos eloszlása osztályonként

Nemzetség szinten a *Stigmidium* (10), a *Lichenocodium* (7), az *Abrothallus* (6), a *Didymocyrtis* és a *Lichenostigma* (5–5) képviseltetik magukat a legnagyobb fajszámmal, s egy-egy fajt tartalmazó nemzetségek az *Apiosporella*, *Arthonia*, *Athelia*, *Burgoa*, *Capronia*, *Chaenothecopsis*, *Cladoniicola*, *Cladosporium*, *Clypeococcum*, *Didymellopsis*, *Endococcus*, *Epicladonia*, *Epithamnolia*, *Erythrimum*, *Gonatophragmium*, *Illosporopsis*, *Karschia*, *Knufia*, *Laetisaria*, *Lichenodiplis*, *Lichenopuccinia*, *Lichenosticta*, *Lichenothelia*, *Marchandiomyces*, *Monodictys*, *Nectriopsis*, *Opegrapha*, *Penttilamyces*, *Phaeoseptoria*, *Phaeospora*, *Plectocarpon*, *Pleospora*, *Pyrenidium*, *Pyrenochaeta*, *Rhagadostoma*, *Roselliniella*, *Sagedia*, *Sarcopyrenia*, *Spirographa*, *Syspastospora*, *Talpapellis*, *Telogalla*, *Thelocarpon*, *Vouauxiella*, *Weddellomyces*, *Xanthorhizicola* és *Zwackhiomyces*.

A zuzmóanyagok (fumár-proto-cetráriasav, uzneasav) acetonos kioldásával végzett szabadföldi transzplantációs kísérletek során a *Cladonia foliacea* telepeiről azonosítottuk a *Didymocyrtis cladoniicola* parazita faj *Phoma*-szerű konídiumos alakját. A kísérletsorozat végén (3 év után) a zuzmólakó gomba jól

láthatóan és észrevehetően jelen volt a kezelt populációban (VERES et al. 2022), s arra a következtetésre jutottunk, hogy a jelen lévő zuzmóanyagoknak szabályozó szerepe lehet más élőlények, mint a zuzmólakó gombák megtelepedésében és terjedésében a zuzmótelepen belül és a telepek bizonyos részeinek elpusztulásával és törékennyé válásával a telepek között is.

A Magyarország területéről jelzett zuzmólakó gombák listájához kapcsolódó határozókulcs 133 fajt tartalmaz. Olyan fajok is szerepelnek benne, amikről csupán irodalmi adattal rendelkezünk, de várható előfordulásuk. A kulcs moduláris felépítésű, négy nagyobb részre tagolódik: külön részben szerepelnek az apotéciumot fejlesztő (38 faj), külön a zárt aszkuszos termőtestet, azaz peritéciumot fejlesztő fajok (53), s további részekben a bazídiumos gombák (8) és az aszkuszos gombák konídiumos formái (41), amelyek valamennyire strukturált (zárt) termőtestet képeznek, továbbá a termőtestet nem képező fajok. Itt öt *Abrothallus* faj (*A. acetabuli*, *A. caerulescens*, *A. microspermus*, *A. parmeliarum*, *A. prodiens*), a *Didymocyrtis slaptonensis*, valamint a *Scutula tuberculosa* fajok szerepelnek két határozókulcs részben is, mivel a konídiumos alakjuk jellegzetes vagy gyakran előfordul. E fajok esetében a Botanikai Kód egy gomba egy név szabálya miatt (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, ICN Kód) a korábban külön névvel illetett ivaros és ivartalan alakok összetartozását molekuláris filogenetikai vizsgálatokkal igazolták, s a Kód szabályai szerint érvényes névvel illették. Ez a szabály a Melbourne Kód (MCNEILL et al. 2012) Art. 59 szakasza szerint lépett érvénybe. Hazai fajok közül ilyen például az *Abrothallus microspermus* esete, aminek hazai példányai konídiumos alakban vannak jelen, ez a gyakori forma, s *Vouauxiomyces truncatus* néven írták le. Később bebizonyosodott, hogy a számos esetben mellette előforduló *A. microspermus*-szal azonos (PÉREZ-ORTEGA et al. 2011).

