

Doktori értekezés tézisei

Palla Balázs
Gödöllő
2024



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

**Bazídiumos nagygombák taxonómiai, chorológiai és ökológiai vizsgálata
magyarországi *Pinus* állományokban**

Palla Balázs
Budapest
2024

A doktori iskola

megnevezése: Kertészettudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztés- és kertészeti tudományok

vezetője: Zámboriné Dr. Németh Éva, DSc

egyetemi tanár

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,
Kertészettudományi Intézet, Gyógy- és Aromanövények
Tanszék

Témavezető: Dr. Papp Viktor, PhD

egyetemi docens

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem,
Növénytermesztési-tudományok Intézet, Növénytani
Tanszék

.....

Az iskolavezető jóváhagyása

.....

A témavezető jóváhagyása

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

A magyarországi erdőket nagyrészt alkotó lombhullató fajok mellett a tobozos fenyőfélék erdőterülete is jelentős, hiszen a teljes erdőterület 10,5%-át ezek alkotják. Bár az utóbbi évtizedekben nagymértékű területcsökkenés volt megfigyelhető e fás szárú növénycsoportnál, a 2016-os adatok szerint a fenyőfélék hazai térfoglalása megközelítőleg így is 195 ezer hektár volt. Ezek közül a két legjelentősebb kéttűs faj az erdeifenyő (*Pinus sylvestris*) és a feketefenyő (*Pinus nigra*), amelyek 6,2 és 3,2%-át teszik ki a magyarországi erdőborításnak (Komarek 2018).

Mind a természetes fenyőtársulásokban, mind a telepített fenyőültetvényekben fellelhető életközösségek mérvadó csoportját képezik a talajlakó szaprotróf, a fán élő (lignikol) és a gyökérkapcsolt (mikorrhizás) bazídiumos gombák. Ezen csoportok az erdei ökoszisztémákban betöltött jelentőségük mellett a biológiai sokszínűség fenntartásában és indikátor jellegükben is kiemelkedő szereppel bírnak (Jenna *et al.* 2021, Anthony *et al.* 2022).

Bár az eddig megjelent nemzetközi és hazai szakirodalmak egy része szélesebb körben érintette a magyarországi *Pinus*-okhoz kötődő gombaközösségek feltárását (pl. Igmándy 1954, 1989, 1991, Babos 1989, Rimóczi 1994, Lukács 2002, 2010, Benedek 2002, Halász 2002, Nagy és Gorliczai 2007, Egri 2009, Koszka 2011, Seress *et al.* 2016, Szabó 2012, Zajta 2012, Siller *et al.* 2013, Ambrus *et al.* 2019), a *Pinus* nemzetséghez kapcsolódó, Magyarországon előforduló gombákat célzottan és kizárólagosan kutató tanulmányokból kevés jelent meg (Konecsni 1967, Halász 2002, Seress 2009). Az eddigi hazai fenyvesekben zajlott fungisztikai kutatások nagy részében több morfo csoport alulreprezentáltsága jellemző (pl. korticioid, koralloid gombák); a tanulmányok zöme alapvetően az agarikoid kalapos csoportok feltárását célozta meg. Emellett azon tanulmányok közül, amelyek a magyarországi *Pinus* nemzetséghez kötődő gombataxonok molekuláris genetikai vizsgálatát érintették, csupán ektomikorrhizás gombákkal kapcsolatos szakirodalmi eredmények ismertek (Seress *et al.* 2012, 2016, Niskansen 2014). Ezek fényében a doktori értekezés fő célkitűzései a következők:

1. A magyarországi természetes és telepített kéttűs fenyvesek szaprotróf és mikorrhizás bazídiumos fungájának minél teljesebb feltárása, ökológiai alapvetéseinek jellemzése és a Magyarországról eddig nem

publikált, illetve ritka taxonok célzott felmérése morfológiai és molekuláris genetikai módszerek segítségével.

2. Egyes gyűjtött gombataxonok esetében az előfordulási adatok ökológiai kontextusba helyezése, különös tekintettel az egyes gyűjtési helyszínek erdőtermészetességi állapotára, illetve a gazdanövény őshonosságára.
3. Az étkezési céllal gyűjtött közelrokon, kriptikus, alapvetően genetikai markerekkel elkülöníthető fajokat magába foglaló csoportoknál olyan új morfológiai bélyegek prezentálása, amelyek segítik a nagyon hasonló megjelenésű fajok – akár terepi szintű – elkülönítését.
4. Az egyes vizsgált fajoknál felmerülő taxonómiai, nevezéktani kérdések tisztázása a molekuláris markerezési és morfológiai vizsgálatok alapján.

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1 A magyarországi *Pinus* fenyvesek bazídiumos fungájának szakirodalmakon alapuló összesítése és ökológiai elemzése

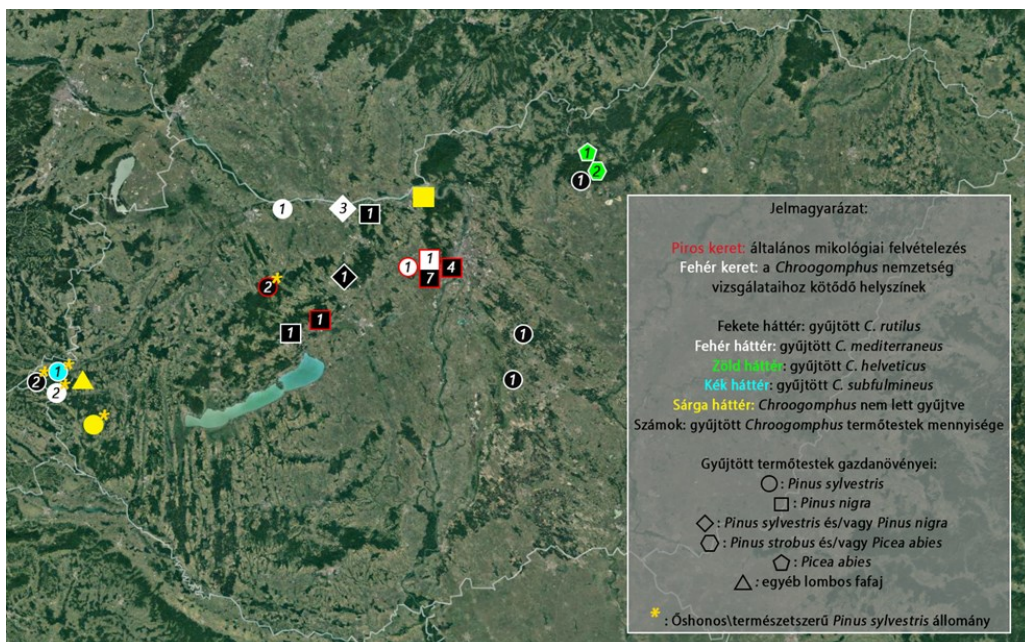
A magyarországi *Pinus* fenyvesek eddig ismert bazídiumos gomba fajlistájának előállításához az eddig publikált és nyilvánosan elérhető szakirodalmi anyagok alapján adatbázist készítettem. A szakirodalmakban publikált, *Pinus* állományokból, *Pinus* egyedek alól, lehullott *Pinus* tűlevelekről és avarról, valamint holt *Pinus* faanyagról gyűjtött és megfigyelt taxonok kerültek listázásra, amelyeknek a kurrens binomiális neveit és rendszertani besorolását az adott faj vagy csoport taxonómiai helyzetét vizsgáló szakirodalmak, illetve elektromos mikológiai adatbázisok (MycBank, Index Fungorum) alapján validáltam. A különböző szerzők és tanulmányok eltérő léptékű, különböző módon ismertetett adatainak egységesítése érdekében a gazdanövények és – a gazdaszervezet, szubsztrátum feltüntetésének hiányában – a megfigyelések helye szerinti fenyves társulástípusok egységes rendszerét alakítottam ki az összevethetőség érdekében.

Az egyes szakirodalmi adatokhoz kapcsolódó társulástípus és gazdanövény bejegyzésekhez a megfigyelési helyszínek erdőtermészetességi besorolását is hozzárendelem. Az erdőtermészetességi kategóriák esetében alapvetően a magyarországi 2009. évi XXXVII. törvényben (erdőtörvény, Evt.) és a Nemzeti Szisztematikus Erdőleltárban definiált, valamint az Erdőtérkép adatbázisban feltüntetett kategóriákat alkalmaztam a szakirodalmakban rendelkezésre álló információk mentén meghatározott módosításokkal. Az összeállt adatbázis alapján többszintű gyűrű-, valamint kördiagrammok készültek, amelyek az egyes Magyarországról gyűjtött rendek, családok és nemzetegek szintjén mutatja be a különböző erdőtermészetességű helyszíneken, gazdanövényeken és gazdanövény társulásokban megfigyelt bazídiumos gombafajok eloszlási mintázatait.

