



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

A zuzmólét napos és árnyas oldala – túlélés a homokbuckák között

Veres Katalin

Gödöllő

2022

A doktori iskola

Megnevezése: Biológiai Tudományi Doktori Iskola

Tudományága: Biológia tudomány

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

Témavezető 1: Dr. Farkas Edit
tudományos tanácsadó, az MTA doktora
Ökológiai Kutatóközpont,
Ökológiai és Botanikai Intézet

Témavezető 2: † Dr. Csintalan Zsolt
egyetemi tanár
Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,
Növénytermesztési Tudományok Intézet



Az iskolavezető jóváhagyása



A témavezető 1 aláírása

A MUNKA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITŰZÉSEK

A szárazföldi homokhátságok talajlakó zuzmókban gazdag területek, azonban ezek a talajlakó közösségek globálisan és lokálisan is rendkívül érzékenyek az emberi tevékenység hatásaira. A talajlakó zuzmók fontos tagjai a száraz- és fél-száraz területeken gyakori kriptobiotikus talajkéreg közösségeinek. A zuzmók élettani működését az évszakok változása és az eltérő mikroélőhelyi viszonyok egyaránt befolyásolják. A homokhátságok különleges, sérülékeny és veszélyeztetett természetüknél fogva kiemelt természetvédelmi jelentőségű területek, azonban talajlakó zuzmóközösségek szempontjából kevéssé feltártak. A kisszámú vizsgálat (n = 10) miatt még napjainkban is kevés információval rendelkezünk a homokhátságok zuzmóközösségeinek összetételéről és arról, hogy melyek a legfontosabb környezeti – elsősorban talajfelszíni – hajtóerők, amelyek kialakítják ezeket a közösségeket Európaszerte. Mivel Európában eddig mindössze két tanulmány (Jüriado *et al.* 2016 és Gheza *et al.* 2020) született a szárazföldi homokhátságokban előforduló mészkedvelő homoki gyepek talajlakó zuzmóközösségeiről, így ezen közösségek hazai feltárása jelentősen hozzájárulhat a nemzetközi ismeretekhez. Az emberi tevékenység által okozott környezeti változások (zavarástörténet a kutatási terület léptékében), topográfia (táji léptékben) és mikrokörnyezet (homokbucka léptékben) hatása a pannon homoki gyepek zuzmóközösségeinek összetételére hazai viszonylatban is kevéssé feltárt.

A zuzmók különböző módokon képesek adaptálódni és akklimatizálódni a változó környezeti viszonyokhoz mind a fotoszintetikus működésük során, mind a fényvédelmi mechanizmusaik révén, habár az ezt célzó kutatásokat főként a fákon élő, kéreglakó vagy kőzetlakó fajokon végezték. Csak kevés vizsgálat irányult a talajlakó zuzmók akklimatizációjának feltárására félszáraz gyepekben (pl. Kalapos és Mázsa 2001; Tuba és munkatársai 2008) és a

környezetük folyamatos mikormeteorológiai monitorozására (pl. Lange 2003a).

A zuzmókban a szimbiota partnerek együttműködnek a telep fennmaradása érdekében, mert a fotoszintetikus rendszer védelme létfontosságú a túlélés szempontjából. A mikobionta és a fotobionta különböző mechanizmusok révén védik a fotobiontát (fotoszintetikus apparátust) a túlzott mértékű besugárzás károsító hatásától (Nash 2008). A gombapartner, amely a telep fő tömegét alkotja (kb. 90%), felelős a telep kiszáradásáért, és az UV-védő zuzmóanyagok termeléséért. Az algában szabályozott és nem szabályozott nem-fotokémiai kioltási mechanizmusok segítik eltávolítani az extra gerjesztési energiát a fotokémiai rendszerből, hogy megakadályozzák a fehérjék és membránok károsodását. Azonban kevés az ismeretünk arról, hogy milyen mértékben járulnak hozzá a szimbiota partnerek ehhez a védelemhez és ez hogyan változik az évszakokkal vagy eltérő fényviszonyú mikroélőhelyek között.

1. A doktori munka egyik fő célja az volt, hogy feltárja egy szárazföldi homokhátsági zuzmóközösség összetételét, tagjainak élőhelypreferenciáját és azokat a hatótényezőket, amik leginkább alakítják ezeket a közösségeket mészkedvelő homoki gyepekben, különböző térbeli skálák mentén (zavarástörténet, mikroklíma, talajfelszíni változók) haladva.
2. A második fő cél az volt, hogy feltárjuk a közösség leggyakoribb fajainak azon alkalmazkodási stratégiáit, amelyek során fotoszintetikus aktivitásukat és fényvédelmüket térben (mikrohabitat), időben (szezonalitás) és ezek kombinációjában változó környezeti viszonyokhoz igazítják.

3. A harmadik fő célkitűzés az volt, hogy leírjuk a fotoszintetikus rendszerben abszorbeált fény útjának megoszlását a fotoszintézis és a különböző kioltó védelmi mechanizmusok között talajlakó zuzmókban.
4. Az élettani vizsgálatok során gyakran egy fajt ragadnak ki az adott közösségből, adott időben. Kutatásaink során célul tűztük ki, hogy bővítsük a vizsgálati objektumok körét, amelyek ugyanarról az élőhelyről származnak és időben többszöri mintavétellel biztosítsuk, hogy teljesebb képet kaphassunk a zuzmók élettani működéséről.

ANYAG ÉS MÓDSZER

Kutatási terület

A két kutatási terület a Kiskunsági Nemzeti Park Igazgatóság területén Bugacpusztaháza („BU”) és Fülöpháza („FH”) közelében helyezkedett el. A területek éghajlata mérsékelt kontinentális szubmediterrán behatásokkal (Péczely 1967). A régiót főleg a Duna hordalékának lerakódásából származó meszes homok borítja. A szél, mint másodlagos formáló elem, átalakította a tájat és északkeleti (ÉK) és délnyugati (DNy) kitettségű buckaoldalakat és buckaközöket hozott létre (Pécsi 1967). A természetes vegetáció az utóbbi kétszáz évben intenzív emberi behatásnak volt kitéve a régióban (Biró és Molnár 1998; Molnár és munkatársai 2012). A területek domináns növény-társulásai a fészáras homoki gyepek (*Festucetum vaginatae* „*danubiale*” Rapaics ex Soó em. Borhidi). Az itt található talajlakó zuzmófajok többsége az ún. „tarkazuzmó társulás” („Bunte Erdflechten-Gesellschaft”) tagja (Gams 1938). Az ebben a régióban elterjedt társulás a *Fulgensietum fulgentis* Gams és *Cladonietum symphyrcarpiae* Doppelb. asszociációk komplexeként is ismert (Büdel 2001).

Mikrometeorológiai adatgyűjtés

Két mikrometeorológiai állomást helyeztünk ki Bugacpusztaháza térségében, egy homokbucka ÉK-i és DNy-i kitettségű, egymással ellentétes oldalán. Az adatok később alapjául szolgáltak a buckaoldalak ariditás szerinti elkülönítésének. Feltételeztük, hogy a kiválasztott buckaoldalakon a környezeti viszonyok egyúttal a területen található, többi, hasonló morfológiájú és kitettségű buckaoldalakon uralkodó viszonyokat is tükrözik. Két mérőállomást helyeztünk ki léghőmérséklet, relatív páratartalom (RH) és fotoszintetikusan aktív

radiáció (400–700 nm, PAR) szenzorokkal fél méter magasan, valamint talajhőmérséklet és talajnedvesség szenzorokkal 5 cm mélyen a talajban. Az adatokat folyamatosan, egy percenként rögzítettük a 4 éves vizsgálati periódus alatt. A vízgőz telítési hiányt a mért adatokból számoltuk. Elemzéseink során a Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Növényélettani és Ökológiai Tanszékének (Bugacpusztaháza) és az Ökológiai Kutatóközpont Ökológiai és Botanikai Intézetének (Fülöpháza) meteorológiai és csapadék adatait is felhasználtuk. Az adatokból Lange (2003) és Versegly (1971) alapján becsültünk egy feltételezett metabolikusan aktív periódust a zuzmóknál éjszaka ($PAR = 0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ és $RH > 80\%$) és nappal is, amikor az időjárás alkalmas lehetett a fotoszintézishez ($30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} < PAR < 1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ és $RH > 80\%$).

