

**A TAXONÓMIÁBAN HASZNÁLT MORFOLÓGIAI BÉLYEGEK
ÉRTÉKELÉSE MOLEKULÁRIS FILOGENETIKAI EREDMÉNYEK
SEGÍTSÉGÉVEL A PÓKHÁLÓSGOMBÁK NEMZETSÉGÉNÉL**

Doktori értekezés

DIMA BÁLINT

ELTE TTK Biológia Doktori Iskola

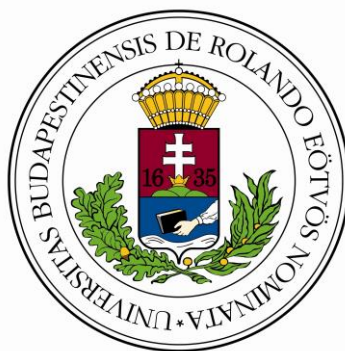
Iskolavezető: Prof. Erdei Anna, egyetemi tanár

Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika Doktori Program

Programvezető: Prof. Podani János, egyetemi tanár

Témavezető: Dr. Kovács M. Gábor, egyetemi docens

ELTE TTK, Biológiai Intézet, Növény szervezettani Tanszék



**Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar,
Biológiai Intézet, Növény szervezettani Tanszék**

Budapest

2019

Tartalomjegyzék

1. BEVEZETÉS	4
1.1. A <i>Cortinarius</i> nemzetség általános bemutatása.....	5
1.2. A <i>Cortinarius</i> nemzetség morfológiai tulajdonságai.....	6
1.3. A hagyományos morfológiai csoportok/alnemzetségek rövid jellemzése	7
1.4. Egyéb, nemzetségen belüli taxonok	9
1.5. A dolgozatban vizsgált rendszertani csoportok részletesebb áttekintése	10
1.5.1. <i>Telamonia</i> alnemzetség.....	10
1.5.2. Phlegmacioid pókhálógombák	11
1.5.3 <i>Anomali</i> szekció	13
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	14
2.1. A <i>Cortinarius</i> nemzetség történeti áttekintése	14
2.2. A <i>Cortinarius</i> nemzetség helyzete a molekuláris módszerek elterjedése után	15
2.3. A <i>Cortinarius</i> nemzetség kutatása Magyarországon.....	17
3. CÉLKITŰZÉS	18
4. ANYAG ÉS MÓDSZER	19
4.1. Terepi gyűjtés, fungáriumi dokumentáció.....	19
4.2. Morfológiai vizsgálatok.....	19
4.2.1 Makromorfológiai vizsgálatok.....	20
4.2.2 Mikromorfológiai vizsgálatok	23
4.3. Molekuláris vizsgálatok.....	24
4.3.1. DNS-kivonás, PCR és szekvenálás.....	24
4.3.2. Filogenetikai analízisek	28
4.4. Fajszámbecslés	29
5. EREDMÉNYEK	30
5.1. Telamoniod pókhálógombák Madagaszkárról.....	30
5.2. Telamoniod pókhálógombák Új Zélandról	31
5.3. Telamoniod pókhálógombák Ázsiából	33
5.4. Telamoniod pókhálógombák Európából.....	34
5.5 <i>Calochroi</i> s. l. szekció	37
5.6. <i>Riederi</i> szekció	38
5.7. Phlegmacioid pókhálógombák Indiából.....	40
5.8. Anomaloid pókhálógombák vizsgálata	43
5.8.1 Az <i>Anomali</i> szekció Európában	44
5.8.2. Az <i>Anomali</i> szekció Új-Zélandon.....	46
5.8.3 Az <i>Anomali</i> szekció Észak-Amerikában.....	47
5.8.4 Az <i>Anomali</i> szekció Madagaszkáron	50
5.9. A pókhálógombák nemzetségen belüli rendszerezése	52

6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA	58
6.1. Telamonioid gombák vizsgálata	58
6.2. Phlegmacioid gombák vizsgálata	59
6.3. Anomaloid gombák vizsgálata	60
6.4. A pókhálógombák nemzetségen belüli rendszerezése	62
6.5. Morfológiai bélyegek áttekintése a molekuláris filogenetikai eredmények tükrében, konklúzió	63
7. ÖSSZEFOGLALÁS	65
8. SUMMARY	66
9. IRODALOMJEGYZÉK	67
10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	83
11. FÜGGELÉK	85
11.1. A doktori munkához kapcsolódó új taxonok eredeti diagnózisai.....	85
11.1.1. Tudományra új fajok eredeti diagnózisai.....	85
11.1.2. Fajok új kombinációi	94
11.1.3. Tudományra új szekciók eredeti diagnózisa	94
11.1.4. Szekciók új kombinációi.....	96
11.1.5. Leírás előtt lévő fajok benyújtott és elfogadott diagnózisai	97
11.1.6. Leírás előtt lévő fajok benyújtásra váró diagnózisai.....	99
11.2. A doktori munkában szereplő gombataxonok listája leírókkal együtt	102
12. PUBLIKÁCIÓS LISTA	108
12.1. A doktori dolgozat témájához (<i>Cortinarius</i> taxonómia) kapcsolódó publikációk	108
12.1.1. A doktori dolgozatban bemutatott eredményekhez kapcsolódó publikációk	108
12.1.2. A doktori dolgozat témájához kapcsolódó egyéb publikációk	109
12.2. Egyéb mikológiai/taxonómiai témájú publikációk.....	110

1. BEVEZETÉS

Az eukarióta élőlények között külön leszármazási vonalat képviselő valódi gombáknak meghatározó szerepük van minden földi ökoszisztémában, mint lebontó, parazita vagy mutualista szimbionta szervezetek. A molekuláris taxonómiai módszereken alapuló vizsgálatok egyértelműen jelezték, hogy a gombák diverzitása jóval nagyobb, mint azt korábban gondolták (Blackwell 2011). Jelenleg a gombák fajszerát 2,2–3,8 millió körüli teszik, de csak kb. 130 000 fajt írtak le formálisan, mely a becsült fajszerának csupán 3–6% (Hawksworth és Lücking 2017). A felfedezésre váró fajok mellett ismereteink igen hiányosak például a fajok elterjedéséről, a gombaközösségek fajösszetételéről, valamint az ökoszisztémákban betöltött funkciójukról is. A leírt fajok közül kb. 30 000 faj, amely makroszkopikus termőtestet is fejleszt (Hibbett és mtsai 2007, 2014, Kirk és mtsai 2008). Ezeket összefoglaló néven „nagygombáknak” hívjuk, mely egy informális elnevezés, kisebb részben az Ascomycota¹, de főleg a Basidiomycota törzsbe tartozó taxonok esetében. A legtöbb „nagygomba” a Basidiomycota törzs Agaricomycotina altörzsében található.

Az 1900-as évek végéig a termőtestet képző gombák taxonómiája és rendszerezése többnyire makroszkopikus és mikroszkopikus morfológiai, anatómiai bélyegeken alapult. Ez a sokszor meglehetősen szubjektív szemléletmód különböző taxonómiai szinteken számos mesterségesen létrehozott csoportosítást eredményezett. Ilyen, a mai filogenetikai eredmények tükrében polifiletikus taxonok voltak például a Gasteromycetes osztály (zárt termőtestű gombákat magába foglaló csoport), az Aphyllophorales rend (taplókat és egyéb szívósabb állagú gombákat tartalmazó csoport), a Tricholomataceae család (többnyire világos spóraporral rendelkező kalapos-lemezes gombák számára létrehozott, ún. „wastebasket” taxon) és a *Boletus* nemzetség (tinóruk gyűjtőcsoportja). A molekuláris filogenetikai módszerek elterjedése nagy hatással volt a gombák rendszer-tanára is, mivel számos taxonómiai szempontból addig fontosnak tartott határozó vagy rendszerező bélyegről kiderült, hogy túlértékelt (pl. több egymástól távol álló leszármazási vonalon megjelent az evolúció során), míg más alulértékelt vagy éppenséggel ignorált, evolúciós szempontból fontos tulajdonság előtérbe került.

A molekuláris módszerek térhódításával a gombák DNS-alapú azonosítása mára az egyik legjelentősebb alkalmazott technika lett a taxonómiai és a diverzitással foglalkozó munkákban (pl. Garnica és mtsai 2016, Tedersoo és mtsai 2018, Vu és mtsai 2019). A DNS-vonalkód (barcode) segítségével a fajok azonosítása felgyorsult, és sok esetben pontosabbá vált, mivel elkülöníthetők

¹ A dolgozatban szereplő gombataxonok latin neveinek leírói a Függelékben kerültek feltüntetésre.

lettek azok a fajok is, melyek a morfológiai bélyegek sokszor kriptikus jellege miatt nehezen vagy egyáltalán nem voltak korábban felismerhetők. A DNS-adatok további elemzésével közelebb kerülhetünk a fajok, leszármazási vonalak közötti valós evolúciós kapcsolatokhoz is.

1.1. A *Cortinarius* nemzetség általános bemutatása

A *Cortinarius* (pókhálósgombák) a legnagyobb fajszámú nemzetség a termőtestet képző gombák között. A jelenleg érvényben lévő rendszertani besorolás szerint a Basidiomycota törzs, Agaricomycotina altörzs, Agaricomycetes osztály, Agaricales rend, Cortinariaceae családjába tartozik (Kirk és mtsai 2008). Az IndexFungorum adatbázisában (<http://www.indexfungorum.org/>) 2019.06.20-i állapot szerint 5494 leírt taxonnév található a nemzetségben. Természetesen ez a szám tartalmazza az intraspecifikus taxonokat és a szinonim neveket is, de az általánosan elfogadott becslések szerint is a nemzetségben jelenleg kb. 2000–2700 faj ismert világszerte (Kirk és mtsai 2008, Liimatainen és mtsai 2017, Soop és mtsai 2019).

A nemzetség tudományos elnevezése a *cortina* latin eredetű szóból származik, mely a tönköt a kalappal fiatal korban összekötő, pókhálószerű részleges burokra utal. A nemzetség magyar neve, a pókhálósgomba, is ebből ered (1. ábra).

A pókhálósgombák globális elterjedésűek, és jelenlegi tudásunk szerint minden faj ektomikorrhiza-képző. Ektomikorrhizás szimbiózisban főleg fás szárú növényekkel élnek, melyek a Caesalpiniaceae, Cistaceae, Dipterocarpaceae, Fabaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Rhamnaceae, Pinaceae és Salicaceae növénycsaládokba tartoznak. Néhány esetben irodalmi adatok jelzik lágy-szárú növényekkel való együttélésüket is a Cyperaceae and Polygonaceae családokban (Niskanen és mtsai 2016). Az Antarktiszén kívül az összes kontinensről ismertek. A legkutatottabb kontinens Európa, ezt követi Észak-Amerika és Ausztrália, illetve Új-Zéland. A többi területről, különösen a déli féltekéről (pl. Dél-Amerika, Afrika déli része) jóval kevesebb információval rendelkezünk.



1. ábra. A pókhálószerű részleges burok (*cortina*) különböző fejlődési stádiumai a *Cortinarius dibaphus* fajnál (DB6623). Fotó: Dima Bálint.

A pókhálósgombák az északi félteke domináns nagygomba-nemzetségének számítanak az erdei

ökoszisztémákban (Brandrud és mtsai 1990), míg újabban feltárták kulcsszerepüket a boreális erdők szénkörforgásában is (Bödeker és mtsai 2011). A déli féltekéről relatív kevés információval rendelkezünk a nemzetségről. Korábbi felfogás szerint az ektomikorrhizas gombák kevésbé elterjedtek trópusi esőerdei ökoszisztémákban, mivel eddigi vizsgálatok többnyire arbuszkuláris mikorrhizaképzés jelenlétét igazolták (Malloch és mtsai 1980, McGuire és mtsai 2008). Ezzel szemben a legfrissebb kutatások azt mutatják, hogy a trópusi esőerdők, főleg melyekben viszonylag kevés fafaj alkotja a lombkoronaszintet, jelentős ektomikorrhizas gombaközösségekkel is jellemezhetők (Kottke és Kovács 2014, McGuire 2014). Több újabb tanulmány is kimagasló *Cortinarius*-fajgazdagságot jelez a déli félteke mérsékelt övi erdeiből vagy trópusi esőerdeiből egyaránt (Tedersoo és mtsai 2008, Dickie és mtsai 2010, Gates és mtsai 2011, Nouhra és mtsai 2012, Soop 2015, Horton és mtsai 2017, Pastor és mtsai 2019). Egy új-kaledóniai vizsgálat szerint pedig a pókhálógombák az abszolút domináns gombacsoport a *Nothofagus* és *Arillastrum* alkotta trópusi esőerdőkben, több mint 50%-os jelenléttel, mind a föld felett, termőtestek alapján, mind pedig a föld alatt, ektomikorrhizas gyökérvégek alapján készült elemzésekben (Carriconde és mtsai 2019).

Hasonlóan a legtöbb nagygombacsoporthoz, a pókhálógombák klasszikus rendszertana is kizárólag a termőtestek morfológiai jellemzőire alapult. A nagy fajszám miatt a morfológiai fajkonceptió alkalmazása minden más nemzetségnél nagyobb taxonómiai és nevezéktani káoszt okozott. Az elmúlt két évtizedben a molekuláris módszereket is alkalmazó taxonómia került előtérbe (pl. Peintner és mtsai 2004, Garnica és mtsai 2005, Frøslev és mtsai 2007, Liimatainen és mtsai 2014), ami nagymértékben átalakította a korábbi fajkonceptión alapuló ismereteinket. Már a legelső molekuláris vizsgálatok eredményei is jelezték, hogy a legtöbb esetben, a klasszikus, morfológiai alapú fajfelismerések és ezáltal a pókhálógombák faj feletti rendszerezése sem megbízható. A probléma fő forrásának az tekinthető, hogy egy fajon belül a termőtestek morfológiai jellemzői igen változatosnak, míg fajok között gyakran átfedőnek bizonyultak.

1.2. A *Cortinarius* nemzetség morfológiai tulajdonságai

A hagyományos definíció szerint a *Cortinarius* nemzetséget a pókhálós részleges burok, az általában ellipszis–mandula–citrom alakú, érdesen–bibircesen díszített spórák és a rozsdabarna színű spórapor meglétével lehet elkülöníteni más nemzetségektől. Ez főleg európai taxonokra értelmezhető, de már itt is vannak olyan fajok, melyekre nem illik ez a meghatározás (pl. a *C. turmalis* spórái simák és halvány barnásak), nem is beszélve Európán kívüli fajokról, fajcsoportokról (pl. a *Rozites* szekcióban hártvány, gyűrűszerű részleges burok található, a *Subhymenogaster* szekcióba pedig föld alatti, zárt termőtestű gombák tartoznak).

A nemzetségen belül a fajok, szekciók és alnemzetségek elkülönítésére hagyományosan a makro- és mikroszkópos bélyegek valamint ökológiai ismérvek kombinációit alkalmazták. A legfontosabb makromorfológiai karakterek a kalap felületi tulajdonságai, a lemezes termőrétegtartó (tráma) színe a fiatal termőtesteken, a tönk bázisának morfológiája, a termőtest íze, illetve szaga, valamint egyes csoportoknál (pl. *Calochroi* szekció), a termőtest bizonyos részeinek különböző kémiai reagensre (pl. 10–40%-os KOH-ra) adott színreakciója. A legfontosabb mikroszkópos bélyegek pedig elsősorban a spórák mérete, alakja és ornamentációja, valamint a kalapbőrszerkezet tulajdonságai. A pókhálógombáknál valódi a cisztídumok ritkán figyelhetők meg, így csak bizonyos csoportoknál lehet fontos ezek megfigyelése (pl. *Crassi* és *Rubicunduli* szekciók). A termőhelyi, ökológiai jellemzők kulcsfontosságúak a pókhálógombák felismeréséhez, elsősorban a potenciális mikorrhiza-partner detektálása, valamint a talajtípusra vonatkozó ismeretek (savanyú vagy bázikus kémhatású) az elsődlegesek.

1.3. A hagyományos morfológiai csoportok/alnemzetségek rövid jellemzése

A nemzetséget, szerzőtől függően, általában 4–10 alnemzetségre és több mint 50 szekcióra, alszekcióra osztották fel. A legfontosabb munkák közül Moser (1983) hét alnemzetséget különített el (*Cortinarius*, *Hydrocybe*, *Leprocybe*, *Myxadium*, *Phlegmacium*, *Sericeocybe*, *Telamonia*), úgy, hogy a bőrgombákat (*Dermocybe*) külön nemzetséggént kezelte. Skandináv szerzők praktikus okokból négy alnemzetséget (*Cortinarius*, *Myxadium*, *Phlegmacium*, *Telamonia*) használtak (Brandrud és mtsai 1990). Francia szerzők (Bidaud és mtsai 1994a) hat alnemzetséget (*Cortinarius*, *Dermocybe*, *Hydrocybe*, *Myxadium*, *Phlegmacium*, *Telamonia*), míg az olasz Consiglio és mtsai (2007) szintén hatot (*Cortinarius*, *Dermocybe*, *Leprocybe*, *Myxadium*, *Phlegmacium*, *Telamonia*) különített el (2. ábra).

A *Cortinarius* alnemzetségbe korábbi munkák (pl. Moser 1983) kizárólag a típusfajt (*C. violaceus*), illetve a közelrokon *C. harcynicus*-t sorolták be. Brandrud és mtsai (1990), valamint Niskanen és mtsai (2012) a régebben különálló *Dermocybe* és *Leprocybe* alnemzetségeket csak szekciók szintjén tárgyalják ezen az alnemzetségen belül. Az ide sorolt fajok többnyire élénk (vörös, narancs, sárga, zöld, lila) színűek, kalapjuk és tönkjük száraz, kalapfelületük pedig szálas, szemcsés, pikkelyes, nem higrofán. Ide sorolták a legsúlyosabban mérgező fajokat is, mint például a *C. orellanus*-t és a *C. rubellus*-t. Ezek másodlagos anyagcsereterméke az orellanin nevű toxin, ami halálos kimenetelű vesekárosodással járó micetizmus okozója is lehet (Prast és mtsai 1988, Richard és mtsai 1988).



2. ábra. A *Cortinarius* nemzetség klasszikus morfológiai csoportjait (alnemzetségeit) reprezentáló termőtesttípusok. a) *Cortinarius*: *C. violaceus* (DB2482), b) *Leprocybe*: *C. venetus* (DB1573), c) *Dermocybe*: *C. phoeniceus* (DB1750), d–e) *Telamonia*: d) *C. cinnabarinus* (DB2447), e) *C. umbrinolens* (DB1861), f–g) *Myxaciium*: f) *C. trivialis* (DB1711), g) *C. emollitoides* (DB4659), h–k) *Phlegmacium*: h) *C. praestans* (DB5539), i) *C. subfraudulosus* (DB6185), j) *C. meinhardii* (DB2423), k) *C. terpsichores* (DB2406). Zárójelben a gyűjteményi számok kerültek feltüntetésre. Fotók: Dima Bálint.

A *Telamonia* a legnagyobb fajszámmal rendelkező alnemzetség. Fajgazdagságuk az északi tajga öv fenyőerdeiben a legnagyobb. Határozhatóságuk az egyik legnehezebb a nemzetségen belül. Általában kisebb, közepes termetű fajok tartoznak ide, többnyire barnás, szürkés színnel, de lilás, sárgás vagy vörös árnyalatú fajok is előfordulnak. Kalapjuk többé-kevésbé higrofán (tehát a kiszáradás során a kalap elveszti az eredeti színét), száraz, és ez utóbbi tulajdonság a tönk felületére is jellemző. A kékes-lilás árnyalatú, kevésbé vagy nem higrofán, nagyobb termetű telamonioid fajokat magába foglaló *Sericeocybe* alnemzetséget (melyet azelőtt *Inoloma* alnemzetségnek is hívtak), valamint a kistermetű, erősen higrofán kalapú, barnás fajokat tömörítő *Hydrocybe* alnemzetséget egyes szerzők beolvasztották a *Telamonia* alnemzetségbe (pl. Brandrud és mtsai 1990, Niskanen és mtsai 2012).

A *Phlegmacium* alnemzetségre irányul a legtöbb kutatás, mivel az ide besorolt fajok feltűnő termőtesttel rendelkeznek, nagytermetűek és élénk színűek (pl. kékes, lilás, sárgás, zöldes), általában nyálkás, ragadós kalapfelülettel és sokszor jellemzően peremes gumós vagy bunkós, száraz felületű tönkkel rendelkeznek. Korábban külön nemzetséggként is tárgyalták (Moser 1960). Sok, szűk ökológiai tűrőképességű, habitat specialista, ritka faj található közöttük. Megfelelő termőhelyi viszonyok mellett ezek a fajok kis területen élnek együtt („hot spot”-jelenség). Több ország, természetvédelmi szempontból értékes élőhelyek indikátoraiként kezel számos ilyen *Phlegmacium* fajt (pl. Vesterholt 1991, Brandrud és mtsai 2018a).

A *Myxacium* alnemzetség nyálkás kalapú és nyálkás tönkkel rendelkező, keserű vagy enyhe ízű, főleg boreális vagy alpin elterjedésű taxonokat foglal magába. A fajszám ebben az alnemzetségben jóval kisebb, mint az előző három fő csoportban.

1.4. Egyéb, nemzetségen belüli taxonok

A pókhálógombákkal kapcsolatos taxonómiai munkák nagy része, így klasszifikációjuk is főleg európai eredetű, azonban más kontinenseken, főleg a déli féltekén, több olyan csoport is létezik, melyeknél egyéb morfológiai bélyegek a hangsúlyosak, ezáltal nem illeszthetők be a fent részletesen jellemzett klasszikus alnemzetségekbe. Egyik példa erre a rozitoid gombák, melyek közül egy faj az északi féltekén is előfordul (*Cortinarius caperatus*). Korábban ezeket a pókhálószerű részleges burok helyett hártás gallérral rendelkező fajokat a *Rozites* nemzetségbe is sorolták. A déli féltekéről morfológiai bélyegek alapján további infragenerikus taxonokat is elkülönítettek, mint például az *Icterinula*, a *Cystogenes* és a *Paramyxacium* alnemzetségeket (Moser és Horak 1975).

A molekuláris filogenetikai módszerek alkalmazása a *Cortinarius* nemzetség taxonómiájában hamar rávilágított arra, hogy a nemzetség korábbi, morfológiai alapú infragenerikus rendszerezése nem a valós evolúciós rokonsági viszonyok szerint történtek (pl. Høiland és Holst-Jensen 2000, Garnica és mtsai 2003, 2005, Peintner és mtsai 2001, 2002, 2004). Ezen munkák óta eltelt 15 évben nagymennyiségű szekvenciaadat halmozódott fel, főleg az nrDNA ITS-szakasz, de nrDNA LSU- és más, fehérjekódoló génszakaszok publikus adatbázisokban történt deponálásával. Európa és Észak-Amerikán kívül a déli féltekéről is egyre több fajról vannak információink, többek között Ausztráliából, Új-Zélandról és Dél-Amerikából. Egy új, átfogó, az egész nemzetséget érintő DNS-alapú nemzetségen belüli újrendszerezés azonban eddig még nem történt.

1.5. A dolgozatban vizsgált rendszertani csoportok részletesebb áttekintése

1.5.1. *Telamonia* alnemzetség

A *Telamonia* alnemzetség a legtöbb fajt magába foglaló infragenerikus csoport a pókhálós-gombákban belül. A morfológiai alapon ebbe az alnemzetségbe sorolt fajok azonban a molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján nem alkotnak egy monofiletikus csoportot (Peintner és mtsai 2004, Garnica és mtsai 2005). Ennek eredményeképpen több klasszikus telamonioid szekció már nem része az alnemzetségnek (pl. *Anomali*, *Balaustini*, *Camphorati*, *Illumini*, *Laeti*, *Obtusi*, *Reidentes* szekciók) (Niskanen 2008). A *Telamonia* típusfaja (*C. torvus*), így a *Telamonia* szekció és más, vele közeli filogenetikai rokonságban álló számos más szekció több száz fajjal együtt azonban továbbra is monofiletikus csoportot alkot. Így a korábbi morfo-csoport nagyobb része alkotja jelenleg a *Telamonia* s. str. alnemzetséget (pl. Garnica és mtsai 2016, Soop és mtsai 2019), kiegészülve néhány korábban nem ebben az alnemzetségben tárgyalt szekcióval, illetve fajjal (pl. *Brunneotincti*, *Colymbadini* szekciók, *C. gentilis*, *C. humicola* (Niskanen 2008)). Jelenlegi ismereteink szerint a *Telamonia* s. str. alnemzetség endemikus az északi féltekére, míg az egyéb telamonioid leszármazási vonalak, melyek polifiletikusak, mindkét féltekén megtalálhatók (Soop és mtsai 2019).

1.5.1.1. Madagaszkár

Madagaszkár szigete híres kiemelkedő biodiverzitásáról és számos endemikus élőlényéről. Gombavilága azonban a növény- és állatvilágához képest kevésbé feltárt. Több nagygombacsoportról már jelentek meg összefoglaló munkák a területről (pl. Cooke és Masee 1890, Romagnesi 1941, Eyssartier és Buyck 1999, Buyck 2002, 2008, Buyck és mtsai 2007), de a *Cortinarius* nemzetségről nagyon kevés információval rendelkezünk (Bouriquet 1943).

1.5.1.2. Új Zéland

Az elmúlt két évtizedben a *Cortinarius* nemzetség Új-Zélandon intenzíven kutatott (pl. Soop 2015). Számos endemikus fajt írtak le (pl. Gasparini és Soop 2008, Soop 2016), melyek főleg a *Nothofagus* s.l., *Leptospermum* és *Kunzea* növényfajokba tartozó fajok mikorrhizapartnerei (Teasdale és mtsai 2013). Az új-zélandi telamonioid habitusú fajok morfológiai hasonlóságot mutatnak az északi féltekén elterjedt *Telamonia* fajokhoz, de filogenetikai szempontból távol állók.

1.5.1.3. Ázsia

A pókhálógombákról kifejezetten kevés és hiányos ismeretekkel rendelkezünk Ázsiából. A doktori munkám alatt Pakisztánból és Indiából is volt alkalmam termőtesteket vizsgálni, mindkét esetben himalájai területekről. Pakisztánban a *Cortinarius* nemzetség meglehetősen alulkutatott, mindössze öt fajt dokumentáltak 1997-ig (Ahmad és mtsai 1997).

Indiából valamivel több információval rendelkezünk a pókhálógombákról. Északkelet-Indiában, a Himalájából már Berkeley (1952) is leírt néhány fajt. Újabban több munkában is jeleztek pókhálógomba-adatokat India különböző területeiről (Das és mtsai 2013, 2014, 2015, Itoo és mtsai 2015). Három fajt pedig déli, trópusi régióból (Kerala) írtak le a közelmúltban (Peintner és mtsai 2003).

1.5.1.4. Európa

Csakúgy, mint az egész *Cortinarius* nemzetségre, a *Telamonia* alnemzetségre irányuló kutatások is főleg Európában és kisebb részben Észak-Amerikában számítanak jelentősnek. A fajok számát még megbecsülni is nehéz a különböző szerzők által használt eltérő fajkonceptiók miatt. Niskanen (2008) munkájában kb. 200 fajt jelez Észak-Európából, de egész Európára érvényes, akár közelítő becslés a mai napig nem létezik. Az elmúlt évtizedben több munka is napvilágot látott, melyek az alnemzetségen belül néhány szekció vagy fajcsoport taxonómiáját revideálta molekuláris és morfológiai tulajdonságok kombinálásával: *Brunnei* (Niskanen és mtsai 2009), *Armillati* (Niskanen és mtsai 2011a), *Bovini* (Niskanen és mtsai 2013), *Colymbadini* és *Uracei* (Dima és mtsai 2014), *Disjungendi* (Liimatainen és mtsai 2015) vagy a *C. parvannulatus* komplex (Esteve-Raventós és mtsai 2014).

A morfológiai határok korábban meglehetősen szubjektívek voltak ezeknek a taxonoknak a definiálásban. Nem kivétel ez alól a *Bicolores* és *Saturnini* szekciók sem, ahol a tönkön megfigyelhető általános burok maradványainak megléte (*Saturnini*), illetve hiánya (*Bicolores*) volt a csoportok közötti elválasztó bélyeg. Előzetes filogenetikai vizsgálatok eredményei alapján azonban ennek az elválasztó karakternek a megbízhatósága kérdésessé vált (Niskanen és mtsai 2012). A két szekcióban tárgyalt és elismert fajok száma is szerzőktől függően igen változó volt (8–33 faj). Ezért a taxonómiai revízió szükségessé vált e két szekcióban is.

1.5.2. Phlegmacioid pókhálógombák

A tradicionális meghatározás szerint a *Phlegmacium* alnemzetséget főleg robusztus, nagytermetű fajok alkotják, melyek kalapfelülete ragadós-nyálkás, de tönkfelületük száraz és gyakran

bunkós vagy jól fejlett peremes gumóval rendelkeznek a tönk tövéénél. Az eddigi filogenetikai elemzések eredményei azonban azt mutatták, hogy ez a morfo-taxon is polifiletikus (pl. Peintner és mtsai 2004, Garnica és mtsai 2005), és a *Cortinarius* nemzetségen legalább 6–7 különböző leszármazási vonalon (kládban) jelentek meg az ún. phlegmacioid tulajdonságok. Garnica és mtsai (2016) három fő *Phlegmacium* kládot (I, II, III) és több kisebb kládot jelölt ki háromgénés (ITS, LSU, *rpb1*) filogenetikai elemzése alapján. Számos phlegmacioid szekció csak az északi féltekén alakult ki, terjedt el, míg vannak, melyek csak a déli vagy mindkét féltekén előfordulnak (Soop és mtsai 2019).