2.2 A jelen munka során elvégzett mintavételezés és a vizsgált területek bemutatása

A mikológiai vizsgálatokba bevont, Magyarországon előforduló *Pinus* állományokat két nagy csoportra lehet osztani: az őshonosnak, illetve természetszerűnek tekintett erdeifenyvesekre, illetve a tájidegen, nem őshonos *Pinus* fenyőfajok telepített állományaira (1. ábra). Az előbbiek esetében a vizsgálatok a bakonyaljai Fenyőfői Ősfenyvesre, valamint az Őrség–Vendvidék természetszerű erdeire terjedtek ki. A telepített erdei-, valamint feketefenyő

ültetvények a Dunántúli-középhegységben, a Mátrában, valamint a Kis-Alföldön és a Duna–Tisza közti hátságban helyezkednek el. A vizsgálatoknak egy, a Csórréti-víztározó közelében elhelyezkedő lucfenyő-simafenyő-vörösfenyő elegyes, illetve a Szuha-völgyben található, alapvetően lombos erdő is a részét képezte. Öt vizsgált állomány (Fenyőfői Ósfenyves, Tétényi-fennsík véderdő, Érdi-fennsík, sósikúti erdeifenyő-feketefenyő elegyes, várpalotai feketefenyves) esetében általános mikológiai felvételezés történt, a többi vizsgálati helyszínen a *Chroogomphus* nemzetség termőtesteinek mintavételezése valósult meg (1. ábra).



1. ábra. A gyűjtési helyszínek földrajzi elhelyezkedése.

2.3 A mintavételek időpontjai és a gyűjtött anyag feldolgozása

A munka során a saját terepi felvételezések mellett más privát herbáriumi anyagok mintái is feldolgozásra kerültek. A bemutatott helyszíneken (1. ábra) ezen termőtestek terepi mintavételezése 1959 és 2022 között zajlott. A saját terepi felvételezések során jegyzőkönyvet készítettem, valamint a legtöbb esetben bizonyító fungáriumi anyagot gyűjtöttem. A begyűjtött termőtestek többségéről *in situ* fotódokumentáció készült. A termőtesteket aszalógépben történő szárítás után saját fungáriumi gyűjteményben helyeztem el (BPalla), amely a Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Növényteni Tanszékén található.

2.4 A gyűjtött bazídiumos gombák határozása

2.4.1 Határozókönyvek- és kulcsok

A vizsgált bazídiumos nagyombacsoportok makro- és mikromorfológiai alapú határozásához az adott taxonómiai egységet vagy morfofocsoportot vizsgáló határozókönyveket, határozókulcsokat, monográfiákat és tudományos folyóiratokban megjelent közleményeket használtam.

A tág értelemben vett agarikoid nagyombák határozásánál az Európa mérsékeltövi nagyombáit bemutató „Fungi of temperate Europe” (Læssøe és Petersen 2019) első kötetét vettem alapul a nagyobb taxoncsoporthoz azonosításához. Egyes makromorfológiai alapon nehezen azonosítható csoportok pontos határozáshoz az adott csoportot taglaló monográfiák és szakcikkek nyújtottak segítséget (pl. Aronsen és Læssøe 2016, Scambler et al. 2018).

A poroid termőrétegű bazídiumos gombák határozásához Ryvarden és Gilbertson (1993, 1994), valamint Ryvarden és Melo (2017) munkáit használtam. Az egyes nagyobb családokba, nemzetségekre tartozó közelrokon fajok azonosítását számos tudományos folyóiratban közölt szakcikk szolgálta (pl. Han et al. 2016, Wu et al. 2022).

A különböző korticioid gombák határozásának alapját az észak-európai fajokat feldolgozó „The Corticiaceae of North Europe” szakkönyvsorozat (pl. Hjortstam et al. 1987), valamint további monográfiák és szakcikkek képezték (pl. Tura et al. 2011, Yurchenko és Wu 2016).

A koralloid gombák határozásához E. J. H. Corner monográfiáját (Corner 1950), illetve további taxonokat taglaló munkákat használtam fel (pl. Giachini és Castellano 2011, Olariaga et al. 2015).

2.4.2 Mikroszkopikus vizsgálatok

A mikromorfológiai vizsgálatokhoz a gyűjtött bazidiokarpiumok különböző részeiből kézi metszeteket készítettem. A hifák, spórák, bazídiumok és egyéb steril elemek amiloid, dextrinoid színreakciójának vizsgálatához Melzer-reagenst; egyéb festőoldatként továbbá kongóvöröst, illetve tejsavas anilinkéket használtam.

A metszetek vizsgálatához Zeiss Axio Imager A2 (Zeiss, Göttingen, Németország) fénymikroszkópot használtam 100× nagyítású objektívval. A mikromorfológiai képletekről Zeiss AxioCam HRC fényképezőképpel digitális felvételeket készítettem. A felvételeken az anatómiai képletek mérését az Axio

Vison Release 4.8. szoftverrel végeztem el. Egyes esetekben a mikromorfológiai bélyegeket bemutató ábrák rajztükörrel készültek.

2.4.3 Molekuláris vizsgálatok

A vizsgált termőtestek morfológiai alapú határozása mellett molekuláris genetikai módszereket is alkalmaztam azoknál a taxonoknál, amelyek makro- és mikromorfológiai alapon nem voltak egyértelműen azonosíthatók, illetve amelyek filogenetikai pozíciójának tisztázása vált szükségessé.

A DNS kivonását a saját és a rendelkezésemre bocsátott szárított fungáriumi anyagból az EZNA Plant DNA Kit (Omega Biotek, Norcross, GA, USA) kivonókittel végeztem el a gyártó utasításait követve. A polimeráz láncreakció (PCR) során az ITS (összes minta), LSU (*Irpicodon*, *Plicaturopsis*, *Skeletocutis*) és *RPB2* (*Irpicodon*, *Plicaturopsis*) barcoding régiók felszaporítása valósult meg. A PCR során az ITS régió esetében az ITS1F–ITS4B primerpárt (White et al. 1990, Gardes és Bruns 1993), az LSU régió esetében az LR0R–LR5 primerpárt (Hopple és Vilgalys 1999, Stielow et al. 2015), az *RPB2* régió esetében pedig az fRPB2-5F–bRPB2-7.1R primerpárt (Matheny 2005, Brandon Matheny et al. 2007, Stielow et al. 2015) alkalmaztam az amplifikációhoz. A sikeresen amplifikált, majd tisztított mintákat a Szegedi Biológiai Kutatóközpontban szekvenálták, a PCR során alkalmazott primerpárokkal. A szekvenálás során ellőállított kromatogramok elemzéséhez a BioEdit (Hall 1999) programot használtam. A filogenetikai elemzésekhez a saját szekvenciákat az NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) és a UNITE (<http://unite.ut.ee/>) adatbázisokban publikált szekvenciákkal egészítettem ki. Amennyiben filogenetikai elemzés nem készült, úgy az adott nyers szekvenciákkal BLAST elemzést végeztem az NCBI honlapján rendelkezésre álló programmal (Camacho et al., 2009); a nagyfokú homológiát mutató szekvenciák, az azokat publikáló tanulmányok, illetve a saját megfigyelésű és a publikált morfológiai bélyegek összevetése alapján történt a faji szintű határozás. A filogenetikai elemzésekhez a saját és a letöltött szekvenciák illesztését a MAFFT. v. 7.0 (Katoh és Standley 2013) programmal végeztük. Az illesztett szekvenciák ellenőrzését, esetleges manuális korrekcióját a SeaView 5 programmal végeztük el (Gouy et al. 2021). A filogenetikai rekonstrukciókat a Maximum Likelihood (ML) statisztikai becslés alapján a raxmlGUI 2.0 (Edler et al. 2021) programmal készítettük; a törzsfaelágazások statisztikai támogatottságának megállapításához 1000 ismétléses „rapid bootstrap” analízist alkalmaztunk GTRGAMMA szubsztitúciós modellel. Az *Irpicodon*, *Plicaturopsis* és *Plicatura* nemzetség leszármazási kapcsolatainak további vizsgálatához molekuláris óra elemzést is végeztem a fenti három lókuszt (5.8S, LSU, *RPB2*) kombinált illesztéseiből. Az időkalibrált filogenetikai fa előállításához a BEAST 2.5 (Bouckaert et al. 2019) szoftvert használtam. Kalibrációs pontokként két fosszília szolgált, amelyekkel a *Suillinae* alcsalád, illetve az *Agaricales* rend törzsfaelágazását becsültem. (LePage et al. 1997, Hibbett et al. 1997a). A particionált adatsorokra a K80 (5.8S), TIM2 (LSU) és TrNef (*RPB2*) szubsztitúciós modelleket alkalmaztam. Óramodellként a „optimalizált lognormál molekuláris óra” („optimized lognormal relaxed clock”) módszert alkalmaztam Yule speciációs eljárás mellett. A mutációs ráta prior log-normális eloszlás alapján lett becsülve; a szórás paramétert (szigma) mindhárom lókuszt esetében gamma eloszlásfüggvénnyel becsültem. Az eloszlásfüggvények mintázását végző „Markov chain Monte Carlo” (MCMC) analízis 10 millió generációval futott, amelyből minden 1000 fa lett megmintázva. A különböző paraméterek poszterior effektív minta méretét (ESS) a Tracer v1.7.2. programmal ellenőriztem (Rambaut et al. 2018). A megmintázott fák kezdeti 10%-ának elhagyása után (burn-in) a „Maximum Clade Credibility” (MCC) kronogrammot a TreeAnnotator 2.7.5. (BEAST programcsomag) verziójával készítettem.