Vizsgálati objektumok

A leggyakoribb zuzmófajokat gyűjtöttük be az élettani mérésekhez: *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd., *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad., *Cladonia magyarica* Vain., *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant., *Gyalolechia fulgens* (Sw.) Søchting, Frödén and Arup, *Thalloidima physaroides* (Opiz) Opiz. és *Xanthoparmelia pokornyi* (Körb.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. and Lumbsch. A zuzmófajokat Smith *et al.* (2009), Versegly (1994) és Wirth *et al.* (2013) alapján határoztuk meg. A nomenklatúra az Index Fungorum CABI (2020) és Farkas és Lőkös (1994) forrásokat követi. A mérések után a példányokat a VBI zuzmóherbáriumban helyeztük el Vác-rátóton. A zuzmófajok eukarióta zöldalgát tartalmaztak: a *Cladonia* fajokban *Asterochloris* a fotobionta, a *G. fulgens*, és *X. pokornyi* *Trebouxia* algafajokkal élnek együtt. A *D. muscorum* algát „vált” az élete során: *Asterochlorist* tartalmaz a korai időszakban, amit később *Trebouxia*-ra cserél. A *T. physa-*

roides-ben a korai stádiumban cianobaktérium a fotobionta, amit később egysejtű gömb alakú zöldalgára cserél.

Mintavétel

Cönológia

Bugacpusztaházán 6, Fülöpházán 4, összesen 10, a homokterület vegetációját reprezentáló állományt választottunk ki véletlenszerűen az ÉK-i és DNy-i fekvésű buckaoldalakon. Minden állományban (buckaoldalon) egy darab 1 m × 1 m-es, 10 × 10-es felosztású kvadrátot (100 mikrokvadrát / kvadrát) helyeztünk el (összesen tízet). Minden mikrokvadrátban becsültük a különböző növekedési formájú zuzmók (% bokros, lombos és kéregtelepű), moha (%), edényes növény (%), avar (%) és csupasz talajfelszín (%) borítását Braun-Blanquet módszerével (1964). Megmértük az edényes növényzet átlagos magasságát (mm) is. Feljegyeztük az egyes zuzmófajok prezencia/abszencia adatát is. Számos zuzmófajt azonosítottunk a terepen, míg másokat a laboratóriumba szállítás után vékonyréteg kromatográfia (HPTLC) módszerének segítségével azonosítottuk Arup *et al.* (1993) alapján. A mintavételi egységeken kívül eső zuzmófajokat is rögzítettük a teljes fajlista számára.

Fiziológiai mérések

A telepeket olyan fajokból gyűjtöttük be, amelyek populációi az ÉK-i és a DNy-i oldalakon (mikroélőhelyek) egyaránt előfordultak, lehetőség szerint mind a négy évszakban. Tíz példányt mértünk le évszakonként, állományonként minden fajból. A *G. fulgens* ritka előfordulása miatt csak 5 példányt / évszak / állomány vizsgáltunk meg. Összesen közel 1200 példányt mértünk le a vizsgálat során. A *G. fulgens* és a *X. pokornyii* fajok csak a DNy-i oldalakon fordultak elő. A mintavételt követően a telepeket a laboratóriumba szál-

lítottuk, és szezonális hőmérséklet, páratartalom és fényviszonyok között hagytuk kiszáradni. Végül megtisztítottuk a növényi és moha törmelékektől.

Laboratóriumi mérések

Klorofill a fluoreszcencia kinetika

Rehidratáció és sötét adaptáció után a zuzmókat egy hordozható pulzus amplitúdó modulált fluorométerrel mértük meg Jensen (2002) módszere alapján. Majd a kapott értékek alapján kiszámítottuk a második fotokémiai rendszer (PSII) maximális kvantumhatékonyságát (F_v/F_m), a Stern-Volmer-féle nem-fotokémiai kioltást (NPQ), a fotokémiai kioltás elektron transzport (ϕ_{PSII}), szabályozott nem-fotokémiai kioltás (ϕ_{NPQ}) és a nem szabályozott gerjesztési energia disszipáció (ϕ_{NO}) paraméterek értékeit. A ϕ_{PSII} betekintést nyújt a PSII effektív fotokémiai kvantumhozamába, és megmutatja az abszorbeált fény mennyiségéből a töltésszétválasztáshoz felhasznált gerjesztési energia arányát. Amikor az elektrontranszport lánc telített, a gerjesztési energia fluoreszcencia formájában visszaverődhet, vagy hő formájában disszipálódhat. A ϕ_{NPQ} a fényindukált (ΔpH - és zeaxantinfüggő) nem fotokémiai fluoreszcencia kioltás kvantumhozamát jellemzi. A ϕ_{NO} a sugárzó és nem sugárzó kioltó reakciók kombinált útjait írja le, amelyek nem vezetnek fotokémiai energiaátalakításhoz és nem vesznek részt az NPQ-mechanizmusokban (Klughammer & Schreiber 2008). A ϕ_{PSII} , ϕ_{NPQ} és ϕ_{NO} paraméterek komplementer folyamatok, és összegük mindig 1 (Kramer *et al.* 2004).

Fotoszintetikus pigmentek és zuzmóanyagok koncentrációja

A plasztid pigmentek koncentrációját spektrofotométerrel mértük meg Pfeifhofer *et al.* (2002) szerint kis változtatásokkal (Lichtenthaler és Buschmann

2001). A zuzmóanyagok koncentrációját magas nyomású folyadékkromatográfiás módszerrel mértük meg Ji és Khan (2005) módszere alapján. Elemeztük az atranorin és fumar-proto-cetrársav mennyiségét *C. furcata* és *C. magyarica*, valamint uzneasav és fumar-proto-cetrársav mennyiségét *C. foliacea* fajokban.

Adatelemzés

Mikrometeorológiai adatok

Shapiro-Wilk tesztet alkalmaztunk az adatok normalitásának ellenőrzésére. A DNy-i és ÉK-i oldalak mikrometeorológiai adatainak összehasonlítására a 10 perces átlagokat használtunk és párosított t-próbát végeztünk. A paraméterek évszakos átlagának összehasonlításához a mintavételt megelőző egy hónap átlagát vettük. Az egy év alatt a buckák oldalait érő direkt megvilágítás kiszámításához a földrajzi jellemzőket (szélesség, hosszúság), a lejtőszögeket és a napkoordinátákat használtuk.

Cönológiai adatok

A két vizsgálati helyszínről részletes fajlistát állítottunk össze, ahol a korábbi (Lőkös és Verseggy 2001) és a jelenlegi előfordulásokat kombináltuk és hasonlítottuk össze. A kvantitatív elemzésekhez csak a mikrokvadrátokban gyűjtött zuzmó- és talajfelszíni adatokat használtuk fel. Kiertékeljük a terület („BU” vagy „FH”) és a buckaoldal („aridabb” vagy „humidabb” oldal) hatását a környezeti (moha, edényes növény, talaj, avar borítás és edényes növények magassága) és a zuzmóközösséggel kapcsolatos (fajszám, teljes zuzmóborítás, három növekedési forma borítása) változókra. Először nemmetrikus többdimenziós skálázást (NMDS) végeztünk a zuzmóközösségek terület- és buckaoldal szerinti szétválásának vizsgálatára az összes mik-

rokvadrát alapján (Jaccard disszimilitást használva). Emellett a csoportok közötti szétválás mértékének meghatározásához Manhattan-metrikán alapuló többváltozós permutációs varianciaanalízist (PERMANOVA), amelyhez az összevont (kvadrát szintű) frekvencia adatokat használtuk. A fajgazdagságot, a növekedési formák és talajfelszíni változók borítás értékeit általánosított kevert lineáris modellekkkel (GLMM) vizsgáltuk, amelyeknél a területet és buckaoldal kitettséget, mint fix faktorokat, a kvadrátot, mint random tagot használtuk. Logisztikus regresszióval megvizsgáltuk továbbá, hogy a nyolc leggyakoribb zuzmófaj előfordulási valószínűségét elsősorban mely potenciális háttérváltozók határozzák meg. Ehhez fajonként külön GLMM-eket készítettünk a vizsgált fajok mikrokvadrátonkénti prezencia értékeit felhasználva; a magyarázó változók a terület, a kitettség és a talajfelszíni változók voltak, a random faktor ebben az esetben is a kvadrát. Az elemzéseket megelőzően a magyarázó változókat standardizáltuk („*z-score scaling*”).