1.5.2.1 *Calochroi* szekció

A *Calochroi* szekció morfológiailag és filogenetikailag is az egyik legmarkánsabb és egyik legfajgazdagabb csoportja a pókhálógombáknak, így mind a korábbi kutatók (pl. Moser 1960, Brandrud és mtsai 1990, Bidaud és mtsai 2001), mind pedig a *Phlegmacium* fajok filogenetikájával és taxonómiájával foglalkozó jelenkori munkák központjában áll (Frøslev és mtsai 2005, 2006a, b, 2007, 2015, 2017, Garnica és mtsai 2009, 2011, Bellanger 2015, Borovička és mtsai 2015, Clericuzio és mtsai 2017, Brandrud és mtsai 2018a, Mahiques és mtsai 2018). A calochroid fajok nagytermetű termőtesteket képeznek, a kalapjuk jellemzően nyálkás felületű, tönkjük lekerekítetten vagy peremesen gumós, KOH-ra a fajok nagyobb része valamilyen élénk színreakciót ad, mandula- vagy citromalakú spóráik pedig durván, összekötöten érdes, bibircses felületűek. A fajok kb. fele antrakinon pigmenteket is tartalmaznak (korábbi *Fulvi* és *Laeticolores* szekciók). A legtöbb ide tartozó faj ritka és szűk ökológiai tűrőképességű, több országban mikológiai szempontból értékes erdőterületek indikátorai, és nemzeti vörös listákon is helyet kaptak (pl. Vesterholt 1991, Benkert és mtsai 1992, Arnolds és Ommering 1996, Courtecuisse 1997, Bendiksen és mtsai 1998, Stoltze és Pihl 1998, Gärdenfors 2000).

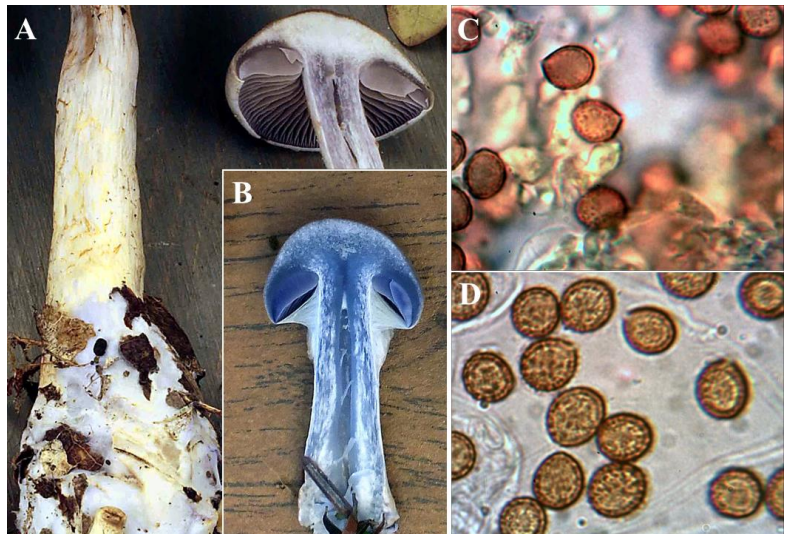
1.5.2.2. *Riederi* szekció

A jelenlegi koncepció szerinti *Riederi* szekcióba (Brandrud és mtsai 2018) tartozó fajokat morfológiai alapon korábban többnyire más szekciókba sorolták, pl. a *Glaucopodes* (Brandrud és Melot 1990), a *Variocolores* (Moser 1960) vagy a *Phlegmacium* (Bidaud és mtsai 1999, Consiglio és mtsai 2006) szekciókba. Filogenetikai eredmények alapján azonban a *Riederi* klád távol áll a fent említett csoportoktól, sőt egy izolált leszármazási vonala a pókhálógombáknak (Garnica és mtsai 2016). Morfológiailag phlegmacioid megjelenésűek (közepes/nagy termet, ragadós kalap, kékes árnyalatok a fiatal termőtesteken, bunkós tönkbázis, relatív nagyméretű (< 10 µm hosszú), ellipszoid spórák), azonban az ide tartozó fajok ITS-régiójának hossza kb. 100 bázispárral rövidebb,

mint a többi *Phlegmacium* fajnak. Ez a hosszúságú ITS-szakasz (kb. 500–520 bp) a *Telamonia* s. str. alnemzetség tagjaira jellemző.

1.5.3 *Anomali* szekció

A klasszikus morfológiai módszerekkel történő fajmeghatározás problémáinak egyik jó példáját az *Anomali* szekció vizsgálatok tapasztaltuk a termőtestek morfológiai bélyegeinek nagyfokú fajok közötti átfedése, valamint fajon belüli variabilitása miatt (Dima és mtsai 2017). Az *Anomali* szekciót korábban a *Telamonia* alnemzetségbe sorolták (pl. Brandrud és mtsai 1990), morfológiai jellemzői a tönkön megmaradó sárga általánosburok-maradvány, a fiatalon kékes színű lemezek és a gömbölyded–széles ellipszoid, érdes felületű spórák (3. ábra). Főleg mérsékelt övi és boreális erdők széles körben elterjedt gombacsoportja. Molekuláris filogenetikai vizsgálatok azonban igazolták, hogy egy különálló leszármazási vonalat képviselnek a nemzetségen belül (pl. Peintner és mtsai 2004, Garnica és mtsai 2005, 2016). Mindkét féltekén, és az összes kontinensen megtalálhatók képviselői (Soop és mtsai 2019).



3. ábra. Az *Anomali* szekció fő morfológiai bélyegei. A) sárgás általánosburok, B) lemezek és hús színe a fiatal termőtesten, C–D) jellegzetes spóraalak. Fotók: A. Albert László, B. Nagy G. László, C. Dima Bálint.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A *Cortinarius* nemzetség történeti áttekintése

A pókhálósgombákat először Persoon (1801) különítette el az akkoriban az összes kalapos gombát magába foglaló *Agaricus* nemzetségen belül, mint *Agaricus* sect. *Cortinaria*. Később Gray (1821) emelte nemzetségi szintre *Cortinaria*-ként, majd Fries (1836–1838) vezette be a *Cortinarius* nevet.

A kalaposgombákkal foglalkozó mikológusok érdeklődése sokszor irányult a fajgazdag *Cortinarius* nemzetség felé. A kutatók egymással ellentétes szemléletei következtében született különböző rendszerezések és fajkonceptiók miatt a nemzetség az elmúlt százötven évben az egyik legproblémásabb csoporttá vált mind taxonómiai, mind pedig nevezéktani szempontból. A 19. században Európában főleg, Persoon (1801), Fries (1818, 1821, 1836–1838, 1851), Britzelmayer (1885), míg Észak-Amerikában Peck (1873a, b, 1974) munkáiban található számottevő adatok vagy új *Cortinarius* taxonok leírásai. A 20. század elejétől kezdve egészen az 1980-as évek közepéig születtek meg a nemzetség morfológiai szempontú alapl művei (Európában pl. Velenovský 1921, Henry 1939, 1951, 1958, 1981, 1985, 1986, Orton 1955, 1958, Favre 1960, Moser 1960; Észak-Amerikában Kauffman 1905, 1932, Smith 1939, 1942, 1944, Moser és mtsai 1995; Dél-Amerikában Moser és Horak 1975). Az 1980-as évek végétől Európában két új irányzat terjedt el a nemzetség kutatásában. A dél-európai (főleg francia, olasz és spanyol), valamint a skandináv iskolaként ismert irányzatok az utóbbi 30 évben több nagyszabású monográfiát és egyéb cikket is publikáltak. A francia kiadású Atlas des Cortinaires 24 kötetet megélt monográfia-sorozata (Moëgne-Loccoz és mtsai 1990a, b, 1991, Bidaud és mtsai 1991, 1992a, b, 1994a, b, 1995, 1996, 1997, 1999, 2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2008, 2009, 2010, 2012, 2013, 2014, 2015, 2017) kb. 1500 újonnan leírt fajt tartalmazott, míg a jóval konzervatívabb fajkonceptiót alkalmazó skandináv iskola *Cortinarius*, Flora Photographica című ötkötetes monográfiája (Brandrud és mtsai 1990, 1992, 1994, 1998, 2018b) összesen 300 fajt taglalt, főleg Észak-Európából. Említésre méltó munka a szintén hat kötetes olasz kiadású *Cortinarius* in Italia (Consiglio és mtsai 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, Consiglio 2012), a spanyolok tematikus publikációi (Cadiñanos-Aguirre 2004, Ballarà és mtsai 2007, 2009), valamint a Svédország pókhálósgombáit bemutató könyv (Soop 2018). Ezek a munkák nagyban átalakították a nemzetség addig ismert és használt nevezéktanát is.

Az elmúlt három évtizedben leírt több mint 2000 pókhálósgombafaj és az egymásnak ellentmondó fajfelfogások tovább növelték a *Cortinarius* nemzetségen belüli rendszertani és nevezéktani káoszt.

2.2. A *Cortinarius* nemzetség helyzete a molekuláris módszerek elterjedése után

A gombataxonómiában mára elterjedt molekuláris filogenetikai vizsgálatokban egyes DNS-szakaszok nukleotidszekvenciáinak összevetésével következtethetünk rokonsági kapcsolatokra. A leggyakrabban vizsgált ilyen DNS-szakasz a sejtmagi riboszomális RNS-génkomplex (nrDNS) Internal Transcribed Spacer (ITS) régiója, mely két variábilis, nem kódoló szakaszból áll (ITS1 és ITS2), melyek a 18S (SSU), az 5,8S és a 28S (LSU) alegységek között helyezkednek el. Az ITS-régiót csaknem 30 éve alkalmazzák a gombák rendszertani (főleg nemzetség- és fajszintű) azonosítására, valamint kisebb léptékű filogenetikai elemzésekhez (White és mtsai 1990). Schoch és mtsai (2012) hat lókuszt teszteltek több gombacsoporton, és eredményeik alapján az ITS-régiót javasolták a gombák hivatalos DNS-vonalkód (barcode) régiójának, mivel könnyen felszaporítható és szekvenálható, illetve a valódi gombák nagy részénél jól alkalmazható a fajszintű azonosításhoz. Ezt a javaslatot hivatalosan el is fogadták, és elmondható, hogy különböző korlátai ellenére, az ITS-régió a leggyakrabban alkalmazott DNS-szakasz filogenetikai, taxonómiai és diverzitással foglalkozó munkákban. A *Cortinarius* nemzetség esetében is a legtöbb ilyen jellegű vizsgálat az ITS-régióra alapszik.

Az 1990-es évek második felétől, de főleg a 2000-es évek elejétől kezdve a molekuláris filogenetikai módszerek elterjedésével a *Cortinarius* nemzetség rendszertana és nevezéktana újabb átalakuláson ment és megy keresztül a mai napig. Az első ilyen jellegű munkák rávilágítottak arra, hogy a hagyományos, makro- és mikromorfológiai bélyegekre alapuló taxonómia és klasszifikáció a legtöbb esetben problémás, nemcsak fajszinten, de infragenerikus (pl. alnemzetség, szekció, alszekció) szinteken is, tehát ezek a taxonok nem a valós rokonsági viszonyok szerint kerültek definiálásra (Liu és mtsai 1995, 1997, Seidl és Liu 1998, Chambers és mtsai 1999, Seidl 2000, Garnica és mtsai 2003, 2005, Høiland és Holst-Jensen 2000, Peintner és mtsai 2001, 2002, 2004).

Fontos és meglepő molekuláris filogenetikai eredmény volt, hogy korábban a *Rozites*, a *Thaxterogaster*, a *Quadrispora*, a *Protoglossum*, a *Cuphocybe*, a *Rapacea* és részben a *Hymenogaster* nemzetségek is polifiletikusak, és tagjaik a *Cortinarius* nemzetségbe tartoznak (Høiland és Holst-Jensen 2000, Peintner és mtsai 2001, 2002).

Peintner és mtsai (2002, 2004), valamint Garnica és mtsai (2005) az ITS-régió mellett már a nrDNS LSU-régiót is bevonta az elemzésekbe. Frøslev és mtsai (2005) pedig fehérjekódoló génszakaszokat is tesztelt az ITS-régió mellett, nevezetesen az RNS polimeráz II legnagyobb (*rpb1*) és második legnagyobb (*rpb2*) alegységét. A filogenetikai fák felbontása ennek a két génszakasznak a bevonásával jelentősen megnőtt, illetve a törzsfák mélyebb elágazásai magasabb statisztikai támogatást kaptak, ezáltal a faj szintje feletti taxonómiai egységek megbízhatóbban definiálhatók a

valódi rokonsági viszonyokat figyelembe véve. Ugyanez a munka azt is megállapította, hogy az ITS-alapú elemzések eredményei a fajszintű azonosítást szem előtt tartva megegyeztek a többgénés elemzések eredményeivel, ezért az ITS-régiót a *Cortinarius* nemzetségben jól használható vonalkód-régióként jellemezték, de csak a statisztikailag erősen támogatott, monofiletikus csoportok figyelembe vételével (Frøslev és mtsai 2005, 2007).

Ennek megfelelően, az ezt követő molekuláris taxonómiai munkák nagy többsége az ITS-régiót vizsgálta a fajok azonosításához (pl. Kytövuori és mtsai 2005, Ammirati és mtsai 2007, Ortega és mtsai 2008, Garnica és mtsai 2009, Niskanen és mtsai 2009, Suárez-Santiago és mtsai 2009, Harrower és mtsai 2011).

A nagy fajszám miatt a pókhálógombáknál különösen nagy jelentősége van az elérhető típusanyagok molekuláris módszerekkel történő vizsgálatára, amely elengedhetetlen többek között a nevezéktani és taxonómiai kérdések tisztázásához. A típusanyagok általános problémája, hogy a minták többnyire régiek és/vagy rosszul tároltak, gyakran penészesek stb. Az ITS-régiót azonban sikeresen amplifikálták és szekvenálták akár 200 éves bazídiumos gombából is (Larsson és Jacobsson 2004). A *Cortinarius* nemzetségnél is sikeresen alkalmazható a régebbi minták ITS-alapú vizsgálata, így több publikáció is igen nagyszámú típusanyagot dolgozott fel, melyek nemzetségen belül több csoport taxonómiai és nevezéktani revízióját eredményezte (pl. Frøslev és mtsai 2007, Liimatainen és mtsai 2014, 2015, 2017, Dima és mtsai 2014, Niskanen és mtsai 2016, Ammirati és mtsai 2017). A típusanyagok molekuláris filogenetikai vizsgálatának segítségével például fény derült arra, hogy a *Cortinarius largus* fajt, amely egy gyakori, széles körben elterjedt lomberdei pókhálógomba Európában legalább 15-ször leírták külön fajnak, szubjektív morfológiai különbségek alapján (Liimatainen és mtsai 2014, Borovička és mtsai 2017). Ellenpélda erre, hogy a molekuláris filogenetikai vizsgálatok rámutattak a *C. anomalus* név kollektív használatára, amit 14 különböző faj esetén alkalmaztak morfológiai bélyegek alapján (Dima és mtsai 2017).

Egy, a *Cortinarius* nemzetséggel foglalkozó nemzetközi kutatók összefogásának köszönhetően 901 *Cortinarius* faj csaknem 3000 ITS-szekvenciája került elemzésre, annak érdekében, hogy egy általánosan alkalmazható küszöbértéket lehessen kijelölni a fajok molekuláris azonosítása érdekében. Garnica és mtsai (2016) 99%-os hasonlósági küszöbértéket javasolt, amely a legjobban összeegyeztethető a nemzetségen belül használt legáltalánosabb fajkonceptióval. A legújabb publikációk közül pl. Liimatainen és mtsai (2017) és Mahiques és mtsai (2018) a molekuláris és a morfológiai ismeretek együttes alkalmazását javasolta a *Cortinarius*-taxonómiában.

2.3. A *Cortinarius* nemzetség kutatása Magyarországon

Magyarország nagygombáinak fajösszetételéről, diverzitásáról nincsenek megbízható adataink. Korábbi becslések kb. 2500–3000 nagygombafaj előfordulását jelezték (Babos 1989, Rimóczi 1994), de ez a szám semmilyen modern módszerrel nem került ellenőrzésre. Florisztikailag változatos élőhelyeinken feltételezhető, hogy a tényleges fajgazdagság akár jóval nagyobb is lehet. A *Cortinarius* nemzetség részletesebb hazai kutatása a 20. században Bohus Gábor nevéhez fűződik, aki több, tudományra új fajt is leírt az 1970-es években (Bohus 1970, 1976, 1979). Későbbi, kizárólagosan *Cortinarius* témájú dolgozatok száma viszonylag kevés: Bohus (1987), Rimóczi és Albert (1992), Bohus és mtsai (1993), Bohus (1995), Albert és Dima (2005, 2008), Dima és Albert (2008, 2009, 2011), Dima és Siller (2008). Pókhálósgombák további elterjedési adatait számos publikációban is találunk még (pl. Babos 1989, Rimóczi 1994, Vasas és Locsmándi 1995, 2009, Lukács és mtsai 2001, Pál-Fám 2001, Nagy 2004). Ezekben a munkákban a különböző szerzők által felhasznált eltérő szakirodalmi munkák, valamint a fajmeghatározásban a nem egységes módszerek alkalmazása és a félrehatározások miatt a dokumentált *Cortinarius* fajok nevei és száma is kérdéses.

Néhány ektomikorrhiza-vizsgálat is foglalkozott a nemzetséggel. Ezek keretében leírásra került Magyarországról a *Cortinarius saturninus* *Salix alba*-val képzett mikorrhizája (Seress és mtsai 2012).

3. CÉLKITŰZÉS

A pókhálósgombák nemzetségének körében végzett doktori munkám célkitűzései a következők voltak:

- Saját és különböző gyűjtemények molekuláris és morfológiai alapú revíziója, különös tekintettel olyan földrajzi területekről származó mintákra, ahol más morfológiai bélyegek lehetnek hangsúlyosabbak, mint az európai fajoknál. Ennek érdekében célul tűztük ki észak-amerikai, indiai, madagaszkári, pakisztáni és új-zélandi *Cortinarius*-minták vizsgálatát.
- Típusanyagok molekuláris vizsgálata nevezéktani és taxonómiai kérdések tisztázásához.
- *Cortinarius* vonalkód-szekvenciák létrehozása és deponálása publikus adatbázisokban.
- Tudományra új taxonok leírása, jellemzése, különös tekintettel Európán kívüli területek feltáratlan gombavilágára.
- Két nagyobb morfológiai (telamonioid, phlegmacioid) csoportból néhány kiemelt leszármazási vonal részletesebb taxonómiai és filogenetikai vizsgálata. Ilyenek voltak a telamonioid pókhálósgombák közül a *Cinnabarini* szekció és a *C. puellaris* fajkomplex, a phlegmacioid pókhálósgombák közül a *Calochroi*, *Percomes* és *Rubicunduli* szekciók.
- Átfogó, morfológiai és molekuláris adatokon alapuló taxonómiai és filogenetikai revízió az *Anomali*, a *Bicolores*, a *Saturnini* és a *Riederi* szekciókban.
- A *Cortinarius* nemzetség globális nemzetségen belüli (infragenerikus) rendszerezésének revíziója.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. Terepi gyűjtés, fungáriumi dokumentáció

A vizsgált *Cortinarius*-példányok egy része magyarországi gyűjtés, többnyire a saját gyűjteményemben található, de számos példány származik Albert László (Budapest) és Nagy G. László (Szeged) magángyűjteményéből is. Európában az alábbi országokban gyűjtöttem pókhálógombákat különböző tanulmányutak vagy felvételezési munkák keretein belül: Ausztria (2002, 2003, 2004, 2006, 2010, 2011), Belgium (2011), Csehország (2007), Dánia (2007), Finnország (2005, 2012, 2015), Franciaország (2008), Németország (2004, 2006, 2010, 2012, 2014), Norvégia (2005, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018), Olaszország (2004, 2015, 2018), Spanyolország (2005), Svájc (2005, 2008), Svédország (2007, 2016), Szlovákia (2003). Európán kívülről az alábbi országokból vizsgáltam *Cortinarius*-példányokat: Ausztrália (Tasmania is), Chile, India, Izrael, Kanada, Madagaszkár, Oroszország (Kaukázus, Altaj, Szibéria), Pakisztán, Tanzánia, Zimbabwe, Új-Kaledónia, Új-Zéland, USA. Ezeket és más európai mintákat múzeumoktól (H, HAI, L, LE, M, O, PC, PRM, S, WU) vagy magángyűjteményekből (Albert László, Alyona Biketova, Tor Erik Brandrud, Tatyana Bulyonkova, Nagy G. László, Abdul Razaq, Kamal Semwal, Karl Soop, Tatyana Svetasheva) kölcsönöztem. A példányok az ELTE Növényismereti Tanszékén kerültek elhelyezésre, illetve az adott fajokhoz tartozó különböző publikációkban feltüntetett gyűjteményekben található meg. A doktori munkámban a fényképpel bemutatott fotóknál minden esetben feltüntettem az adott fungáriumi számot. A gyűjtemények rövidítéseit az 1. táblázat tartalmazza.

1. táblázat. Jelen munkában illusztrált *Cortinarius* fajok gyűjteményi számaihoz kapcsolódó fungáriumi rövidítések.

Fungáriumi rövidítések	Gyűjtemény	Fungáriumi rövidítések	Gyűjtemény
AB	André Bidaud, Franciaország	H	University of Helsinki, Finnország
AL	Albert László	KCS	Kamal C. Semwal, Eritrea
BB	Bart Buyck, Párizs	NL	Nagy G. László, Szeged
BP	MTM, Növénytár, Budapest	PDD	Manaaki Whenua Landcare Research, Új-Zéland
DB	Dima Bálint	TEB	Tor Erik Brandrud, Norvégia
FH	Harvard University, USA	ZB	Bratek Zoltán

4.2. Morfológiai vizsgálatok

Az általam begyűjtött termőtestekről a dokumentáció az alábbi módon készült: 1) a megtalált termőtestek in situ fotózása, 2) makromorfológiai jellemzés készítése (bizonyos csoportok estében kémiai reagensek használata) 3) szükség esetén a termőtestek újbóli fényképezése mesterséges

környezetben, az összes fontos makroszkópos bélyeg megörökítésével; 4) a termőtestek gyors (24 órán belül végzett) megszáritása, és száraz helyen történő tárolása; 5) mikromorfológiai jellemzés (többnyire a spórák vizsgálata).

4.2.1 Makromorfológiai vizsgálatok

A makromorfológiai bélyegek megfigyelésekor törekedtünk arra, hogy a fiatal és kifejtett termőtestekből egyaránt készüljenek jellemzések. A túl öreg termőtesteket, melyeken általában már egyáltalán nem látszanak a faji bélyegek, nem vettük figyelembe. A pókhálógombáknál az alábbi makromorfológiai bélyegeket kell jellemezni:

Kalap mérete: a néhány milliméterestől a 40 cm-es kalapátmérőig is előfordulhat a nemzetiségben, de általában a fajok nagy része a 3–4 cm és 8–12 cm közötti kalapátmérővel rendelkezik. Mindig kifejtett termőtesteken történik a mérés. Többnyire faj feletti taxonómiai egységek megkülönböztetésénél van jelentőségük.

Kalap alakja: leggyakrabban félgömb alakún keresztül kiterülő, de vannak csoportok, ahol csúcsos-kúpos kalapalak a jellemző a fiatal termőtesteknél (pl. néhány szekció a *Telamonia* alnemzetségen belül). Fontos még a kalap szélének tulajdonságai, ép, hullámos, szabálytalan, valamint, hogy van-e burokmaradvány rajta.

Kalap felülete: lehet nyálkás-ragadós-tapadós (ez általában nedves időben figyelhető meg jobban), illetve száraz. Ezen kívül megkülönböztetünk sima, pikkelyes, szálas, felrepedező felületeket. Némely csoportoknál az általános burok maradványai is láthatók. Nagyobb infragenerikus csoportoknál fontos a higrofán, illetve a nem-higrofán tulajdonságú kalap.

Kalap színe: a termőtest érése során nagymértékben változik, így releváns bélyegként csak a fiatal és kifejtett (tehát nem túl idős) termőtestek esetében van fontos szerepe. A színek meghatározásakor (lemezek, tönk és hús esetében is) több esetben alkalmaztunk egységes színkódokat (pl. Munsell 1975, Kornerup és Wanscher 1978, Cailleux 1981).

Lemezek színe: igen változatosak lehetnek csak a fiatal, még éretlen termőtesteknél van diagnosztikai értéke (4. ábra), mivel a spóra érésével a lemezek rozsdabarnára színeződnek.

Lemezél: néhány csoportnál jellemző a lemezél hullámossága, fűrészsége, esetleg a himénium steril sejtjeitől világosabban kihúzottak is lehetnek.

Lemezállás és -kapcsolódás: általában nem különösebben fontos bélyeg, a pókhálógombák nagy részének közepesen sűrű a lemezállása, és a lemezek foggal a tönkhöz illeszkedők, néha kissé lefutók vagy tönkhöz nőttek is lehetnek.



4. ábra. Különböző lemezszínek fiatal pókhálógomba-termőtesteken. a) sárga [*C. olearioides* (DB1270)], b) zöldes [*C. rufoolivaceus* (DB1359)], c) fehéres [*C. subrugulosus* (DB2210)], d) téglavörös [*C. orellanus* (DB2064)], e) lila [*C. violaceus* (DB6482)], f) barnás [*C. diffractosuavis* (DB5982)], g) vörös [*C. ominosus* (DB6488)], h) szürkés-kékes [*C. catharinae* (DB4883)]. Zárójelben a gyűjteményi számok kerültek feltüntetésre. Fotók: Dima Bálint.

Tönk mérete: minden esetben a kifejlett termőtesten történik a mérése (hosszúság, illetve szélesség (két ponton mérve, a tönk közepénél és a tönk bázisában)).

Tönk felülete: lehet ragadós-tapadós-nyálkás vagy száraz, nagyobb, főleg alnemzetségi szinten perdöntő bélyeg a határozás megkezdésekor. A burokmарadányok megléte, színe és jellege (a dús és a kevés is fontos bélyeg lehet).

Tönk színe: a kalap és lemezek színéhez hasonlóan itt is a fiatal és kifejlett példányokon szabad csak lejegyezni, mert az idős példányok esetében az eredeti szín elveszik.

Tönkbázis alakja: kiemelt fontosságú karakter egyes csoportok elkülönítésében, lehet hengeres, bunkós, gumós, peremesen gumós, orsó alakúan elvékonyodó, gyökerező (5. ábra).

Hús színe és állaga: a termőtestek hosszmetzeténél figyelhető meg, a kalapban és tönkben is fel kell jegyezni, illetve fontos, hogy a vágás felületén történik-e elszíneződés, valamint higrofán (márványozott) vagy egységes struktúrájú-e.

Íz és szag: bizonyos fajoknál, szekciónál jellemző karakter. Az íz általában semleges, de lehet, savanykás, keserű, lisztízű stb. A szag nagyon változatos, főleg a termőtestek sérülései helyén lehet érezni. A kellemes virágillattól a kellemetlen dohos földszagig vagy jodoform és a fáradt olaj szagáig számos jellemző szaga lehet a pókhálógombáknak, de ez akár egy fajon belül, termőtestenként is változhat.

Kémiai reagensekre való reakciók: egyes csoportoknál (pl. *Calochroi*, *Phelgmacioides* szekciók) 10–40%-os KOH-ra (vagy NaOH-ra) adott színreakció jellemző bélyeg, melynek adott esetben fontos diagnosztikai szerepe van, akár fajszinten is (6. ábra). Régebben számos egyéb reagenst is használtak (pl. difenilamin, ezüst-nitrát, formalin, guajakol, lugol), de az ezekre adott reakciók nem bizonyultak megbízható elkülönítő bélyegeknek.



5. ábra. A tönkbázis különböző formái a *Cortinarius* nemzetségnél. a) elvékonyodó/gyökerező [*C. colubripes* (DB1642)], b) hengeres [*C. trivialis* (DB2810)], c) megvastagodó [*C. nefastus* (DB2165)], d) bunkós [*C. praestans* (DB1266)], e) gumós [*C. caroviolaceus* (DB1358)], f) peremes gumós [*C. humolens* (DB2108)]. Zárójelben a gyűjteményi számok kerültek feltüntetésre. Fotók: Dima Bálint.



6. ábra. A *Cortinarius albertii* (DB2110) friss termőtestének 30% KOH-ra adott reakciója a kalapbőrön és a tönkbázis gumójának alsó felületén. a–b) DB2210, c) DB4895. Fotók: Dima Bálint.