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Összeállítottam a 136 magyarországi zuzmólakó gombafaj revideált fajlistáját.
2. 133 zuzmólakó gombafaj azonosításához elsőként szerkesztettem határozókulcsot a hazai adatok alapján.
3. 86 zuzmólakó gombafajt újként mutattam ki az országra, ezáltal új elterjedési adatát állapítottam meg. Ezek közül 33 zuzmólakó mikrogomba faj új magyarországi előfordulását elsőként jeleztem a 2021-ben publikált listához képest: *Abrothallus acetabuli*, *Apiosporella caudata*, *Bryostigma epiphyscium*, *Chaenothecopsis parasitaster*, *Cladosporium licheniphilum*, *Didymellopsis pulposi*, *Didymocyrtis physciae*, *Endococcus collematis*, *Gonatophragmium lichenophilum*, *Intralichen lichenum*, *Knufia peltigerae*, *Laetisaria lichenicola*, *Lichenochora weillii*, *Lichenocodium aeruginosum*, *Lichenocodium lichenicola*, *Lichenostigma dimelaenae*, *Lichenostigma maureri*, *Nectriopsis rubefaciens*, *Neolamya xanthoparmeliae*, *Opegrapha physciaria*, *Phaeoseptoria peltigerae*, *Phaeospora squamarinae*, *Pronectria oligospora*, *Pseudorobillarda peltigerae*, *Pseudorobillarda xanthoriae* ad int., *Pyrenidium aggregatum*, *Rhagadostoma brevisporum*, *Sagedia engeliana*, *Spirographa lichenicola*, *Stigmidium cladoniicola*, *Stigmidium hageniae*, *Taeniolella punctata*, *Weddellomyces xanthoparmeliae*.
4. Kimutattam a *Pseudorobillarda xanthoriae* N. Varga, Etayo et F. Berger, ad int. fajt hazai *Xanthoria parietina* példányokról, amelynek tudományra új zuzmólakó gombafajként való közlése folyamatban van.

5. A korábban csupán irodalmi adatokkal, illetve nem hazai gyűjteményekben elhelyezett példányadatokkal rendelkező zuzmólakó gombafajok közül 7-nek erősítettem meg a magyarországi előfordulását friss gyűjtés alapján.
6. 97 zuzmólakó gombafaj közel 300 hazai példányát helyeztem el közgyűjteményekben (BP, VBI). Ezen túl a budapesti (BP) zuzmógyűjteményen belül létrehoztam egy 200 fajból álló összehasonlító zuzmólakó mikrogomba gyűjteményt hazai és országhatáron kívüli példányokból, amely a fajok könnyebb azonosítását segítő referenciaanyagként szolgál.
7. Több mint 400 meghatározott gyűjteményi példány alapján létrehoztam egy 500 rekordból álló, régi és újabb gyűjtések (mintegy 120 év/1904–2024) lelőhelyi adatait tartalmazó adatbázist, amely a zuzmólakó gombafajok magyarországi elterjedésének jelenlegi legfontosabb tudásbázisa.
8. A zuzmólakó indexet (lichenicolous index, LI) elsőként alkalmaztam magyarországi fajokkal kapcsolatban. Ezáltal egy olyan indikátor értéket vezettem be, ami világviszonylatban összefüggést jelez a különböző környezeti viszonyokkal rendelkező élőhelyek zuzmó és zuzmólakó gomba diverzitása között.
9. A *Cladonia foliacea* zuzmóanyagainak (uzneasav, fumár-proto-cetrária-sav) acetonos kioldására és újratermelődésére irányuló kísérletekben eltérést mutattunk ki a kezelt és a kontrollpopuláció zuzmólakó gomba (*Didymocyrtis cladoniicola*, *Syspastospora cladoniae*) fertőzöttsége között a 3 évig tartó kísérleti időszakban.

KÖVETKEZTETÉSEK, AJÁNLÁSOK ÉS KITEKINTÉS

A zuzmólakó gombák ismerete az utóbbi két évtized során jelentősen megnövekedett. Számos taxon (pl. *Erythricium aurantiacum*, *Zyzygomyces* fajok) esetében beigazolódott, hogy a terepi mintavételek fokozásával egyre több faj hazai jelenléte kimutatható.