Klorofill a fluoreszcencia kinetika paraméterek, zuzmóanyag és plasztid pigment koncentrációk

Statisztikailag értékeltük az évszakok és mikroélőhelyek kitettségének hatását a plasztisz pigment és zuzmóanyag koncentrációkra és a kioltó mechanizmusok (válasz változók) értékére. A fajok, évszakok és mikroélőhelyek kitettségének hatását a válasz-változókra varianciaanalízissel, majd a páros összehasonlításokat Tukey-féle HSD-tesztel vizsgáltuk. Az elemzések előtt az eloszlások normalitását vizuálisan ellenőriztük Q-Q diagrammal (a maradékok kvantiliseit a normál eloszlás kvantiliseihez viszonyítva 45°-os referenciavonallal ábráztuk) és Shapiro-Wilk normalitástesztet. Az eltérések homogenitásának ellenőrzésére Levene-tesztet használtunk.

EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

Mikrometeorológia

A négyéves adatsor alapján megállapítottuk, hogy a mikroklimatikus viszonyok szignifikánsan eltértek az ÉK-i és a DNy-i buckaoldalakon. A léghőmérséklet, PAR (lejtésszöggel és tájolással korrigálva), talajhőmérséklet és vízgőz telítési hiány értékek szignifikánsan magasabbak voltak ($p < 0,001$) a DNy-i, mint az ÉK-i oldalon, ahol az RH és a talajnedvesség szignifikánsan magasabbnak ($p < 0,001$) bizonyult. A különbségek napi ingadozása minden mikrometeorológiai paraméternél szezonálisan változott: a legnagyobb napi ingadozás nyáron volt megfigyelhető, míg télen a fény- és nedvességviszonyokban kiegyensúlyozottabb különbségeket észleltünk. Ezek alapján a DNy-i buckaoldalakat aridabb, míg az ÉK-eket humidabb mikroélőhelyeknek tekintettük.

Egyértelmű különbséget tapasztaltunk a direkt besugárzásban a DNy-i (évi átlagosan 11 óra 30 perc) és az ÉK-i (évi átlagosan 9 óra 30 perc) buckaoldalak között hosszú távon. A beérkező fény minősége és mennyisége évszakonként változott: a téli és őszi hónapokban a direkt besugárzás 3–4 órával tovább tartott a DNy-i oldalon, mert jelentős különbség volt a napnyugta időpontjai között, míg a nyári hónapokban 1–2 órával tovább érte az ÉK-i oldalt a napkelte időpontjai közötti jelentős különbség miatt. A beérkező besugárzás hossza szintén változott az évszakok során a nyári 14 óra 35 perctől a téli 4 óra 55 percig. Az az átlagos időszak, amikor a zuzmóknak lehetőségük volt aktív metabolizmusra (nappal és éjszaka) évszakonként eltérő hosszúságú volt. A feltételezhetően fotoszintézissel töltött átlagos napi időtartam késő tavasszal és nyáron jelentősen alacsonyabb volt (39 perc és 3 óra 53 perc között), mint ősszel és télen (4 óra 10 perc és 7 óra 5 perc között). Az éjszakai rehidratációs periódus télen és ősszel feltételezhetően két-

szer hosszabb volt (12 óra 26 perc és 14 óra 44 perc között), mint tavasszal és nyáron (4 óra 58 perc és 6 óra 52 perc között).

A szárazföldi homokhátságok zuzmóközösségei

Talajfelszíni változók hatása a fajok előfordulására a két vizsgált területen és a buckaoldalakon

Az átlagos mohaborítás magasabb („FH”: $p < 0,05$), az edényes növényzeti borítás („FH”: $p < 0,01$) és magasság („BU”: $< 0,01$, „FH”: $p < 0,001$) viszont alacsonyabb volt az aridabb, mint a humidabb oldalakon. Szinte minden gyakori faj (> 50 mikrokvadrátban és mindkét területen megtalálható volt) jelenlétét negatívan befolyásolta a magasabb mohaborítás. A nyílt talajfelszín borítása negatívan hatott a *C. magyarica*, *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. ($p < 0,001$) és a *D. muscorum* ($p = 0,041$) előfordulására. A *C. foliacea*-ra negatívan hatott a magasabb növényzet ($p = 0,001$). A *P. canina* jelenléte erősen összefüggött a magasabb avarborítással. A *D. muscorum* viszont előszeretettel nőtt a mohafoltokban és mohapárnák felszínén. A bokros és lombos telepű *C. foliacea*, *C. furcata*, *C. rangiformis*, *Xanthoparmelia* fajok, és *Squamrina lentigera* (Weber) Poelt és a kéregtelepű *D. muscorum* és *G. fulgens* gyakoribbak voltak azokon a foltokon, ahol az edényes növényzet alacsonyabb volt. A fajok ordinációs térben elfoglalt helyzete arra utal, hogy a fajok szubsztrát-preferenciái heterogének, de jelentős volt a terület és kitétség szerinti szétválás mértéke.

Az oldalak közötti eltérő növényzeti magasság- és borítás különbséget okozhat a zuzmótelepet érő fény mennyiségében, ami eltérő mikroklimatikus viszonyokkal jellemezhető foltokat eredményezhet. Ezekben a foltokban a különböző környezeti igényű zuzmók megtalálhatták a számukra legmegfelelőbb niche-t, így az ellentétes buckaoldalakon eltérő zuzmóközösségek alakulhattak ki. Eredményeink megegyeztek azokkal a megfigyelésekkel,

amelyekben kimutatták, hogy a növényzet általában nyíltabbá válik az élőhely szárazodásával (Walter és Breckle 1984), és a zuzmók a mohákkal versenyeznek a szabad élőhely foltokért (Ketner-Oostra és Sýkora 2000).

A vizsgálati területek és buckaoldalak zuzmóközösségei

Húsztalajlakó zuzmó taxont regisztráltunk Bugacpusztaházán és 19-et Fülöpházán (összesen 22 taxont). Közülük öt előfordulása területre nézve új volt, azonban nyolc, korábban a területen előforduló fajt nem sikerült kimutatnunk. Kilenc fajt csak az ÉK-i buckaoldalakon találtunk meg (pl. *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng., *Endocarpon pusillum* Hedw., *Peltigera canina* (L.) Willd.). Kilenc másik faj csak a dűnék aridabb oldalain fordult elő (pl. *G. fulgens*, *X. pokornyi*). Kilenc faj a buckák ÉK-i és DNy-i oldalain is megtalálható volt. A két terület arid buckaoldalain a zuzmóközösségek összetétele jelentősen eltért egymástól. Ezzel szemben a humid oldali közösségek összetétele jelentős átfedést mutatott a két területen. Eredményeink azt mutatták, hogy a bugacpusztaházi területen nagyobb volt a fajkicserélődés és kisebb a fajmegtartás mértéke, mint Fülöpházán.