4.2.2 Mikromorfológiai vizsgálatok

A doktori munkában részletesen jellemzett taxonok esetében a mikroanatómiai vizsgálatokat részben saját magam, részben pedig az együttműködésekben részt vevő kutatók végezték el. Ez utóbbi esetben a különböző, ehhez szükséges felszerelést nem részletezem, ezek megtalálhatók az adott publikációkban. Az általam végzett vizsgálatokhoz Zeiss Laboval 2/I/C típusú fénymikroszkópot használtam. A spórák és egyéb struktúrák méréseit 40× Gamma objektív, valamint 100× Zeiss apokromatikus olajimmerziós objektív segítségével végeztem, így 640-szeres, valamint 1600-szoros nagyítás volt elérhető. A mikroszkóphoz DCM-130E digitális kamerát csatlakoztattam és a számítógép monitorján a ScopePhoto 2.0 szoftver segítségével történtek a mérések valamint a mikroszkópos struktúrák fényképezése. A pókhálógombáknál a legfontosabb mikroanatómiai bélyegek a spórák tulajdonságai. A spóravizsgálatoknál friss vagy szárított példányokból főleg a tönk csúcсарól vagy a tönkön lévő részleges burokmaradványba behulló érett spórákat tartalmazó részből vettük a mintát, melyet 2–3%-os KOH vagy Melzer-reagensben áztattunk.

Spórák mérete: egy termőtestből minimum 20 érett bazidiospóra hosszúságát és szélességét mértük le, ezek után a középérték és a Q-érték (spórahossz és spóraszélesség hányadosa, mely a spóra alakjára utaló mérőszám) is kiszámításra került. A pókhálógombák spórái általában 5–15 × 3–8 μm közötti méretűek (Liimatainen 2013), így a fajok között nagy átfedés tapasztalható. Azonban a spóraelakkal és -ornamentációval valamint egyéb makromorfológiai tulajdonságokkal kombinálva fajszinten is fontos diagnosztikai bélyeg lehet.

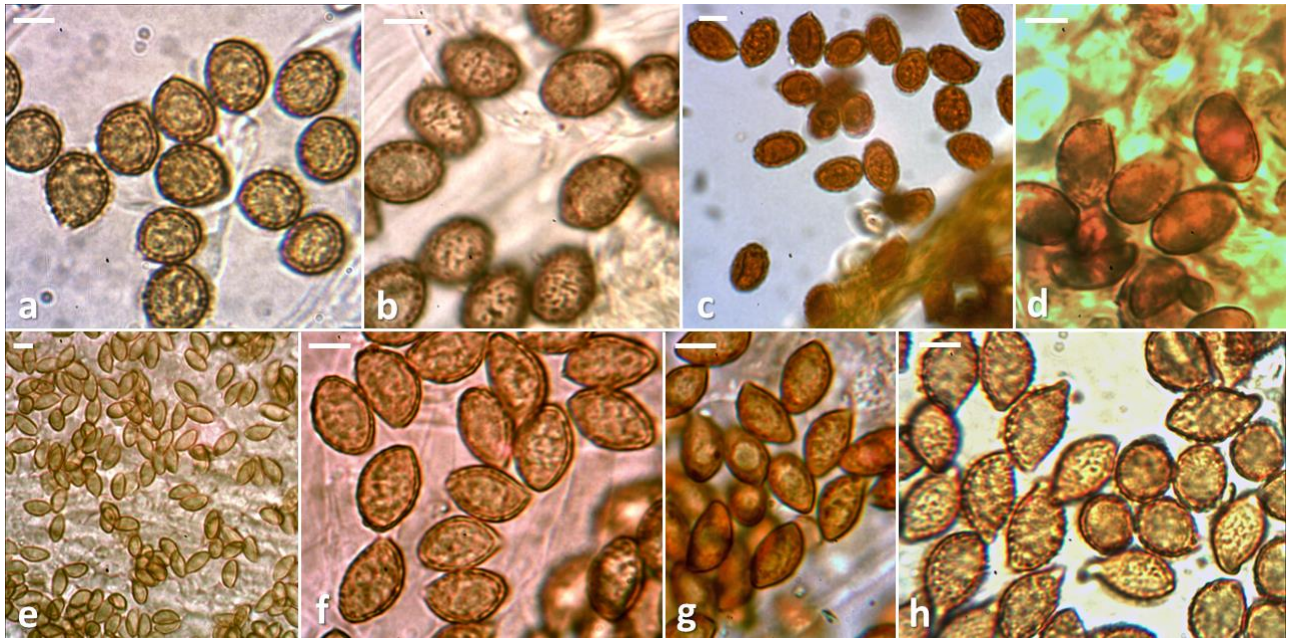
Spórák alakja: általában ellipszoid, mandula- vagy citromalakú spórák a legjellemzőbbek, de a csaknem gömbölyűtől az orsó alakúig számos spóraelak előfordul a nemzetségben (7. ábra).

Spórák ornamentációja: szinte mindegyik pókhálógombának érdes, rücskös bibircses a spórafelülete. Némely csoportnál fontos elkülönítő bélyeg az ornamentáció erőssége (pl. *Calochroi*, *Uracei* szekciók). Bizonyos csoportoknál (pl. *Turmales* szekció) a spórák csaknem simák.

Spórák kémiai reakciói: általában KOH vagy Melzer-reagensben történnek a spórávizsgálatok. Melzer-reagensben bizonyos fajok, fajcsoportok dextrinoid reakciót adnak (7. ábra).

Cisztídiumok: nagyon kevés pókhálógombának vannak a lemezélén vagy a lemezek lapján található keilo-, illetve pleurocisztídiumai (pl. *Cortinarius*, *Crassi* és *Rubicunduli* szekciók). A lemezek élén azonban többnyire találhatóak bunkó alakú steril sejtek (Brandrud és mtsai 1990).

Kalapbőrszerkezet: faj feletti taxonok elkülöníthetőségét segítheti ez a bélyeg, de fajszinten nincs taxonómiai jelentősége. Általában egy- vagy kétrétegű kutikulatípus a jellemző. Az egyrétegű esetben egy hifafonálréteg alkotja a vastag epikutiszt, míg a kétrétegűnél a vékony hifális epikutisz alatt egy vastagabb szubkutisz található, mely főleg kerekded sejtekből áll (Brandrud és mtsai 1990).



7. ábra. Jellemző spóratípusok a *Cortinariaceae* nemzetségnél. a) gömbölyded [*C. lividomalvaceus* (AL 10/303)], b) széles ellipszoid [*C. caesiocortinatus* s.l. (DB4776)], c) ellipszoid, durván szemölcsös, dextrinoid [*C. pulchrifolius* var. *odorifer* (NL-5166)], d) ellipszoid, gyengén ornamentált [*C. casimiri* s.l. (ZB-cort1)], e) keskeny mandulaalakú, sima [*C. turmalis* (BP37162)], f) széles mandulaalakú [*C. argutus* s.l. (BP92552)], g) mandulaalakú, hálózatosan érdes [*C. prodigiosus* (AL 14/212)], h) citromalakú, tüskésen érdes [*C. anserinus* (BP33300)]. Zárójelben a gyűjteményi számok kerültek feltüntetésre. Mércse 5 μ m. Fotók: Dima Bálint.

4.3. Molekuláris vizsgálatok

4.3.1. DNS-kivonás, PCR és szekvenálás

A teljes genomi DNS-kivonást szárított herbáriumi termőtestekből végeztük, ahol többnyire a gombák lemezeiből történt a mintavételezés (kb. 10–50 mg). A DNS-izoláláshoz a NucleoSpin Plant II Mini Kitet (Macherey-Nagel, Düren, Németország), valamint az E.Z.N.A. SP Fungal DNA Mini Kitet (Omega Bio-Tek, Norcross, GA, USA) alkalmaztuk, a gyártók protokolljait követve. Ezt követően polimeráz-lánreakció (PCR) során felszaporítottuk a vizsgálni kívánt génszakaszokat, Biometra T-Gradient 96 és Ianlong Genesy 96T típusú PCR-készülékek használatával. Minden esetben először a sejtmagi riboszomális DNS ITS-régióját szaporítottuk fel, de ezen kívül további lokuszokat is vizsgáltunk, mint a sejtmagi riboszomális DNS nagy alegységét (LSU), és két fehérjekódoló szakaszt, az RNS II polimeráz legnagyobb alegységét (*rpb1*), valamint az RNS II polimeráz második legnagyobb alegységét (*rpb2*).

Az ITS PCR protokollja:

A teljes ITS-régió (ITS1–5,8S–ITS2) felszaporításához leggyakrabban az ITS1F (5' CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA) és ITS4 (5' TCCTCCGCTTATTGATATGC) primerpárt (White és mtsai 1990) alkalmaztuk, de gyakran használtuk reverz primerként a kizárólag bazídiumos gombákra tervezett ITS4B (5' CAGGAGACTTGTACACGGTCCAG) primert (Gardes és Bruns 1993). Problémás, idősebb vagy rossz állapotban lévő minták esetében az ITS-régió részleges felszaporítását végeztük el. Ehhez az ITS1F és ITS2 (5' GCTGCGTTCTTCATCGATGC), az ITS3 (5' GCATCGATGAAGAACGCAGC) és ITS4, az ITS3 és ITS4B (White és mtsai 1990), illetve a *Cortinarius*-specifikus cort4 (5' CGTGATGAGTTGCTGCTGGTTCT) és cort5 (5' GGGCCAGCAAACCCCCACAT) (Teasdale és mtsai 2013) primerpárokat alkalmaztuk.

A DNS-kivonást követő első PCR-nél a reakcióelegy 25 µl volt, mely tartalmazott 2,5 µl 10× DreamTaq puffert (Thermo Scientific), 2,5 µl 2mM-os dNTP-t (Thermo Scientific), mindkét primerből (0,5 µM-os) 1,25 µl-t, 3 µl DNS-templátot, 14,2 µl milli-Q vizet, valamint 0,3 µl DreamTaq DNS-polimerázt (Thermo Scientific). Ha ezzel a protokollal a felszaporítás sikertelen volt, a további PCR-ekhez 10 µl-es reakcióelegyet alkalmaztunk, mely tartalmazott 2 µl 5× HF puffert, 1 µl 2mM-os dNTP-t, mindkét primerből (0,5 µM-os) 0,5 µl-t, 2,8 µl DNS-templátot, 3 µl milli-Q vizet, valamint 0,2 µl Phusion DNS-polimerázt (Thermo Scientific).

A DreamTaq DNS-polimerázt tartalmazó reakcióelegyhez az alábbi PCR-programot használtuk az amplifikációhoz: 5 perc kezdeti denaturáció 94 °C-on, ezután 35 cikluson keresztül 30 másodperc denaturáció 94 °C-on, 30 másodperc annealing (kapcsolódás) 52 °C-on, 40 másodperc extenzió (láncosszabbítás) 72 °C-on. A ciklusok után 10 perc végső extenzió következett 72 °C-on.

A problémás minták esetében használt Phusion DNS-polimerázt tartalmazó reakcióelegyhez az alábbi PCR-programot használtuk az amplifikációhoz: 30 másodperc kezdeti denaturáció 98 °C-on, ezután 40 cikluson keresztül 10 másodperc denaturáció (olvasztás) 98 °C-on, 30 másodperc annealing (kapcsolódás) 55 °C-on, 30 másodperc extenzió (láncosszabbítás) 72 °C-on. A ciklusok után 10 perc végső extenzió következett 72 °C-on.

Az LSU PCR protokollja:

A főleg fajok szintje feletti vizsgálatokhoz szükséges riboszomális DNS nagy alegységét (28S RNS, LSU) is sok esetben felszaporítottuk az LR0R (5' ACCCGCTGAACTTAAGC) (Vilgalys: <http://www.biology.duke.edu/fungi/mycolab/primers.htm>) és LR5 (5' ATCCTGAGGGAACTTC) (Vilgalys és Hester 1990), valamint az LR0R és LR7 (5' TACTACCACCAAGATCT) (Vilgalys és

Hester 1990) primerpárok segítségével. A LSU PCR reakcióelegye és PCR-programja megegyezett az ITS PCR-ével, azzal a különbséggel, hogy itt csak a DreamTaq DNS-polimerázt és az ehhez kapcsolódó protokollokat alkalmaztuk.

Az rpb1 PCR protokollja:

A RNS polimeráz II gén legnagyobb alegységét a szekciósintű revíziónál (Soop és mtsai 2019) alkalmaztuk. A konzervatív A és C domén közötti szakaszt szaporítottuk fel az RPB1-Af (5' GARTGYCCDGGDCAITTYGG) (Stiller és mtsai 1997) és az RPB1-Cr (5' CCNGCDATNTCRT TRTCCATRTA) (Matheny és mtsai 2002) primerpár segítségével. A PCR-nél ebben az esetben is 25 µl-es volt a reakcióelegy, mely tartalmazott 2,5 µl 10× DreamTaq puffert, 2,5 µl 2mM-os dNTP-t, mindkét primerből (0,5 µM-os) 1,25 µl-t, 3 µl DNS-templátot, 14,2 µl milli-Q vizet, valamint 0,3 µl DreamTaq DNS-polimerázt.

Az *rpb1* lókuszt felszaporításához „touchdown” PCR módszert alkalmaztunk, az alábbiak szerint: 5 perc kezdeti denaturáció 94 °C-on, majd 5 cikluson keresztül 30 másodperc denaturáció 94 °C-on, 30 másodperc annealing 58 °C-on, úgy, hogy ciklusonként 1 °C-kal csökkentettük az annealing hőmérsékletét, 90 másodperc extenzió 72 °C-on, ezután 35 cikluson keresztül 30 másodperc denaturáció 94 °C-on, 30 másodperc annealing 52 °C-on, 90 másodperc extenzió 72 °C-on. A ciklusok után 10 perc végső extenzió következett 72 °C-on.

Az rpb2 PCR protokollja:

A fehérjekódoló RNS polimeráz II második legnagyobb alegységét is a szekciósintű revíziós munkánál (Soop és mtsai 2019) alkalmaztuk. A konzervatív 6-os és 7-es domén közötti szakaszt szaporítottuk fel a bazídiomosgomba-specifikus bRPB2-6F (5' TGGGGYATGGTNTGYCCYGC) és bRPB2-7R (5' GAYTGRTRTGRTCRGGGAAVGG) primerpár (Matheny 2005) segítségével.

Az *rpb2* lókuszt felszaporításához az alábbi PCR-programot használtuk: 5 perc kezdeti denaturáció 95 °C-on, ezután 35 cikluson keresztül 30 másodperc denaturáció 95 °C-on, 40 másodperc annealing 58 °C-on, 60 másodperc extenzió 72 °C-on. A ciklusok után 8 perc végső extenzió következett 72 °C-on.

Direkt PCR

Amennyiben csak az ITS-régióra (esetenként az LSU-régióra is kipróbáltuk) voltunk kíváncsiak és a minták életkora nem haladta meg a 15 évet, egy direkt PCR eljárást alkalmaztuk a Phire® Plant Direct PCR Kit (Thermo Scientific, USA) segítségével. Ez a módszer a hagyományos DNS-kivonás

lépéseit kihagyva egy gyors és megbízható, nagy hatékonyságú módszernek bizonyult, de csak fiatalabb és/vagy jó állapotú példányok esetében. Első lépésben sztereomikroszkóp (Olympus SZX9) alatt egy kb. 2 × 2 mm-es lemezdarabot vettünk le a szárított termőtestből, csipesz segítségével, melyet 20 µl, a gyártó által forgalmazott Dilution pufferbe helyeztünk és 30–90 percig szobahőmérsékleten inkubáltunk. Ez a lépés megfeleltethető volt a DNS-kivonás lépésének, tehát a 20 µl-es Dilution puffer (és a benne lévő gombadarab) szolgált DNS-templátnak a PCR során, melyekhez a fent említett ITS és LSU primereket használtuk.

A reakcióelegy 20 µl-es volt, mely tartalmazott 10 µl 2× Phire Plant PCR puffert (dNTP-vel és MgCl₂-vel együtt), mindkét primerből (0,5 µM-os) 1 µl-t, 1 µl DNS-templátot (a Dilution pufferből), és 6,6 µl milli-Q vizet, valamint 0,4 µl Phire Hot Start II DNS-polimerázt. Ennek a kitnek egy módosított változatát, a Phire® Plant Direct PCR Kit MasterMix (Thermo Scientific) Kitet is sikeresen alkalmaztuk. Ez csak abban különbözött az előzőtől, hogy a 2× Phire Plant puffer tartalmazta a Phire Hot Start II DNS-polimerázt valamint az elektroforézis gél futtatásához szükséges loading dye-t is.

Az alábbi PCR-programo(ka)t használtuk a direkt PCR módszer esetén: 5 perc kezdeti denaturáció 98 °C-on, ezután 40 cikluson keresztül 5 másodperc denaturáció 98 °C-on, 5 másodperc annealing 55 °C-on (ITS-régió amplifikálásakor) vagy 48 °C (LSU régió amplifikálásakor), 20 másodperc (ITS) vagy 30 másodperc (LSU) extenzió 72 °C-on. A ciklusok után 60 másodperc végső extenzió következett 72 °C-on.

Gélelektroforézis

A PCR-ek után a lókuszok sikeres felszaporítását 1–2%-os agarózból készített elektroforézis gélen ellenőriztük. A gélt etídium-bromiddal festettük és UV átvilágítással ellenőriztük.

Szekvenálás, a szekvenciák szerkesztése, ellenőrzése

A sikeres amplifikációt követően az ampikonokat az PCR-ekhez használt primerpárokkal szekvenáltattuk az LGC Genomics cégnél (Berlin, Németország). A kapott elektroforegramokat a Staden programcsomag Pregap4 és Gap4 programjaival (Staden és mtsai 2000), valamint a legtöbb esetben a CodonCode Aligner 7.0.1 programmal (CodonCode Corporation, Centerville, MA, USA) ellenőriztük és „tisztítottuk”. A szekvenciákat összevetettük nyilvános nem kurrált (GenBank; <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) és kurrált (UNITE; <http://unite.ut.ee/>, BOLD; <http://www.boldsystems.org/>) adatbázisokkal a BLASTn algoritmus (Altschul és mtsai 1990) alkalmazásával, valamint saját adatbázisokat is létrehoztunk a vizsgálatba bevont, de még publikálatlan szekvenciáinkból a BioEdit (Hall 1999) program Local BLAST opcióján belül.

4.3.2. Filogenetikai analízisek

A szekvenciákból, génszakaszonként többszörös illesztéseket készítettünk a MAFFT 7 szekvencia-illesztő program online verziójával (<http://mafft.cbrc.jp/alignment/server>). Az ITS és *rpb1* régiókat az E-INS-I módszerrel (Katoh és Standley 2013), az LSU régiót a G-INS-i módszerrel (Katoh és mtsai 2005), míg az *rpb2* régiót az FFT-NS-I módszerrel (Katoh és mtsai 2002) illesztettük, minden esetben a program alapbeállításait használva. Az LSU régiót több alkalommal is a PRANK program grafikus implementációjával (PRANKSTER) (Löytynoja és Goldman 2005, 2008) illesztettük.

Az illesztéseket a SeaView 4 programmal (Gouy és mtsai 2010) ellenőriztük és szerkesztettük. Az nrDNS ITS-régió esetében a filogenetikailag informatív indelpozíciókat binárisan kódoltuk a FastGap 1.2 (Borchsenius 2009) program segítségével, Simmons és mtsai (2001) 'simple indel coding' algoritmusát követve. Az így kapott mátrixot hozzáadtuk a nukleotidillesztéseinkhez, ezáltal növelve a filogenetikai elemzések robusztusságát (Nagy és mtsai 2012). Egy esetben az nrDNS LSU-régió illesztéseiben lévő indelpozíciókat is kódoltuk (Soop és mtsai 2019).

Több lókuszos elemzéseknél a vizsgált négy génszakasz (ITS, LSU, *rpb1*, *rpb2*) illesztéseit, illetve a riboszomális gén(ek) indelkódolásából kapott bináris mátrixot a SeaView 4 programban egyesítettük (konkatenáltuk). A filogenetikai rekonstrukciókat Maximum Likelihood- (ML) és Bayes-alapú (BI) számítások alkalmazásával végeztük a PhyML 3.1 (Guindon és Gascuel 2003) és RAxML 8 (Stamatakis 2014), valamint a MrBayes 3.1.2 (Ronquist és Huelsenbeck 2003) programokkal. A RAxML-elemzések során a raxmlGUI 1.5 grafikus programcsomagot (Silvestro és Michalak 2012) használtuk.

PhyML

Általában előzetes elemzéseket végeztük a PhyML 3.1 programmal (Guindon és Gascuel 2003), melynek előnye, hogy gyorsan, megbízható és robusztus törzsfákat eredményez. Mivel ebben a programban partíciónálást nem lehet végezni, ezért általában csak az ITS vagy néha az ITS+LSU régiók filogenetikai elemzésére használtuk. Az nukleotid-adatsorokra a GTR + I + G szubsztitúciós modellt alkalmaztuk, és az ágak támogatottságát a nem-parametrikus Shimodaira-Hasegawa „approximate likelihood-ratio test” (SH-aLRT) teszttel ellenőriztük (Anisimova és mtsai 2011). Néhány esetben a végleges, később publikált filogenetikai elemzések is részben (Liimatainen és mtsai 2017, Soop és mtsai 2019) vagy teljes egészében (Eyssartier és mtsai 2017, Brandrud és mtsai 2018a) ezzel a programmal készültek.

RAxML

A legtöbb munkában (Brandrud és mtsai 2015, 2017, 2018a, 2018c, 2019, Dima és mtsai 2016, Clericuzio és mtsai 2017, Saba és mtsai 2017, Soop és mtsai 2018, 2019) a RAxML 8 (Stamatakis 2014) grafikus implementációját, a raxmlGUI 1.5-ös verziót (Silvestro és Michalak 2012) használtuk részben vagy kizárólagosan, mivel nagyobb adatsorokra is relatív gyorsan és megbízhatóan alkalmazható. Többgénes, illetve egygének + bináris adatok elemzése során az egyes lókuszokat partícionáltuk. A nukleotid partíciókhoz a GTRGAMMA szubsztitúciós modellt, míg a bináris adatsorokra a program erre vonatkozó alapbeállítását választottuk. Az ágak támogatottságának vizsgálatához általában 1000 ismétléses „rapid bootstrap” elemzést végeztünk.

MrBayes

A RAxML elemzések mellett négy munkában (Clericuzio és mtsai 2017, Liimatainen és mtsai 2017, Brandrud és mtsai 2018c, 2019) is alkalmaztunk Bayes-alapú filogenetikai elemzéseket a MrBayes 3.1.2 programmal (Ronquist és Huelsenbeck 2003). Az egyes génszakaszokat szintén partícionáltuk. A nukleotid partíciókhoz a GTR + G szubsztitúciós modellt, míg az indelkarakterekhez a Mk2 Lewis modellt választottuk. Négy Markov-láncot futtattunk, általában 5–10 000 000 generáción keresztül, Minden századik vagy ezredik lépésnél mintáztuk a fákat, melyek közül az első 25–30%-ot nem vettük figyelembe (burn-in).

A kapott törzsfákat a MEGA6 (Tamura és mtsai 2013), a MEGA7 (Kumar és mtsai 2016) valamint ezek után az Adobe Illustrator CS4 programokkal szerkesztettük.

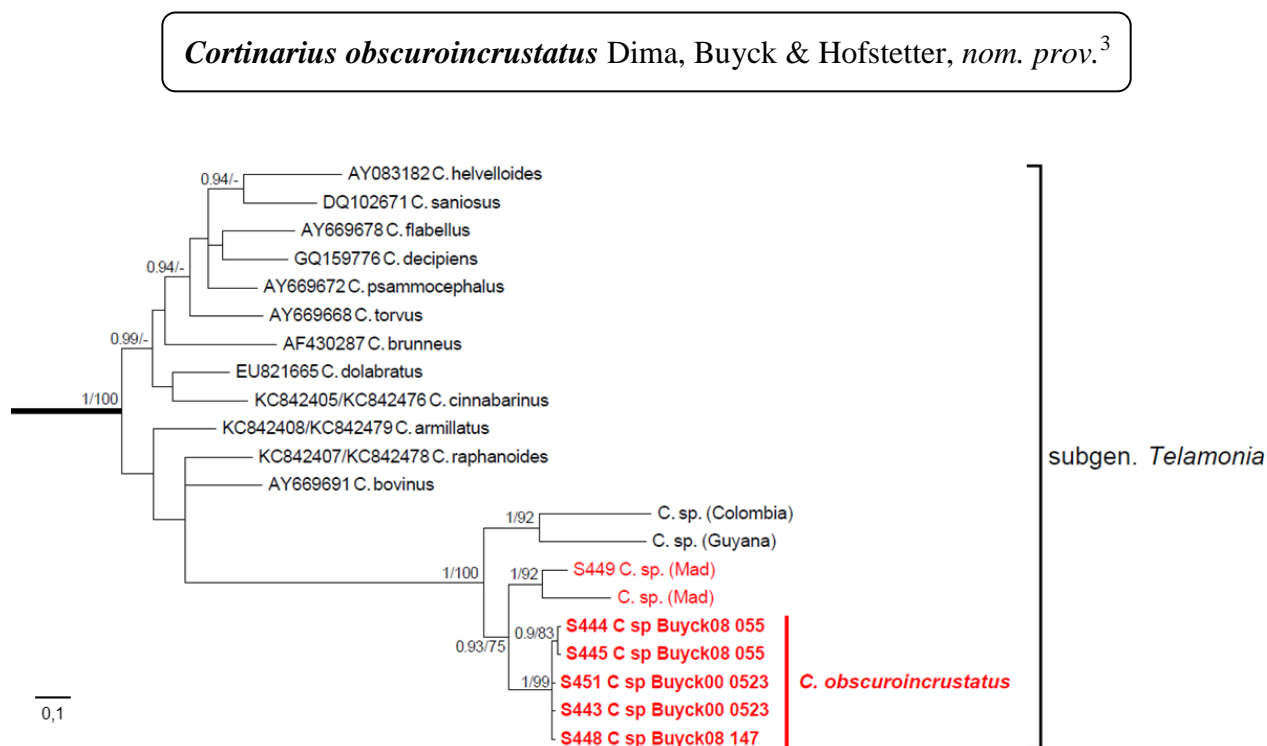
4.4. Fajszámbecslés

Az észak-amerikai *Anomali* szekcióba tartozó fajok esetében fajszámbecsléseket is végeztünk, melyhez az EstimateS (Colwell 2013) programcsomagot használtuk. A nyersadatainkat Microsoft Excel táblázatba rendeztük.

5. EREDMÉNYEK²

5.1. Telamonioid pókhálósgombák Madagaskárról

Madagaskárról származó telamonioid habitusú gombákat vizsgáltunk morfológiai és molekuláris módszerekkel egyaránt. A példányokat Bart Buyck, a Párizs Természettudományi Múzeum kurátora gyűjtötte expedícióin. Két lókuszos (nrDNS ITS és LSU) filogenetikai elemzéseink alapján három madagaskári leszármazási vonal két másik, Dél-Amerikából származó szekvenciáival együtt a *Telamonia* s. str. alnemzetségbe került, ahol egy külön szekciósintű kládot alkottak (8. ábra). Az egyik fajsintű kládból több gyűjtés is rendelkezésre állt, mely alapot adott a morfológiai vizsgálatokhoz. A molekuláris és morfológiai adatok alapján egy új faj leírása van folyamatban.



8. ábra. A *Telamonia* s. str. alnemzetséget, illetve a madagaskári telamonioid leszármazási vonalakat (pirossal), illetve a *Cortinarius obscuroidcrustatus* nom. prov. faj pozícióját bemutató nrDNS ITS+LSU-szekvenciák alapján készült Bayes-alapú filogenetikai fa (részlet). Az elágazásoknál először a Bayes-alapú elemzésből számított poszterior valószínűség, utána a maximum likelihood bootstrap érték látható. Mércse: 0,1 várható változás/pozíció/ág.

²A taxonómiai újdonságok bemutatásakor az eredeti formájú név leírása, a Függelékben pedig az eredeti diagnózis került a dolgozatba, abban a formában és nyelven, ahogy az közlésre került. Az eredeti publikáció a lábjegyzetekben került feltüntetésre. A különböző folyóiratok eltérő formázási stílusát egységesítettem és az eredeti leíráshoz tartozó ábrahivatkozásokat töröltem.

³Dima B., Buyck B., Hofstetter V., Niskanen T., Papp V., Kovács G.M. – New *Cortinarius* species with subglobose spores from native forests of Madagascar (in prep.).

Ez lenne az első bizonyíték a *Telamonia* s. str. alnemzetségbe tartozó faj felfedezésére a déli féltekén. A faj makromorfológiailag nagyon hasonlít egyes északi féltekén található pókhálógombákhoz az *Incrustati* szekcióban, azonban spóraalakja eltérően ezekétől gömbölyded alakú (9. ábra), valamint potenciális mikorrhizás növénypartnerei a Madagaszkáron endemikus *Uapaca densifolia*, illetve *Sarcolaena* és *Leptolaena* fajok.



9. ábra. *Cortinarius obscuroincrustatus* nom. prov. Termőtestek: a) BB 08.155, b–c) BB 08.147, e) BB 08.055 (holotípus), spórák: d) BB 08.055 (holotípus), mércse: 10 μ m. Fotók: a–c. és e. Bart Buyck, d. Papp Viktor.

5.2. Telamonioid pókhálógombák Új Zélandról

Új-Zélandról két tudományra új telamonioid habitusú fajt írtunk le (Soop és mtsai 2018).