2.5 Ökológiai és bioklimatikus vizsgálatok módszerei

2.5.1 Háttér adatok gyűjtéséhez felhasznált adatbázisok

A termőhelyeknek, illetve a gazdóvényeknek a *Chroogomphus* nemzetség elterjedési mintázataira gyakorolt hatásának vizsgálatához nyilvános, illetve adatigényléssel elérhető adatbázisokat használtam. A talajtani paraméterek nagy részét a Soilgrids 2.0 (Poggio et al. 2021) adatbázisból értem el, ahol a gyűjtési helyszínek GPS koordinátáinak megfelelő cellák adatait használtam fel. Az Országos Erdőállomány Adattár (Nemzeti Földügyi Központ) nyilvánosan (<https://erdoterkep.nebih.gov.hu/>), illetve adatszolgáltatás révén elérhető talajtani, klimatikus, topográfiai és erdőgazdálkodási adatait is felhasználtam a GPS koordinátáknak megfelelő erdőrészeket szemléltető alapján (Tobisch és Kottek 2013).

2.5.2 Statisztikai módszerek

A metrikus (folytonos) talajtani és klimatikus változóknak az egyes *Chroogomphus* fajok elterjedési mintázataira gyakorolt hatásainak vizsgálatához egyutas varianciaanalízist végeztem (ANOVA).

Az adatok normáloszlását a Shapiro-Wilk teszttel ellenőriztem ($p > 0,05$); amennyiben a teszt alapján az adatok normalitása nem teljesült, úgy a normalitásvizsgálatot sorban a ferdeség és a csúcosság vizsgálatával, majd a D'Agostino teszttel ($p > 0,001$) végeztem el (Tabachnick és Fidell 2007). A normális eloszlás további biztosítására, a heteroszkedasztikus csökkenésére egyes változóknál Box-Cox transzformációt (Box és Cox 1964) alkalmaztam. A hibatagok szórás-homogenitását a Levene-teszt alapján fogadtam el ($p > 0,05$). Utóbbi eredményeitől függően a fajok közötti páronkénti összehasonlításokat az egyes változók esetében Tukey-féle HSD (szórás-homogenitás nem sérül), vagy Games-Howell (szórás-homogenitás sérül) post-hoc teszttel végeztem el.

A kategorikus (nem metrikus, diszkrét) változók közötti összefüggéseket (asszociációt) keresztábra-elemzéssel vizsgáltam. A kontingenciátáblázatok egyszerű szerkezete miatt Fischer-féle egzakt próbát (Fischer 1922) alkalmaztam az egyes kategorikus változók és a vizsgált *Chroogomphus* fajok közötti szignifikáns asszociáció tesztelésére.

A statisztikai vizsgálatokat az R 4.3.0 program 'base' és 'stats' alapsomagjaival, valamint a 'car' és 'multcomp' csomagokkal végeztem el.

3. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

3.1 A magyarországi természetszerű és telepített *Pinus* fenyvesek eddig ismert bazídiumos gombadiverzitása, az egyes csoportok gazdanövény- és társuláspreferenciája, illetve erdőtermészetesség szerinti megoszlása a szakirodalmi adatok alapján

A magyarországi szakirodalmi adatok feldolgozása során összesen 14 bazídiumos gombarendnek 93 családjába és 249 nemzetségébe tartozó 811 fajtát és 16 faj alatti taxonját (változat, forma) sikerült azonosítani *Pinus*-okhoz köthető társulástípusokban, illetve *Pinus*-hoz kötődően. Ezek közül összesen 11 bazídiumos gombarendnek 57 családjába és 85 nemzetségébe tartozó 137 faj fordult elő bizonyíthatóan a *Pinus* gazdanövény csoport egyedeihez kötődően, illetve azok szubsztrátumán. Ezekből 108 gombafajt regisztráltak erdei-, és/vagy feketefenyőn, amelyekből 92 esetben erdeifenyő (az összes ilyen gyűjtés 71,9%-a) és 36 esetben feketefenyő (az összes ilyen gyűjtés 28,1%-a) volt a gazdanövény. Mindkét kéttűs *Pinus* fajon az *Agaricales* rendbe tartozó taxonok fordultak elő a legnagyobb arányban (erdeifenyő és feketefenyő esetében a gyűjtések 45,7 és 41,7%-a), amelyeket sorban a *Russulales* (10,9 és 22,2%), *Boletales* (10,9 és 19,4%), *Polyporales* (15,2 és 11,1%) és *Hymenochaetales* (6,5 és 2,8%) rendek követnek. A gyakran sajátos termőtestmorfológiával (pl. angiokarp, klavaroid, koralloid, hidnoid, kantarelloid) jellemezhető *Dacrymycetales*, *Gloeophyllales*, *Gomphales*, *Geastrales*, *Thelephorales* és a *Xenasmatales* rendek esetében csoportonként 1–3 faj képviseltette magát valamelyik gazdanövényhez kapcsolódóan.

Amennyiben azokat a szakirodalmi adatokat vesszük figyelembe, amikor az egyes bazídiumos gombataxonok előfordulásait kizárólag erdeifenyő-szubsztrátumról, erdeifenyőhöz kapcsolódóan, illetve erdeifenyves asszociáció szinten jelzik a potenciális *Pinus* fajok közül, akkor összesen 13 rendnek 69 családjába és 129 nemzetségébe tartozó 372 fajtát lehet elkülöníteni. A kizárólag feketefenyő gazdanövényt, illetve feketefenyves asszociációkban történt megfigyeléseket említő szakirodalmak alapján összesen öt rendnek 25 családjába és 38 nemzetségébe tartozó 48 bazídiumos gombafajt lehet azonosítani, amelyeket más *Pinus*-fajok társulásaiból nem jeleztek. A *Pinus* fajok közül a feketefenyvesekre korlátozódó alacsony számú előfordulást ellensúlyozza a tény, hogy összesen 272 bazídiumos gombafajt gyűjtöttek vagy kizárólag feketefenyvesekből vagy vegyes feketefenyves-erdeifenyves telepítésekből, illetve mindkét gazdanövény állományaiból. A fentiek okai lehetnek: 1) az alacsony szintű fajspecifitás az egyes bazídiumos taxonok esetében (az egyes

gombafajok gazdanövény nemzetségekhez kötődnek vagy generalisták); 2) a telepített feketefenyves társulások alacsony diverzitása a telepített és természetközeli erdeifenyves társulásokéhoz képest; illetve 3) a magyarországi feketefenyvesek, illetve feketefenyő elegyes társulások fungisztikai alulkutatottsága.