Ugyancsak nagy szerepe lehet a jobb felbontású mikroszkópok megjelenésének és elérhetőségének is. Ezáltal válhatott kimutathatóvá pl. a *Knufia peltigeræ* faj, amelynek apró peritéciuma van (100 μm átm.), s gyakran csak a gazdatelepbe süllyedt termőtest szájadéka körüli tüskék tűnnek szemünk elé meglehetősen nagy nagyítás mellett (50–60 $\times$).

Bár sok esetben a nemzetközi irodalom cáfolja a szoros (fajsztintű) parazita-gazda kapcsolatot, a gazdazuzmófajok szisztematikus vizsgálata gyakran vezet jellemző zuzmólakó gombafajok kimutatásához (pl. *Clypeococcum hypocenomycis* megtalálása a *Hypocenomyce scalaris* zuzmófajon és a *Stigmidium euclina* a *Varicellaria lactea*-n).

A hazai zuzmólakó gomba és gazdazuzmófajok közötti kapcsolat jobb megismerése előfeltétele a molekuláris genetikai vizsgálatokhoz történő megfelelő zuzmó-mintavételnek. Ilyen esetekben javasolt a zuzmótelepek részletes mikroszkópi átvizsgálása a zuzmólakó gombákat tartalmazó teleprészek kizárására.

A zuzmólakó index (LI) egy indikátor értéket jelöl az adott országra vonatkozóan, ez azonban alkalmazható kisebb földrajzi egységek és biotópok jellemzésére is. Az index értékét befolyásolja, hogy a terület lichenológiaiag mennyire intenzíven kutatott, s a vizsgált terület zuzmóit, mint gazdafajokat és potenciális gazdafajokat milyen részletességgel határozták meg a kutatók.

A zuzmóanyagok kioldásának hosszú távú hatása van a zuzmólakó gombák megjelenésére, mivel az acetonos kezelés hatására a gomba könnyebben

terjedhetett a telepen, ha az uzneaszav szintje a kéregben, illetve a fumar-proto-cetráriasav pedig a bélrétegben lecsökkent.

A terepi kísérletben nemcsak a zuzmóanyagok kivonásának, hanem magának a transzplantációnak is lehetett hatása a zuzmólakó gombák megjelenésére, valószínűleg a gomba szaporodása szempontjából előnyös kismértékű változást okozhatott. A zuzmólakó gombák fokozott szaporodása részben a transzplantáció által okozott zavarás következménye lehet.

AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓS LISTA

Szakmai folyóiratokban megjelent cikkek

SINIGLA, M., LŐKÖS, L., VARGA, N., FARKAS, E. (2015): Distribution of the legally protected lichen species *Cetraria islandica* in Hungary. In: *Studia botanica hungarica* 46(1) 91–100

VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2016): The lichen-forming and lichenicolous fungi of the Soroksár Botanical Garden (Szent István University, Budapest, Hungary). In: *Studia botanica hungarica* 47(1) 13–28

SINIGLA, M., LŐKÖS, L., VARGA, N. (2016): Ritka és védett zuzmófajok a Balaton-felvidék keleti részén = Exploration of rare and protected lichen species in the eastern part of the Balaton Uplands. In: *Annales Musei historico-naturalis Hungarici* 108 231–250

LŐKÖS, L., VARGA, N., FARKAS, E. (2016): The lichen collection of András Horánszky in the Hungarian Natural History Museum. In: *Studia botanica hungarica* 47(2) 213–226

FARKAS, E., LŐKÖS, L., PAPP, B., SINIGLA, M., VARGA, N. (2016): Zuzmók és mohák biodiverzitás-vizsgálata a szigligeti Kongó-rétek