Cortinarius minilacus Soop, J.A. Cooper & Dima, N.Z. Jl Bot. 56(2): 178 (2018)

Mycobank: MB822888.⁴

Cortinarius peraurilis Soop & Dima, N.Z. Jl Bot. 56(2): 164 (2018)

Mycobank: MB822875.⁵

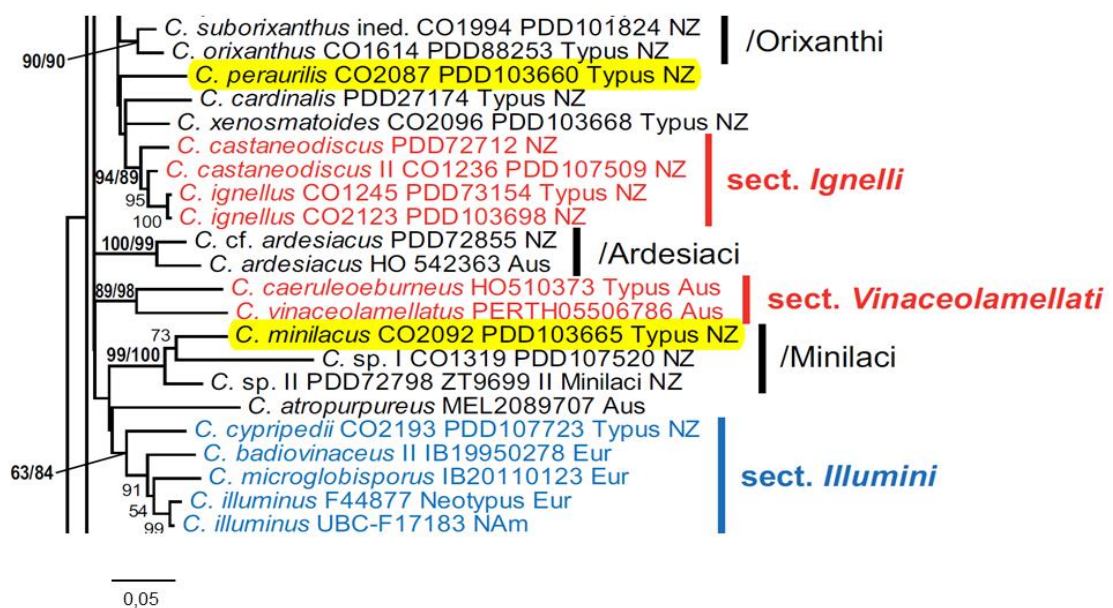
Ezek bár morfológiailag nagyon hasonlítanak az északi féltekén elterjedt *Telamonia* s. str. alnemzetség tagjaira, filogenetikai elemzéseinkben izolált és távoli pozíciókban helyezkednek el a valódi *Telamonia*-któl (10. ábra).

⁴Soop K., Wallace M., Dima B. (2018): New *Cortinarius* (Agaricales) species described from New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 56(2): 163–182.

⁵Soop K., Wallace M., Dima B. (2018): New *Cortinarius* (Agaricales) species described from New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 56(2): 163–182.

A *C. minilacus* egy kistermetű, barnás színű faj, mely *Leptospermum* és *Kunzea* fajok alkotta erdőkben fordul elő (11. ábra). Két másik, hasonló morfológiájú, de még leíratlan új-zélandi fajjal együtt egy erősen támogatott kládot (/Minilaci) alkotott az eddigi filogenetikai elemzésekben (Soop és mtsai 2018, 2019) (10. ábra). További két, új-caledóniai szekvencia is ebbe a kládba tartozik, mindkettő valószínű leíratlan faj.

A *C. peraurilis* egy élénk narancsos színű, szintén kistermetű telamoniod faj (11. ábra), mely morfológiailag nemcsak a *Telamonia* alnemzetség, hanem a *Dermocybe* alnemzetség képviselőire is hasonlít. Filogenetikai vizsgálatok alapján azonban ez a faj is izolált pozíciót foglal el a törzsfákon, többnyire dermocyboid leszármazási vonalak közelében (Soop és mtsai 2018, 2019) (10. ábra).



10. ábra. A *Cortinarius minilacus* és a *C. peraurilis* fajok (sárgával jelölve) pozícióját bemutató nrDNS ITS + LSU szekvenciák, valamint indelkódolás bevonásával készült maximum likelihood alapú filogenetikai fa. Az elágazásoknál először a RAxML-, majd a PhyML-elemzések bootstrap értékei láthatók. Mércé: 0,05 várható változás/pozíció/ág. (Soop és mtsai 2019, 2. ábra, módosított részlet).



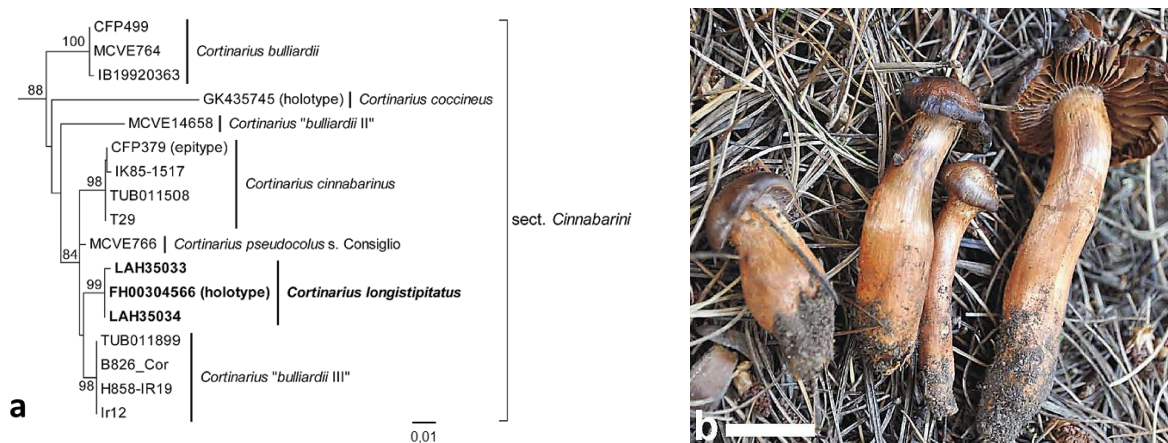
11. ábra. A) A *Cortinarius minilacus* termőestei (PDD 103665, holotípus). B) A *Cortinarius peraurilis* termőestei (PDD 107505, holotípus). Fotók: Karl Soop (Soop és mtsai 2018, 2. ábra, részlet).

5.3. Telamonioid pókhálógombák Ázsiából

Az európai *C. bulliardii* fajhoz morfológiailag nagyon hasonlító példányok kerültek elő Észak-Pakisztánból egy *Pinus wallichiana* és *Cedrus deodara* alkotta erdőből, 2500 tengerszint feletti magasságból. A molekuláris és morfológiai vizsgálataink igazolták, hogy az eddig leíratlan faj a *Telamonia* s. str. alnemzetség *Cinnabarini* szekciójába tartozik (12a ábra) (Saba és mtsai 2017). Filogenetikai vizsgálatunk azt is megállapította, hogy a *C. bulliardii* név, melyet egy gyakori és közismertebb európai előfordulású fajra alkalmaznak, legalább három filogenetikai fajt takar (12a ábra) (Saba és mtsai 2017).

***Cortinarius longistipitatus* Saba, S. Jabeen, Khalid & Dima, Phytotaxa 328 (3): 263 (2017)**

MycoBank: MB822616.⁶



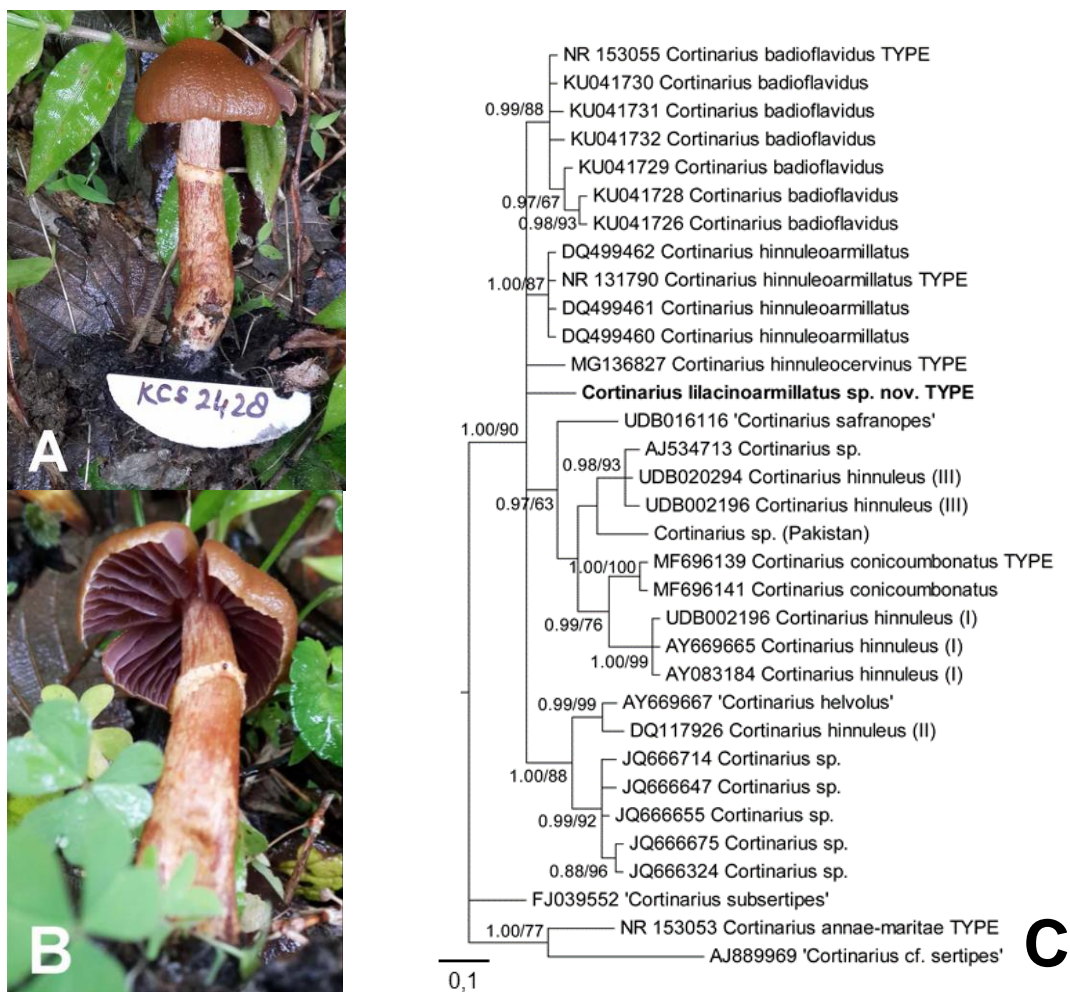
12. ábra. a) A *Cinnabarini* szekciót és ezen belül a *Cortinarius longistipitatus* pozícióját bemutató, nrDNS ITS + LSU szekvenciák bevonásával készült maximum likelihood filogenetikai fa. Az elágazásoknál a RAxML-elemzés bootstrap értékei láthatók. Mércse: 0,01 várható változás/pozíció/ág (Saba és mtsai 2017, 3. ábra, részlet). b) *Cortinarius longistipitatus* (FH00304566, holotípus). Mércse: 1 cm. Fotó: Abdul Nasir Khalid (Saba és mtsai 2017, 1. ábra, részlet).

Északkelet-Indiából, himalájai területről, *Quercus leucotrichophora* és *Corylus jacquemontii* alkotta lomberdőkből került elő egy morfológiailag (13. ábra) és filogenetikailag is a *Hinnulei* szekcióba tartozó telamonioid faj (13. ábra), melyet tudományra újként írunk le.

***Cortinarius lilacinoarmillatus* Semwal & Dima nom. prov. MycoBank MB830066.⁷**

⁶Saba M., Jabeen S., Khalid A. N., Dima B. (2017): *Cortinarius longistipitatus* sp. nov. (Agaricales), a new species in *Cortinarius*, subgenus *Telamonia* from Pakistan. *Phytotaxa* **328**(3): 257–266.

⁷Elfogadott cikk a *Sydowia*, *Fungal Systematics and Evolution* című taxonleíró sorozatának 2019-es részében (FUSE 5). Az effektív és valid publikáció 2019 decemberében jelenik meg.



13. ábra. A–B) A *Cortinarius lilacinoarmillatus* nom. prov. termőteste (KCS2428, holotípus). Fotó: Kamal C. Semwal. C) A *Cortinarius lilacinoarmillatus* nom. prov. a *Hinnulei* szekción belüli pozícióját bemutató nrDNS ITS-szekvenciák-ból, valamint indelkódolás hozzáadásával készült Bayes-alapú filogenetikai fa. Az elágazásoknál először a Bayes-alapú elemzésből számított poszterior valószínűség, utána a maximum likelihood (RAxML) bootstrap érték látható. Mércse: 0,1 várható változás/pozíció/ág.

5.4. Telamonioid pókhálógombák Európából

A doktori munkámhoz kapcsolódóan több *Telamonia* s. str. alnemzetségbe tartozó szekció, illetve fajcsoport taxonómiai revízióját végeztük el, nemzetközi együttműködés keretein belül.

Norvégia ritkább és érdekesebb *Telamonia* fajairól szóló összefoglaló publikációmban (Brandrud és mtsai 2015) egy tudományra új faj leírásában is részt vettem.

Cortinarius puellaris Brandrud, Bendiksen & Dima, *Agarica* 36: 19 (2015)

MycoBank: MB814275.⁸

⁸Brandrud T.E., Bendiksen E., Dima B. (2015): Some new and little known telamonioid *Cortinarius* species from Norway. *Agarica* 36: 11–42.

Ezt a kistermetű barnás színű fajt (14. ábra) mészkő alapkőzeten kialakult *Tilia cordata-Corylus avellana* törmeléklejtő erdőkből gyűjtöttük, ezeknek a norvégiai élőhelyeknek a hároméves gombamonitorozása során (Brandrud és mtsai 2016).

Ugyanezekről a területekről makromorfológiailag nagyon hasonló, de mikroszkópi bélyegeken eltérő példányokat is gyűjtöt-



14. ábra. A *Cortinarius puellaris* termőestei (TEB431-14, holotípus). Fotó: Dima Bálint (Brandrud és mtsai 2015, 4. ábra, részlet).

tünk. Ezeknek a mintáknak a molekuláris vizsgálata után (nrDNS ITS-régió filogenetikai elemzése) azt a következtetést lehetett levonni, hogy a *C. puellaris* morfológiai szempontból egy szemikriptikus komplex, mely legalább hat filogenetikai szempontból egyértelműen elkülöníthető fajból áll. Ebből a hat fajból a *Tilia-Corylus* törmeléklejtő erdőkből négynek a jelenlétét igazoltuk (Brandrud és mtsai 2017). A komplexből a *C. puellaris* mellett a leggyakoribbnak a *C. intempestivus* faj bizonyult. Az nrDNS ITS-régiót sikeresen amplifikáltuk és szekvenáltuk a komplexbe tartozó, korábban morfológiai alapon leírt fajok típusanyagai esetében is, így kiderült, hogy a *C. intempestivus* és a *C. cristatosporus* nevek egy filogenetikai fajhoz tartoznak. A nevezéktani szabályokat figyelembe véve, a prioritás elve alapján a *C. intempestivus* nevet kell alkalmazni erre az Európában elterjedt gombára. A másik két fajt a molekuláris és morfológiai eredményeink alapján tudományra újként írtuk le (Brandrud és mtsai 2017).

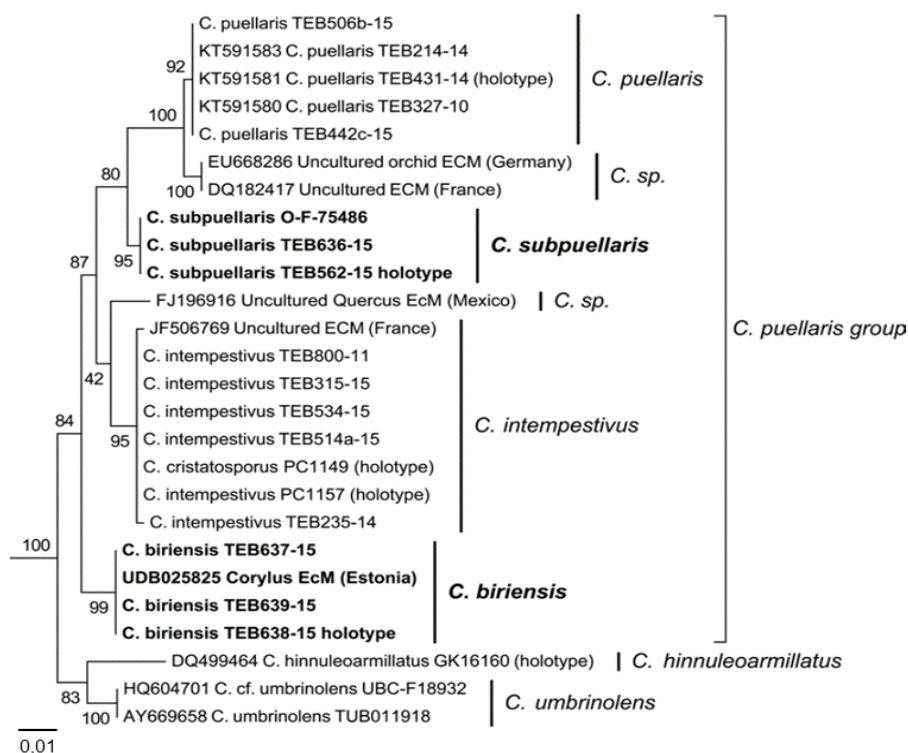
Cortinarius biriensis Brandrud & Dima, Sydowia 69: 42 (2016) MycoBank: MB818220.⁹

Cortinarius subpuellaris Brandrud & Dima, Sydowia 69: 43 (2016) MycoBank: MB818230.¹⁰

Így a *C. puellaris* komplexbe négy leírt és két leíratlan faj tartozik jelenleg, továbbá megállapítottuk, hogy a csoport közeli rokonságot mutat a más morfológiai bélyegekkal rendelkező *Hinnulei* szekció tagjaival (15. ábra).

⁹Brandrud T.E., Dima B., Liimatainen K., Niskanen T. (2017): Telamonioid *Cortinarius* species of the *C. puellaris* group from calcareous *Tilia* forests. *Sydowia* **69**: 37–45.

¹⁰Brandrud T.E., Dima B., Liimatainen K., Niskanen T. (2017): Telamonioid *Cortinarius* species of the *C. puellaris* group from calcareous *Tilia* forests. *Sydowia* **69**: 37–45.



15. ábra. A *Cortinarius puellaris*-t, a *C. subpuellaris*-t és a *C. biriensis* fajokat bemutató, nrDNS ITS-szekvenciák, valamint indélkódolás hozzáadásával készült maximum likelihood alapú filogenetikai fa. Az elágazásoknál a maximum likelihood (RAxML) bootstrap érték látható. Mércse: 0,01 várható változás/pozíció/ág.

A *Bicolores* és *Saturnini* szekciókban munkánk fő célja az volt, hogy megállapítsuk a két szekció filogenetikai határait, hogy mely fajok tartoznak filogenetikai értelemben ezekbe a taxonokba, valamint, hogy számos típusanyag molekuláris vizsgálatával (nrDNS ITS-régió) a fajok nevezéktanát stabilizáljuk. Négy faj esetében neotípust (*C. cagei*, *C. imbutus*, *C. lucorum*, *C. saturninus*), két faj esetében pedig epitípust (*C. dolabratus*, *C. refectus*) is kijelöltünk. Eredményeink azt mutatták, hogy a *Bicolores* és a *Saturnini* szekciók monofiletikus csoportok, de a korábbi morfológiai koncepció alapján meghatározott formában nem értelmezhetők, ezért taxonómiai revízióra szorulnak. A munka során 63 típusanyag ITS-régióját szekvenáltuk meg, további négy neo- és két epitípust jelöltünk ki. Összesen 348 ITS-szekvencia bevonásával készítettük a filogenetikai elemzéseinket, mely alapján a *Saturnini* szekcióba hat faj tartozik, a *Bicolores* szekcióba pedig 12 fajt soroltunk. Ezek közül egyet tudományra újként írtunk le (16. ábra).

Cortinarius dolabratooides Kytöv., Carteret, Bidaud, Liimat., Niskanen, Bellanger, Dima, Reumaux & Ammirati, *Persoonia* 39: 191 (2017) MycoBank: MB818596.¹¹

¹¹Liimatainen K., Carteret X., Dima B., Bidaud A., Reumaux P., Niskanen T., Kytövuori I., Ammirati J. A., Bellanger J.-M. (2017): *Cortinarius* section *Bicolores* and section *Saturnini* (Basidiomycota, Agaricales), a morphogenetic overview of European and North American species. *Persoonia* 39: 175–200.

Tizenöt tradicionálisan ebbe a két szekcióba sorolt faj filogenetikai szempontból nem mutatott rokonságot a két szekció egyikével sem, hanem más leszármazási vonalakba kerültek, mint pl. a *Bovini*, *Brunneotincti*, *Duracini* és *Sciophylli* szekciókba, illetve voltak olyanok is, melyek jelenlegi ismereteink szerint nem tartoznak egyik formálisan leírt szekcióba sem. Fajsztinten a típusanyagok vizsgálata során 25 olyan nevet találtunk, melyek 15 revidéált fajnak a szinonimjai lettek. Ez rámutatott ismét arra a tényre, hogy a morfológiai fajkonceptiót sok esetben nehéz vagy szinte lehetetlen alkalmazni a *Cortinarius* fajok taxonómiájában, amennyiben természetes rokonsági kapcsolatokat fogadunk el a taxonómia alapegységeinek. Ebben a két szekcióban a fajok morfológiai szempontú elkülönítésére klasszikusan használt tulajdonságok, mint pl. a kék szín megléte a termőtesten, a szag, a spórák mérete és az ökológia sem bizonyult jó határozóbélyegekknek a filogenetika tükrében.



16. ábra. A *Cortinarius dolabratooides* termőtestei (AB-07-08-48). Fotó: André Bidaud (Liimatainen és mtsai 2017. 4. ábra, részlet).

5.5 *Calochroi* s. l. szekció

Doktori munkám során három kisebb részfeladatban foglalkoztunk a *Calochroi* szekció egyes képviselőivel. A lilás termőtestű *Cortinarius parasuaveolens* faj típusanyagának molekuláris és morfológiai vizsgálatok kiderült, hogy az addig, a szintén lilás színű, *C. violaceipes* faj szinonimjaként tartott *C. parasuaveolens* név egy önálló fajt takar, ráadásul a később leírt, sárgás-fehéres színű (lila szín mentes) *C. pseudogracilior* fajjal konspecifikus, így ez utóbbi a *C. parasuaveolens* taxonómiai szinonimja lett. Újabb bizonyítékot nyert, hogy a lilás-kékes szín a pókhálósgombáknál egy meglehetősen instabil morfológiai bélyeg, és alkalmatlan a fajsztintű különbségek detektálására (Clericuzio és mtsai 2017). A *C. parasuaveolens*-t és további, ehhez morfológiailag hasonlító, norvégiai *Tilia-Corylus* erdőkben is előforduló fajokat (*C. albertii*, *C. catharinae*, *C. insignibulbus* és *C. subgracilis*) jellemeztünk és hasonlítottunk össze egy másik munkában (Brandrud és mtsai 2018a).

Brandrud és mtsai (2019) dolgozatában két sárgás termőtestű, antrakín pigmentet tartalmazó *Calochroi* fajt jellemeztünk és írtunk le tudományra újként molekuláris és morfológiai eredményeink alapján (17. ábra).

Cortinarius hildegardiae Schmidt-Stohn, Brandrud & Dima, Sydowia 71: 119 (2019)

MycoBank: MB830268.¹²

Cortinarius mariekristinae Brandrud & Dima, Sydowia 71: 122 (2019)

MycoBank: MB830269.¹³

A *Cortinarius hildegardiae* (17a ábra) és a *C. mariekristinae* (17b ábra) is csak meszes talajú lomberdőkben fordul elő Európában. Az előbbi faj főleg *Quercus* spp. és *Fagus sylvatica* mikorrhizapartnereként ismert, míg a másikat kizárólag *Tilia cordata* alatt találtuk ezidáig. Mindkét faj a Humolentes klád tagja, mely egy erősen támogatott klád a *Calochroi* szekción belül. A két fajt egymástól, illetve más hasonló rokon fajoktól az ITS-szekvenciáik szignifikáns eltérése mellett, főleg spóráik különbözősége, valamint ökológiai és elterjedésbeli különbségeik alapján lehet elkülöníteni.



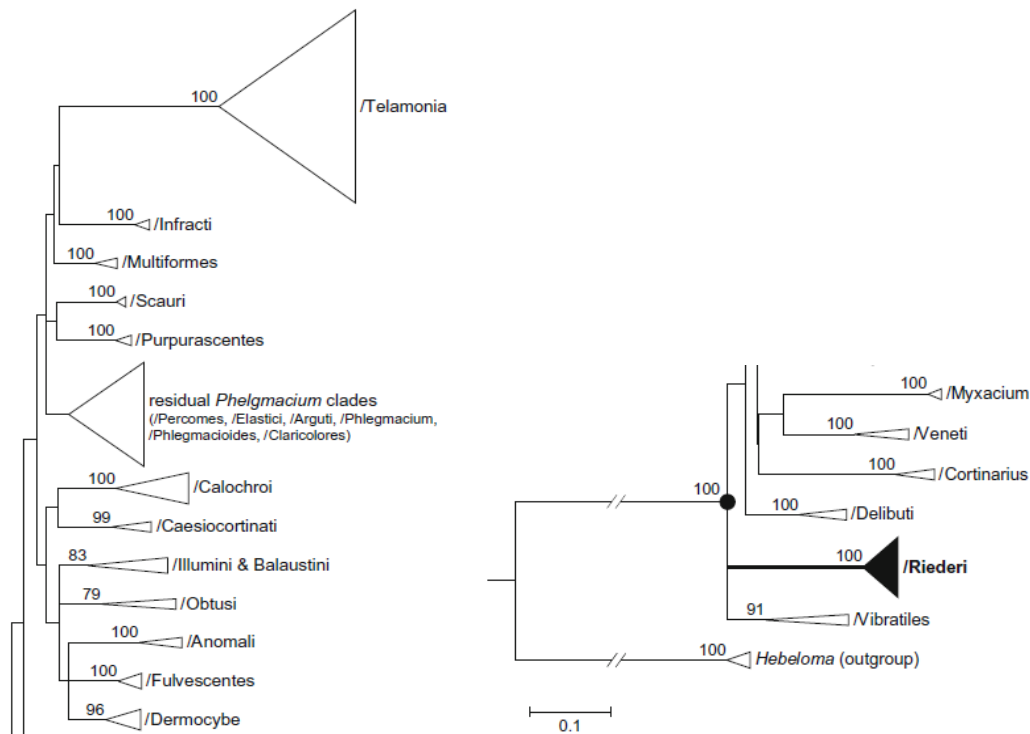
17. ábra. a) A *Cortinarius hildegardiae* termőteste (AL 14/324). Fotó: Albert László (Brandrud és mtsai 2019, 4. ábra); b) A *C. mariekristinae* termőteste (TEB 413-14 / DB5448, holotípus). Fotó: Dima Bálint.

5.6. Riederi szekció

Korábbi munkák (pl. Garnica és mtsai 2016) már jelezték a Riederi klád izolált pozícióját a *Cortinarius* nemzetségen belül. Munkánk során 108 nrDNS-ITS szekvenciát gyűjtöttünk össze a nemzetség legfőbb, északi féltekére jellemző leszármazási vonalaiból. A filogenetikai elemzés során kapott törzsfán jól látható a klád izoláltsága a többi kládhoz képest (18. ábra) (Brandrud és mtsai 2018c). Ez az eredmény később multilokuszos elemzés során is megerősítést nyert (Soop és mtsai 2019).

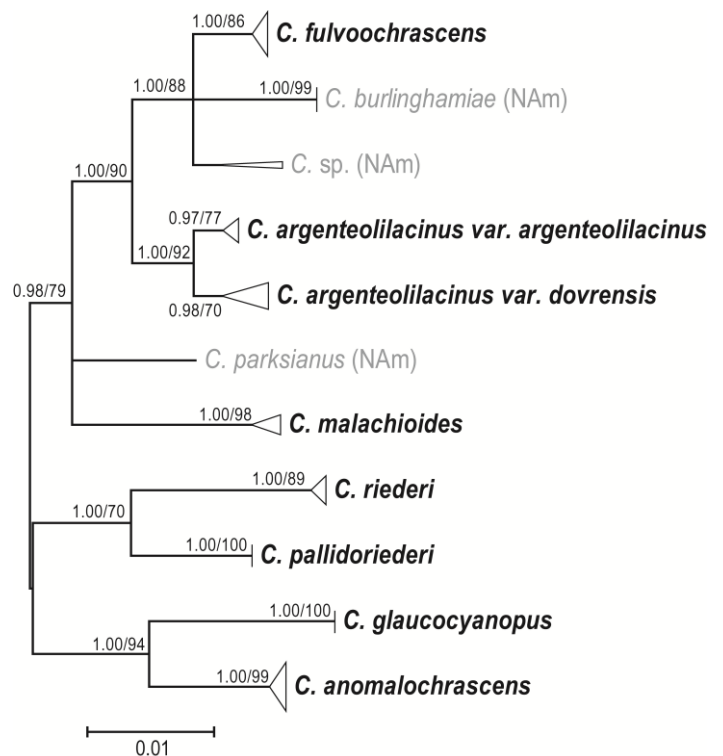
¹²Brandrud T.E., Schmidt-Stohn G., Dima B. (2019) *Cortinarius hildegardiae* and *C. marie-kristinae* spp. nov., two new species in the phlegmacioid clade *Humolentes* (sect. *Calochroi* s. l.). *Sydowia* **71**: 115–127.