Az Erdőtörvényben rögzített és általam kiegészített erdőtermészetességi kategóriáknak gyűjtési helyszínek és a gyűjtött taxonok szerinti eloszlását vizsgálva elmondható, hogy az összes, a törvényben foglalt természetességi állapotú *Pinus* erdőkből vannak publikált hazai adatok. Az *Agaricales* és a *Russulales* rendekbe tartozó taxonok fordultak elő a legnagyobb arányban a különböző erdőtermészetességű, a szakirodalmakban jelzett gyűjtési helyszíneken, mindig meghaladva a 65%-os közös részesedést. Emellett a feltételezhetően kultúrerdő, illetve feltételezhetően természetyszerű besorolású állományokban gyűjtött *Agaricales* és *Russulales* fajok közös részesedése is meghaladja a 80%-ot és a 61%-ot. Az *Agaricales* rend képviselői legnagyobb arányban a kultúrerdő állományokból (71,8%), legkisebb arányban a származékerdő (54,7%) és természetyszerű erdő (62,9%) besorolású erdőkből kerültek elő, míg a *Russulales* rendbe tartozó fajok legnagyobb arányban származékerdőkben (21,4%) és természetyszerű erdőkben (18,9%), illetve legkisebb arányban kultúrerdőkben fordultak elő (10,7%). A *Boletales* és a *Polyporales* rendek képviselői külön-külön 3–9% közötti arányban kerültek elő a különböző természetességű gyűjtési helyszínekről. A *Boletales* rend képviselői a származékerdőkben (9,0%), míg a *Polyporales* rend képviselői a kultúrerdőkben (4,7%) reprezentáltak a legnagyobb arányban. A *Cantharellales*, *Hymenochaetales* és *Gomphales* rendekbe tartozó fajok egyedeit 0,3–3,4%-os arányban gyűjtötték különböző természetességű erdőkből; e három rend fajai legkisebb arányban kultúrerdőkből kerültek elő. A maradék 7 rend képviselőit (*Dacrymycetales*, *Geastrales*, *Gloeophyllales*, *Phallales*, *Thelephorales*, *Trechisporales*, *Xenasmattellales*) általában 0–2,2%-os arányban azonosították a különböző erdőtermészetességű *Pinus* állományokból, így egyes rendek bizonyos erdőtermészetességű állományokból nem kerültek elő. E rendeknek a hazai *Pinus* állományok teljes fungájához viszonyított általánosan alacsony részesedése valószínűleg e csoportok relatíve alacsony globális diverzitásából következik.

3.2 Magyarországi fenyvesekből jelen munka során dokumentált bazídiumos taxonok bemutatása, valamint taxonómiai és ökológiai értékelése

A kutatómunka során vizsgált *Pinus* társulásokból gyűjtött 216 termőtestből összesen 75 bazídiumos nagygombafajnak igazoltuk az előfordulását (**1. táblázat**). A vizsgált és meghatározott fajok mindegyike az *Agaricomycotina* altörzsbe és az *Agaricomycetes* osztályba tartozik, amelyek hét rendbe, 42 családba és 57 nemzetségbe sorolhatók. A vizsgált minták többsége az *Agaricales* és *Polyporales* rendek alá tartozó taxonokba tartozik. A kutatások során több képviselője előkerült továbbá a *Boletales*, *Hymenochaetales* és *Russulales* rendeknek, valamint az *Amylocorticiales* és a *Gomphales* rendek egy-egy faja is meghatározásra került. A 75 meghatározott fajból 12 esetben nincs fellelhető, korábbi magyarországi előfordulásra utaló adat a szakirodalomban, így az alábbiak Magyarország fungájára nézve új taxonoknak bizonyultak: *Chroogomphus mediterraneus* (Finschow) Vila, Pérez-De-Greg. & G. Mir, *Chroogomphus subfulmineus* Niskanen, Loizides, Scambler & Liimat., *Dacryobolus karstenii* (Bres.) Oberw. ex Parmasto, *Fibroporia pseudorennyi* (Spirin) Spirin, *Irpicodon pendulus* (Alb. & Schwein.) Pouzar, *Melanoleuca luteolosperma* (Britzelm.) Singer, *Onnia triquetra* (Pers.) Imazeki, *Phaeoclavulina carovinacea* Franchi & M. Marchetti, *Phloeomana clavata* (Peck) Redhead, *Resupinatus striatulus* (Pers.) Murrill, *Skeletocutis papyracea* A. David és *Xylodon spathulatus* (Schrad.) Kuntze.

1. táblázat. Jelen kutatómunka során meghatározott, bazídiumos gombák törzsébe tartozó nagygombák fajsza ma rendek, családok és nemzetségek szerinti megoszlásuk szerint. A fajszám után zárójelben feltüntetett számok a Magyarország fungájára nézve új taxonok számát jelölik.

Rend	Család	Nemzetség	Fajok száma (db)
<i>Agaricales</i>	<i>Agaricaceae</i>	<i>Agaricus</i>	2
		<i>Lepiota</i>	2
	<i>Amanitaceae</i>	<i>Amanita</i>	1
	<i>Clitocybaceae</i>	<i>Collybia</i>	1
		<i>Singerocybe</i>	1
	<i>Hymenogastraceae</i>	<i>Galerina</i>	1
		<i>Gymnopilus</i>	1
		<i>Hebeloma</i>	1
	<i>Marasmiaceae</i>	<i>Atheniella</i>	1
	<i>Melanoleucaceae</i>	<i>Melanoleuca</i>	1(1)
	<i>Mycenaceae</i>	<i>Mycena</i>	4
	<i>Omphalotaceae</i>	<i>Gymnopus</i>	1

		<i>Rhodocollybia</i>	1
	<i>Pluteaceae</i>	<i>Pluteus</i>	1
	<i>Porotheleaceae</i>	<i>Phloeomana</i>	1(1)
	<i>Resupinataceae</i>	<i>Resupinatus</i>	1(1)
	<i>Schizophyllaceae</i>	<i>Schizophyllum</i>	1
	<i>Tricholomataceae</i>	<i>Tricholoma</i>	3
	<i>Tubariaceae</i>	<i>Tubaria</i>	1
Σ	14	19	26(3)
<i>Amylocorticiales</i>	<i>Amylocorticiaceae</i>	<i>Irpicodon</i>	1(1)
Σ	1	1	1(1)
<i>Boletales</i>	<i>Boletaceae</i>	<i>Chalciporus</i>	1
	<i>Coniophoraceae</i>	<i>Coniophora</i>	2
	<i>Gomphidiaceae</i>	<i>Chroogomphus</i>	4(2)
	<i>Hygrophoropsidaceae</i>	<i>Hygrophoropsis</i>	1
		<i>Leucogyrophana</i>	1
	<i>Paxillaceae</i>	<i>Hydnomerulius</i>	1
	<i>Serpulaceae</i>	<i>Serpula</i>	1
	<i>Suillaceae</i>	<i>Suillus</i>	2
<i>Tapinellaceae</i>	<i>Tapinella</i>	2	
Σ	8	9	15(2)
<i>Gomphales</i>	<i>Gomphaceae</i>	<i>Phaeoclavulina</i>	1(1)
Σ	1	1	1(1)
<i>Hymenochaetales</i>	<i>Hirschioporaceae</i>	<i>Hirschiporus</i>	1
	<i>Hymenochaetaceae</i>	<i>Fuscoporia</i>	1
		<i>Onnia</i>	1(1)
		<i>Porodaedalea</i>	1
	<i>Schizoporaceae</i>	<i>Xylodon</i>	2(1)
Σ	3	5	6(2)
<i>Polyporales</i>	<i>Dacryobolaceae</i>	<i>Dacryobolus</i>	1(1)
	<i>Fibroporiaceae</i>	<i>Fibroporia</i>	1(1)
	<i>Fomitopsidaceae</i>	<i>Fomitopsis</i>	2
	<i>Gelatoporiaceae</i>	<i>Cinereomyces</i>	1
	<i>Incrustoporiaceae</i>	<i>Skeletocutis</i>	2(1)
	<i>Irpicaceae</i>	<i>Leptoporus</i>	1
		<i>Meruliopsis</i>	1
	<i>Laetiporaceae</i>	<i>Phaeolus</i>	1
	<i>Meruliaceae</i>	<i>Phlebia</i>	1
	<i>Phanerochaetaceae</i>	<i>Phanerochaete</i>	1
		<i>Phlebiopsis</i>	1
	<i>Polyporaceae</i>	<i>Daedaleopsis</i>	1
		<i>Dichomitus</i>	1
	<i>Postiaceae</i>	<i>Amaropostia</i>	1