Eredményink azt mutatták, hogy a terület, a buckaoldal kitettsége és a talajfelszíni változók is fontos szerepet játszottak a talajlakó zuzmóközösségek kialakulásában. A területnek nagyobb magyarázó ereje volt, mint a kitettségnek a fajösszetétel tekintetében ($p < 0,0046$, illetve $p = 0,0231$). Az NMDS (stressz érték = 0,102) elkülönülést mutatott a buckaoldalak és területek között. A két ortogonális dimenziót használó ordináció kumulatíván a fajösszetétel változásának 59,61%-át magyarázta (Mantel-teszt; NMDS 1: $r^2 = 0,349$, $p < 0,001$; NMDS 2: $r^2 = 0,247$, $p < 0,001$). A fajgazdagságot jobban befolyásolta a terület, mint a buckaoldal kitettsége. A fajgazdagság szignifikánsan magasabb volt Fülöpházán, mint Bugacpusztaházán ($p < 0,001$). Fülöpházán a teljes fajgazdagság szignifikánsan magasabb volt ($p < 0,001$) az

aridabb mikrokvadrátokban (átlag: 3,66; tartomány: 0–9) a humidabb mikrokvadrátokhoz képest (1,55 [0–4]). Ennek ellenkezőjét tapasztaltuk Bugacpusztaházán, ahol a humidabb oldalakon (1,69 [0–4]) több fajt találtunk ($p = 0,056$), mint az aridabb oldalakon (1,16 [0–4]). A bokros telepű fajok borítása a humidabb oldalakon magasabb volt, mint az aridabb oldalakon. A megfigyelt közösségek összetételét nagymértékben magyarázzák a területek közötti különbségek. Mivel a két vizsgálati helyszín klímájában nem találtunk szignifikáns különbséget, és a vizsgált talajfelszíni változók csak a nyílt talajtakaróban különböztek szignifikánsan, a szakirodalmi adatok alapján feltételezzük, hogy a zavarástörténet fontos szerepet játszott a területek zuzmóközösségeinek kialakulásában, mint azt korábban már Leppik és munkatársai (2013) is kimutatták.

Jelen kutatásban mészkedvelő homoki gyepekben valamivel kevesebb talajlakó zuzmó taxont találtunk (Bugacpusztaháza 20; Fülöpháza 18; összesen 22 faj), mint amennyit más európai országokban leírtak (Észtország 28, Jürinado *et al.* (2016); Olaszország 33, Gheza *et al.* (2020)) és a feljegyzett fajok fele vizsgálatunkban szintén a *Cladonia* nemzetségbe tartozott. A leggyakrabban előforduló *C. foliacea*, *C. furcata*, *C. magyarica* / *pyxidata* és *D. muscorum* savanyú és meszes talajokon, valamint száraz és nedves mikroélőhelyeken is megtalálhatók, ami széles ökológiai toleranciájukat bizonyítja (pl. Adamska 2010; Balogh és munkatársai 2017). A vizsgált területen kimutatott zuzmók közül öt olyan vörös listás faj van, amely más európai területeken hiányzik (Farkas és Lökös 2006; Vidékfejlesztési Minisztérium 2013).

A szezonális és a mikroélőhelyi viszonyok hatása a klorofill *a* fluoreszcencia kinetikára

Mindegyik vizsgált faj esetében mind a szezonális, mind a mikroélőhely kitétsége hatással volt az Fv/Fm-re ($p < 0,001$), valamint az NPQ-ra (első év évszak: $p < 0,001$, kitétség: $p = 0,006$; 2. év $p < 0,001$ évszakra és kitétségre egyaránt).

Magasabb Fv/Fm értékeket mértünk humidabb, mint aridabb mikroélőhelyeken. Amint az epifiton zuzmófajoknál is kimutatták (pl. Atala *et al.* 2015), hosszú távú Fv/Fm csökkenés tapasztalható a napos, nyílt helyen élő zuzmókban az árnyékos populációkhoz képest. A tavaszi és őszi minták általában magasabb értékeket mutattak, mint a nyári és téli minták, ami azt jelzi, hogy a zuzmótelepek stressznek voltak kitéve ez utóbbi évszakokban (Maxwell és Johnson 2000), hasonlóan, nem talajlakó zuzmókban végzett korábbi vizsgálatok eredményeihez (MacKenzie *et al.* 2002; Vráblíková *et al.* 2006). Eredményeink arra is rávilágítottak, hogy a mikroélőhely kitétsége befolyásolta az Fv/Fm szezonális ingadozásának mértékét: erősebb volt az évszakok közötti fluktuáció az aridabb, mint a humidabb buckaoldalakon. Általában szignifikáns („BU”: $p = 0,036$, „FH”: $p < 0,001$) különbség volt kimutatható a fajok között az Fv/Fm értékek tekintetében. A *C. foliacea*, *C. furcata* telepekben (*Asterochloris* fotobionta) magasabb Fv/Fm-et mértünk, mint a *D. muscorumban* (*Trebouxia* fotobionta). A különböző fajok eltérő morfológiája, a telepek eltérő vízmegtartó képességén keresztül, magyarázatot adhat a növekedési formák közötti Fv/Fm értékekben mért különbségekre (Lange és Green 2003).

Általában magasabb NPQ értékeket mértünk a humidabb, mint az aridabb buckaoldalakon. A humidabb oldalakon élő populációk a kora reggeli órákban nedves állapotban vannak kitéve a napsugárzásnak, felszínüket intenzívebben éri a fény, mint a szemközti oldalon élő telepeket. A nedves zuzmótelep kéregrétege áttetszőbb, ezért a fotoszintetikus apparátusnak nagyobb védelemre van szüksége a káros fényenergia-többlet ellen, mint a ki-

száradt telepeken (Heber *et al.* 2006), ahol a sugárzás nagy része a telep felszínéről visszaverődik (Ertl 1951). Az őszi minták mutatták a legmagasabb NPQ értékeket az évszakok között, amikor a hosszan tartó nedves, metabolikusan aktív periódusok miatt a telepeknek magasabb szintű fényvédelemre volt szüksége a káros fényenergia-többlet ellen (Barták *et al.* 2000). A mikroélőhelyek kitettsége, ennek a paraméternek az esetében is befolyásolta az NPQ szezonálisitását.

Szignifikánsan magasabb ($p < 0,001$) NPQ-t mértünk a *C. foliacea*-ban, mint a többi vizsgált zuzmó fajban. A *C. foliacea* és *C. furcata* NPQ értékei jelentős szezonális ingadozást mutattak, különösen az aridabb buckaoldalakon élő populációk esetében. A vékony kéregréteg, a gyors vízfelvétel és vízleadás következtében ezek a fajok sokkal érzékenyebbek voltak a környezet nedvességállapotára és gyorsabban követték annak változását, mint a többi vizsgált faj.

A szezonális és a mikroélőhelyi viszonyok hatása a fényvédelemre és a magas fényintenzitáshoz való akklimatizációra

Zuzmóanyagok koncentrációja

A *C. furcata* ($p < 0,0001$) és a *C. foliacea* ($p = 0,03$) esetében a fumar-protocetránsav koncentráció erős szezonális változást mutatott (tavasz, nyár < őszi, tél), ellentétben a *C. magyarica*-val ($p = 0,44$). Az aridabb, fénynek jobban kitett buckaoldalak telepeiben a *C. furcata* ($p = 0,02$) és a *C. foliacea* ($p = 0,04$) esetében szignifikánsan magasabb volt a fumar-protocetránsav koncentráció, mint a buckák humidabb, árnyékosabb oldalán, míg *C. magyarica* esetében nem tapasztaltunk különbséget ($p = 0,36$) a fény- és árnyéktelepek között.

Az atranorin mennyisége csak a *C. furcata* esetében mutatott szignifikáns szezonális ($p < 0,0001$; tavasz, nyár < őszi, tél) és mikroélőhelybeli ($p =$

0,007) eltérést. A *C. magyarica* esetében nem tapasztaltunk különbséget sem a mikroélőhelyek ($p = 0,58$), sem az évszakok ($p = 0,32$) között az atranorin koncentrációkban.

Szignifikáns szezonális különbséget ($p = 0,0004$, tavasz, nyár < ősz, tél) találtunk az uzneasav mennyiségében *C. foliacea* esetében. Ezzel szemben a koncentráció nem különbözött a fény- és árnyéktelepekben ($p = 0,98$).

A *C. magyarica* magasabb atranorin koncentrációt mutatott a *C. furcata*-hoz képest. A *C. furcata* nagyjából kétszer magasabb fumár-proto-cetrársav koncentrációt mutatott, mint a másik két *Cladonia* faj ($p < 0,0001$). A *C. magyarica* esetében egész évben magas értéket mértünk, ellentétben a *C. furcata*-nál tapasztalt szezonális ingadozással.