¹³Brandrud T.E., Schmidt-Stohn G., Dima B. (2019) *Cortinarius hildegardiae* and *C. marie-kristinae* spp. nov., two new species in the phlegmacioid clade *Humolentes* (sect. *Calochroi* s. l.). *Sydowia* **71**: 115–127.



18. ábra. A *Riederi* szekció filogenetikai pozícióját bemutató nrDNS ITS-régió alapján készült maximum likelihood alapú törzsfá. A kládok tömörítve kerültek ábrázolásra. Az elágazásoknál a maximum likelihood (RAxML) bootstrap érték látható. Mércé: 0,1 várható változás/pozíció/ág (Brandrud és mtsai 2018, 1. ábra, módosított).

Átfogó morfológiai és molekuláris vizsgálatot végeztünk a *Riederi* kládba tartozó 112 példányon, köztük 17 típusanyag (*C. anomalochrascens*, *C. argenteolilacinus*, *C. fallaceicolor*, *C. fallaceicolor* f. *meridionale*, *C. fulvoochrascens*, *C. fulvoochrascens* var. *cyanophyllus*, *Cortinarius fulvoochrascens* var. *subcaninicolor*, *C. glaucocyanopus*, *C. imbricatoides*, *C. malachioides*, *C. marginatoochrascens*, *C. notabilis*, *C. parksianus*, *C. pseudoarquatus*, *C. riederi*, *C. stilazureus*, *Phlegmacium fuscomaculatum* var. *smolandicum* and *P. fuscomaculatum* var. *umbrinum*)



19. ábra. A *Riederi* szekcióba tartozó 10 faj és 1 változat maximum likelihood alapú filogenetikai fája. Az elemzés nrDNS ITS-régió, valamint indelkódolás bevonásával készült. Az taxonokhoz tartozó szekvenciák tömörítve, a szürke színnel pedig az észak-amerikai fajok kerültek megjelenítésre. Az elágazásoknál először a Bayes-alapú elemzés poszterior valószínűsége, utána a maximum likelihood (RAxML) bootstrap értéke látható. Mércé: 0,01 várható változás/pozíció/ág (Brandrud és mtsai 2018, 2. ábra, módosított).

nrDNS ITS-régióját sikerült felszaporítani és szekvenáltatni. A rendelkezésre álló anyagok alapján Európából és Észak-Amerikából összesen 10 fajt (egy fajnak két változatát) tudtuk elkülöníteni filogenetikai módszerekkel az ITS-régió alapján (19. ábra).

A korábban *Riederi* alszekció rangon tárgyalt (Brandrud és Melot 1990) taxont szekciórangra emeltük, valamint tudományra egy új faj is leírásra került.

Cortinarius sectio ***Riederi*** (Brandrud & Melot) Brandrud, Dima, Niskanen & Liimat., Mycol. Progr. 17(12): 1336 (2018) MycoBank: MB827874.¹⁴

Cortinarius pallidoriederi Brandrud, Dima & Bellù, Mycol. Progr. 17(12): 1339 (2018) MycoBank: MB 827875.¹⁵

A filogenetikai és morfológiai revízió után megállapítható volt, hogy a *Riederi* szekcióban a legfontosabb fajsintű morfológiai határozóbélyegegnek a spórák mérete és a kalap színe, valamint az ökológiai preferencia (lomberdő vs. fenyőerdő) bizonyult (Brandrud és mtsai 2018c).

5.7. Phlegmacioid pókhálógombák Indiából

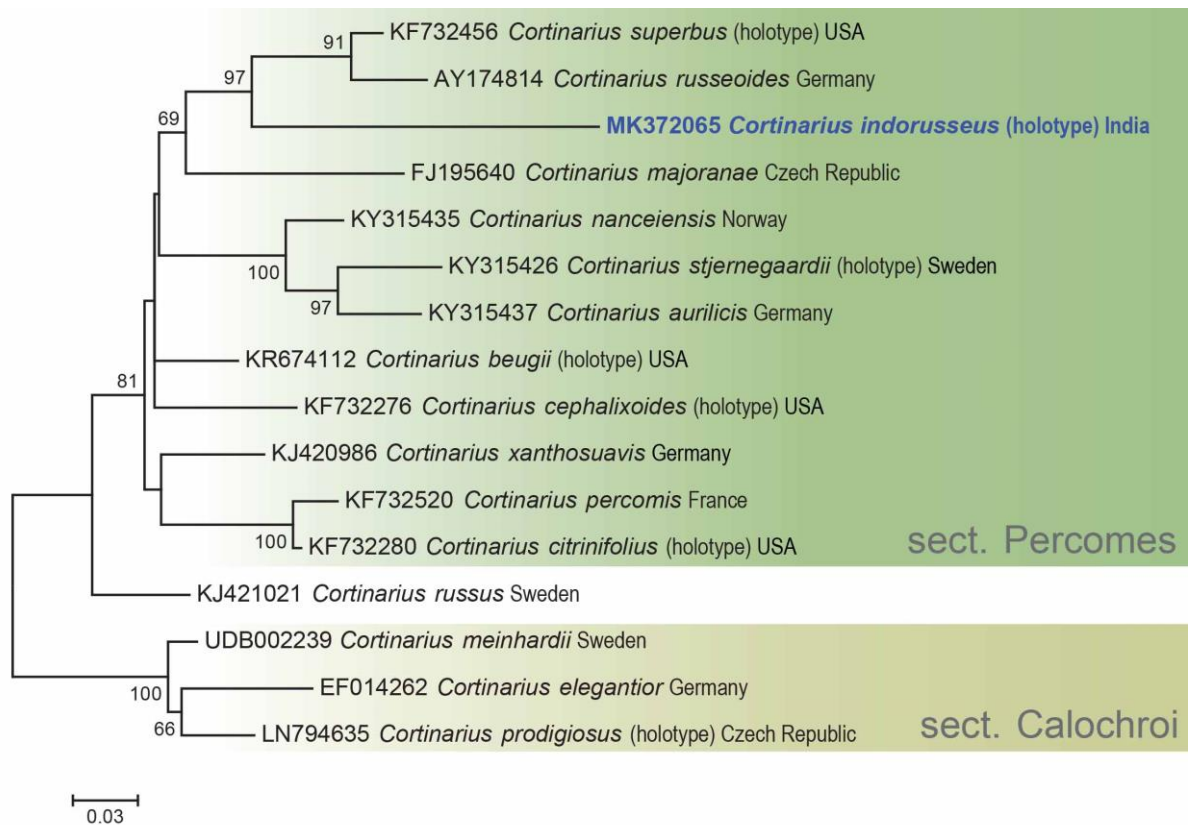
Északkelet-India himalájai területéről további, phlegmacioid habitusú pókhálógombákat is vizsgáltunk. A nrDNS ITS-, valamint LSU-régiók, továbbá morfológiai adatok ismeretében két faj formális leírását végeztük el. Az egyik faj a *Percomes* szekcióba tartozik (20. ábra), mely egy jellegzetes phlegmacioid leszármazási vonal (Soop és mtsai 2019). A csoport fő jellemzője a sárgás–narancsos–zöldes termőtestek, az erőteljes illat és a hús vörös reakciója KOH-val. Eddig csak Európából és Észak-Amerikából írtak le ide sorolt fajokat (Brandrud és mtsai 1990–2018b, Liimatainen és mtsai 2014, Frøslev és mtsai 2017). Így az általunk leírásra kerülő indiai faj az első *Percomes* szekcióba tartozó faj Ázsiából (21. ábra).

Cortinarius indorusseus Dima, Semwal, V.K. Bhatt & Brandrud *nom. prov.*
MycoBank: MB829293; Faces Of Fungi: FoF0573.¹⁶

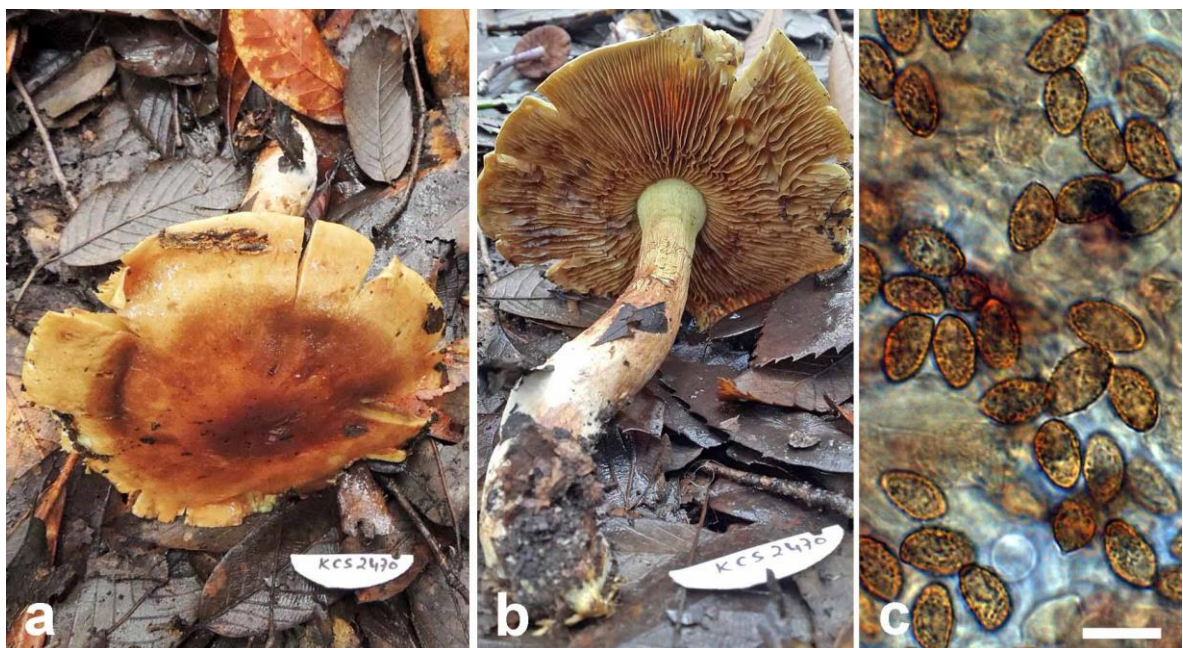
¹⁴Brandrud T. E., Schmidt-Stohn G., Liimatainen K., Niskanen T., Frøslev T.G., Soop K., Bojantchev D., Kytövuori I., Jeppesen T.S., Bellù F., Saar G., Oertel B., Thines M., Ali T., Dima B. (2018) *Cortinarius* sect. *Riederi*: taxonomy and phylogeny of the new section with European and North American distribution. *Mycological Progress* **17**(12): 1323–1354.

¹⁵Brandrud és mtsai (2018) – lásd 14-es lábjegyzet.

¹⁶Elfogadott cikk a Fungal Diversity, Fungal Diversity Notes című taxonleíró sorozatának 2019-es részében (FDN11). Az effektív és valid publikáció 2019 őszén jelenik meg.



20. ábra. A *Cortinarius indorusseus* nom. prov. pozíciója a *Percomes* szekción belül. A maximum likelihood alapú filogenetikai fa nrDNS ITS-régió és indelkódolás bevonásával készült. Az elágazásoknál a maximum likelihood (RAxML) bootstrap érték látható. Mércé: 0,03 várható változás/pozíció/ág.



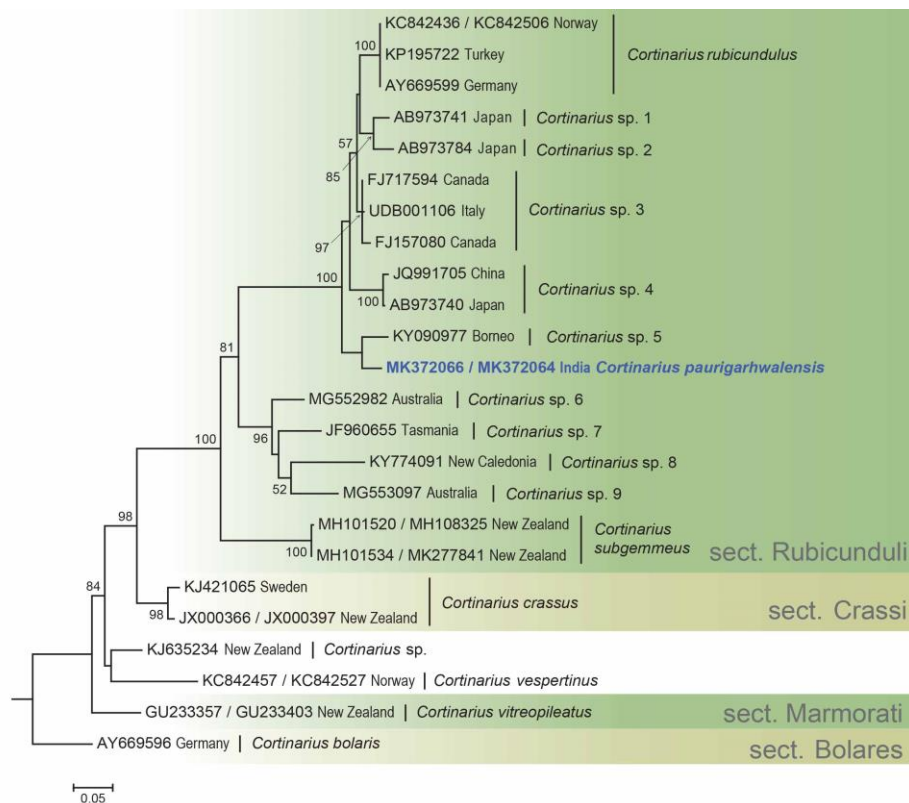
21. ábra. *Cortinarius indorusseus* nom. prov. a–b) termőtest (KCS2470, holotípus), c) spórák; mércé: 10 µm. Fotók: a–b. Kamal C. Semwal, c. Papp Viktor.

A másik faj mind morfológiailag, mind filogenetikailag az európai *C. rubicundulus* fajhoz áll közel, melyet korábban a *Cortinarius* alnemzetségbe (Brandrud és mtsai 1990), majd később a *Phlegmacium* alnemzetségbe is soroltak (Bidaud és mtsai 1999) morfológiai ismérvek figyelembe vételével. Többgének filogenetikai elemzés alapján a *C. rubicundulus* és az Új-Zélandról leírt *C. subgemmeus* egy izolált leszármazási vonalat alkot a *Cortinarius* nemzetségen belül, mely *Rubicunduli* szekció néven formálisan is leírásra került (Soop és mtsai 2019).

Cortinarius paurigarhwalensis Semwal, Dima & Soop *nom. prov.*

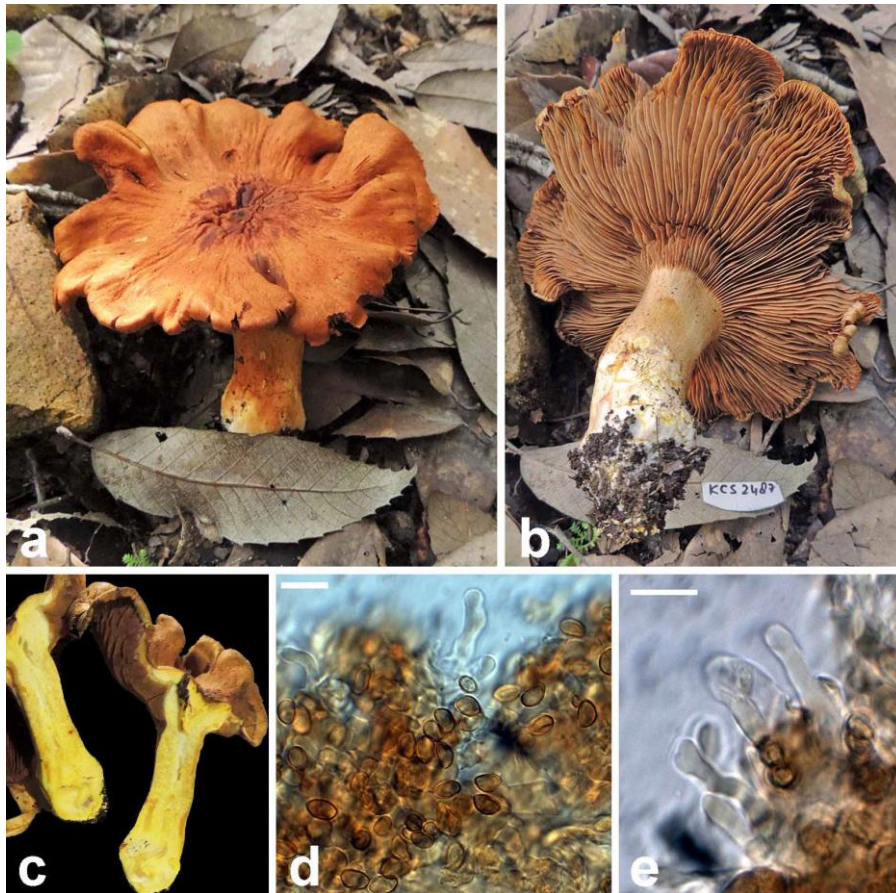
MycoBank: MB829294; Face Of Fungi: FoF05730.¹⁷

Az indiai mintánk nrDNS ITS- és LSU-régiók alapján egyértelműen a *Rubicunduli* szekcióba tartozik, több más, főleg ázsiai területekről származó mintával együtt, melyek alapján ebbe a szekcióba minimum 12 filogenetikai faj sorolható (22. ábra). A *C. paurigarhwalensis* az első formálisan leírt faj Ázsiából, ami a *Rubicunduli* szekcióba tartozik (23. ábra).



22. ábra. A *Cortinarius paurigarhwalensis* *nom. prov.* pozíciója a *Rubicunduli* szekción belül. A maximum likelihood alapú filogenetikai fa nrDNS ITS és LSU-régiók és indelkódolás bevonásával készült. Az elágazásoknál a maximum likelihood (RAxML) bootstrap érték látható. Mércse: 0,05 várható változás/pozíció/ág.

¹⁷Elfogadott kézirat a Fungal Diversity, Fungal Diversity Notes című taxonleíró cikksorozatának 2019-es részében (FDN11). Az effektív és valid publikáció 2019 őszén jelenik meg.



23. ábra. *Cortinarius paurigarhwalensis* nom. prov. a–c) termőtest (KCS2487, holotípus), d–e) spórák és keilocisztídiumok; mércse: 10 µm. Fotók: a–c. Kamal C. Semwal, d–e. Papp Viktor.

5.8. Anomaloid pókhálógombák vizsgálata

Doktori munkám során, nemzetközi együttműködés keretein belül elvégeztük az *Anomali* szekció filogenetikai revízióját, mely során 60 típusanyag és 350 saját gyűjtés, illetve más herbáriumi példányok nrDNS ITS-szakaszának felszaporítását és szekvenáltatását végeztük el. A típusanyagok Európából és Észak-Amerikából, míg további mintáink Európa, Észak-Amerika, Új-Zéland és Madagaszkár területéről származtak.

A GenBank és UNITE adatbázisokban elérhető (kb. 300) *Anomali* ITS-szekvenciát, melyek között más kontinensekről (pl. Ázsia és Dél-Amerika) származó környezeti minták is helyet kaptak, együtt elemeztük saját szekvenciáinkkal. A végső adatsorunk több mint 700 ITS-szekvenciából állt. Előzetes filogenetikai elemzésünk után a magas statisztikai támogatottságot kapott terminális kládokat filogenetikai fajként kezeltük. Két, filogenetikailag legközelebbi klád/faj elkülönítését a UNITE Species Hypothesis (Köljalg és mtsai 2013) 1,5%-os küszöbértéke alapján állapítottuk meg (kivéve egy-két esetet, mikor 1%-os küszöbértéket használtunk). A UNITE adatbázisban a 1,5%-os küszöbérték az alapértelmezett és általánosan alkalmazott minimum szekvenciakülönbség az ITS-régiót

figyelembe véve az Agaricales rendbe tartozó fajok esetében. Ez alapján, globálisan 92 filogenetikai fajt tudunk elkülöníteni az *Anomali* szekción belül (Dima és mtsai 2017).

Az *Anomali* szekció nemcsak taxonómiai, hanem nevezéktani szempontból is problémás, mivel a típusfaj (*Cortinarius anomalus*) nevét általában kollektíven alkalmazzák az ide tartozó fajokra, annak ellenére, hogy az elmúlt évszázadban Európából és Észak-Amerikából összesen több mint 50, a szekcióba tartozó fajnevet publikáltak. Ezek közül azonban csak a töredékét (kb. a 20%-át) alkalmazzák jelenleg a taxonómusok (Dima és mtsai 2017).

5.8.1 Az *Anomali* szekció Európában

A taxonómiai és nevezéktani revízió első lépéseként tipizálni kellett a klasszikus, Európából leírt fajneveket, melyeket több mikológus is tévesen interpretált és használt az elmúlt kb. két évszázadban, így mostanra szükségessé vált ezek tisztázása. Mivel a szóban forgó fajokat az 1800-as években írták le, fizikai típuspéldányuk nem létezik. Ennek megfelelően három klasszikus, morfológiai értelemben *Anomali* szekcióba tartozó faj esetében neotípusokat jelöltünk ki. Ez volt a *C. anomalus* (ami a szekció típusfaja), a *C. bolaris* és a *C. spilomeus*. További három nevet epitipizáltunk (*C. albocyaneus*, *C. caninus*, *C. tabularis*). Filogenetikai (nrDNS ITS-régió) és morfológiai vizsgálataink alapján a *C. bolaris* és a *C. spilomeus* fajokat külön szekciókban tárgyaltuk tovább (*Bolares* és *Spilomei* szekciókban) (Dima és mtsai 2016), melyek későbbi, többgénes elemzéseink alapján is különálló csoportoknak bizonyultak (Soop és mtsai 2019).

A tipizálások mellett két tudományra új fajt is leírtunk (24. ábra), valamint megállapítottuk, hogy a korábban már tipizált *C. azureus* (Bidaud és mtsai 1992) neotípusa megegyezik a *C. anomalus* fajjal, és így, ez utóbbinak a taxonómiai szinonimja lett (Dima és mtsai 2016).

Cortinarius jonimitchelliae H. Lindstr., Dima, Kytöv., Liimat. & Niskanen, Mycol. Progr.

15(9): 913 (2016) MycoBank: MB817190.¹⁸

Cortinarius pastoralis Soop, H. Lindstr., Dima, Niskanen, Liimat. & Kytöv., Mycol. Progr.

15(9): 914 (2016) MycoBank: MB817191.¹⁹

¹⁸Dima B., Lindström H., Liimatainen K., Olson A., Soop K., Kytövuori I., Dahlberg A., Niskanen T. (2016): Typification of Friesian names in *Cortinarius* sections *Anomali*, *Spilomei* and *Bolares*, and description of two new species from northern Europe. *Mycological Progress* **15**(9): 903–919.

¹⁹Dima B., Lindström H., Liimatainen K., Olson A., Soop K., Kytövuori I., Dahlberg A., Niskanen T. (2016): Typification of Friesian names in *Cortinarius* sections *Anomali*, *Spilomei* and *Bolares*, and description of two new species from northern Europe. *Mycological Progress* **15**(9): 903–919.

Egy újabb típusanyag-vizsgálat alapján a *C. pastoralis* név szinonimja lett a korábban leírt *C. epsomiensis* fajnak (Liimatainen & Ainsworth 2018).



24. ábra. a) *Cortinarius jonimitchelliae* termőteste (DB6057), b) *C. epsomiensis* (H6031247, mint *C. pastoralis* holotípusa, Dima és mtsai 2016, 2e ábra). Fotók: a. Dima Bálint, b. Kare Liimatainen.

További, főleg a 20. században leírt európai fajok típusanyagainak a vizsgálata is megtörtént, így a globális *Anomali* törzsfánkon azokat a fajszintű kládokat, ahová nem tudunk típusanyaghoz köthető nevet hozzárendelni, potenciálisan leíratlan fajként kezeltük. Ezek közül egy fajt, melynek előfordulása csak Franciaországból, Magyarországról és Németországból ismert eddig, Eyssartier és mtsai (2017) dolgozatában formálisan is leírtuk (25. ábra).

Cortinarius lividomalvaceus Eyssart., Trendel, L.
Albert & Dima, Bull. Soc. mycol. Fr. 130(4):
276 (2017) Mycobank: MB819408.²⁰



25. ábra. A *Cortinarius lividomalvaceus* termőtestei (AL 10/303). Fotó Albert László.

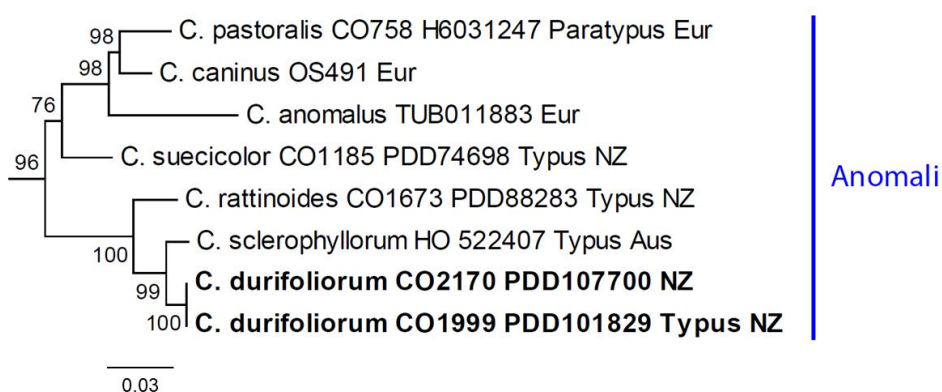
²⁰Eyssartier G., Trendel J.-M., Dima B. (2017): *Cortinarius lividomalvaceus* sp. nov. un nouveau cortinaire de la section *Anomali*. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **130**(4): 275–286.

5.8.2. Az *Anomali* szekció Új-Zélandon

A globális *Anomali* adatsorunkban több Új-Zélandról származó minta szekvenciája is megtalálható, melyek közül több szekvencia is egy erősen támogatott kládot alkotott a filogenetikai fáinkon a csak Tasmaniából ismert *C. sclerophyllum* testvércsoportjaként (26. ábra). Molekuláris filogenetikai és morfológiai eredményeink igazolták, hogy az új-zélandi leszármazási vonal egy még leíratlan faj (27. ábra), melynek valószínűsíthető növénypartnerei *Nothofagus* fajok (Soop és mtsai 2018).

Cortinarius durifoliorum Soop & Dima, N.Z. J Bot. 56(2): 174 (2018)

MycoBank: MB822883.²¹



26. ábra. A *Cortinarius durifoliorum* az *Anomali* szekción belüli filogenetikai helyzetét mutató maximum likelihood alapú, nrDNS ITS és LSU-szekvenciák bevonásával készült filogenetikai fa. Az elágazásoknál a maximum likelihood (RAxML) bootstrap érték látható. Mércse: 0,03 várható változás/pozíció/ág (Soop és mtsai 2018, 5. ábra, részlet).

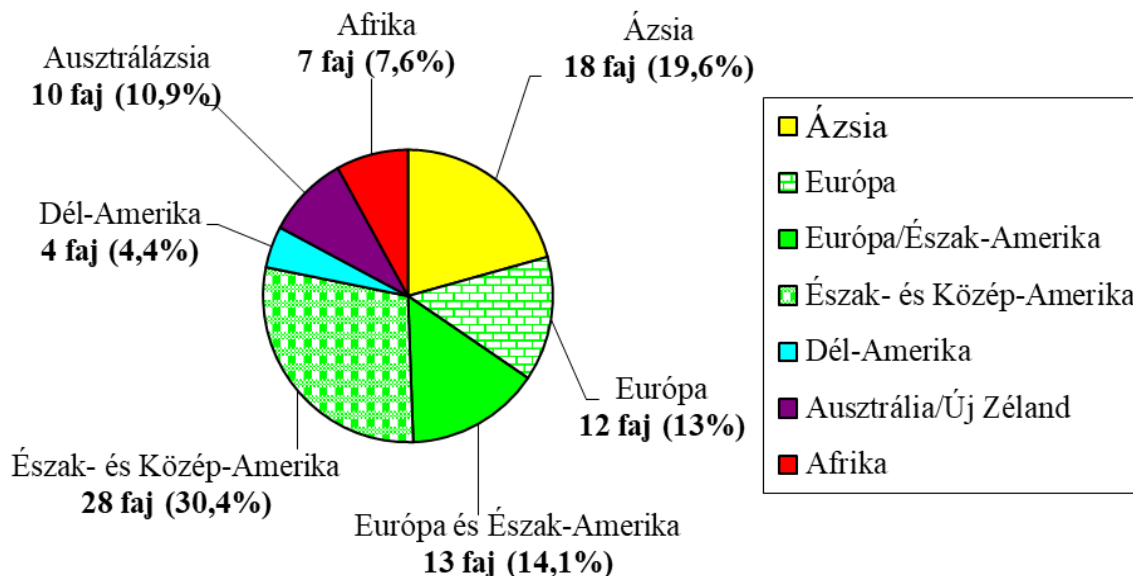


27. ábra. *Cortinarius durifoliorum* termőtestei (PDD 101829, holotípus). Fotó: Karl Soop (Soop és mtsai 2018, 1c ábra).