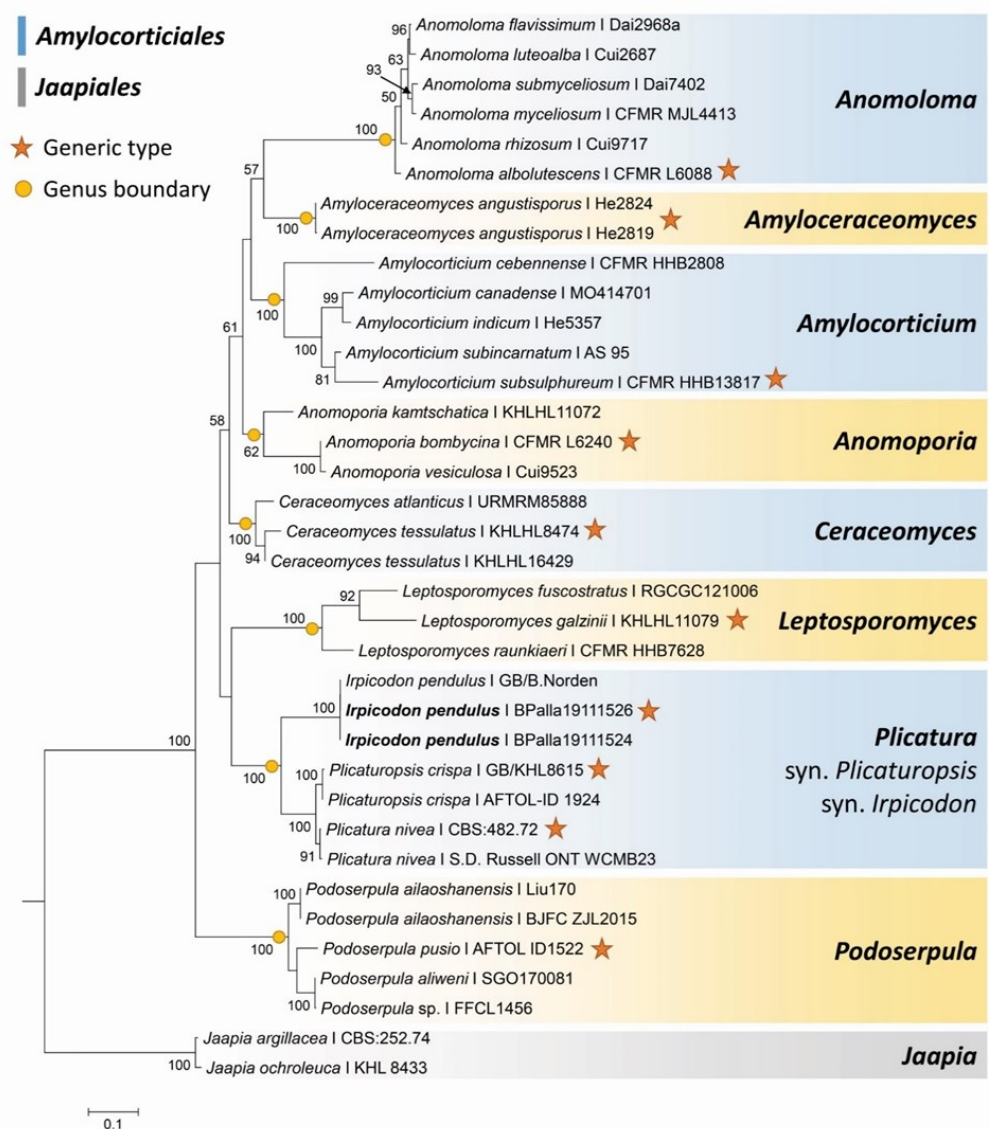
		<i>Fuscopostia</i>	1
		<i>Ptychogaster</i>	1
	<i>Pycnoporellaceae</i>	<i>Pycnoporellus</i>	1
	<i>Sparassidaceae</i>	<i>Sparassis</i>	1
Σ	12	18	20(3)
Russulales	<i>Auriscalpiaceae</i>	<i>Auriscalpium</i>	1
	<i>Bondarzewiaceae</i>	<i>Heterobasidion</i>	1
	<i>Russulaceae</i>	<i>Lactarius</i>	2
		<i>Russula</i>	2
Σ	3	4	6(0)

Mivel a Fenyőfői Ősfenyvesből előkerült *Irpicodon pendulus* (Alb. & Schwein.) Pouzar faj, illetve a közelrokon *Plicatura* Peck és *Plicaturopsis* D.A. Reid nemzetség fajai makro-, és mikromorfológiai bélyegek tekintetében nagyfokú hasonlóságot mutatnak, saját filogenetikai és morfológiai vizsgálatok során értékeltük az e három taxon között meghúzódó generikus határvonalakat. A három „barcoding” gén (ITS, LSU, *RPB2*) szekvenciáin alapuló vizsgálat alapján a monotipikus *Irpicodon*, *Plicaturopsis* és *Plicatura* taxonok egy erősen támogatott (ML=100%) monofiletikus csoportot alkotnak, amelyeknek a közös belső csomópontjának a fa gyökeréhez képest vett távolsága összevethető más, az *Amylocorticiales* rendbe tartozó nemzetségek elágazásainak helyzetével (**2. ábra**). A **2. ábrán** feltüntetett, valamint a molekuláris óra elemzés során előállt törzsfák topológiája, illetve az így kirajzolódó nemzetséghatárok alapján az *Irpicodon*, *Plicaturopsis* és *Plicatura* génuszok összevonását tartjuk indokoltnak.

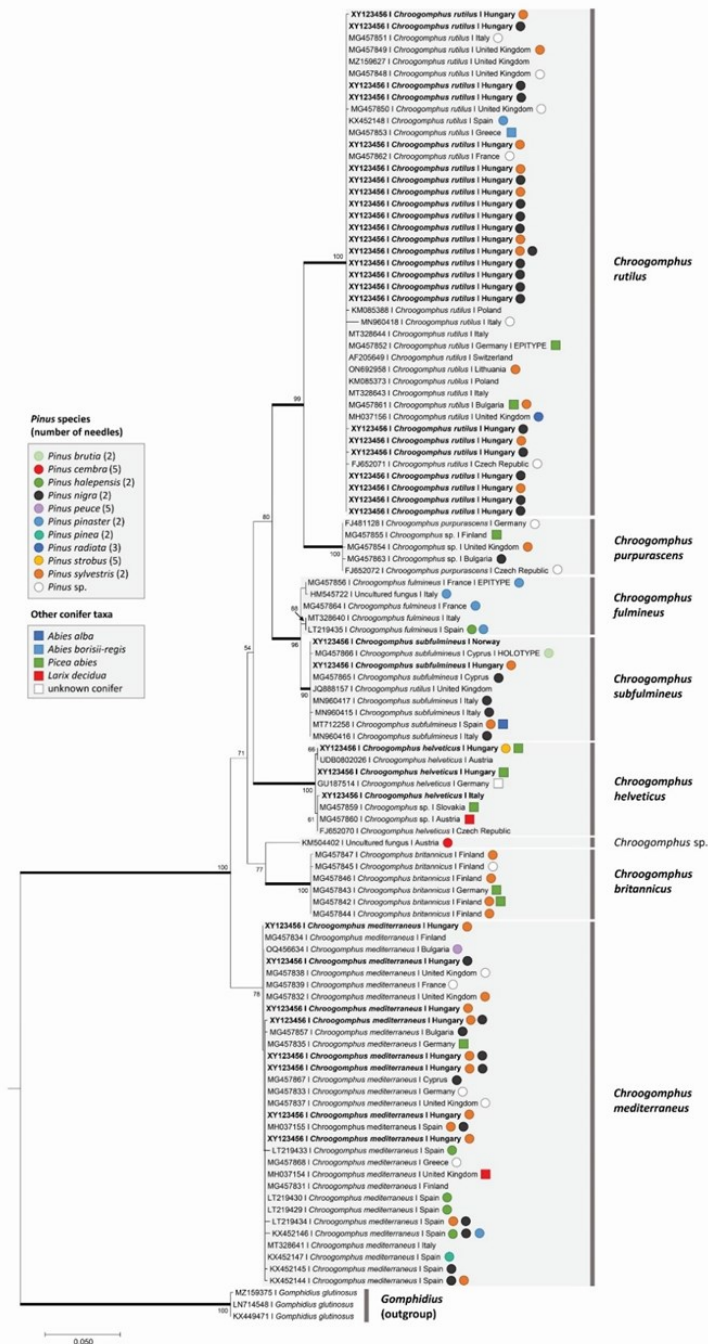
A korábban Magyarországról csak morfológiai alapon azonosított, kriptikus *Chroogomphus* nemzetség hazai fajainak feltárásához molekuláris genetikai vizsgálatokat végeztünk. Az így előállt törzsfában az általunk vizsgált 111 ITS szekvenciából a 34 hazai minta többsége (24 db) a *C. rutilus* kládba csoportosult, nagyfokú támogatottság mellett (ML=100%), ugyanakkor 7 hazai minta a *C. mediterraneus* (ML=78%), két hazai minta a *C. helveticus* (ML=100%), valamint egy hazai minta a *C. subfulmineus* (ML=90%) kládokkal alkotott monofiletikus csoportot. A fentiekből következően a Magyarországról korábban azonosított *C. rutilus* és a *C. helveticus* fajokon kívül igazoltta vált a *C. mediterraneus* és a *C. subfulmineus* fajok magyarországi jelenléte is (**3. ábra**).