- mintaterületen. (Biodiversity of bryophytes, lichen-forming and lichenicolous fungi on “Kongó Meadows” (Hegymagas–Szigliget, Hungary)). In: *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis* 33 19–33
- MATUS, G., SZEPESI, J., RÓZSA, P., LŐKÖS, L., VARGA, N., FARKAS, E. (2017): *Xanthoparmelia mougeotii* (Parmeliaceae, lichenised Ascomycetes) new to the lichen flora of Hungary. In: *Studia botanica hungarica* 48(1) 89–104
- TÖRÖK, P., KELEMEN, A., VALKÓ, O., MIGLÉCZ, T., TÓTH, K., TÓTH, E., SONKOLY, J., KISS, R., CSECSEKITS, A., RÉDEI, T., DEÁK, B., SZÜCS, P., VARGA, N., TÓTHMÉRÉSZ, B. (2018): Succession in soil seed banks and its implications for restoration of calcareous sand grasslands. In: *Restoration ecology* 26 S134–S140
- FARKAS, E., BIRÓ, B., VARGA, N., SINIGLA, M., LŐKÖS, L. (2021): Analysis of lichen secondary chemistry doubled the number of *Cetrelia* W. L. Culb. & C. F. Culb. species (Parmeliaceae, lichenised Ascomycota) in Hungary. In: *Cryptogamie mycologie* 42(1) 1–16
- VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2021): Annotated checklist of the lichenicolous fungi of Hungary. In: *Diversity (Basel)* 13 557
- SHIVAROV, V. V., VARGA, N., LŐKÖS, L., BRACKEL, W. v., GANEVA, A., NATCHEVA, R., FARKAS, E. (2021): Contributions to the Bulgarian lichenicolous mycota – an annotated checklist and new records. In: *Herzogia* 34 142–153
- FARKAS, E., VARGA, N., VERES, K., MATUS, G., SINIGLA, M., LŐKÖS, L. (2022a): Distribution types of lichens in Hungary that indicate changing environmental conditions. In: *Journal of fungi* 8 600
- FARKAS, E., A. BALOGH, R., BAUER, N., LŐKÖS, L., MATUS, G., MOLNÁR, CS., PAPP, B., PIFKÓ, D., VARGA, N. (2022b): Taxonomical and chorological notes 16 (164–177). In: *Studia botanica hungarica* 53(1) 249–266
- VERES, K., SINIGLA, M., SZABÓ, K., VARGA, N., FARKAS, E. (2022): The long-term effect of removing the UV-protectant usnic acid from the thalli of the lichen *Cladonia foliacea*. In: *Mycological Progress* 21(9) 83

RIGÓ, A., DÖME, B., DUDÁŠ, M., KARIKÁS, M., LŐKÖS, L., PIFKÓ, D., VARGA, N., FARKAS, E. (2023): Taxonomical and chorological notes 17 (178–183). In: *Studia botanica hungarica* 54(1) 93–104

VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2023): Contributions to the lichen-forming and lichenicolous fungi of the Aggtelek National Park (NE Hungary). In: *Studia botanica hungarica* 54(2) 155–174

Könyvfejezet

LŐKÖS, L., VARGA, N. (2016): Zuzmók és zuzmólakó mikrogombák a Soroksári Botanikus Kertben. p. 87–109. In: *Biodiverzitás a Soroksári Botanikus Kertben: Kriptogámok. Gombák, zuzmók, mohák, harasztok*. HÖHN, M., PAPP, V. (Eds) Budapest, Magyarország: Szent István Egyetem Kertészettudományi Kar Soroksári Botanikus Kert, 164 p.

Konferencia kiadványban megjelent absztrakt

VARGA, N. (2013): A *Xanthoriicola physciae* zuzmólakó gombafaj hazai herbáriumokban és terepen. Előadás. p. 18. In: PÉNZESNÉ, KÓNYA, E. (szerk.): II. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában Konferencia (2013. szeptember 30. – október 1., Eger), 42 p.

FARKAS, E., LŐKÖS, L., MOLNÁR, K., VARGA, N. (2013): The study of lichenicolous fungi in Hungary. p. 20. In: THELL, A., KÄRNEFELT, I., SEAWARD, M., WESTBERG, M. (Eds.) In the Footsteps of Eric Acharius: 20th Biennial Meeting of the Nordic Lichen Society, Programme and abstracts (11–15 August 2013 Vadstena, Sweden) Lund, Svédország: Lund University (2013)

VARGA, N., FARKAS, E., LŐKÖS, L. (2014): A Cserkúti dombsor (Nyugat-Mecsek) zuzmói és zuzmólakó mikrogombái. p. 228. In: SCHMIDT, D., KOVÁCS, M., BARTHA, D. (szerk.) X. Aktuális Flóra- és Vegetáció-kutatás a Kárpát-medencében: X. Nemzetközi Konferencia Összefoglalói = Recent Flora- and Vegetation Research in the Carpathian Basin X. Book