A zuzmóanyagok termelése összhangban volt a mikroklimatikus viszonyokkal és a feltételezett nappali és éjszakai aktív időszakok hosszával. Mivel a zuzmó csak hidratált állapotban tud UV-védő zuzmóanyagokat előállítani (Solhaug *et al.* 2003), a szárazabb évszakokban a metabolitok csökkent szintje a rövid aktív időszakok miatt következhet be, amelyek nem elegendőek ahhoz, hogy a zuzmóanyag szintéziséhez szükséges mennyiségű fotoszintetikus terméket biztosítsanak (Solhaug és Gauslaa 2004).

A fotoszintetikus pigmentek koncentrációja

A fotoszintetikus pigment koncentrációk szezonális változása fajonként eltérő volt. Minden paraméterben a *C. furcata* mutatta a legszembetűnőbb választ a szezonálisan változó környezeti körülményekre. A szezonalitást mutató fajoknál a minimális értékeket télen mértük (átlagosan $155\text{--}326 \mu\text{g g}^{-1}$ a *Cladonia* fajoknál és a *D. muscorum*-nál), kivéve a *G. fulgens* esetében, amely maximumot mutatott ($204 \mu\text{g g}^{-1}$) ebben az évszakban. A *G. fulgens* és a *X. pokornyii* csak aridabb buckaoldalakon fordultak elő. Ezért az összehasonlítás csak a *Cladonia* fajok és a *D. muscorum* fény- és árnyékpopuláci-

ói között volt lehetséges. A klorofilok koncentrációja a legtöbb fajnál szignifikánsan magasabb volt a fény-, mint az árnyékpoblációkban, és általában alacsonyabb volt a *G. fulgensben* és a *D. muscorumban*, mint a többi vizsgált fajban.

Az átlagos klorofill a / b arányban fajspecifikus szezonális trend mutatkozott: azonban egyetlen fajban sem volt kimutatható szignifikáns különbség a kitettebb és árnyékosabb buckaoldalak között. A klorofill a / b arány magasabb volt a *G. fulgens*-ben és alacsonyabb a *C. foliacea*-ban, mint a többi fajban.

Általában a karotinoid koncentráció jelentős szezonális változása volt megfigyelhető a fajokban. A legmagasabb átlagos karotinoid koncentrációt nyáron ($43\text{--}145 \mu\text{g g}^{-1}$), míg a legalacsonyabb értékeket télen ($71\text{--}105 \mu\text{g g}^{-1}$) mértük a *Cladonia* fajokban, a másik három faj esetében ősszel ($36\text{--}44 \mu\text{g g}^{-1}$ *D. muscorum*; $106 \mu\text{g g}^{-1}$ *X. pokornyi*; $222 \mu\text{g g}^{-1}$ *G. fulgens*). A fénynek jobban kitett populációk a legtöbb faj esetében lényegesen több karotinoidot tartalmaztak, mint az árnyékpoblációk. A karotinoid koncentráció minden évszakban alacsonyabb volt a *D. muscorumban* és magasabb a *G. fulgensben*, mint a három *Cladonia* fajban vagy a *X. pokornyi*-ban.

A klorofill / karotinoid arányban a legtöbb fajnál jelentős szezonális különbség volt kimutatható. Az átlagos klorofill / karotinoid arány általában ősszel érte el a legmagasabb értéket ($2,12\text{--}4,74$) és tavasszal volt a legalacsonyabb ($0,59\text{--}4,01$). Az arány általában szignifikánsan magasabb volt az árnyék-, mint a fénytelepekben. A klorofill / karotinoid arány a *G. fulgensben* volt a legalacsonyabb, a *D. muscorum*-ban pedig a legmagasabb a fajok között.

A szárazabb évszakok és az aridabb buckaoldalak élőhelyviszonyai rövid rehidratált periódust tesznek lehetővé a talajlakó zuzmók számára, ami megköveteli a hatékonyabb fényhasznosítást a magasabb klorofill és karotinoid

mennyiség által (Demmig-Adams és Adams 1992; Pintado *et al.* 1997). A humidabb évszakokban gyakran fordult elő magas és stabilabb páratartalom és alacsonyabb besugárzás, ami hosszabb ideig fennálló kedvező környezetet teremtett a zuzmók fotoszintéziséhez. Ilyenkor kisebb méretű klorofill antenna komplex is elegendő volt a hatékony fénybegyűjtéshez (Jin *et al.* 2001), ugyanakkor magasabb fokú fényvédelemre is szükség volt (Barták *et al.* 2000). A zuzmótelep hidratált állapotában a kéregréteg transzmittanciája nagyobb mértékű (Dietz *et al.* 2000) és a fényvédő zuzmóanyagok termelődése is fokozott mértékű (Solhaug *et al.* 2003). Hasonló eredményeket találtak a *C. foliacea* esetében Farkas és munkatársai (2020). Vrábliková *et al.* (2006) és MacKenzie *et al.* (2001) szintén kimutatták epifiton zuzmók klorofill és xantofill tartalmának szezonális változását, ami a szezonálisan változó fényviszonyokkal függött össze. Eredményeink hasonlóak Tuba és munkatársai (2008) *C. foliacea* és *C. furcata* esetében mért értékeihez.

A begyűjtött fény megoszlása a fotokémiai kioltás, a szabályozott nem-fotokémiai kioltás és nem szabályozott többlet gerjesztési energia disszipációja között

A ϕ PSII szignifikánsan alacsonyabb volt nyáron, mint ősszel vagy télen minden fajban, kivéve a *G. fulgens*-t. A fotokémiai kioltás szezonális környezeti változásokra adott válasza azonban fajspecifikusnak tűnik, és csak néhány esetben különbözött szignifikánsan a fény- és árnyékpulációk között.

Nyáron szignifikánsan alacsonyabb ϕ NPQ-t mértünk, mint más évszakokban a *C. foliacea*, *C. furcata* és *X. pokornyii* esetében, míg a *G. fulgens* ellentétes szezonális mintázatot mutatott. A *C. magyarica* és a *D. muscorum* nem mutatott jelentős eltérést az évszakok között. Általában a ϕ NPQ magasabb volt a humidabb (átlag 28–52%), mint az aridabb (átlag 17–49%) buc-

kaoldalakon. Ez a különbség télen mindig szignifikáns volt minden fajnál, míg a többi évszakra fajspecifikus válasz volt jellemző.

A ϕNO nyáron szignifikánsan magasabb volt, mint a többi évszakban minden fajban, kivéve a *G. fulgens*-t, ahol a téli minták mutatták a legmagasabb értékeket. A ϕNO általában magasabb volt az aridabb (átlag 20–70%), mint a humidabb (átlag 18–52%) buckaoldalakon.

Eredményeink azt mutatták, hogy nyáron a ϕNPQ kevésbé vett részt a többlet fényenergia elvezetésében ($\phi\text{NO} > \phi\text{NPQ}$), különösen az aridabb buckaoldalakon. Valószínűleg a szabályozatlan formában történő energia disszipáció volt domináns hő és fluoreszcencia formájában, főként a zárt PSII reakciócentrumok miatt (Klughammer és Schreiber 2008).

Télen és ősszel a ϕNPQ magasabb volt, mint a ϕNO , ami azt jelzi, hogy az antennakomplexum hő formájában biztonságosan kivezette a többlet fényenergiát, és a fotoszintetikus apparátus energiaárama hatékonyan működött. Heber és munkatársai (2006) is kimutatták, hogy a kiszáradás indukálta kioltás a nedves évszakokban csökkent mértékű, késő tavasszal és nyáron pedig fokozódik. Ősszel a vizsgált telepek a gerjesztési energia átlagosan több, mint egyharmadát hasznosították fotokémiai folyamatokban, ami így az év legproduktívabb időszakának bizonyult a félszáraz homoki gyepekben, amint azt korábbi tanulmányok is megállapították (Raggio *et al.* 2014; Verseghe 1976).

Eredményeinkből arra következtettünk, hogy kontrasztosabb mikroélőhelybeli (fény- és nedvességviszonyok) különbségekre van szükség ahhoz, hogy egyértelműbb különbséget indukáljon a fotokémiai és nemfotokémiai kioltó mechanizmusok megoszlásában a fény- és árnyékpulációk között, pl. különböző erdőállományokban (Gauslaa *et al.* 2006). A humidabb és aridabb buckaoldalak telepei között mért különbségek a fotoszintézisben és

fényvédelemben a nedvesebb és szárazabb évszakok környezeti viszonyainál leírt jelenségekkel magyarázhatók.