A kriptikus *Chroogomphus* nemzetség eddig ismert makro- és mikromorfológiai bélyegei gyakran átfednek, átfedhetnek (Scambler et al., 2018). Az eddig megállapított, a faji szintű határozásban jelentős szereppel bíró morfológiai képletek vizsgálata során egyes korábbi bélyegek revideálását tartom javasoltnak. Az érintett bélyegek a következők: a pileipellisz végsejtjeinek

amiloiditása, a kheilocisztídiumok sejtfalvastagságainak újabb statisztikai mutató (átlag) mentén való elkülönítése, illetve a spóraméreték.

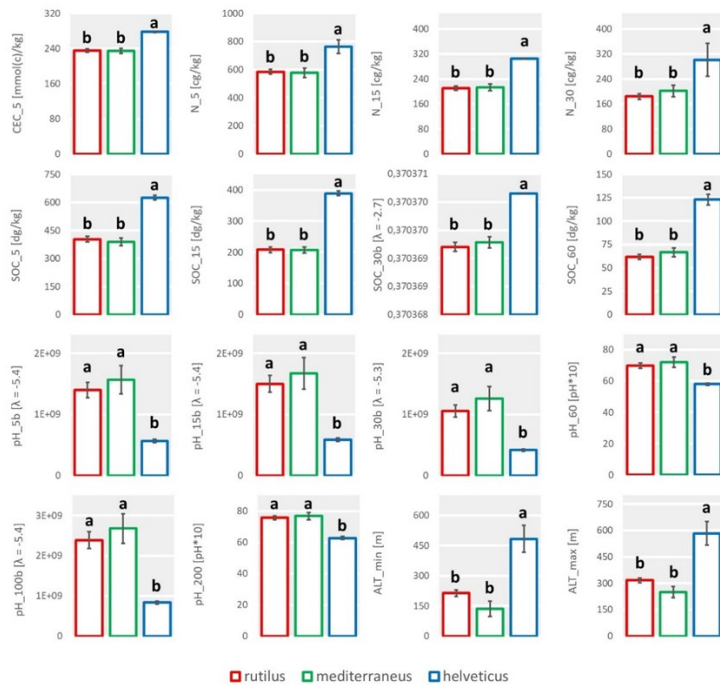


2. ábra. Az *Irpicodon pendulus* és rokonsági körébe tartozó taxonok három génen alapuló (ITS, LSU, *RPB2*) Maximum Likelihood (ML) filogenetikai törzsfája. Az új magyarországi szekvenciák félkövérrel szedettek. Az ágaknál szereplő számok az 50%-nál magasabb ML bootstrap értékeket jelölik. A mércé 0,1 várható szubsztitúció/nukleotid pozíciónak megfelelő ághosszat jelöl. Az ábrán szereplő sárga kör szimbólumok az egyes kládok által reprezentált nemzetséghatárokat, míg a csillagok a nemzetségtípust jelölik. Forrás: Palla és mtsai. (2024).



3. ábra. Magyarországról és más európai országokból gyűjtött *Chroogomphus* minták ITS-alapú Maximum Likelihood (ML) filogenetikai törzsfája. Az új magyarországi szekvenciák félkövérrel szedettek. Az ágaknál szereplő számok az 50%-nál magasabb ML bootstrap értékeket jelölik. A mércé 0,05 várható szubsztitúció/nukleotid pozíciónak megfelelő ághosszat jelöl. A jelmagyarozatban és az egyes minták mögött szereplő szimbólumok a gazdanövényt jelzik. Forrás: Palla és mtsai. (2024).

A vizsgált adatbázisokban (SoilGrids, Országos Erdőállomány Adattár) rögzített, modellezett értékek összevetése alapján a talaj pH, illetve a talaj ásványianyag- (CEC, N, SOC) és szerveszén tartalma (SOC) tekintetében a *C. rutilus* és a *C. mediterraneus* lelőhelyek nagyfokú hasonlóságot mutatnak, az egyes paraméterek között a különböző talajmélységekben nincs szignifikáns különbség (4. ábra). Mivel a *C. mediterraneus* termőtesteit sokkal kisebb mennyiségben sikerült azonosítani és e faj ritkább előfordulásának bizonyult a hazai *Pinus* fenyvesekben, így egyéb változók közrejátszása feltételezhető a *C. rutilus* és *C. mediterraneus* fajok közötti interspecifikus kompetíció tekintetében. Ezen változók lehetnek a két faj különböző kolonizációs ideje, a talaj feletti és talaj alatti abundanciák közötti eltérés, a micéliumok növekedésének gyorsasága, sporofógia, intraspecifikus kompetíció, stb. (Gardes és Bruns 1996, Kennedy és Bruns 2005, Kennedy et al. 2007, 2020, Kennedy 2010).



4. ábra. A Magyarországon gyűjtött *Chroogomphus* fajok termőhelyeinek talajtani és topográfiai paramétereit. A különböző színű oszlopok az egyes *Chroogomphus* fajok termőhelyeinek összesített átlagait, a hibásávok a standard hibát jelölik. CEC: kationcsera-kapacitás; N: nitrogéntartalom; SOC: szerves széntartalom; ALT: tengerszint feletti magasság. Az egyes paraméterek után következő számok a SoilGrids adatbázisban szereplő talajmélység-intervallumok alsó határát jelzik; a számok után következő „b” jelölés Box-Cox transzformált adatokat jelölnek. Az oszlopok fölötti betűk ugyanazon paraméternek adott mélységben vizsgált, a három *Chroogomphus* faj termőhelyi értékei közötti szignifikáns különbségeket jelzik (Tukey HSD, $p < 0,05$ esetén). Forrás: Palla és mtsai. (2024).

4. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. A hazai szakirodalmi források adatai alapján összeállítottam a magyarországi *Pinus* erdőkben eddig megfigyelt és dokumentált bazídiumos gombataxonok fajlistáját, valamint elvégeztem az adatok ökológiai szempontú kategorizálását, értékelését. Az összesen 14 bazídiumos gombarendet, 93 családot, 249 nemzetséget és 811 fajt számláló lista egyes bejegyzéseihez (fajaihoz) egy egységesített rendszerben összesen 1582 esetben rendeltem hozzá gazdanövény- és társulástípust az egyes gombafajok megfigyelési adatai alapján, valamint ezekhez 1448 esetben erdőtermészetességi kategóriát is hozzárendeltem.

2. Saját terepi mintavételezések és további gyűjtések feldolgozásával 75 bazídiumos nagygombafaj hazai előfordulását igazoltam, amelyekből 12 újnak bizonyult Magyarország fungájára nézve. Jellemeztem az újonnan előkerült taxonok aktuális taxonómiai helyzetét, morfológiai jellegeit és az előfordulások ökológiai kontextusát.

3. Először alkalmaztam molekuláris genetikai, mikroszkopikus és statisztikai módszereket a kriptikus *Chroogomphus* nemzetség Magyarországon jelenlévő fajainak és ökológiai preferenciáinak részletes feltárásához, valamint egyes eddig ismert morfológiai bélyegeinek revideálásához. Az eredmények alapján összesen négy *Chroogomphus* faj magyarországi jelenlétét igazoltam.

4. Először készítettem az *Irpicondon pendulus* faj és a vele közelrokon *Plicaturopsis* és *Plicatura* taxonok filogenetikai pozícióját vizsgáló, a fehérjekódoló *RPB2* lókuszt, valamint az ITS és LSU régiókra alapuló filogenetikai elemzést, illetve molekuláris óra vizsgálatot. Az eredmények alapján az *Irpicondon*, *Plicaturopsis* és *Plicatura* génuszok összevonására, valamint az *I. pendulus* *Plicatura* nemzetségbe való átkombinálására tettem javaslatot.

AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE

Könyfejezet

1. **Palla, B.**, Yuan, Y., Dai, Y.-C., Papp, V., 2023. Host Preferences of *Pinus*-dwelling *Hymenochaetaceae*. In: Deskmukh, S. K., Sridhar, K. R. (szerk.): *Ecology of Macrofungi: An Overview*. USA: CRC Press, Taylor & Francis Group, pp. 244–279.