- of Abstracts (2014. március 7–9 Sopron) Nyugat-magyarországi Egyetem Erdőmérnöki Kar (2014)
- FARKAS, E., VARGA, N. (2014): Lichenicolous fungi living on *Pertusaria lactea* (lichenised Ascomycetes) in Hungary. p. 14. In: Latvian, Mycological Society (szerk.) XIX Symposium of the Baltic Mycologists and Lichenologists Skede, Litvánia: Latvian Mycological Society, (2014)
- VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2015): Az *Athelia arachnoidea* (Atheliaceae, Basidiomycota) parazita mikrogombafaj elterjedésének vizsgálata Magyarországon. 96 p. In: Horváth, József; Haltrich, Attila; Molnár, János (szerk.) 61. Növényvédelmi Tudományos Napok Budapest, Magyarország: Magyar Agrártudományi Egyesület Növényvédelmi Társaság (2015), 107 p.
- VARGA, N., FARKAS, E. (2015): New floristic records of the lichenicolous fungi in Hungary. "Central European Lichens – a blend of biogeographic elements" Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences, Slovak Botanical Society Slovak Academy of Sciences, Institute of Botany SAS, Dúbravská cesta 9, Bratislava, Slovakia, 17.03.2015
- VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2015): Some new occurrences of lichenicolous species from Balkan countries. p. 119. In: BOGDANOVIĆ, S., JOGAN, N. (Eds.) Book of abstracts – 6th Balkan Botanical Congress Zagreb, Horvátország: Croatian Botanical Society, (2015), 160 p.
- VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2015): Investigation of lichenicolous fungi in Hungary – *Xanthoriicola physciae*. p. 114. In: BAPTISTA-FERREIRA, J. (Ed.) XVII Congress of European Mycologists (2015)
- VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2015): Studies on *Xanthoriicola physciae* and allied species in various habitats. p. 20. In: FARKAS, E., VARGA, N. (Eds.) 2nd Young lichenologists' workshop in Hungary: Information, program and abstracts. Vácrátót, Magyarország: Hungarian Academy of Sciences, Institute of Ecology and Botany (2015)
- BALOGH, R., BÉREGI, B., SARAIVA, M. L., NOVÁK, T., LŐKÖS, L., PAPP, B., VARGA, N., MATUS, G. (2015): Moha-zuzmó-mikrogomba közösség összetétele és biomasszája legelt és kizárt mészkerülő nyílt homoki gyepekben. p. 12. In: SZŰCS, P., PÉNZESNÉ, KÓNYA, E. (szerk.)

III. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában [Conference of Cryptogams: Recent Research in Cryptogamic Botany III]: A konferencia előadásainak és posztereinek összefoglalói Eger, Magyarország: Eszterházy Károly Főiskola (EKF) (2015), 48 p.

VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2016): Species of lichenicolous fungi as new in Central and Southeast Europe. p. 141. In: The 8th IAL Symposium Lichens in Deep Time: IAL8 Abstracts, University of Helsinki, (2016)

FARKAS, E., KONDRATYUK, S. Y., LŐKÖS, L., VARGA, N., VERES, K. (2016): Adatok az Odvas-hegy zuzmóflórájához. (Contributions to the lichen flora of Mt Odvas-hegy). p. 156–157. In: BARINA, Z., BUCZKÓ, K., LŐKÖS, L., PAPP, B., PIFKÓ, D., SZURDOKI, E. (szerk.) XI. Aktuális flóra- és vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia = 11th International Conference “Advances in research on the flora and vegetation of the Carpatho-Pannonian region”: Előadások és poszterek összefoglalói. Book of abstracts Budapest, Magyarország: Magyar Természettudományi Múzeum (2016), 255 p.

VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2017): A zuzmólakó gombák kutatásának fejlődése Magyarországon = Progress in research of lichenicolous fungi in Hungary. In: *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 56(1) 157–158

VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2019): Cladoniicolous fungi in the Carpathian Basin. p. 180. In: MLECZKO, P. (Ed.) Abstract Book, XVIII Congress of European Mycologists Warsaw, Lengyelország: Polish Mycological Society (2019), 281 p.