²¹Soop K., Wallace M., Dima B. (2018): New *Cortinarius* (Agaricales) species described from New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **56**(2): 163–182.

5.8.3 Az *Anomali* szekció Észak-Amerikában

Az *Anomali* szekció globális filogenetikai elemzése alapján elkészítettük a 92 filogenetikai faj kontinensléptékű elterjedési diagramját (28. ábra). Ez alapján a vizsgált fajok csaknem fele (41 faj, 44,5%) előfordul Észak-Amerikában. Az Európából kimutatott 25 faj közül 13 megtalálható az amerikai kontinensen is. Adataink alapján tehát úgy tűnik, hogy az *Anomali* szekció fajdiverzitásának központja Észak-Amerika lehet (Dima és mtsai 2017), ezért nemzetközi együttműködésben az észak-amerikai fajok taxonómiai és filogenetikai revízióját is elvégeztük.



28. ábra. Az *Anomali* szekcióba tartozó 92 faj kontinensenkénti előfordulásának megoszlása.

A 41 észak-amerikai filogenetikai fajból nyolc fajhoz találtunk nevet típusanyag-vizsgálataink alapján. Tíz Észak-Amerikából leírt faj típusanyagát vizsgáltuk, mely nyolc önálló fajnak bizonyult (*C. albidipes*, *C. albidoavellaneus*, *C. brevissimus*, *C. caesiifolius*, *C. clintonianus*, *C. deceptivus*, *C. modestus*, *C. perviolaceus*). A *C. caesiellus* a *C. albidipes*, míg a *C. copakensis* az Európából leírt *C. albocyaneus* szinonimja lett. Hat további fajhoz tudtunk nevet társítani, ezek közül két fajt nemrég írtak le Észak-Amerikából (*C. anomalovelatus*, *C. barlowensis*) (Ammirati 2014), négy másik pedig Európában is előforduló, klasszikus faj (*C. albocyaneus*, *C. anomalus*, *C. caninus*, *C. tabularis*).

A fennmaradó 27 faj rendelkezésünkre álló példányain makro- és mikromorfológiai vizsgálatot végeztünk és 13 faj esetében részletes jellemzéseket tudtunk készíteni. A 13-ból 12 fajnál részt vettem a tudományra új fajok leírásában²².

²²Dima B., Liimatainen K., Niskanen T., Harrower E., Bojantchev D., Papp V., Nagy L.G., Kovács G.M., Ammirati J. F. – Phylogenetic assessment of the North American species of *Cortinarius*, sect. *Anomali*, reveals high continental species diversity (in prep.).

Cortinarius anomalodelicatus Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius anomalomontanus Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius anomalopacificus Bojantchev, Liimat., Niskanen, Dima & Ammirati, *nom. prov.*
Cortinarius caeruleoanomalus Dima, Matheny, K. Hughes & Ammirati, *nom. prov.*
Cortinarius clackamasensis Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius harvardiensis L. Nagy, Dima & Ammirati, *nom. prov.*
Cortinarius huddartensis Bojantchev, Liimat., Niskanen, Ammirati & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius kranabetterii Niskanen, Liimat., Harrower, Ammirati & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius lindstromii Niskanen, Ammirati, Kytöv., Liimat., Brandrud & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius nettiae Ammirati, Cripps, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius rarus Bojantchev, Ammirati, Parker, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius tetonensis Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*

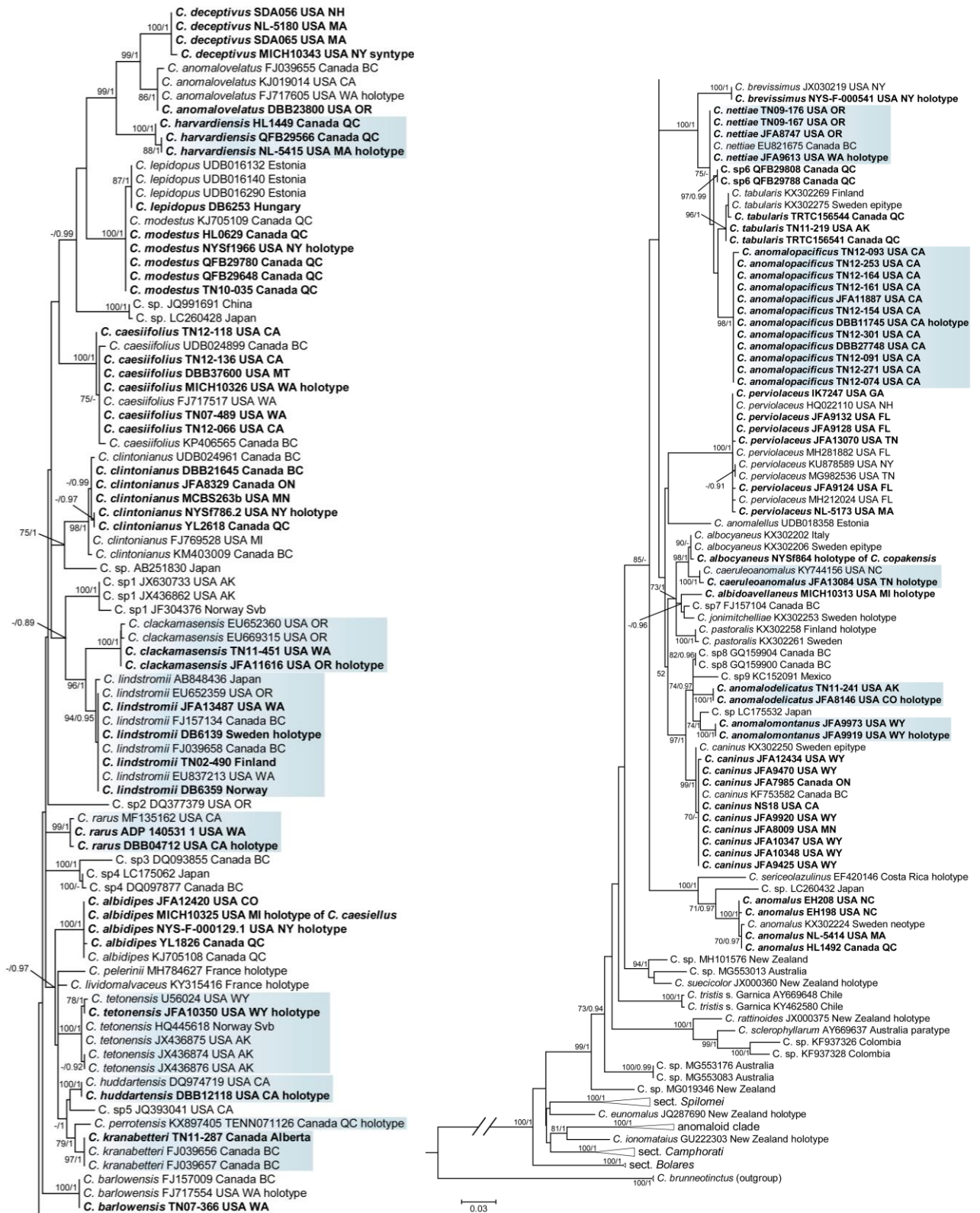
Tizennégy fajt formálisan nem lehetett még leírni, mert ezekből kevés vagy hiányos morfológiai, ökológiai vagy szekvenciaadat állt rendelkezésre. Némelyik csak környezeti szekvenciából ismert. Ezeket egyelőre *Cortinarius* sp1–*Cortinarius* sp14 nevekkel láttuk el az adatsorunkban, melyből csak a *Cortinarius* sp1–*Cortinarius* sp9 fajokat használtuk fel az nrDNS ITS-alapú filogenetikai elemzésünkben (29. ábra).

Morfológiai bélyegeket és ökológiai ismereteket használó taxonómiai határozókulcsot azonban nem lehetett összeállítani a jelenlegi információk birtokában. A legtöbb fajnak ugyanis nagy mértékben átfedők a makro- és mikromorfológiai bélyegei, valamint elterjedési és ökológiai jellemzőik, így egyelőre további adatokat kell gyűjteni a fajok jobb morfológiai megismerése érdekében, melyhez a molekuláris azonosítást minden esetben érdemes elvégezni.

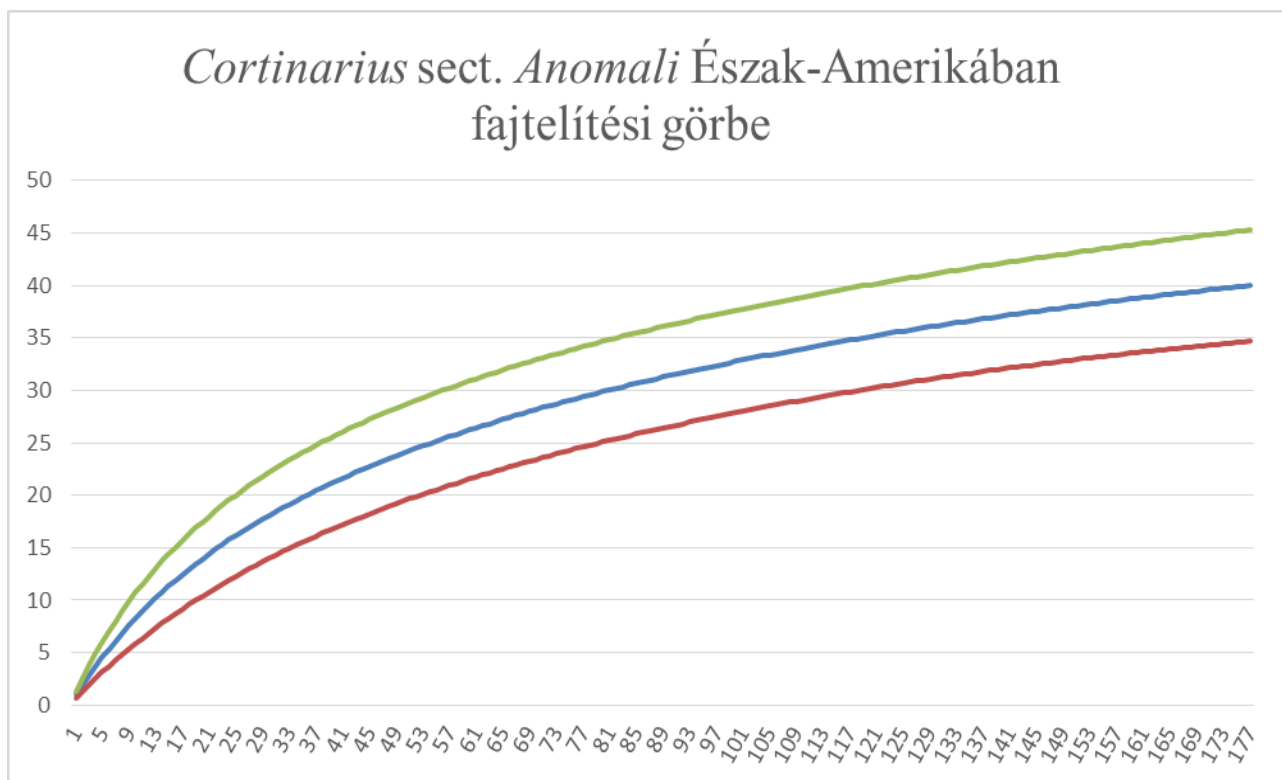
Miután eddigi adataink alapján az *Anomali* szekció Észak-Amerikában bizonyult a legfajgazdagabbnak a kontinensnek közül, fajakkumulációs elemzést végeztünk az Észak-Amerikában előforduló fajok ITS-szekvenciával igazolt előfordulási adatainak segítségével.

Az EstimateS (Colwell 2013) program alapbeállításait alkalmazva az adatsorunk a 41 faj 178 előfordulási adatát tartalmazta. Az adatsort a program „Single-Individual-Based” fajakkumulációs („rare faction”) módszerével elemeztük.

A fajakkumulációs becslésünk a „rare faction” telítési görbe meredeksége alapján (30. ábra) azt mutatta, hogy további fajok előfordulása, felfedezése várható Észak-Amerikában.



29. ábra. Az *Anomali* szekció nrDNS ITS-régió és indelkódolás bevonásával készült maximum likelihood alapú filogenetikai fája. Kék színnel kerültek kiemelésre az észak-amerikai, tudományra új fajok. Vastag betűvel az elemzéshez felhasznált saját szekvenciák láthatók. Az elágazásoknál először a maximum likelihood (RAxML) bootstrap érték látható, majd a Bayes-alapú elemzésből számított poszterior valószínűség. Mércse: 0,03 várható változás/pozíció/ág.



30. ábra. Az észak-amerikai *Anomali* fajok fajtelítési („rarefaction”) görbéje. Az x-tengely a szekvenciák számát, az y-tengely a fajok számát ábrázolja. Kék vonal = telítési görbe, zöld vonal = 5%-os szignifikancia tartomány felső értéke, vörös vonal = 5%-os szignifikancia tartomány alsó értéke.

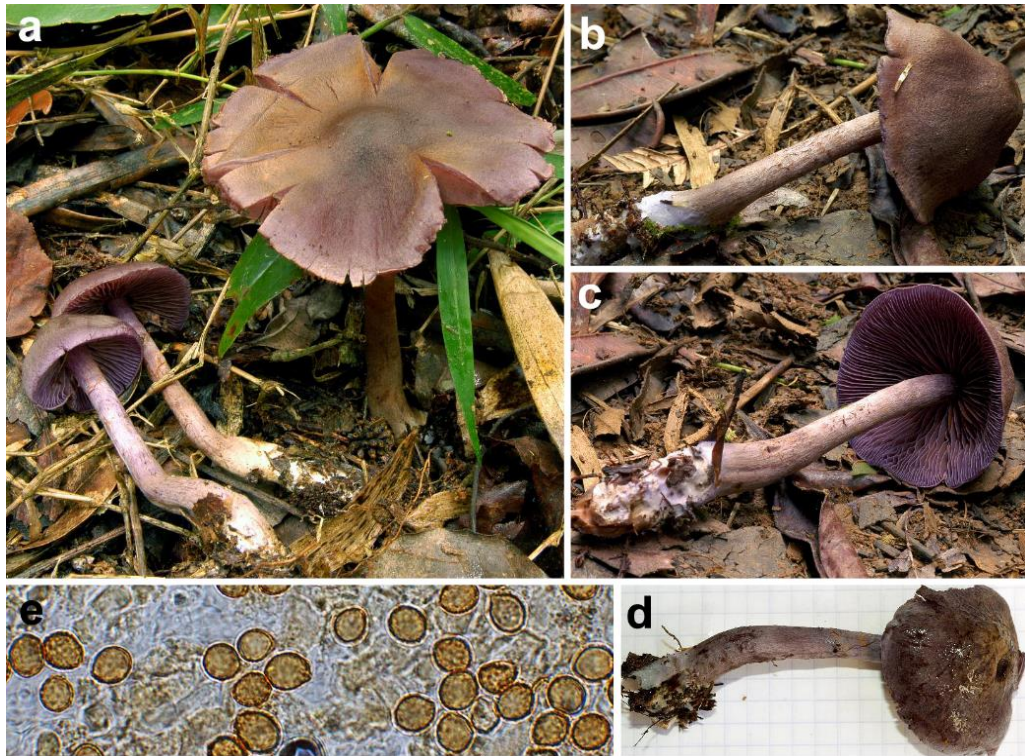
5.8.4 Az *Anomali* szekció Madagaszkáron

Madagaszkárról, az ottani endemikus faj, az *Uapaca densifolia* alkotta erdőkből hat *Anomali* szekcióba tartozó mintát vizsgáltunk. Molekuláris filogenetikai (nrDNS ITS- és LSU-régiók) és morfológiai módszerek együttes alkalmazása alapján megállapítottuk, hogy a hat minta két fajhoz tartozik, és mindkettő tudományra új, tekintettel arra, hogy Madagaszkárról anomaloid kinézetű fajokat még nem publikáltak. Mivel az egyik fajból öt mintánk volt, a másiktól viszont csak egy, így formálisan csak az előbbi faj leírását végeztük el (31. ábra).

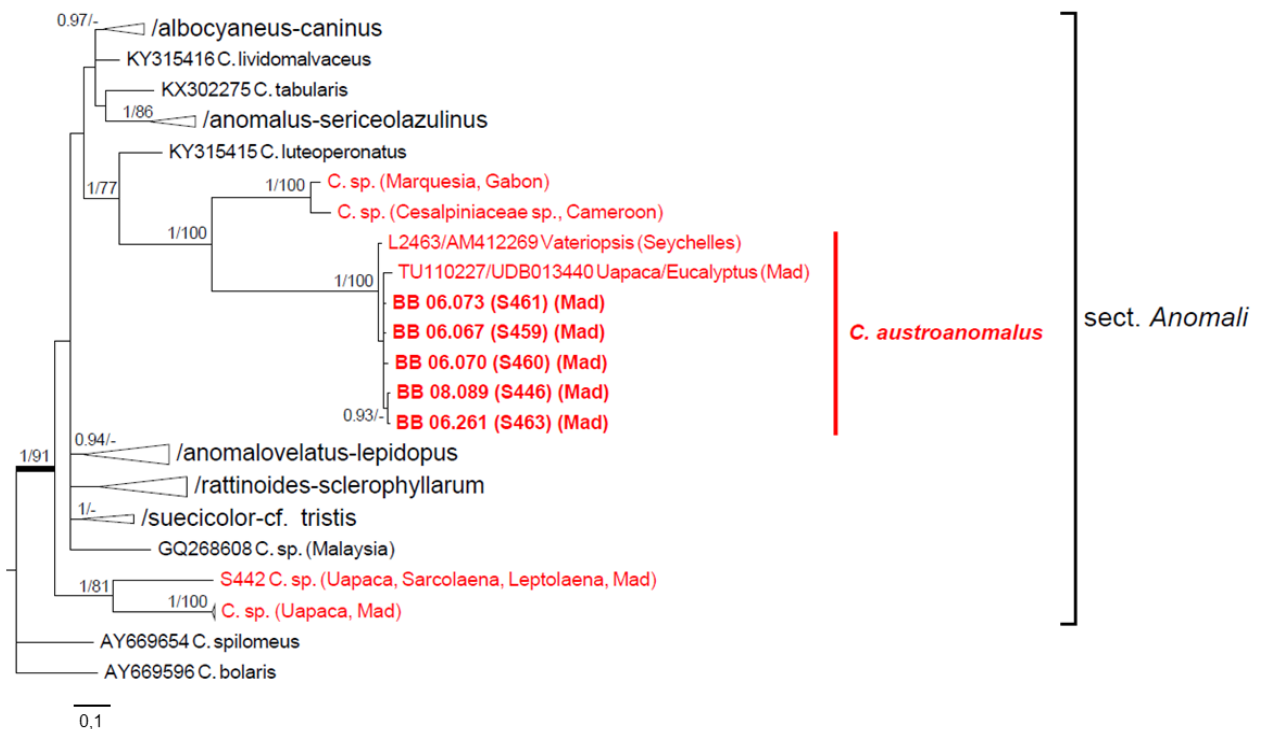
Cortinarius austroanomalus Dima, Buyck & Hofstetter *nom. prov.*²³

A kapott törzsfán (32. ábra) pirossal jelölve látszanak az afrikai leszármazási vonalak az *Anomali* szekción belül, ám több esetben is ezek csak környezeti minták szekvenciáiból ismertek.

²³Dima B., Buyck B., Hofstetter V., Niskanen T., Papp V., Kovács G.M. – New *Cortinarius* species with subglobose spores from native forests of Madagascar (in prep.).



31. ábra. A *Cortinarius austroanomalus* nom. prov. termőesterei. a) BB 08.089, b–c) BB 06.067, d) BB 06.261, e) spórák (BB 08.089). Fotók a–d. Bart Buyck, e. Papp Viktor.



32. ábra. Az *Anomali* szekciót ezen belül a madagaszkári és afrikai anomalooid leszármazási vonalakat (pirossal), illetve a *Cortinarius austroanomalus* nom. prov. faj pozícióját mutató nrDNS ITS+LSU-szekvenciák alapján készült Bayes-alapú filogenetikai fa (részlet). Az elágazásoknál először a Bayes-alapú elemzésből számított poszterior valószínűség, utána a maximum likelihood bootstrap érték látható. Mércé: 0,1 várható változás/pozíció/ág.

5.9. A pókhálógombák nemzetségen belüli rendszerezése

A doktori munkám egyik fő célkitűzése volt, hogy egy nemzetközi összefogás keretén belül a rendelkezésre álló információk alapján lefektessük a *Cortinarius* nemzetség új infragenerikus rendszerét (Soop és mtsai 2019). Ennek érdekében a meglévő morfológiai információkat ötvöztük az új molekuláris eredményekkel. Filogenetikai elemzéseinket széles körű taxonmintavételre alapoztuk, mely az összes kontinenst és ismert morfológiai csoportot felölelt. Afrika és Délkelet-Ázsia továbbra is alulreprezentált maradt, ebben a munkában is. A taxonmintavételnél figyelembe vettük az összes olyan nemzetséget, melyeket a molekuláris filogenetikai eredmények alapján a *Cortinarius*-ok közé soroltak (pl. Peintner et al. 2001, 2002), de morfológiai szempontból régebben különállóknak gondolták. Ilyenek voltak a *Cuphocybe*, *Protoglossum*, *Quadrispora*, *Rapacea*, *Rozi-tes*, *Thaxterogaster*, és részben a *Hymenogaster*, továbbá a *Gigasperma* nemzetségek. Két fontos és jellemző, csak az északi féltekén előforduló, nagy fajszámú csoportot, a *Telamonia* és *Calochroi* kládokat szándékosan alulreprezentáltunk az adatsorokban, mivel ezeknél a csoportoknál számos párhuzamos kutatás folyik.

Összesen 634 szekvenciát használtunk fel a GenBank és a UNITE adatbázisokból, míg 346 szekvenciát ebben a munkában publikáltunk először. Az elemzésekbe 140 típusanyag szekvenciáit is bevontunk.

Két adatsorunk közül az elsőben 730 ITS és 655 LSU szekvenciát elemeztük PhyML program (Guindon és Gascuel 2003) használatával. Az így kapott törzsfa topológiája alapján kijelöltük a statisztikailag támogatott terminális kládok (fajok) szintje feletti monofiletikus kládokat, melyek összhangban álltak szünapomorf morfológiai tulajdonságokkal. Mindegyik kládból kiválasztottunk olyan fajokat, melyekhez rendelkezésünkre állt legalább egy fehérjekódoló génszakasz (*rpb1* és/vagy *rpb2*). Így a négygénes adatsorunk 460 ITS, 417 LSU, 161 *rpb1* és 87 *rpb2* szekvenciából állt. Az ITS és LSU lókuszekben a filogenetikailag informatív indeleket binárisan kódoltuk (Nagy és mtsai 2012), és így a végső illesztésünk 4669 pozícióból + 1118 bináris karakterből állt. Ezt az adatsort raxmlGUI program (Silvestro és Michalak 2012) segítségével elemeztük. A kapott törzsfa (33. ábra) alapján a *Cortinarius* nemzetség szekciósintű revíziójának elkészítése lehetővé vált. A munka célkitűzései a következők voltak: i) A szekciók kijelölése morfológiai tulajdonságok és filogenetikai ismérvek kombinálásával valósuljon meg; ii) A már létező, morfológiai alapon korábban körülhatárolt szekciók újradefiniálása mellett, ahol szükséges, ott új szekciók formális leírása, illetve kombinációk létrehozása; iii) A szekciók biogeográfiai elterjedésének kijelölése.

Összesen 37 már leírt szekció revízióját végeztük el, és további 42 új szekciót írtunk, illetve kombináltunk szekciószintre, más taxonokból. További 20, a filogenetikai elemzéseinkben statisztikailag támogatott kládot neveztünk el, de formálisan nem írtuk le őket, mivel azok más éppen publikálás előtt lévő kutatások részei. A 42 újonnan leírt szekció közül tizenháromnak a leírásában, illetve kombinálásában²⁴ vettem részt szerzőként.

Cortinarius* sectio *Aureocistophili Fern.-Brime ex Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 277 (2019) MycoBank: MB822934.

Cortinarius* sectio *Austroduracini Soop & Dima, *Persoonia* 42: 285 (2019)
MycoBank: MB822958.

Cortinarius* sectio *Cretaces Soop & Dima, *Persoonia* 42: 279 (2019) MycoBank: MB822937.

Cortinarius* sectio *Lustrati Ammirati ex Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 279 (2019)
MycoBank: MB822938.

Cortinarius* sectio *Persplendidi Soop & Dima, *Persoonia* 42: 274 (2019)
MycoBank: MB822929.

Cortinarius* sectio *Rubicunduli Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 275 (2019)
MycoBank: MB822931.

Cortinarius* sectio *Rubrobasales Soop & Dima, *Persoonia* 42: 273 (2019)
MycoBank: MB822927.

Cortinarius* sectio *Subhymenogaster Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 281 (2019)
MycoBank: MB822944

Cortinarius* sectio *Turmales Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 277 (2019)
MycoBank: MB822933.

Cortinarius* sectio *Callistei (Liimat., Niskanen & Ammirati) Soop, B. Oertel & Dima,
Persoonia 42: 274 (2019) MycoBank: MB823024.

Cortinarius* sectio *Camphorati (Liimat., Niskanen & Ammirati) Soop, B. Oertel & Dima,
Persoonia 42: 285 (2019) MycoBank: MB824052.

Cortinarius* sectio *Illumini (Liimat., Niskanen & Kytöv.) Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia*
42: 286 (2019) MycoBank: MB824053.

Cortinarius* sectio *Rozites (P. Karst.) Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 281 (2019)
MycoBank: MB822988.

²⁴Soop K., Dima B., Cooper J.A., Park D., Oertel B. (2019) A phylogenetic approach to a global supraspecific taxonomy of *Cortinarius* (Agaricales) with an emphasis on the southern mycota. *Persoonia* 42: 261–290.

Az eredetileg a föld alatti termőtestet fejlesztő *Hymenogaster* nemzetségben leírt három észak-amerikai faj típusanyagainak molekuláris és morfológiai vizsgálatakor bizonyosodott be, hogy mindhárom a *Cortinarius* nemzetségbe tartozik. Korábbi munkák már megállapították, hogy a *Hymenogaster* nemzetség polifiletikus, és egy részük a pókhálósgombák közé sorolandók. Ezért az átsorolást formálisan is elvégeztük, és az alábbi három új kombinációt, illetve új nevet javasoltuk.²⁵

Cortinarius brunnescens (A.H. Sm.) Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 281 (2019)

MycoBank: MB822991.

Cortinarius lilacinoides Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 281 (2019)

MycoBank: MB823023.

Cortinarius subcaeruleus (A.H. Sm.) Soop, B. Oertel & Dima, *Persoonia* 42: 281 (2019)

MycoBank: MB822992.

Két- és négygénés filogenetikai elemzésünk alátámasztotta az eddigi munkák eredményeit (pl. Peintner és mtsai 2004, Garnica és mtsai 2005, 2016), hogy a tradicionális alnemzetségek polifiletikusak, míg számos morfológiai alapon is felismerhető, alacsonyabb taxonómiai egység (pl. szekció, alszekció) monofiletikus kládokat alkotnak. Ebben a munkában a szekció rangjánál magasabb taxonómiai egységeket nem definiáltunk. A nemzetségben belüli magasabb szintű csoportosításhoz (pl. alnemzetségek kijelölése) több génszakasz és még nagyobb és pontosabb taxonómia szükséges, ami a nemzetség fajszámát ismerve technikai oldalról nehezen kivitelezhetőnek tűnik. Mindemellett a filogenetikai elemzéseinkből körvonalazódik egy esetleges szekciónál feletti klasszifikáció lehetősége, ám ezek a kládok jelenleg statisztikailag nem mindig és nem megfelelő mértékben támogatottak a jelenleg rendelkezésre álló adatok alapján. A nemzetség szekciónál feletti klasszifikációjának előzetes alakulása az 2. táblázatban került összefoglalásra.