Lektorált folyóiratban megjelent közlemények

IF-es, illetve Q besorolású publikációk

2. **Palla, B.**, Dima, B., Papp, V., 2024. Diversity and ecological evaluation of *Chroogomphus* species in Hungary. *Sydowia* 76, 243–262.
3. **Palla, B.**, Dima, B., Papp, V., 2024. Challenging generic boundaries: reconsidering the taxonomic status of *Irpicodon* Pouzar, a monotypic genus in the *Amylocorticiaceae* (*Basidiomycota*). *Forests*, benyújtott kézirat.
4. Jayawardena, R. S., Hyde, K.D., Chen, Y.J., Papp, V., **Palla, B.**, Papp, D., Bhunjun, C.S., Hurdeal, V.G., Senwana, C., Manawasinghe, I.S., Harischandra, D.L., Gautam, A.K., Avasthi, S., Chuankid, B., Goonasekara, I.D., Hongsanan, S., Zeng, X., Liyanage, K.K., Liu, N., Karunarathna, A., Hapuarachchi, K.K., Luangharn, T., Raspé, O., Brahmanage, R., Doilom, M., Lee, H.B., Mei, L., Jeewon, R., Huanraluek, N., Chaiwan, N., Stadler, M., Wang, Y., 2020. One stop shop IV: taxonomic update with molecular phylogeny for important phytopathogenic genera: 76–100. 2020. *Fungal Diversity* 103, 87–218.

Idegen nyelvű lektorált publikációk

5. **Palla, B.**, Borsicki, I., Lukács, Z., Papp, V., 2019. *Onnia triquetra* (Pers.) Imazeki, a pine associated polypore species reported for the first time from Hungary. *Acta Biologica Plantarum Agriensis*, 7, 42–54.
6. Deme, J., **Palla, B.**, Haszonits, Gy., Csiky, J., Baráth, K., Kovács, D., Jorda, A. Z., Erzberger, P., Wolf, M., Papp, V., Schmidt, D., 2019. Taxonomical and chorological notes 9 (94-98). *Studia botanica hungarica* 50(2), 379–389.

Konferenciakiadványokban megjelent összefoglalók

7. **Palla, B.**, Dima, B., Vrba, Gy., Papp, V., 2023. Molecular and morphological identification of *Chroogomphus mediterraneus* new to the Hungarian funga. *Acta Biologica Plantarum Agriensis*, 11(2), 32.
8. **Palla, B.**, Dima B., Papp, V., 2024. Az *Irpicodon pendulus* hazai előfordulása és taxonómiai revíziója [Taxonomic revision and first report of *Irpicodon pendulus* in Hungary]. In: Dima, B., Papp, V. (Szerk.) *VII. Magyar Mikológiai Konferencia*. Budapest, Magyarország: Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, p. 196.
9. Papp, V., **Palla, B.**, Dima B., 2024. A Kelet-Ázsiából leírt ehető és termesztett „hon-shimeji” gomba (*Lyophyllum shimeji*) első hazai előfordulása [The first Hungarian occurrence of the edible and cultivated "hon-shimeji" mushroom (*Lyophyllum shimeji*) described from East Asia]. In: Dima, B., Papp, V. (Szerk.) *VII. Magyar Mikológiai Konferencia*. Budapest, Magyarország: Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, p. 197–198.

AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ EGYÉB PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE

Lektorált folyóiratban megjelent közlemények

IF-es, illetve Q besorolású publikációk

10. **Palla, B.**, Ladányi, M., Cseke, K., Buczkó, K., Höhn, M., 2021. Wood Anatomical Traits Reveal Different Structure of Peat Bog and Lowland Populations of *Pinus sylvestris* L. in the Carpathian Region. *Forests*, 12(4), 494.

Konferenciakiadványokban megjelent összefoglalók

11. **Palla, B.**, Ladányi, M., Farkas, M., Höhn, M., 2021. Faanatómiai adaptáció szélsőséges környezeti háttérű erdeifenyő állományokban. In: Fodor, M.; Bodor-Pesti, P.; Deák, T. (Szerk.) *SZIENTific Meeting for Young Researchers 2020: ITT Ifjú Tehetségek Találkozója 2020*. Budapest, Magyarország: Szent István Egyetem, 297–300.

IRODALOMJEGYZÉK

- Anthony, M.A., Crowther, T.W., van der Linde, S., Suz, L.M., Bidartondo, M.I., Cox, F., Schaub, M., Rautio, P., Ferretti, M., Vesterdal, L., De Vos, B., Dettwiler, M., Eickenscheidt, N., Schmitz, A., Meesenburg, H., Andreae, H., Jacob, F., Dietrich, H.-P., Waldner, P., Gessler, A., Frey, B., Schramm, O., van den Bulk, P., Hensen, A., Averill, C., 2022. Forest tree growth is linked to mycorrhizal fungal composition and function across Europe. *The ISME Journal*, 16 (5), 1327–1336.
- Aronsen, A., Læssøe, T., 2016. The genus *Mycena* s.l. in *The Fungi of Northern Europe*, vol. 5. Copenhagen: The Danish Mycological Society.
- Babos, M., 1989. Magyarország kalaposgombáinak jegyzéke - I. Mikológiai Közlemények, *Clusiana*, 28 (1–3), 3–234.
- Benedek, L., 2002. Nagygombák a Pilis- és a Visegrádi-hegységből. *Mikológiai Közlemények, Clusiana*, 41 (2–3), 3–34.
- Bouckaert, R., Vaughan, T.G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F.K., Müller, N.F., Ogilvie, H.A., du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M.A., Wu, C.-H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T., Drummond, A.J., 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology*, 15 (4), e1006650.
- Box, G.E.P., Cox, D.R., 1964. An Analysis of Transformations. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 26 (2), 211–252.
- Brandon Matheny, P., Wang, Z., Binder, M., Curtis, J.M., Lim, Y.W., Henrik Nilsson, R., Hughes, K.W., Hofstetter, V., Ammirati, J.F., Schoch, C.L., Langer, E., Langer, G., McLaughlin, D.J., Wilson, A.W., Frøslev, T., Ge, Z.-W., Kerrigan, R.W., Slot, J.C., Yang, Z.-L., Baroni, T.J., Fischer, M., Hosaka, K., Matsuura, K., Seidl, M.T., Vauras, J., Hibbett, D.S., 2007. Contributions of *rpb2* and *tefl* to the phylogeny of mushrooms and allies (Basidiomycota, Fungi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43 (2), 430–451.
- Camacho, C., Coulouris, G., Avagyan, V., Ma, N., Papadopoulos, J., Bealer, K., Madden, T.L. 2009. BLAST+: architecture and applications. *BMC Bioinformatics*, 10, 421.
- Corner, E.J.H., 1950. A monograph of *Clavaria* and allied genera. London: Oxford University Press.
- Edler, D., Klein, J., Antonelli, A., Silvestro, D., 2021. raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods in Ecology and Evolution*, 12 (2), 373–377.
- Egri, K., 2009. Sárospatak környéki nagygombák fungisztikai , ökológiai és természetvédelmi jellemzése. Budapesti Corvinus Egyetem.
- Fischer, R.A., 1922. On the Interpretation of χ^2 from Contingency Tables , and the Calculation of P. *Journal of the Royal Statistical Society*, 85 (1), 87–94.
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*, 2 (2), 113–118.
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany*, 74 (10), 1572–1583.
- Giachini, A.J., Castellano, M.A., 2011. A new taxonomic classification for species in *Gomphus sensu lato*. *Mycotaxon*, 115 (1), 183–201.

- Gouy, M., Tannier, E., Comte, N., Parsons, D.P., 2021. Seaview Version 5: A Multiplatform Software for Multiple Sequence Alignment, Molecular Phylogenetic Analyses, and Tree Reconciliation. In: K. Katoh, ed. Multiple Sequence Alignment. Methods and Protocols. New York: Humana Press, 241–260.
- Halász, B., 2002. A Debrecen környezetében telepített kéttűs fenyvesek őszi gombái. Mikológiai Közlemények, Clusiana, 41 (1), 99–122.
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series, 41, 95–98.
- Han, M.-L., Chen, Y.-Y., Shen, L.-L., Song, J., Vlasák, J., Dai, Y.-C., Cui, B.-K., 2016. Taxonomy and phylogeny of the brown-rot fungi: Fomitopsis and its related genera. Fungal Diversity, 80 (1), 343–373.
- Hibbett, D.S., Grimaldi, D., Donoghue, M.J., 1997a. Fossil mushrooms from Miocene and Cretaceous ambers and the evolution of Homobasidiomycetes. American Journal of Botany, 84 (8), 981–991.
- Hjortstam, K., Larsson, K.-H., Ryvarden, L., 1987. The Corticiaceae of North Europe 1. Introduction and keys. Oslo, Norway: Fungiflora.
- Hopple, J.S., Vilgalys, R., 1999. Phylogenetic Relationships in the Mushroom Genus Coprinus and Dark-Spored Allies Based on Sequence Data from the Nuclear Gene Coding for the Large Ribosomal Subunit RNA: Divergent Domains, Outgroups, and Monophyly. Molecular Phylogenetics and Evolution, 13 (1), 1–19.
- Igmándy, Z., 1954. A fenyőtapló (*Trametes pini* (Thore) Fries.) előfordulása és károsítása hazánkban. Erdőmérnöki Főiskola Közleményei, 5–10.
- Igmándy, Z., 1989. Vas megye csövestapló (*Polyporaceae* s. l.) flórája. Savaria - A Vas Megyei Múzeumok Értesítője, 17–18, 27–49.
- Igmándy, Z., 1991. A magyar erdők taplógombái. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Jenna, P., Nerea, A., Atte, K., Seppo, H., Heikki, K., Thomas, L., Panu, H., 2021. Wood-inhabiting fungal responses to forest naturalness vary among morpho-groups. Scientific Reports, 11 (1), 14585.
- Katoh, K., Standley, D.M., 2013. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. Molecular Biology and Evolution, 30 (4), 772–780.
- Kennedy, P., 2010. Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition: species interactions, community structure, coexistence mechanisms, and future research directions. New Phytologist, 187 (4), 895–910.
- Kennedy, P.G., Bergemann, S.E., Hortal, S., Bruns, T.D., 2007. Determining the outcome of field-based competition between two *Rhizopogon* species using real-time PCR. Molecular Ecology, 16 (4), 881–890.
- Kennedy, P.G., Bruns, T.D., 2005. Priority effects determine the outcome of ectomycorrhizal competition between two *Rhizopogon* species colonizing *Pinus muricata* seedlings. New Phytologist, 166 (2), 631–638.
- Kennedy, P.G., Gagne, J., Perez-Pazos, E., Lofgren, L.A., Nguyen, N.H., 2020. Does fungal competitive ability explain host specificity or rarity in ectomycorrhizal symbioses? PLOS ONE, 15 (8), e0234099.
- Komarek, L., 2018. Hungarian Forest Management Tendencies at the Beginning of the XXI Century. Russian Journal of Agricultural and Socio-Economic Sciences, 78 (6), 7–18.