VARGA, N., LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2019): Towards the checklist of lichenicolous fungi in Hungary. p. 206. In: Program and abstract book IAL9: International Association for Lichenology 9th Symposium – online (2021)

FARKAS, E., VARGA, N., VERES, K., MATUS, G., SINIGLA, M., LŐKÖS, L. (2021): Various and changing distribution patterns of lichens in the Carpathian Basin. p. 181. In: Program and abstract book IAL9: International Association for Lichenology 9th Symposium – online (2021)

FELHASZNÁLT IRODALOM

- ASCHENBRENNER, I. A., CERNAVA, T., BERG, G., GRUBE, M. (2016): Understanding microbial multi-species symbioses. In: *Frontiers in Microbiology* 7 180
- ASPLUND, J., GAUSLAA, Y., MERINERO, S. (2018): Low synthesis of secondary compounds in the lichen *Lobaria pulmonaria* infected by the lichenicolous fungus *Plectocarpon lichenum*. In: *New Phytologist* 217(4) 1397–1400
- BÁNHEGYI, J., TÓTH, S., UBRIZSY, G., VÖRÖS, J. (1985a): *Magyarország mikroszkopikus gombáinak határozókönyve*. 1. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 5–511
- BÁNHEGYI, J., TÓTH, S., UBRIZSY, G., VÖRÖS, J. (1985b): *Magyarország mikroszkopikus gombáinak határozókönyve*. 2. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 517–1152
- BÁNHEGYI, J., TÓTH, S., UBRIZSY, G., VÖRÖS, J. (1987): *Magyarország mikroszkopikus gombáinak határozókönyve*. 3. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 1157–1316
- CABI (2024) *The Index Fungorum*. [WWW resource] URL <http://www.indexfungorum.org>. (accessed on 31.05.2024)
- DIEDERICH, P., LAWREY, J. D., ERTZ, D. (2018): The 2018 classification and checklist of lichenicolous fungi, with 2000 non-lichenized, obligately lichenicolous taxa. In: *The Bryologist* 121(3) 340–425
- DIEDERICH, P., MILLANES, A. M., WEDIN, M., LAWREY, J. D. (2022): *Flora of lichenicolous fungi, Volume 1, Basidiomycota*. Luxembourg: National Museum of Natural History, 351 p.
- GRIMM, M., GRUBE, M., SCHIEFELBEIN, U., ZÜHLKE, D., BERNHARDT, J., RIEDEL, K. (2021): The lichens' microbiota, still a mystery? In: *Frontiers in Microbiology* 12:623839
- GRUBE, M., CARDINALE, M., CASTRO, J., MÜLLER, H., BERG, G. (2009): Species-specific structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbioses. In: *The ISME Journal* 3 1105–1115
- GRUBE, M., KÖBERL, M., LACKNER, S., BERG, C., BERG, G. (2012): Host-parasite interaction and microbiome response: Effects of fungal infections on the bacterial community of the Alpine lichen *Solorina crocea*. In: *FEMS Microbiology Ecology* 82 472–481