A vizsgált paraméterek fajspecifikus szezonalitást mutattak. A zuzmók poikilohydrikus szervezetek, nem képesek aktívan szabályozni a vízfelvételeket és vízleadásukat, azonban különböző, hosszú távú alkalmazkodási stratégiáik (pl. morfológiai jellemzők, anatómiai különbségek, zuzmóanyagok termelése, mikroélőhelyek választása) révén meghosszabbíthatják vagy lerövidíthetik a metabolikusan aktív periódusukat, és megvédhetik magukat a túlzott gerjesztési fényenergia károsító hatásától.

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

Vizsgálataink során új tudományos eredményként mutattuk ki a következőket:

1. A léghőmérséklet, PAR (lejtésszöggel és kitettséggel korrigálva), talajhőmérséklet és vízgőz telítési hiány értékek szignifikánsan magasabbak voltak a DNy-i oldalon, mint az ÉK-i oldalon, ahol az RH és a talaj nedvességtartalma szignifikánsan magasabb volt.
2. Az egyes mikrometeorológiai paraméterek eltéréseinek napi ingadozása évszakonként változott. Minden mikrometeorológiai paraméter esetében az oldalak közötti különbségek napi ingadozása nyáron intenzívebb, télen mérsékeltebb volt.
3. A buckaoldalakra érkező besugárzás minősége és mennyisége évszakonként változott. Télen és ősszel a direkt besugárzás a később bekövetkező naplemente miatt 3–4 órával tovább tartott a DNy-i oldalon. A nyári hónapokban a direkt megvilágítás a lényegesen korábbi napkelte miatt 1–2 órával tovább érte az ÉK-i oldalt.
4. A terület történeti adottságai (korábbi zavarásokkal összefüggésben), a buckaoldalak kitettsége (a különböző mikroklimatikus viszonyokkal) és a talajfelszíni változók (az eltérő mikrokörnyezetek miatt) mind fontos, a mészkedvelő félszáraz homoki gyepek talajlakó zuzmóközösségeinek összetételét és fajgazdagságát meghatározó tényezőknek bizonyultak.
5. Az edényes növények borítása és átlagos magassága alacsonyabb, a mohaborítás magasabb volt az aridabb, mint a humidabb buckaoldalakon.

6. A leggyakoribb fajok élőhely- és mikroélőhely-preferenciájukban különböztek egymástól, és szinte minden gyakori faj jelenlétét negatívan befolyásolta a magas mohaborítás.
7. Alacsonyabb fotoszintetikus aktivitás, klorofill / karotinoid arány, NPQ és ϕ NPQ volt jellemző a fényben gazdagabb és szárazabb évszakokban, valamint az aridabb buckaoldalakon, azonban a klorofill és karotinoid koncentrációk, valamint a ϕ NO magasabb volt, mint a nedvesebb évszakokban és humidabb buckaoldalakon.
8. Az abszorbeált fény megoszlása a fotoszintézis és a különböző fényvédő kioltó mechanizmusok között a vizsgált zuzmókban fajspecifikus és szezonálisan változik.
9. A *C. foliacea* és *C. furcata* esetében a fumar-proto-cetrársav és az uzneasav, illetve az atranorin koncentrációjában jelentős a szezonális változás (tavasz, nyár < ősz, tél). Ezzel ellentétben, a zuzmóanyag szint folyamatosan magas maradt a *C. magyarica*-ban az év során.
10. Magasabb zuzmóanyag koncentráció volt jellemző a humidabb buckaoldalak populációiban *C. foliacea* és *C. furcata* esetében, míg a *C. magyarica*-ban nem volt kimutatható az élőhelyek közötti különbség egyik zuzmóanyag mennyiségében sem.
11. Mivel a gombapartner által termelt fényvédő zuzmóanyagok szintézise több időt igényel, mint amennyi az algában zajló nem-fotokémiai kioltómechanizmusok aktiválásához szükséges, az utóbbi folyamatok a szárazabb és fényben gazdagabb évszakokban, a rövidebb metabolikusan aktív periódusokban hatékonyabb védelemnek tűnnek. Egyes fajoknál (pl. *C. furcata*) a funkciómegosztás mértéke a két partner között évszakosan változik. Más fajokban (pl. *C. magyarica*) a két partner egyszerre képes fokozni a fényvédő pigmentek termelését, illetve a kioltó mechanizmusok intenzitását az év során.

KÖVETKEZTETÉSEK, AJÁNLÁSOK ÉS KITEKINTÉS

Vizsgálataink során rávilágítottunk, hogy a mikroklíma durvább és finomabb léptékben is erősen befolyásolja a zuzmók élettani működését és tömegességét. A zuzmók heterogén közösségszerkezetüknek köszönhetően természetvédelmi szempontból is jelentősen hozzájárulhatnak a mészkedvelő félszáraz homoki gyepek biodiverzitásához. Bizonyos zuzmófajok csak a szárazabb buckaoldalakon vagy nyíltabb területeken, míg mások csak a humidabb buckaoldalakon vagy a zártabb növényzetnek és fáknek otthont adó élőhelyeken fordultak elő. Ezért fontos a különféle zuzmóközösségeknek otthont adó, változatos domborzat és tájszerkezet védelme és fenntartása az élőhely-specifikus megőrzés során szárazföldi homokhátságokon is. Érdeemes figyelembe venni, hogy a homokbuckák zuzmóközösségeit alkotó fajok eltérő mikrokörnyezeti igényekkel rendelkeznek, és nagyon érzékenyek a különböző környezeti tényezőkre. Feltételezhetjük, hogy a (térsgünkben várhatóan szárazabb és melegebb viszonyokat eredményező) klímaváltozás hatására a zuzmók nagyobb teret nyerhetnek az edényes növényzet visszaszorulása miatt. A zuzmóknak azonban versenyezniük kell a mohákkal ezekért a szabaddá váló talajfelszínükért. Ezek a változások feltehetően magasabb kriptogám diverzitáshoz vezetnek majd.

Eredményeink azt mutatják, hogy a mikroélőhelyi viszonyok és az évszakos változások hatása a fotoszintetikus működésre és fényvédelemre fajspecifikus, térben és időben változik. Ezért a jövőbeli vizsgálatokban több faj együttes tanulmányozását javasoljuk annak kiderítésére, hogy egyes térben és / vagy időben változó környezeti tényezők hogyan befolyásolják a különböző fajok működését. Ezen túlmenően, mivel a fotoszintetikus aktivitás és a fényvédelem egy része a fotobiontából származik, érdemes lehet más fajokat is megvizsgálni, különböző fotoszintetikus partnerekben (pl. *Aster-*

ochloris, *Trebouxia*) előforduló klorofill *a* fluoreszcencia kinetika fajspecifikus különbségeire összpontosítva.

A különböző fajok az egyes évszakokat különféle módokon kihasználva tudnak alkalmazkodni a változó környezeti feltételekhez. Rámutattunk, hogy a szabályozott nem-fotokémiai kioltás tűnik a leginkább faj- és mikroélőhely-specifikus fényvédelmi mechanizmusnak. Eredményeink azt is megmutatták, hogy az elnyelt fényenergiának átlagosan csupán 25%-a hasznosult fotokémiai folyamatokban. Ez megerősíti azt a korábbi megfigyelést, hogy a fényenergia megkötése és disszipációja közötti egyensúly a poikilohydrikus szervezetekben a disszipáció felé tolódik el az edényes növényekhez képest (Heber *et al.* 2006). Az alga- és gombapartnerek közötti túlzott fényenergia elleni védekezés intenzitásának aránya a zuzmótelepben olyan kutatási terület, amelyet érdemes lenne további, más UV-védő zuzmóanyagokat tartalmazó fajokban, vagy például antioxidáns enzimaktivitás szempontjából is megvizsgálni.

AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓS
LISTA

Szakmai folyóiratokban megjelent cikkek

VERES, K., FARKAS, E., CSINTALAN, ZS. (2020): The bright and shaded side of duneland life: the photosynthetic response of lichens to seasonal changes is species-specific. In: *Mycological Progress* 19(6) 629–641

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

VERES, K., CSINTALAN, ZS., LAUFER, ZS., ENGEL, R., SZABÓ, K., FARKAS, E. (2021): Photoprotection and high-light acclimation in semi-arid grassland lichens – a cooperation between algal and fungal partners. In: *Symbiosis* – doi.org/10.1007/s13199-021-00823-y

Konferencia kiadványban megjelent absztrakt

VERES, K., CSINTALAN, ZS. (2013): A bugaci homokbuckák zuzmóinak fluoreszcencia kinetika sajátosságai. Poszter. In: PÉNZESNÉ, KÓNYA, E. (szerk.): II. Aktuális eredmények a kriptogám növények kutatásában Konferencia (2013. szeptember 30. – október 1., Eger), p. 25.

VERES, K., CSINTALAN, ZS. (2015): The effect of seasonality and microclimatic conditions on the photosynthetic activity of terricolous lichen species in semiarid grasslands. In: COSTA, VIEIRA C, PINTO, HESPANHOL H. C., MENDONÇA, MARQUES J. M., VASCONCELOS, V., ARENAS, F. (Eds.): XX Simposio de Botânica Criptogâmica Book of Abstracts

(22–25 July 2015, Porto, Portugal). Porto, Portugália: Universidade do Porto, (2015) Paper: BC.P50, p. 94.

LAUFER, ZS., DULAI, S., VERES, K., CSINTALAN, ZS. (2015): Seasonal dynamics of photosynthetic thermal stability and xanthophyll cycle pigments in some moss and lichen components of cryptobiotic crusts exposed at different habitat in Bugac, Hungary. In: COSTA, VIEIRA C, PINTO, HESPANHOL H. C., MENDONÇA, MARQUES J. M., VASCONCELOS, V., ARENAS, F. (Eds.): XX Simposio de Botánica Criptogámica Book of Abstracts (22–25 July 2015, Porto, Portugal). Porto, Portugália: Universidade do Porto, (2015) Paper: BC.P30, p. 104.

VERES, K., CSINTALAN, ZS. (2015): The role of seasonality and microclimatic conditions on the photosynthetic activity of some terricolous lichen species. In: FARKAS, E.; VARGA, N. (Eds.): 2nd Young lichenologists’ workshop in Hungary (12–15 November 2015, Budapest): Information, program and abstracts. Vácrátót, Magyarország: Hungarian Academy of Sciences, Institute of Ecology and Botany, p. 24.

VERES, K., CSINTALAN, ZS. (2015): Szezonális és mikroklíma hatása talajlakó zuzmók fotoszintetikus aktivitására félszáraz gyepben. In: SZÚCS, 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, p. 48.

VERES, K., CSINTALAN, ZS. (2017): Life on sand dunes from lichens point of view – effect of microclimate and seasonality on activity of terricolous lichen communities. Poster. Conference of Cryptogams: Recent Research in Cryptogamic Botany IV: Book of Abstracts *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 5(1): 62.

VERES, K., CSINTALAN, ZS. (2018): Mikro-élőhelyek hatása talajlakó zuzmók szezonális fotoszintetikus aktivitására. In: 11. Magyar Ökológus Kongresszus. Absztraktkötet. Nyíregyháza, Magyarország: Magyar Ökológusok Tudományos Egyesülete, p. 111.

VERES, K., †CSINTALAN, ZS., KOVÁCS, B., FARKAS, E. (2021): Talajlakó zuzmóközösségek összetételét befolyásoló tényezők félszáraz homoki gyepekben. In: TINYA, F. (szerk.): 12. Magyar Ökológus Kongresszus. Absztraktkötet. Vác, Magyarország: Magyar Ökológusok Tudományos Egyesülete, p. 216.

VERES K., †CSINTALAN ZS., LAUFER ZS., SZABÓ K., FARKAS E. (2021): Talajlakó zuzmók fotoszintetikus aktivitásának és fényvédelmi mechanizmusainak évszakos változása. In: TINYA, F. (szerk.): 12. Magyar Ökológus Kongresszus. Absztraktkötet. Vác, Magyarország: Magyar Ökológusok Tudományos Egyesülete, p. 217.

VERES, K., † CSINTALAN, ZS., KOVÁCS, B., FARKAS, E. (2021): The exposition of dune sides determines their terricolous lichen community composition in temperate semi-arid sandy grasslands [A homokbuckák kitettsége meghatározó tényező a talajlakó zuzmóközösségek összetétele szempontjából félszáraz homoki gyepekben]. In: SZÚCS, P. (ed.): 5th International Conference on Cryptogams 25–26 November 2021, Eger, Hungary. *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 9(1) 45

FELHASZNÁLT IRODALOM

- ADAMSKA, E. (2010): Biota of lichens on the Zadrože Dune and its immediate surroundings. In: *Ecological Questions* 12 51–58
- ARUP, U., EKMAN, S., LINDBLOM, L., MATTSSON, J. E. (1993): High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. In: *The Lichenologist* 25 61–71
- ATALA, C., SCHNEIDER, C., BRAVO, G., QUILODRÁN, M., VARGAS, R. (2015): Anatomical, physiological and chemical differences between populations of *Pseudocyphellaria*. In: *Gayana Botanica* 72(1) 21–26
- BALOGH, R., FARKAS, E., LÖKÖS, L., PAPP, B., BUDAI, J., ANTAL, K., NOVÁK, T., MATUS, G. (2017): Mosses and lichens in dynamics of acidic sandy grasslands: specific response to grazing exclosure. In: *Acta Biologica Plantarum Agriensis* 5(1) 30
- BARTÁK, M., HÁJEK, J., GLOSER, J. (2000): Heterogeneity of chlorophyll fluorescence over thalli of several foliose macrolichens exposed to adverse environmental factors: interspecific differences as related to thallus hydration and high irradiance. In: *Photosynthetica* 38(4) 531–537
- BIRÓ, M., MOLNÁR, Z. (1998): A Duna-Tisza köze homokbuckásainak tájtípusai, azok kiterjedése, növényzete és tájtörténete a 18. századtól [Vegetation and land-use history in the sand dunes of the Duna-Tisza köze from the 18th century and the mapping of landscape types of the late 18th century]. In: *Történeti Földrajzi Füzetek* 5 1–34
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Vienna, New York: Springer, 866 p.
- BÜDEL, B. (2001): Biological soil crusts in European temperate and Mediterranean regions. pp. 75–86 In: BELNAP, J., LANGE, O. (Eds.): *Biological soil crusts: structure, function, and management. Ecological Studies*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 506 p.
- CABI (2020) The Index Fungorum. [WWW resource] URL <http://www.indexfungorum.org>. (accessed on 15.01.2020).
- DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS, W. (1992): Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. In: *Plant, Cell és Environment* 15 411–419
- DIETZ, S., BÜDEL, B., LANGE, O. L., BILGER, W. (2000): Transmittance of light through the cortex of lichens from contrasting habitats. In: *Bibliotheca Lichenologica* 75 171–182
- ERTL, L. (1951): Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. In: *Planta* 39(3) 245–270
- FARKAS, E. E., LÖKÖS, L. S. (1994): Distribution of the lichens *Cladonia magyarica* Vain., and *Solorinella asteriscus* Anzi in Europe. In: *Acta Botanica Fennica* 150 21–30
- FARKAS, E., LÖKÖS, L. (2006): Védett zuzmófajok Magyarországon. In: *Mikológiai Közlemények, Clusiana* 45(1–3) 159–171
- FARKAS, E., BIRÓ, B., SZABÓ, K., VERES, K., CSINTALAN, ZS., ENGEL, R. (2020): The amount of lichen secondary metabolites in *Cladonia foliacea* (Cladoniaceae, lichenized Ascomycota). In: *Acta Botanica Hungarica* 62(1–2) 33–48