- Konecsni, I., 1967. A gyömrői homoki feketefenyő erdő gombái (Gomba ökológiai és cönológiai vizsgálatok, II. rész). Mikológiai Közlemények, 2 (2), 43–64.
- Koszka, A., 2011. Adatok a Vértes déli részének gombavilágához. Mikológiai Közlemények, Clusiana, 50 (2), 149–172.
- Læssøe, T., Petersen, J., 2019. Fungi of temperate Europe 1-2. Oxford, UK: Princeton University Press.
- LePage, B.A., Currah, R.S., Stockey, R.A., Rothwell, G.W., 1997. Fossil ectomycorrhizae from the middle Eocene. American Journal of Botany, 84 (3), 410–412.
- Lukács, Z., 2002. Újabb adatok Magyarország nagygomba világához I. Mikológiai Közlemények, Clusiana, 41 (2–3), 45–52.
- Lukács, Z., 2010. Újabb adatok Magyarország gombavilágához IV. Mikológiai Közlemények, Clusiana, 49 (1–2), 79–119.
- Matheny, P.B., 2005. Improving phylogenetic inference of mushrooms with RPB1 and RPB2 nucleotide sequences (Inocybe; Agaricales). Molecular Phylogenetics and Evolution, 35 (1), 1–20.
- Nagy, L., Gorliczai, Z., 2007. Újabb adatok az Alföld gombavilágához. Mikológiai Közlemények, Clusiana, 46 (2), 211–256.
- Niskanen, T., 2014. Nomenclatural novelties 196. Index Fungorum, 196, 1–2.
- Olariaga, I., Salcedo, I., Daniëls, P.P., Spooner, B., Kautmanová, I., 2015. Taxonomy and phylogeny of yellow *Clavaria* species with clamped basidia — *Clavaria flavostellifera* sp. nov. and the typification of *C. argillacea*, *C. flavipes* and *C. sphagnicola*. Mycologia, 107 (1), 104–122.
- Palla, B., Dima, B., Papp, V., 2024. Diversity and ecological evaluation of *Chroogomphus* species in Hungary. Sydowia 76, 243–262
- Poggio, L., de Sousa, L.M., Batjes, N.H., Heuvelink, G.B.M., Kempen, B., Ribeiro, E., Rossiter, D., 2021. SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. SOIL, 7 (1), 217–240.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G., Suchard, M.A., 2018. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. Systematic Biology, 67 (5), 901–904.
- Rimóczi, I., 1994. Nagygombák cönológiai és ökológiai jellemzése. Mikológiai Közlemények, Clusiana, 33 (1–2), 3–180.
- Ryvarden, L., Gilbertson, R.L., 1993. European polypores. Part 1. Synopsis Fungorum, 6, 1–387.
- Ryvarden, L., Gilbertson, R.L., 1994. European polypores. Part 2. Synopsis Fungorum, 7, 394–743.
- Ryvarden, L., Melo, I., 2017. Poroid fungi of Europe. Synopsis Fungorum, 37, 1–450.
- Seress, D., 2009. Fenyők ektomikorrhiza-képző gombáinak vizsgálata a fülöpházi homokterületen. Eötvös Lóránd Tudományegyetem.
- Seress, D., Dima, B., Kovács, G.M., 2016. Characterisation of seven *Inocybe* ectomycorrhizal morphotypes from a semiarid woody steppe. Mycorrhiza, 26 (3), 215–225.
- Seress, D., Nagy, L.G., Lukács, A.F., Németh, J.B., Kovács, G.M., 2012. Őshonos és tájidegen növények ektomikorrhiza-képző gombái Fülöpházán. In: B. Dima, L. Lőkös, and L. Albert, eds. Mikológiai Közlemények, Clusiana. V. Magyar Mikológiai Konferencia absztraktkötete. Budapest: Magyar Mikológiai Társaság, 27–28.
- Siller, I., Kutszegi, G., Takács, K., Varga, T., Merényi, Z., Turcsányi, G., Ódor, P., Dima, B., 2013. Sixty-one macrofungi species new to Hungary in Őrség National Park. Mycosphere, 4 (5), 871–924.

- Stielow, J.B., Lévesque, C.A., Seifert, K.A., Meyer, W., Irinyi, L., Smits, D., Renfurm, R., Verkley, G.J.M., Groenewald, M., Chaduli, D., Lomascolo, A., Welti, S., Lesage-Meessen, L., Favel, A., Al-Hatmi, A.M.S., Damm, U., Yilmaz, N., Houbraken, J., Lombard, L., Quaedvlieg, W., Binder, M., Vaas, L.A.I., Vu, D., Yurkov, A., Begerow, D., Roehl, O., Guerreiro, M., Fonseca, A., Samerpitak, K., van Diepeningen, A.D., Dolatabadi, S., Moreno, L.F., Casaregola, S., Mallet, S., Jacques, N., Roscini, L., Egidi, E., Bizet, C., Garcia-Hermoso, D., Martín, M.P., Deng, S., Groenewald, J.Z., Boekhout, T., de Beer, Z.W., Barnes, I., Duong, T.A., Wingfield, M.J., de Hoog, G.S., Crous, P.W., Lewis, C.T., Hambleton, S., Moussa, T.A.A., Al-Zahrani, H.S., Almaghrabi, O.A., Louis-Seize, G., Assabgui, R., McCormick, W., Omer, G., Dukik, K., Cardinali, G., Eberhardt, U., de Vries, M., Robert, V., 2015. One fungus, which genes? Development and assessment of universal primers for potential secondary fungal DNA barcodes. *Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 35 (1), 242–263.
- Szabó, I., 2012. Poroid Fungi of Hungary in the Collection of Zoltán Igmándy. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 8 (1), 113–122.
- Tabachnick, B.G., Fidell, L.S., 2007. *Using Multivariate Statistics*. 5th ed. Needham Heights: Allyn & Bacon.
- Tobisch, T., Kottek, P., 2013. *Forestry-related Databases of the Hungarian Forestry Directorate, Version 1.1*. Budapest.
- Țura, D., Zmitrovich, I. V., Wasser, S.P., Spirin, W.A., Nevo, E., 2011. Biodiversity of Heterobasidiomycetes and non-gilled Hymenomycetes (former Aphyllophorales) of Israel. Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag Kommandit Gesellschaft.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, and T.J. White, eds. *PCR protocols: a guide to methods and applications*. New York: Academic Press, 315–32.
- Wu, F., Zhou, L.-W., Vlasák, J., Dai, Y.-C., 2022. Global diversity and systematics of Hymenochaetaceae with poroid hymenophore. *Fungal Diversity*, 113 (1), 1–192.
- Yurchenko, E., Wu, S.-H., 2016. A key to the species of *Hyphodontia* sensu lato. *MycKeys*, 12, 1–27.
- Zajta, E., 2012. A *Hygrophorus* nemzetség hazai előfordulása. *Mikológiai Közlemények, Clusiana*, 51 (2), 223–240.