- HAFELLNER, J. (2018): Focus on lichenicolous fungi: Diversity and taxonomy under the principle “one fungus – one name”. In: BLANZ, P. (Ed.) *Biodiversity and Ecology of Fungi, Lichens, and Mosses. Kerner von Marilaun Workshop 2015 in memory of Josef Poelt*. Wien: Austrian Academy of Sciences, 715 p.
- HAWKSWORTH, D. L. (1983): A key to lichen-forming, parasitic, parasymbiotic and saprophytic fungi occurring on lichens in the British Isles. In: *The Lichenologist* 15 1–144
- HAWKSWORTH, D. L., ATIENZA, V., COPPINS, B. J. (2010): *Artificial keys to the lichenicolous fungi of Great Britain, Ireland, the Channel Islands, Iberian Peninsula, and Canary Islands*. Fourth draft edition for testing only. Published online by the authors.
https://www.ascofrance.fr/uploads/forum_file/LichenKeys2010-0001.pdf
- HAZSLINSZKY, F. (1859): Beiträge zur Kenntnis der Karpätenflora VIII. Flechten. In: *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 9 7–26
- IHLEN, P. G., WEDIN, M. (2008): An annotated key to the lichenicolous Ascomycota (including mitosporic morphs) of Sweden. In: *Nova Hedwigia* 86(3–4) 275–365
- KOCOURKOVÁ, J. (2000): Lichenicolous fungi of the Czech Republic (the first commented checklist). In: *Acta Musei Nationalis Pragae, Série B, Historia Naturalis* 55(3–4) 59–169 (1999)
- KÓFARAGÓ-GYELNIK, V. (1939): De fungis lichenicolentibus Hungariae historicae I. In: *Borbásia* 1(10) 151–155
- LAWREY, J. D. (2000): Chemical interactions between two lichen degrading fungi. In: *Journal of Chemical Ecology* 26 8 1821–1831
- LAWREY, J. D., DIEDERICH, P. (2003): Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity. In: *The Bryologist* 106(1) 81–120
- LŐKÖS, L., FARKAS, E. (2009): *Revised checklist of the Hungarian lichen-forming and lichenicolous fungi*. (Magyarországi zuzmók és zuzmólakó mikrogombák revideált fajlistája). Available online: <https://ecolres.hu/Farkas.Edit> (accessed on 27 September 2021)
- MCNEILL, J. N., BARRIE, F. R., BUCK, W. R., DEMOULIN, V., GREUTER, W., HAWKSWORTH, D. L., HERENDEEN, P. S., KNAPP, S., MARHOLD, K., PRADO, J., PRUD'HOMME VAN REINE, W. F., SMITH, G. F., WIERSEMA, J. H. & TURLAND, N. J. (2012): *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Melbourne Code). In: *Regnum Veg.* 154 1–208
- MOLNÁR, K., FARKAS, E. (2010): Current results on biological activities of lichen secondary metabolites: a review. In: *Zeitschrift für Naturforschung* 65C 157–173
- MORILLAS, L. (2024): Lichens as bioindicators of global change drivers. In: *Journal of Fungi* 10(1) 46:10010046

- NASH III, T. H., GRIES, C., BUNGARTZ, F. (eds) (2007): Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 3. Tempe, Arizona: Lichens Unlimited, Arizona State University, 567 p.
- NASH III, T. H., RYAN, B. D., DIEDERICH, P., GRIES, C., BUNGARTZ, F. (Eds) (2004): Lichen flora of the Greater Sonoran Desert Region, Vol. 2. Tempe, Arizona: Lichens Unlimited, Arizona State University, 633 p.
- PÉREZ-ORTEGA, S., SUIJA, A., DE LOS RÍOS, A. (2011): The connection between *Abrothallus* and its anamorph state *Vouauxiomyces* established by Denaturing Gradient Gel Electrophoresis (DGGE). In: *The Lichenologist* 43 277–279
- SANTESSON, R., MOBERG, R., NORDIN, A., TØNSBERG, T., VITIKAINEN, O. (2004): Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, Sweden: Museum of Evolution, Uppsala University, 359 p.
- SMITH, C. W., APTROOT, A., COPPINS, B. J., FLETCHER, A., GILBERT, O. L., JAMES, P. W., WOLSELEY, P. A. (Eds.) (2009): *The lichens of Great Britain and Ireland*. London: British Lichen Society, 1046 p.
- VARGA, N. (2009): *Zuzmólakó mikrogombák Magyarországon az irodalmi adatok tükrében*. – Budapest: ELTE TTK, Növényyszervezettani Tanszék, 84 p. (diplomamunka, kézirat)
- VERES, K., CSINTALAN, ZS., KOVÁCS, B., FARKAS, E. (2021): Factors at multiple scales influence the composition of terricolous lichen communities in temperate semi-arid sandy grasslands. In: *The Lichenologist* 53(6) 467–479
- VERSEGHY, K. (1994): *Magyarország zuzmóflórájának kézikönyve*. (The lichen flora of Hungary). Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum, 416 p.
- WIRTH, V., HAUCK, M., SCHULTZ, M. (2013): *Die Flechten Deutschlands*. Stuttgart: Ulmer, 1244 p.
- ZHURBENKO, M. P. (2007): Lichenicolous fungi of Russia: history and first synthesis of exploration. In: *Mikologiya i Fitopatologiya* 41 481–486 (In Russian)
- ZHURBENKO, M. P., PINO-BODAS, R. (2017): A revision of lichenicolous fungi growing on *Cladonia*, mainly from the Northern Hemisphere, with a worldwide key to the known species. In: *Opuscula Philolichenum* 16 188–266