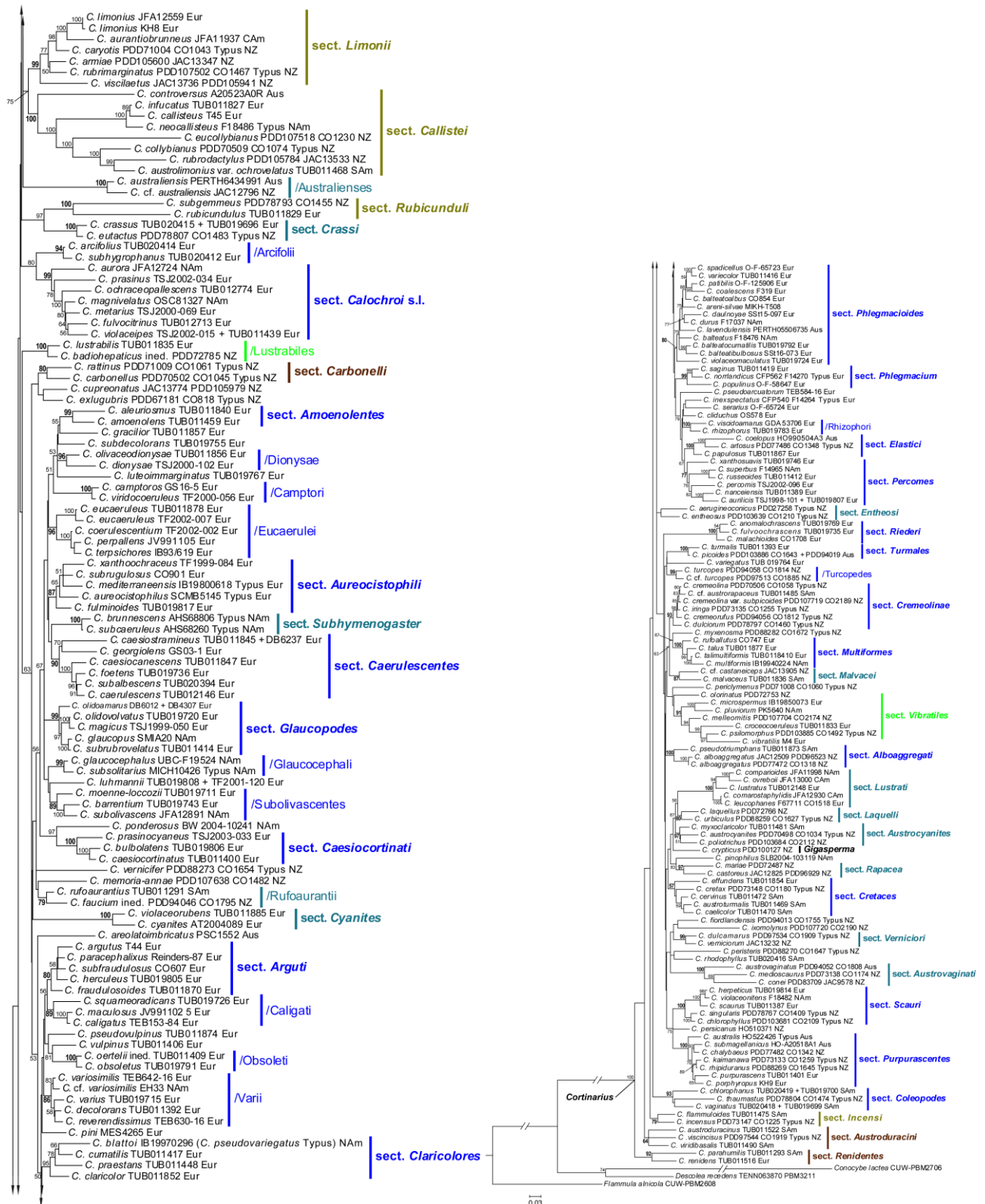
Annak ellenére, hogy több, korábbi szekció meglétét támogatta a molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményei, nagy részük így is polifiletikus. Az ezekbe tartozó fajok különböző újradefiniált szekciókba, kládokba kerültek.

Ezzel a munkával egy keretet biztosítottunk a nemzetségben tovább folyó aktív taxonómiai és filogenetikai kutatásokhoz.

²⁵Soop K., Dima B., Cooper J.A., Park D., Oertel B. (2019) A phylogenetic approach to a global supraspecific taxonomy of *Cortinarius* (Agaricales) with an emphasis on the southern mycota. *Persoonia* 42: 261–290.



33. ábra. A *Cortinarius* nemzetség infragenerikus szerkezetét bemutató maximum likelihood (RAxML) alapú filogenetikai fa. A négygénes (ITS+LSU+*rpb1*+*rpb2*), valamint indelkódolást is tartalmazó adatsort hét partícióra osztották.



2. táblázat. A szekciók szintje feletti rendszerezés lehetőségei a jelenlegi négygénes *Cortinarius*-törzsfá alapján.

Leszármazási vonal provizórikus elnevezése	Szekciók, kládok
Anomali	<i>Anomali, Bolares, Camphorati, Spilomei</i>
Calochroi	<i>Calochroi, /Arcifolii</i>
Cortinarius	<i>Cortinarius</i>
Crassi	<i>Crassi, Rubicunduli</i>
Delibuti	<i>Delibuti, Subtorti</i>
Dermocybe	<i>Dermocybe, Cruentoides, Pauperae</i>
Icterinula	<i>Chrysmata, Ignelli, Rubrobasales, Walkeri, /Orixanthi, /Icterinula</i>
Leprocycbe	<i>Leprocycbe, Persplendidi, Veronicae</i>
Limonii	<i>Limonii</i>
Callistei	<i>Callistei</i>
Multiformes	<i>Cremeolinae, Malvacei, Multiformes, Vibratiles</i>
Myxacium	<i>Cuphomorphi, Defibulati, Marmorati, Myxacium</i>
Phlegmacium I	<i>Arguti, Claricolores, Elastici, Percomes, Phlegmacioides, Phlegmacium, /Caligati, /Obsoleti, /Rhizophori, /Varii</i>
Phlegmacium II	<i>Amoenolentes, Aureocistophili, Caerulescentes, Glaucopodes, Subhymenogaster, /Camptori, /Dionysae, /Eucaerulei, /Glaucocephali, /Subolivascentes</i>
Rozites	<i>Cuphocybe, Majestatici, Rozites, Subcastanelli, /Achroi</i>
Scauri	<i>Purpurascetes, Scauri</i>
Telamonia	<i>Telamonia</i> s. str. alnemzetség, <i>Purpurelli</i>
Telamonioidae	<i>Obtusi, Laeti, Illumini, /Minilaci</i>

6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

6.1. Telamonioid gombák vizsgálata

Négy kontinensről vizsgáltunk telamonioid morfológiával rendelkező pókhálógombákat, a déli féltekéről Madagaszkárról és Új Zélandról, az északi féltekéről pedig Európából és Ázsiából. A filogenetikai rokonsági viszonyokat figyelembe véve az eddig csak az északi féltekéről bizonyított nagy fajszerű *Telamonia* s. str. alnemzetség egy izolált leszármazási vonalát (*Cortinarius obscurincrustatus* nom. prov.) fedeztük fel kétféles (nrDNS ITS + LSU) elemzésünk alapján, Madagaszkáron. Ez új megvilágításba helyezheti a nemzetség evolúciós történetét, melyet a jövőben még több génszakasz és faj bevonásával kell vizsgálni.

Az Új-Zélandról Myrtaceae erdőkből leírt *Cortinarius minilacus* faj morfológiai szempontból egyértelműen beleillene a klasszikus *Telamonia* alnemzetségbe, de molekuláris filogenetikai vizsgálatok alapján távol esik a jelenleg monofiletikus kládot alkotó *Telamonia* s. str. alnemzetségtől (Soop et al. 2018, 2019). Új-Zélandról és Ausztráliából az eddig leírt telamonioid fajok nem alkotnak monofiletikus csoportot, hanem a törzsfán több izolált leszármazási vonalként jelennek meg (pl. Garnica és mtsai 2016, Soop és mtsai 2018, 2019).

Az Ázsiából kapott telamonioid minta Pakisztánból, a Himalája területéről származott. Morfológiai és molekuláris filogenetikai ismérvek a *Telamonia* s. str. alnemzetség *Cinnabarini* szekciójába helyezték, ahol új fajként írtuk le *Cortinarius longistipitatus* néven. Morfológiailag a faj szinte megkülönböztethetetlen az európai lombos erdőkben élő *C. bulliardii*-től, ami egy kollektíven használt név és minimum három filogenetikailag különálló fajt takar. A *C. longistipitatus* azonban a Himalája fenyőerdeiben él, ahol a valószínűsíthető mikorrhizapartner a *Pinus wallichiana* és a *Cedrus deodara*.

Európából két szekció revízióját végeztük el (Liimatainen és mtsai 2017). A *Bicolores* és *Saturnini* szekciók is új értelmezést kaptak a molekuláris filogenetikai eredmények tükrében. Több morfológiailag korábban ide sorolt fajról kiderült, hogy nem tartozik ebbe a két szekcióba, a nyilvánvaló morfológiai hasonlóság ellenére sem. Másrészt egy fajon belüli nagy morfológiai plaszticitásra bizonyították, hogy típusanyag-vizsgálataink során 15 fajhoz még 25 szinonim nevet találtunk. A filogenetikai fajok között viszont nagy morfológiai átfedést tapasztaltunk. A kriptikus vagy szemikriptikus fajok jelenlétére a *Telamonia* s. str. alnemzetségben már számos korábbi (pl. Niskanen és mtsai 2009, Liimatainen és mtsai 2015) és a doktori munkámhoz kapcsolódó, a *Cortinarius puellaris* (Brandrud és mtsai 2015) fajkomplexet feldolgozó munka is rávilágított

(Brandrud és mtsai 2017), ahol jelenleg morfológiai alapon nagyon nehéz vagy lehetetlen filogenetikai szempontból jól elkülönülő fajokat felismerni, molekuláris módszerek segítségével nélkül (pl. *Cortinarius biriensis*, *Cortinarius subpuellaris*).

6.2. Phlegmacioid gombák vizsgálata

A nagytermetű és általában színgazdag termőtestekkel rendelkező phlegmacioid pókhálósgombák közül a *Calochroi* szekcióból több fajt is részletesen vizsgáltunk. A *Cortinarius parasuaveolens* típusanyagának ITS-szekvenciája alapján megállapítottuk, hogy a később leírt, morfológiailag eltérő *C. pseudogracilior* konspecifikus, és ez utóbbi nevet szinonimként kell alkalmazni (Clericuzio és mtsai 2017). A két fajt korábban más-más szekciókba helyezték (*Calochroi* és *Multiformes*) a termőtesten meglévő vagy hiányzó kékes-lilás szín alapján. Ez a színbeli bélyeg azonban egyáltalán nem bizonyult jó diagnosztikai karakternek a filogenetikai vizsgálatok tükrében, és nemcsak ebben az egy esetben, hanem korábbi munkákban sem (pl. Frøslev és mtsai 2007).

A *Calochroi* szekció Humolentes kládjába tartozó két új fajt publikáltunk európai lombos erdőkből (Brandrud és mtsai 2019). A *Cortinarius hildegardiae*, általában *Quercus*, ritkábban *Fagus* dominálta erdőkből ismert eddig, a morfológiailag hasonló, de filogenetikailag távolibb *Cortinarius mariekristinae* pedig csak főleg Észak-Európából, *Tilia* fajok alól ismert. Az ökológiai és elterjedésbeli különbségek mellett a spórák mérete bizonyult fontos diagnosztikai bélyegnek a Humolentes kládon belül.

A *Riederi* szekció revíziója során az ITS-régió segítségével megállapítottuk, hogy az ebbe a kládba tartozó fajok egy izolált leszármazási vonalat alkotnak a nemzetségen belül. A típusanyagvizsgálatok valamint számos európai és észak-amerikai gyűjtés molekuláris vizsgálata után 10 fajt és egy változatot különítettünk el, melyből 7 faj és egy változat Európában is megtalálható. A *Cortinarius pallidoriederi* tudományra újként került leírásra Olaszországból, a *Riederi* szekció pedig alszekció rangról került kombinálásra. A *Riederi* fajok jelentős gazdanövény-specificitást mutattak. Az európai taxonok fele (*C. anomaloochrascens*, *C. fulvoochrascens*, *C. pallidoriederi*, *C. riederi*) kizárólag fenyőfélékkel, főleg *Picea* és *Pinus* fajokkal, míg a másik fele (*C. argenteolilacinus* var. *argenteolilacinus*, *C. argenteolilacinus* var. *dovrensis*, *C. glaucocyanopus*, *C. malachioides*) csak lombos fákkal (főleg *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata*, *Corylus avellana* és *Betula* fajokkal) képez ektomikorrhizát. Ha a két csoportot külön vizsgáljuk, akkor a morfológiai bélyegek közül a spórák mérete bizonyult a legfontosabb diagnosztikai karakternek a fajok között, utána pedig a kalapszín.

Indiából a Himalája északnyugati részéről, *Quercus leucotrichophora* által alkotott lomb-erdőkből két új phlegmacioid faj leírása van folyamatban. Egyik a *Percomes* szekcióba tartozik, mely leszármazási vonalból eddig csak Európából és Észak-Amerikából voltak formálisan leírt fajok. Mind a morfológiai bélyegek alapján (sárgás, vöröses színű termőtest, erős dohos földszag, nagy mandulaalakú spórák), mind pedig az nrDNS ITS-régió filogenetikai elemzése alapján is megállapítható volt, hogy a faj a *Percomes* szekcióba tartozik, ahol egy, még eddig leíratlan fajnak bizonyult. A *Cortinarius indorusseus* első ázsiai előfordulása ennek a szekciónak. A másik potenciális új faj szintén hasonló élőhelyről került elő. A *Cortinarius paurigarhwalensis* karakterisztikus morfológiai bélyegei alapján, amely a vöröses termőtest, az élénken megsárguló hús, valamint a pókhálógombák esetében ritka keilo- és pleurocisztídiumok megléte, egyértelműen az európai elterjedésű *Cortinarius rubicundulus* rokonsági körébe tartozik, melyet ITS és LSU szekvenciák filogenetikai elemzése alapján meg is erősítettünk. Továbbá a GenBank és UNITE adatbázisokból letöltött hasonló szekvenciákat együtt elemezve a *Rubicunduli* szekcióban 12 filogenetikai faj jelenlétét sikerült kimutatnunk, melyek közül kilenc nincs formálisan leírva. Korábban a *C. rubicundulus* fajnak nem voltak ismert közeli rokonai, majd 2003-ban Új-Zélandról leírták a *C. subgemmeus* fajt (Soop 2003). Az általunk Indiából felfedezett *C. paurigarhwalensis* a harmadik formálisan leírt faj ebből a szekcióból. A többi szekvencia főleg Ausztrálázsiaiából, Japánból és Európából származnak. Ez a rejtett diverzitás is jelzi, hogy a kevésbé kutatott területeken jelentős lehet a még leíratlan gombafajok száma.

6.3. Anomaloid gombák vizsgálata

Az *Anomali* szekcióban hasonló, illetve még nagyobb feltáratlan diverzitást találtunk globális ITS-szekvenciaelemzésünk alapján. A 92 filogenetikai fajból mindössze 26-hoz tudtunk már leírt fajnevet társítani típusanyag-szekvenciák vizsgálata alapján. Így gyakorlatilag a fajoknak csak kevesebb, mint a 30%-át írták már le. A nevezéktani kérdések tisztázása érdekében először az Európából leírt, klasszikus fajokat tipizáltuk (*C. albocyaneus*, *C. anomalus*, *C. caninus*, *C. tabularis*), valamint két korábban az *Anomali* szekcióba sorolt jellegzetes fajt a *C. bolaris*-t és a *C. spilomeus*-t is. Két tudományra új faj is leírásra került (*Cortinarius jonimitchelliae* és *Cortinarius pastoralis*). A több mint 700 ITS-szekvenciát tartalmazó *Anomali* törzsfá alapján látható volt, hogy a szekció diverzitásközpontja, jelenlegi tudásunk szerint Észak-Amerika. A filogenetikai elemzéseinket részletes morfológiai és típusanyag-vizsgálatokkal kiegészítve 41 faj jelenlétét mutattuk ki Észak-Amerikából. Ebből 13 fajt tudományra újként írunk le, valamint 14 további fajt nem kellő

mennyiségű morfológiai és/vagy molekuláris adat hiányában *Cortinarius* sp1–*Cortinarius* sp14-ként jelöltünk. Megállapítható volt, hogy egyelőre kevés információval rendelkezünk az észak-amerikai fajokról ahhoz, hogy morfológiai határozókulcsot lehessen összeállítani. A fajkonceptió elsősorban a molekuláris filogenetikai eredményekre támaszkodik, melyet azonban minden faj esetében részletes morfológiai leírással is kiegészítettünk, a rendelkezésre álló anyagok alapján. Az *Anomali* szekcióra is jellemző volt a kriptikus vagy szemikriptikus fajok jelenléte. Az ITS-filogenetika alapján jól elkülönült fajok között a morfológiai bélyegek nagymértékben átfednek, míg egy fajon belül található minták morfológiai bélyegei nagyon variábilisak. További gyűjtések részletes morfológiai jellemzése és molekuláris azonosítása együttesen szükséges ahhoz, hogy a jövőben esetleges konstans diagnosztikai bélyegeket lehessen találni ennél a csoportnál.

A meglévő adatokból fajszámbecslést is végeztünk az észak-amerikai *Anomali* fajokra. Az elemzésnél figyelembe vettük a fajok és az egy-egy fajhoz tartozó gyűjtések számát. A diagramon a telítési görbe még emelkedő tendenciát mutat, ami alapján az állapítható meg, hogy további új fajok felfedezése várható még Észak-Amerikából.

A déli féltekéről, Új-Zélandról és Madagaszkárról származó mintákat is vizsgáltunk, melyek molekuláris adatok alapján az *Anomali* szekcióba kerültek az elemzéseink alapján. Az új-zélandi faj *Cortinarius durifoliorum* néven került leírásra, ami a csak Tasmaniából ismert *C. sclerophyllum*-nak a közeli testvérfajának bizonyult. Morfológiailag inkább a *Spilomei* szekció tagjaira hasonlít a tönk vöröses színű általános burokmaradványai miatt, azonban molekuláris filogenetikai eredmények (ITS + LSU régiók) alapján egyértelműen az *Anomali* szekcióba tartozik, ahol az általános burok színe többnyire sárgás. Új-Zélandról ezidáig két *Anomali* szekcióba tartozó fajt írtak le (*C. rattinoides* és *C. suecicolor*), de környezeti minták és termőtestalapú vizsgálatok alapján több faj is előfordul és leírásra vár a területről. A madagaszkári minták molekuláris azonosítás után két kládba csoportosultak a törzsfánkon. Az egyik esetében egyetlen ITS-szekvenciánk volt, emiatt formális leírást nem készítettünk. A másik kládba öt madagaszkári szekvenciánk került, így lehetőség nyílt a részletesebb morfológiai vizsgálatra, és ezután a *Cortinarius austroanomalus* tudományra új fajként való leírására. Filogenetikai elemzésünkben egy génbanki, Seychelleszigetéről származó szekvencia is együtt csoportosult a *C. austroanomalus* szekvenciáival. Ebben az esetben kisebb intraspecifikus ITS-variabilitás volt megfigyelhető a madagaszkári mintákhoz képest, amely valószínű a geográfiai elkülönülésre vezethető vissza. Egyelőre azonban ez a különbség nem volt elegendő, hogy két külön fajról beszéljünk, ráadásul a filogenetikai elemzésben sem alkottak külön, támogatott monofiletikus csoportot. Az *Anomali* szekcióba tartozó pókhálógombát még nem írtak le korábban a térségből.

6.4. A pókhálógombák nemzetségen belüli rendszerezése

Globális taxonmintavétel és négygénes (ITS, LSU, *rpb1*, *rpb2*) adatsor alapján elvégzett maximum likelihood alapú elemzéseink után a kapott törzsfák és morfológiai ismeretek ötvözésével 37 már létező szekció revízióját végeztük el, emellett 42 új szekciót írtunk le, melyből 13 leírásban vettem részt szerzőként.

Számos tradicionális szekció, az alnemzetségekhez hasonlóan polifiletikusnak bizonyultak a molekuláris filogenetikai eredményeink tükrében. Több esetben a filogenetikai alapú rendszerezés, ahol egy-egy monofiletikus csoport alapján kerültek kijelölésre a szekciók, új diagnosztikai karaktereket fedtek fel, melyek a morfológiai alapú rendszertannál rejtve maradtak, valamint azok a bélyegekről, melyek korábban definiáltak egy-egy csoportot, kiderült, hogy nem jó rendszerező tulajdonságok. Ilyenre egyik példa a *Claricolores* szekció, melyet tradicionális értelemben a pókhálógombáknál szokatlan orsó alakú spórák valamint a termőtestek csoportos növekedési formája határozott meg. Ezek alapján a szekciót a *C. claricolor*, *C. turmalis* és a *C. variegatus* alkották (Brandrud és mtsai 1990), melyek boreális fenyő- vagy ritkán lombos erdőkben élő fajok. Négygénes filogenetikai elemzésünk alapján a *C. variegatus* egy izolált leszármazási vonalnak bizonyult, míg a *C. turmalis* egy Új-Zélandról leírt fajjal (*C. picoides*) alkotott egy erősen támogatott monofiletikus csoportot. Ez alapján erre a két fajra létrehoztuk a *Turmales* szekciót, melyre igaznak bizonyult az eredetileg a *Claricolores* szekcióra jellemző két morfológiai tulajdonság, tehát az orsó alakú spórák és a csoportos növekedés. Az a leszármazási vonal, ahová a *Claricolores* szekció típusfaja a *C. claricolor* került, monofiletikus csoportot alkotott a *C. praestans*, a *C. blattoi* és a *C. cumatilis* fajokkal, melyek a morfológiai alapú rendszerezésnél teljesen más szekciókba (pl. *Caerulescentes*, *Phlegmacium*) tartoztak a termőtesteken jelen lévő kékes/lilás színek miatt. Az új csoportosítás alapján azonban a kalap peremének jellegzetes ráncossága, mint az összes ide tartozó fajnál meglévő diagnosztikai bélyeg, lett a *Claricolores* szekcióra jellemző szünapomorf bélyeg (lásd még Brandrud és mtsai 2013).

A fentiekben említett *Turmales* szekcióhoz hasonlóan, az új, főleg déli féltekéről származó fajok felfedezése eredményeképpen, több kisebb szekcióba is mindkét féltekéről kerültek fajok, melyeket fontos, közös morfológiai bélyegek is jellemeznek. Ilyen például a boreális és hegyvidéki fenyvesekben előforduló *C. crassus* és az új-zélandi Nothofagaceae erdőkből leírt *C. eutactus*, mely két faj alkotja jelenleg a *Crassi* szekciót. A két faj, így a szekció is a közös termőtesthabitussal mellett a pókhálógombáknál ritka keilocisztídiumok meglétével jellemezhető. Egy további ilyen példa a *Rubicunduli* szekció, mely a szintén boreális és hegyvidéki fenyvesekben élő *C. rubicundulus* és az

új-zélandi *C. subgemmeus* által alkotott monofiletikus csoport, valamint ide tartozik még az India északnyugat-himalájai részéről újonnan leírt *C. paurigarhwalensis* is. Mindhárom faj és a *Rubicunduli* szekció is a sárguló hús és a jellegzetes keilocisztídiumok meglétével jellemezhető.

A szekciók nagy része azonban főleg az egyik vagy másik féltekén fordulnak elő, így például az északi-féltekére jellemző, főleg phlegmacioid habitussal bíró csoport a *Calochroi*, *Caerulescentes*, *Claricolores*, *Multiformes* és *Riederi* szekciók. A déli féltekére pedig jellemzők például a *Cremaeolinae*, *Persplendidi* és *Marmorati* szekciók. Érdekesség, hogy ez utóbbi három szekció testvércsoportjai minden esetben északi féltekén endemikus szekciók (*Cremaeolinae-Multiformes*, *Persplendidi-Leprocybe*, *Marmorati-Myxaciium*). E szekciópárok között morfológiai hasonlóság is megfigyelhető.

Olyan esetekre is találtunk példát, amikor a szekciók tagjai többségében csak az egyik féltekén található meg, míg a másikon csak egy-egy képviselővel rendelkeznek. Ilyen például a *Pauperae* szekció, ami a déli féltekére jellemző, de egy faj megtalálható Európában is (*C. olivaceofuscus*). Ellenkező példa a *Phlegmacioides* szekció, mely igen elterjedt, nagyobb fajszerű szekció Európában és Észak-Amerikában, viszont csak egy faj ismert eddig a déli féltekéről, Ausztráliából (*C. lavendulensis*).

Vannak olyan, feltehetőleg ősi csoportok, melyek még a Pangea szuperkontinens feldarabolódása előtt alakulhattak ki, és tovább evolválódva több vagy az összes kontinensen jelen vannak most is. Ilyenek például az *Anomali* (lásd 5.8. fejezet), *Cortinarius*, *Defibulati* és *Obtusi* szekciók.

6.5. Morfológiai bélyegek áttekintése a molekuláris filogenetikai eredmények tükrében, konklúzió

Molekuláris filogenetikai és taxonómiai vizsgálatokat végeztünk a *Cortinarius* nemzetség három nagy morfológiai csoportjában. Vizsgáltunk telamonioid (*Telamonia* s. str. és s.l. alnemzettség), phlegmacioid (*Calochroi*, *Riederi*, *Percomes*, *Rubicunduli* szekciók) és anomaloid (*Anomali*, *Spilomei*, *Bolares* szekciók) habitussal rendelkező gombákat. A vizsgált mintáink összesen öt kontinensről származtak (Európa, Észak-Amerika, Afrika (Madagaszkár), Ázsia (India, Pakisztán), Ausztrálázsia (Új-Zéland)).

Fajkonceptiónk alapvetően minden esetben az nrDNA ITS-régiójának filogenetikai elemzésére alapult, mely lókus az eddigi pókhálósgombákkal foglalkozó tanulmányokban egyöntetűen alkalmasnak bizonyult a fajok azonosítására (Frøslev és mtsai 2005, 2007, Niskanen és

mtsai 2009, 2013, 2016, Liimatainen és mtsai 2014, Garnica és mtsai 2016, Mahiques és mtsai 2018). A molekuláris eredményeket minden esetben ötvöztük a morfológiai ismereteinkkel. A többségében, kriptikusnak tűnő leszármazási vonalak morfológiailag és/vagy ökológiailag is elkülöníthetők voltak egymástól, így ezekben az esetekben ún. szemikriptikus fajokról beszélhetünk. Azonban a morfológiai elkülönítéshez egy faj több mintájának akkurátus vizsgálata szükséges, és akár évekbe is telhet, míg a megfelelő információ birtokába kerülhetünk, a termőtestképzés kiszámíthatatlansága következtében, amely jellemző a pókhálósgombákra és általában a nagygombákra. Ezért jelenleg a nemzetségben a molekuláris azonosítás (minimum ITS-szekvenciával), mint első lépés, szinte elkerülhetetlen a pontos faji meghatározásokhoz. Vizsgálataink során újfent igazolódt, hogy számos korábbi fontos, a morfológia alapú taxonómiában alkalmazott diagnosztikai bélyeg nem alkalmas a természetes leszármazási vonalak elkülönítésében. Ezzel párhuzamosan a molekuláris eredményeknek köszönhetően új morfológiai bélyegeket ismerhettünk meg, melyek viszont fontosak egy-egy faj vagy szekció elkülönítésében. Ezek a jellegek azonban leszármazási vonalanként változók, tehát egységes morfológiai tulajdonságokat, melyek alkalmasak lennének az összes taxonok elkülönítésére, nem találtunk. A *Riederi* szekció vizsgálatakor például a spórák mérete, a kalap színe és az ökológiai preferencia bizonyult fontosnak a fajok elkülönítésében, azonban a *Bicolores*, a *Saturnini* és az *Anomali* szekciók esetében ezek nem voltak releváns tulajdonságok. Általánosan megállapítható volt korábbi munkákhoz hasonlóan (pl. Frøslev és mtsai 2007), hogy a termőtesteken megfigyelhető vagy hiányzó kékes/lilás szín önmagában semmilyen taxonómiai jelentőséggel nem rendelkezik. Az *Anomali* szekcióban, ahol a jelenleg ismert fajok kb. 2/3-át az elmúlt évek filogenetikai vizsgálatai tártak fel, egyelőre kevés a tudásunk ahhoz, hogy morfológiai szempontból egyértelmű határozóbélyegeket találjunk.

A négyéves elemzésünk alapján készített nemzetségen belüli revízió számos természetes leszármazási vonalat derített fel, főleg a déli félteke pókhálósgombáira koncentrálna. Az új infragenerikus rendszerezés így lehetőséget biztosít arra, hogy a jövőben a filogenetikai és a morfológiai vizsgálatok ötvözésével tovább gyarapítsuk tudásunkat, és jobban megismerjük, illetve megértsük a jelenleg legnagyobb fajszerű nagygombanemzetség evolúciós történetét elterjedését és szerepét az erdei ökoszisztémákban.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Doktori munkám során a pókhálósgombák (*Cortinarius*) nemzetségben végeztem taxonómiai és filogenetikai vizsgálatokat morfológiai és molekuláris módszerek segítségével. Célunk volt: **(1)** különböző gyűjtemények vizsgálata, különös tekintettel Európán kívüli területekre; **(2)** típusanyagok molekuláris vizsgálata nevezéktani és taxonómiai kérdések tisztázásához; **(3)** ITS-vonalkód szekvenciák létrehozása és deponálása publikus adatbázisokban; **(4)** tudományra új taxonok leírása, jellemzése; **(5)** morfológiai és molekuláris adatokon alapuló taxonómiai és filogenetikai revíziót végezni több telamonioid (*Bicolores*, *Cinnabarini*, *Saturnini* szekciók, *C. puellaris* fajkomplex), phlegmacioid (*Calochroi*, *Percomes*, *Riederi*, *Rubicunduli* szekciók) és anomaloid (*Anomali* szekció) csoportban; **(6)** a pókhálósgombák globális nemzetségen belüli (infragenerikus) rendszerezésének revíziója.