- GAMS, H. (1938): Über einige flechtenreiche Trockenrasen Mitteldeutschlands. In: *Hercynia* 1 277–284
- GAUSLAA, Y., LIE, M., SOLHAUG, K. A., OHLSON, M. (2006): Growth and ecophysiological acclimation of the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* in forests with contrasting light climates. In: *Oecologia* 147(3) 406–416
- GHEZA, G., ASSINI, S., LELLI, C., MARINI, L., MAYRHOFER, H., NASCIMBENE, J. (2020): Biodiversity and conservation of terricolous lichens and bryophytes in continental lowlands of northern Italy: the role of different dry habitat types. In: *Biodiversity and Conservation* 29 3533–3550
- HEBER, U., LANGE, O. L., SHUVALOV, V. A. (2006): Conservation and dissipation of lichen energy as complementary processes: homiohydric and poikilohydric autotrophs. In: *Journal of Experimental Botany* 57(6) 1211–1223
- JENSEN, M. (2002): Measurement of Chlorophyll Fluorescence in Lichens. pp 135–151. In: KRANNER, I., BECKETT, R. P., VARMA, A. K. (Eds.): *Protocols in Lichenology. Culturing, Biochemistry, Ecophysiology and Use in Biomonitoring*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 580 p.
- JI, X., KHAN, I. A. (2005): Quantitative determination of usnic acid in *Usnea* lichen and its products by reversed-phase liquid chromatography with photodiode array detector. In: *Journal of AOAC International* 88(5) 1265–1268
- JIN, E., POLLE, J., MELIS, A. (2001): Involvement of zeaxanthin and of the Cbr protein in the repair of photosystem II from photoinhibition in the green alga *Dunaliella salina*. In: *Biochimica et Biophysica Acta* 1506 244–259
- JÜRIADO, I., KÄMÄRÄ, M. L., OJA, E. (2016): Environmental factors and ground disturbance affecting the composition of species and functional traits of ground layer lichens on grey dunes and dune heaths of Estonia. In: *Nordic Journal of Botany* 34(2) 244–255
- KALAPOPOS, T., MÁZSA, K., (2001): Juniper shade enables terricolous lichens and mosses to maintain high photochemical efficiency in a semi-arid temperate sand grassland. In: *Photosynthetica* 39(2) 263–268
- KETNER-OOSTRA, R., SÝKORA, K. V. (2000): Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. In: *Journal of Coastal Conservation* 6 191–206
- KLUGHAMMER, C., SCHREIBER, U. (2008): Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. In: *PAM Applied Notes* 1 27–35
- KRAMER, D. M., JOHNSON, G., KIIRATS, O., EDWARDS, G. E. (2004): New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. In: *Photosynthesis Research* 79(2) 209–218
- LANGE, O. L. (2003): Photosynthesis of soil crusts biota as dependent on environmental factors. pp 217–240. In: BELNAP, J., LANGE, O. L. (Eds.): *Biological soil crusts: structure, function and management*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 506 p.
- LANGE, O. L. (2003a): Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation. III. Diel, seasonal, and annual carbon budgets. In: *Flora* 198 277–292

- LANGE, O., GREEN, T. G. A. (2003): Photosynthetic performance of a foliose lichen of biological soil-crust communities: long-term monitoring of the CO₂ exchange of *Cladonia convoluta* under temperate habitat conditions. In: *Bibliotheca Lichenologica* 86 257–280
- LEPPIK, E., JÜRIADO, I., SUIJA, A., LIIRA, J. (2013): The conservation of ground layer lichen communities in alvar grasslands and the relevance of substitution habitats. In: *Biodiversity and Conservation* 22(3) 591–614
- LICHTENTHALER, H. K., BUSCHMANN, C. (2001): Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterisation by UV-VIS spectroscopy. In: *Current Protocols in Food Analytical Chemistry* 1(1) F4.3.1–F4.3.8
- LŐKÖS, L., VERSEGHY, K. (2001): The lichen flora of the Kiskunság National Park and southern part of the Danube-Tisza interfluves. pp. 299–362. In: LŐKÖS, L., RAJCZY, M. (Eds.): *The flora of the Kiskunság National Park, Cryptogams*. (1999). Budapest: Hungarian Natural History Museum, 466 p.
- MACKENZIE, T. B. D., MACDONALD, T. M., DUBOIS, L. A., CAMPBELL, D. A. (2001): Seasonal changes in temperature and light drive acclimation of photosynthetic physiology and macromolecular content in *Lobaria pulmonaria*. In: *Planta* 214 57–66
- MACKENZIE, T. D. B., KRÓL, M., HUNER, N. P. A., CAMPBELL, D. A. (2002): Seasonal changes in chlorophyll fluorescence quenching and the induction and capacity of the photoprotective xanthophyll cycle in *Lobaria pulmonaria*. In: *Canadian Journal of Botany* 80(3) 255–261
- MAXWELL, K., JOHNSON, G. N. (2000): Chlorophyll fluorescence - a practical guide. In: *Journal of Experimental Botany* 51(345) 659–668
- MOLNÁR, Z., BIRÓ, M., BARTHA, S., FEKETE, G. (2012): Past trends, present state and future prospects of Hungarian forest-steppes. pp. 209–252. In: WERGER, M. J. A., VAN STAALDUINEN, M. A. (Eds.): *Eurasian steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world*. New York, London: Springer, Dordrecht, Heidelberg, 568 p.
- NASH, T. H. III (ed.) (2008): *Lichen Biology*. Second Edition. Cambridge: Cambridge University Press, 486 p.
- PÉCSI, M. (1967): A felszín kialakulása és mai képe (Duna–Tisza közti Hátság). pp. 214–222. In: PÉCSI, M. (Ed.): *Magyarország tájféldrajza. I. A dunai Alföd*. Budapest: Akadémiai Kiadó, 358 p.
- PÉCZELY, G. (1967): Éghajlat. pp. 222–225. In: PÉCSI, M. (Ed.): *Magyarország tájféldrajza. I. A dunai Alföd*. Budapest: Akadémiai Kiadó, 358 p.
- PINTADO, A., VALLADARES, F., SANCHO, L. G. (1997): Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: morphology water relations and chlorophyll content in north- and south-facing populations. In: *Annals of Botany* 80 345–353
- RAGGIO, J., PINTADO, A., VIVAS, M., SANCHO, L. G., BÜDEL, B., COLESIE, C., WEBER, B., SCHROETER, B., LÁZARO, R., GREEN, T. G. A. (2014): Continuous chlorophyll fluorescence gas exchange and microclimate monitoring in a natural soil crust habitat in Tabernas badlands Almería Spain: progressing towards a model to understand productivity. In: *Biodiversity and Conservation* 23 1809–1826
- 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.

- SOLHAUG, K. A., GAUSLAA, Y., NYBAKKEN, L., BILGER, W. (2003): UV-induction of sun-screening pigments in lichens. In: *New Phytologist* 158(1) 91–100
- SOLHAUG, K. A., GAUSLAA, Y. (2004): Photosynthates stimulate the UV-B induced fungal anthraquinone synthesis in the foliose lichen *Xanthoria parietina*. In: *Plant, Cell and Environment* 27 167–176
- TUBA, Z., CSINTALAN, Z., SZENTE, K., NAGY, Z., FEKETE, G., LARCHER, W., LICHTENTHALER, H. K. (2008): Winter photosynthetic activity of twenty temperate semi-desert sand grassland species. In: *Journal of Plant Physiology* 165(14) 1438–1454
- VERSEGHY, K. (1971): Angaben über den Wasserhaushalt einiger Xerotherm-Erdflechten. In: *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici* 63 83–97
- VERSEGHY, K. (1976): Quantitative investigation of xerothermophilous lichens of sandy soil. In: *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici* 68 59–63
- VERSEGHY, K. (1994): Magyarország Zuzmóflórájának Kézikönyve. Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum, 416 p.
- VIDÉKFEJLESZTÉSI MINISZTERIUM (2013): 83/2013. (IX. 25.) VM Magyar Közlöny 156, 67503.
- VRÁBLÍKOVÁ, H., MCEVOY, M., SOLHAUG, K. A., BARTÁK, M., GAUSLAA, Y. (2006): Annual variation in photoacclimation and photoprotection of the photobiont in the foliose lichen *Xanthoria parietina*. In: *Journal of Photochemistry and Photobiology B* 83(2) 151–162
- WALTER, H., BRECKLE, S. W. (1984): *Ökologie der Erde*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1587 p.
- WIRTH, V., HAUCK, M., SCHULTZ, M. (2013): *Die Flechten Deutschlands*. Stuttgart: Ulmer, 1244 p.