(1) Saját, európai gyűjtések mellett vizsgálatokat végeztünk Észak-Amerikából (USA, Kanada), Ázsiából (India, Pakisztán), Madagszkárról és Új-Zélandról származó mintákon is. **(2–3)** A doktori munka eredményeit 12 cikkben publikáltuk (további két kézirat benyújtás alatt), melyekben összesen 138 típusanyag ITS-szekvenciáját hoztuk létre. A típusanyag-szekvenciák mellett további összesen 913 nagyobb részt ITS-vonalkód szekvenciát, de nrDNS LSU, *rpb1* és *rpb2* szekvenciát is deponáltunk a GenBank adatbázisában. **(4)** Taxonómiai és filogenetikai revízióink során 26 új taxon (17 faj, 9 szekció) tudományra újként való leírásában valamint 8 új nevezéktani kombináció elkészítésében vettem részt. Madagaszkárról és egyben a déli féltekről, először mutattuk ki a *Telamonia* s. str. alnemzetség képviselőjét. **(5)** A *Cinnabarini* szekció, a *C. puellaris* fajkomplex, valamint a *Calochroi*, a *Percomes* és a *Rubicunduli* szekciók esetében új fajokat írtunk le Európából, Pakisztánból és Indiából. Filogenetikai és morfológiai eredményeink alapján rendeztük a *Bicolores*, *Saturnini* és *Riederi* szekciók taxonómiáját Európában és részben Észak-Amerikában. Az *Anomali* szekciót globális léptékben vizsgáltuk. Rendeztük az alapfajok taxonómiáját és nevezéktanát neo- és epitípusok kijelölésével. Megállapítottuk, hogy a szekció diverzitásközpontja Észak-Amerika, ahol még több faj felfedezése várható a jövőbe. Elvégeztük az *Anomali* szekció észak-amerikai revízióját és a 41 általunk ismert faj közül 13-at tudományra újként javasoljuk leírni. **(6)** Négy lókuszt (nrDNS ITS és LSU, *rpb1*, *rpb2*) és 789 *Cortinarius* minta bevonásával rendeztük a nemzetségen belüli rokonsági viszonyokat. A revízió során 42 új szekció bevezetését javasoltuk. Megállapítottuk, hogy a rendelkezésre álló adatok alapján jelenleg csak a faj felett egy szinttel (szekciósinten) lehet megbízható klasszifikációt készíteni a nemzetségben, amennyiben monofiletikus csoportokat fogadunk el a rendszerezés alapegységének.

8. SUMMARY

In this PhD thesis, taxonomic and phylogenetic studies in the genus *Cortinarius* were performed using combined morphological and molecular methods.

The main aims of this study were: **(1)** to investigate various *Cortinarius* collections with special emphasis on non-European materials; **(2)** to perform molecular phylogenetic studies of type specimens in order to clarify nomenclatural and taxonomic issues; **(3)** to generate ITS barcode sequences and to deposit them in public sequence repositories; **(4)** to describe and characterize new taxa to science **(5)** to make taxonomic and phylogenetic revisions based on combined morphological and molecular data on some telamonioid (sections *Bicolores*, *Cinnabarini*, and *Saturnini*, *C. puellaris* complex), phlegmacioid (sections *Calochroi*, *Percomes*, *Riederi*, and *Rubicunduli*), and anomaloid (sect. *Anomali*) lineages of *Cortinarius*; **(6)** to revise the infrageneric classification of the genus.

(1) We investigated own samples collected across Europe as well as materials originated from North America (Canada, USA), Asia (India, Pakistan), Madagascar and New Zealand. **(2–3)** The results of this thesis were published in 12 papers (and two manuscripts are yet under submission). We generated 138 type sequences (ITS) in addition to 913 other sequences (mainly ITS barcodes) but also nrDNA LSU, *rpb1*, *rpb2* sequences were deposited in GenBank. **(4)** During our taxonomic and phylogenetic revisions of various groups of *Cortinarius*, we described 26 taxa (17 species, 9 sections) new to science, furthermore 8 new combinations were proposed. Our results indicated first time the presence of subgen. *Telamonia* s. str. in Madagascar as well as in the Southern Hemisphere. **(5)** New species were described from Europe, Pakistan and India in sect. *Cinnabarini*, in the *C. puellaris* complex, as well as in sections *Calochroi*, *Percomes* and *Rubicunduli*. Based on phylogenetic and morphological results we clarified the taxonomy of sections *Bicolores*, *Saturnini* and *Riederi* in Europe and partly in North America. In sect. *Anomali* we fixed the classical names with neo- and epitypifications. After a global-scale investigation we ascertained that the centre of the species diversity in sect. *Anomali* is in North America where more species might be discovered in the future. North American species of sect. *Anomali* were also revised. From the 41 recognized species 13 were proposed as new to science. **(6)** Based on our analyses of four loci (nrDNA ITS and LSU, *rpb1*, *rpb2*) and 789 *Cortinarius* samples we proposed a new infrageneric classification of the genus describing 42 new sections. With our present knowledge we considered sections as the only reliable supraspecific rank suitable for structuring the genus, if we accept monophyletic groups as the basis of classification.

9. IRODALOMJEGYZÉK

- Ahmad S, Iqbal SH, Khalid AN (1997) *Fungi of Pakistan*. Sultan Ahmad Mycological Society of Pakistan. Nabiza printers, Lahore.
- Albert L, Dima B. (2005) *Cortinarius* species from the Bátorliget-primeval bog and from the Fényi-forest. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* **52**(2): 223.
- Albert L, Dima B. (2008) Néhány ritka és veszélyeztetett *Cortinarius* (*Phlegmacium*) faj Magyarországon. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **47**(2): 129–148.
- Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW, Lipman DJ. (1990) Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology* **215**: 403–410.
- Ammirati JF (2014) Nomenclatural novelties. *Index Fungorum* **93**: 1.
- Ammirati JF, Garnica S, Halling RE, Mata M, Mueller GM, Carranza J. (2007) New *Cortinarius* species associated with *Quercus* and *Comarostaphylis* in Costa Rica. *Canadian Journal of Botany* **85**: 794–812.
- Ammirati JF, Niskanen T, Liimatainen K, Bojantchev D, Peintner U, Kuhnert–Finkernagel R, Cripps C (2017) Spring and early summer species of *Cortinarius*, subgenus *Telamonia*, section *Colymbadini* and *Flavobasilis*, in the mountains of western North America. *Mycologia* **109**(3): 443–458.
- Anisimova M, Gil M, Dufayard J-F, Dessimoz C, Gascuel O (2011) Survey of branch support methods demonstrates accuracy, power, and robustness of fast likelihood based approximation schemes. *Systematics Biology* **60**(5): 685–699.
- Arnolds E, Ommering G. (1996) *Bedreigde en kwetsbare paddestoelen in Nederland*. Rapport IKC Natuurbeheer nr. 24, Wageningen.
- Babos M. (1989) Magyarország kalaposgombáinak (Agaricales s. l.) jegyzéke. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **28**(1–3): 3–234.
- Ballarà J, Cadiñanos-Aguirre JA, Campos JC, Esteve-Raventós F, Fernández-Sasia R, Guitérrez C, Hernanz J, Mahiques R, Moreno G, Ortega A, Palazón F, Reyes JD, Vila J. (2007): *Cortinarius Ibero-insulares* 1. Fungi Non Delineati 41–42. Edizioni Candusso, Alassio, 272 pp.
- Ballarà J, Cadiñanos-Aguirre JA, Campos JC, Esteve-Raventós F, Fernández-Sasia R, Guitérrez C, Mahiques R, Mateos A, Moreno G, Ortega A, Palazón F, Pérez A, Pérez-de-Gregorio MÀ, Reyes JD, Suárez E, Suárez-Santiago V, Vila J. (2009): *Cortinarius Ibero-insulares* 2. Fungi Non Delineati 48–49. Edizioni Candusso, Alassio, 248 pp.
- Bellanger J-M. (2015) Les cortinaires calochroïdes: une mise au point taxinomique. *Documents Mycologiques* **36**: 3–34.
- Bendiksen E, Høiland K, Brandrud TE, Jordal JB. (1998) *Truede og sårbare sopparter i Norge – en kommentert rødliste*. Fungiflora, Oslo.

- Benkert D, Dörfelt H, Hardtke H-J, Hirsch G, Kreisel H, Krieglsteiner GJ, Lüderitz M, Runge A, Schmid H, Schmitt JA, Winterhoff W, Wöldecke K, Zehfuß H-D, Einhellinger A, Groß G, Große-Brauckmann H, Nuss I, Wölfel G. (1992) *Rote Liste der gefährdeten Großpilze in Deutschland*. Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V. & Naturschutzbund Deutschland e.V. (NABU) (szerk.). IHW-Verlag, Eching.
- Berkeley MJ. (1852) Decades of fungi; Sikkim and Khassya fungi. *Hooker's Journal of Botany and Kew Gardens Miscellany* 4: 130–140.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1992b): *Atlas des Cortinaires*. Pars V. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Annecy.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1994a) *Atlas des Cortinaires. Clé générale des sous-genres, sections, sous-sections et séries*. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, La Roche-sur-Foron.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1994b): *Atlas des Cortinaires*. Pars VI. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, La Roche-sur-Foron.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1995): *Atlas des Cortinaires*. Pars VII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, La Roche-sur-Foron.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1996): *Atlas des Cortinaires*. Pars VIII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, La Roche-sur-Foron.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1997): *Atlas des Cortinaires. Les Cortinaires Hinnuloïdes*. Hors-série no 1. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, La Roche-sur-Foron.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1999): *Atlas des Cortinaires*. Pars IX. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Seynod.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (2000): *Atlas des Cortinaires*. Pars X. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Lyon.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (2001): *Atlas des Cortinaires*. Pars XI. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Lyon.
- Bidaud A, Carteret X, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (2012): *Atlas des Cortinaires*. Pars XX. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Carteret X, Reumaux P, Moëgne-Loccoz P. (2013): *Atlas des Cortinaires*. Pars XXI. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Henry R, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1991): *Atlas des Cortinaires*. Pars III. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Annecy
- Bidaud A, Henry R, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (1992a): *Atlas des Cortinaires*. Pars IV. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Annecy.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Carteret X, Reumaux P. (2005): *Atlas des Cortinaires*. Pars XV. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.

- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P, Carteret X. (2006): *Atlas des Cortinaires*. Pars XVI. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P, Carteret X. (2008): *Atlas des Cortinaires*. Pars XVII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P, Carteret X. (2009): *Atlas des Cortinaires*. Pars XVIII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P, Carteret X. (2010): *Atlas des Cortinaires*. Pars XIX. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Bellanger J-M, Carteret X, Reumaux P, Moëgne-Loccoz P. (2014): *Atlas des Cortinaires*. Pars XXII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Bellanger J-M, Carteret X, Reumaux P, Moëgne-Loccoz P. (2015): *Atlas des Cortinaires*. Pars XXIII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Bellanger J-M, Carteret X, Reumaux P, Moëgne-Loccoz P. (2017): *Atlas des Cortinaires*. Pars XXIV. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Carteret X, Eyssartier G, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (2002): *Atlas des Cortinaires*. Pars XII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Carteret X, Eyssartier G, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (2003): *Atlas des Cortinaires*. Pars XIII. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Bidaud A, Carteret X, Eyssartier G, Moëgne-Loccoz P, Reumaux P. (2004): *Atlas des Cortinaires*. Pars XIV. Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Marlioz.
- Blackwell M. (2011): The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *Amer. J. Bot.* 98(3): 426–438.
- Bohus G. (1970) Interessantere *Cortinarius*-Arten aus dem Karpaten-Becken I. – *Annales hist.-nat. Mus. natn. Hungarici* **62**: 137–148.
- Bohus G. (1976) Interessantere *Cortinarius*-Arten aus dem Karpaten-Becken II. – *Annales hist.-nat. Mus. natn. Hungarici* **68**: 51–58.
- Bohus G. (1979) Interessantere *Cortinarius*-Arten aus dem Karpaten-Becken III. – *Annales hist.-nat. Mus. natn. Hungarici* **71**: 65–72.
- Bohus G. (1987) Zur Variabilität des *Cortinarius uraceus* Fries. *Beiträge zur Kenntnisse der Pilze Mitteleuropas* **3**: 305–306.
- Bohus G. (1995) A Moser könyvében (Moser M. (1983) Die Röhlinge und Blätterpilze in H. Gams: Kleine Kryptogamenflora, II b/2. G. Fischer Verlag, Stuttgart) még nem említett *Cortinarius* fajokról megjelent képek jegyzéke. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **34**(2–3): 109–127.
- Bohus G, Rimóczi I, Csillag A. (1993) *Cortinarius* fajok spóramorfológiai vizsgálata és taxonómiai vonatkozásai. *Annales Univ. Sci. Budapest. R. Eötvös Nom., Sect. Biol, Pars Bot. Suppl.* **43–44**: 71–72.

- Borchsenius F. (2009) *FastGap 1.2*. Department of Bio-sciences, Aarhus University, Denmark. Published online at: http://www.aubot.dk/FastGap_home.htm
- Borovička J, Bušek B, Mikšík M, Dvořák D, Jeppesen TS, Dima B, Albert L, Frøslev TG. (2015) *Cortinarius prodigiosus*—a new species of the subgenus *Phlegmacium* from Central Europe. *Mycological Progress* **14**: 29.
- Borovička J, Braeuer S, Žigová A, Gryndler M, Dima B, Goessler W, Frøslev TG, Kameník J, Kärcher R. (2017) Resurrection of *Cortinarius coalescens*: taxonomy, chemistry, and ecology. *Mycological Progress* **16**: 927–939. DOI 10.1007/s11557-017-1331-z
- Bouriquet MG. (1943) Notes de Mycologie malgache. *Bulletin de l'Académie Malgache*. **25**: 12–24.
- Bödeker ITM, Clemmensen KE, de Boer W, Martin F, Olson Å, Lindahl BD. (2014) Ectomycorrhizal *Cortinarius* species participate in enzymatic oxidation of humus in northern forest ecosystems. *New Phytologist* **203**: 245–256. <https://doi.org/10.1111/nph.12791>.
- Brandrud TE, Melot J (1990) Validations and new combinations in *Cortinarius*, with special emphasis on infrageneric taxa of subgenus *Phlegmacium* (Agaricales). *Nordic Journal of Botany* **10**(5): 535–538.
- Brandrud TE, Bendiksen E, Dima B. (2015): Some new and little known telamonioid *Cortinarius* species from Norway. *Agarica* **36**: 11–42.
- Brandrud TE, Frøslev TG, Dima B. (2018a) Rare, whitish–pale ochre *Cortinarius* species of sect. *Calochroi* from calcareous *Tilia* forests in South East Norway. *Agarica* **38**: 3–20.
- Brandrud TE, Schmidt-Stohn G, Dima B. (2019) *Cortinarius hildegardiae* and *C. mariekristinae* spp. nov., two new species in the phlegmacioid clade Humolentes (sect. *Calochroi* s. l.). *Sydowia* **71**: 115–127.
- Brandrud TE, Bellù F, Frøslev TG, Schmidt-Stohn G. (2013) *Cortinarius* subgenus *Phlegmacium* section *Claricolores* and the story about *Cortinarius blattoi* Mazza. *Journal des J.E.C.* **15**: 14–30.
- Brandrud TE, Dima B, Liimatainen K, Niskanen T. (2017) Telamonioid *Cortinarius* species of the *C. puellaris* group from calcareous *Tilia* forests. *Sydowia* **69**: 37–45.
- Brandrud TE, Evju M, Blaaid R, Skarpaas O. (2016) *National monitoring of calcareous lime forests and calcareous lime forest fungi. Results from the first monitoring period 2013–2015.* (in Norwegian)]. NINA Rapport 1297, 128 pp.
- Brandrud TE, Lindström H, Marklund H, Melot J, Muskos S. (1990): *Cortinarius*, *Flora Photographica*. Vol. 1. English version. Cortinarius HB, Matfors.
- Brandrud TE, Lindström H, Marklund H, Melot J, Muskos S. (1992): *Cortinarius*, *Flora Photographica*. Vol. 2. English version. Cortinarius HB, Matfors.
- Brandrud TE, Lindström H, Marklund H, Melot J, Muskos S. (1994): *Cortinarius*, *Flora Photographica* Vol. 3. English version. Cortinarius HB, Matfors.

- Brandrud TE, Lindström H, Marklund H, Melot J, Muskos S. (1998): *Cortinarius*, *Flora Photographica* Vol. 4. English version. Cortinarius HB, Matfors.
- Brandrud TE, Lindström H, Marklund H, Melot J, Muskos S. (2018b): *Cortinarius*, *Flora Photographica* Vol. 5. English version. Cortinarius HB, Matfors.
- Brandrud TE, Schmidt-Stohn G, Liimatainen K, Niskanen T, Frøslev TG, Soop K, Bojantchev D, Kytövuori I, Jeppesen TS, Bellù F, Saar G, Oertel B, Thines M, Ali T, Dima B (2018c) *Cortinarius* sect. *Riederi*: taxonomy and phylogeny of the new section with European and North American distribution. *Mycological Progress* **17**(12): 1323–1354.
- Britzelmayr M. (1885) Hymenomyceten aus Südbayern 4: *Cortinarius*, *Paxillus*, *Hygrophorus*, *Lactarius*, *Russula*, *Cantharellus*, *Marasmius*, *Lentinus*, *Panus*, *Trogia*, *Schizophyllum*, *Lenzites*. *Berichte des Naturhistorischen Vereins Augsburg* **28**: 119–160.
- Buyck B. (2008) The edible mushrooms of Madagascar: an evolving enigma. *Economic Botany* **62**(3): 509–520.
- Buyck B. (2002) Preliminary observations on the diversity and habitats of *Russula* (Russulales, Basidiomycotina) in Madagascar. *Micologia e Vegetatione Mediterranea* **162**: 133–147.
- Buyck B, Verbeken A, Eberhardt U. (2007) The genus *Lactarius* in Madagascar. *Mycological Research* **111**(7): 787–798.
- Cadiñanos-Aguirre JA. (2004) *Cortinarius* subgénero *Phlegmacium* raros o interesantes. *Fungi non delineati XXIX.*, Edizioni Candusso, Alassio.
- Cailleux A. (1981) Code des couleurs des sols. Boubée, Paris.
- Carriconde F, Gardes M, Bellanger J-M, Letellier K, Gigante S, Gourmelon V, Ibanez T, McCoy S, Goxe J, Read J, Maggia L (2019) Host effects in high ectomycorrhizal diversity tropical rainforests on ultramafic soils in New Caledonia. *Fungal Ecology* **39**: 201–212.
- Chambers SM, Sawyer NA, Cairney JWG. (1999) Molecular identification of co-occurring *Cortinarius* and *Dermocybe* from southeastern Australian sclerophyll forests. *Mycorrhiza* **9**: 85–90.
- Clericuzio M, Dovana F, Bellanger J-M, Brandrud TE, Dima B, Frøslev TG, Boccardo F, Jeppesen TS, Vizzini A. (2017): *Cortinarius parasuaveolens* (= *C. pseudogracilior*): new data on a very poorly known species of section *Calochroi*. *Sydowia* **69**: 215–228.
- Colwell RK. (2013) *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9. purl.oclc.org/estimates
- Consiglio G. (2012) *Il Genere Cortinarius in Italia*. Parte sesta. – A. M. B. Fond. Centro Studio Micologici, Trento.
- Consiglio G, Antonini D, Antonini M. (2003): *Il Genere Cortinarius in Italia*. Parte prima. – A. M. B. Fond. Centro Studio Micologici, Trento.

- Consiglio G, Antonini D, Antonini M. (2004): *Il Genere Cortinarius in Italia*. Parte seconda. – A. M. B. Fond. Centro Studio Micologici, Trento.
- Consiglio G, Antonini D, Antonini M. (2005): *Il Genere Cortinarius in Italia*. Parte terza. – A. M. B. Fond. Centro Studio Micologici, Trento.
- Consiglio G, Antonini D, Antonini M. (2006): *Il Genere Cortinarius in Italia*. Parte quarta. – A. M. B. Fond. Centro Studio Micologici, Trento.
- Consiglio G, Antonini D, Antonini M. (2007): *Il Genere Cortinarius in Italia*. Parte quinta. – A.M.B. Fondazione. Centro Studio Micologici, Trento.
- Cooke MC, Masee G. (1890) Fungi of Madagascar. *Grevillea* **18**: 49–51.
- Courtecuisse R. (1997) Liste rouge des champignons menaces de la region Nord-Pas-de-Calais. *Cryptogamie, Mycologie* **18**: 183–219.
- Das K, Chakraborty D, Parihar A. (2013) *Cortinarius trivialis*, a new record of wild mushroom from India showing intercontinental conspecificity. *NeBIO* **4**(5): 91–93.
- Das K, Chakraborty D. (2014) *Cortinarius flammeus* Berk. – a poorly known species. *NeBIO* **5**(2): 9–12.
- Das K, Chakraborty D. (2015) Two new records of *Cortinarius* from Sikkim (India). *Journal on New Biological Reports* **4**(1): 1–6.
- Dickie IA, Bolstridge N, Cooper JA, Peltzer DA. (2010) Co-invasion by *Pinus* and its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* **187**: 475–484. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03277.x>.
- Dima B, Albert L. (2008) A *Cortinarius* nemzetség némenklatúrájának kezdeti revíziója, figyelembe véve a hazai szakirodalomban használt neveket. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* **55**(2): 182–183.
- Dima B, Albert L. (2009) Négy ritka *Cortinarius* faj (Agaricales Basidiomycota) Magyarországról. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **48**(2): 133–144.
- Dima B, Albert L. (2011) A *Cortinarius humolens* Magyarországon. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **50**(2): 141–148.
- Dima B, Siller I. (2008) *Cortinarius* fajok a Szalafői „Őserdő” Erdőrezervátumból. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* **55**(2): 181–182.
- Dima B, Liimatainen K, Niskanen T, Kytövuori I, Bojantchev D. (2014) Two new species of *Cortinarius*, subgenus *Telamonina*, sections *Colymbadini* and *Uracei*, from Europe. *Mycological Progress* **13**: 867–879.
- Dima B, Lindström H, Liimatainen K, Olson A, Soop K, Kytövuori I, Dahlberg A, Niskanen T. (2016): Typification of Friesian names in *Cortinarius* sections *Anomali*, *Spilomei* and *Bolares*, and description of two new species from northern Europe. *Mycological Progress* **15**(9): 903–919.

- Dima B, Liimatainen K, Lindström H, Soop K, Ammirati JF, Geml J, Niskanen T, Kovács GM. (2017): Filogenetikai fajdiverzitás vizsgálata a *Cortinarius* nemzetség *Anomali* szekciójában. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **56**(1): 34–35. Előadásabsztrakt, 6. Magyar Mikológiai Konferencia, Szeged.
- Esteve-Raventós F, Niskanen T, Platas G, Liimatainen K, Ortega A (2014) *Cortinarius pseudofallax* (Cortinariaceae, Agaricales), the first records from the Iberian Peninsula and Fennoscandia, and taxonomic notes on the *C. parvannulatus/cedriolens* group. *Mycological Progress* **13**(2): 393–398.
- Eyssartier G, Buyck B. (1999) Contribution à un inventaire mycologique de Madagascar. II. Nouveaux taxons dans le genre *Cantharellus*. *Mycotaxon* **70**: 203–211.
- Eyssartier G, Trendel J-M, Dima B. (2017): *Cortinarius lividomalvaceus* sp. nov. un nouveau cortinaire de la section *Anomali*. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **130**(4): 275–286.
- Favre J. (1960). Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone subalpine du Parc National Suisse. *Ergebnisse den Wissenschaftlichen Untersuchungen der Schweizerischen Nationalparks 6 (N.F.)* **42**: 323–610.
- Fries EM. (1818) *Observationes Mycologicae* 2. Bonnier, Copenhagen, Denmark.
- Fries EM. (1821) *Systema Mycologicum*. Uppsala, Sweden.
- Fries EM. (1836–1838) *Epicrisis systematis mycologici seu synopsis Hymenomycetum*. Uppsala, Sweden.
- Fries EM. (1851) *Monographia Cortinariorum Sueciae*. Uppsala, Sweden.
- Frøslev TG, Brandrud TE, Dima B. (2017) *Cortinarius stjernegaardii* and *C. kristinae* (Basidiomycota, Agaricales), two new European species with mainly northern distribution. – *Mycological Progress* **16**: 145–153.
- Frøslev TG, Brandrud TE, Jeppesen TS. (2006a): New species and combinations in *Cortinarius* subgenus *Phlegmacium* section *Calochroi*. *Mycotaxon* **97**: 367–377.
- Frøslev TG, Jeppesen, TS, Dima B. (2015) *Cortinarius koldingensis*—a new species of *Cortinarius*, subgenus *Phlegmacium* related to *Cortinarius sulfurinus*. *Mycological Progress* **14**: 73.
- Frøslev TG, Jeppesen TS, Læssøe T. (2006b): Seven new calochroid and fulvoid species of *Cortinarius*. *Mycological Research* **110**: 1046–1058.
- Frøslev TG, Matheny PB, Hibbett DS. (2005) Lower level relationships in the mushroom genus *Cortinarius* (Basidiomycota, Agaricales): A comparison of RPB1, RPB2, and ITS phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**: 602–618.
- Frøslev TG, Jeppesen TS, Læssøe T, Kjølner R. (2007) Molecular phylogenetics and delimitation of species in *Cortinarius* section *Calochroi* (Basidiomycota, Agaricales) in Europe. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 217–227.

- Gasparini B, Soop K. (2008) Contribution to the knowledge of *Cortinarius* [Agaricales, Cortinariaceae] of Tasmania (Australia) and New Zealand. *Australasian Mycologist* **27**(3): 173–203.
- Gardes M, Bruns TD. (1993) ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* **2**: 113–118.
- Garnica S, Weiß M, Oertel B, Oberwinkler F (2003) Phylogenetic relationships of European *Phlegmacium* species (*Cortinarius*, Agaricales). *Mycologia* **95**(6): 1155–1170.
- Garnica S, Weiß M, Oertel B, Oberwinkler F. (2005) A framework for a phylogenetic classification in the genus *Cortinarius* (Basidiomycota, Agaricales) derived from morphological and molecular data. *Canadian Journal of Botany* **83**: 1457–1477.
- Garnica S, Spahn P, Oertel B, Ammirati J, Oberwinkler F. (2011) Tracking the evolutionary history of *Cortinarius* species in section *Calochroi*, with transoceanic disjunct distributions. *BMC Evolutionary Biology* **11**(1): 213.
- Garnica S, Weiß M, Oertel B, Ammirati J, Oberwinkler F. (2009) Phylogenetic relationships in *Cortinarius*, section *Calochroi*, inferred from nuclear DNA sequences. *BMC Evolutionary Biology* **9**(1): 1.
- Garnica S, Schön ME, Abarenkov K, Riess K, Liimatainen K, Niskanen T, Dima B, Soop K, Frøslev TG, Jeppesen TS, Peintner U, Brandrud TE, Saar G, Oertel B, Ammirati JF. (2016) Determining threshold values for barcoding fungi: lessons from *Cortinarius* (Basidiomycota), a highly diverse and widespread ectomycorrhizal genus. *FEMS Microbiology Ecology* **92**:fiw045.
- Gates GM, Mohammed C, Ratkowsky DA, Wardlaw T, Davidson NJ. (2011) Diversity and ecology of epigeous ectomycorrhizal macrofungal assemblages in a native wet eucalypt forest in Tasmania, *Australasian Fungal Ecology* **4**: 290–298. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2011.02.002>.
- Gärdenfors U. (2000) *Rödlistade arter i Sverige–The 2000 Red List of Swedish Species*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Gray SF. (1821): *A natural arrangement of British plants*. London.
- Gouy M, Guindon S, Gascuel O. (2010) SeaView version 4: a multiplatform graphical user interface for sequence alignment and phylogenetic tree building. *Molecular Biology and Evolution* **27**: 221–224.
- Guindon S, Gascuel O. (2003) A simple, fast and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* **52**(5): 696–704.
- Hall TA (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* **41**: 95–98.
- Harrower E, Ammirati JF, Cappuccino AA, Ceska O, Kranabetter JM, Kroeger P, Lim S, Taylor T, Berbee ML. (2011) *Cortinarius* species diversity in British Columbia and molecular phylogenetic comparison with European specimen sequences. *Botany* **89**: 799–810. doi:10.1139/b11-065.

- Hawksworth DL, Lücking R. (2017) Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. *Microbiology Spectrum* **5**(4): FUNK-0052-2016. doi:10.1128/microbiolspec.FUNK-0052-2016.
- Henry R. (1939) Suite et complément à l'étude des Phlegmacia. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **55**(1): 61–94.
- Henry R. (1951) Les Scauri. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **67**(3): 225–322.
- Henry R. (1958) Suite à l'étude des Cortinaires. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **74**(4): 365–422.
- Henry R. (1981) Les Cortinaires. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **97**(3): 157–279.
- Henry R. (1985) Nouvelle étude de Cortinaires. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **101**(1): 1–54.
- Henry R. (1986) Suite à l'étude des Cortinaires. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **102**(1): 19–96.
- Hibbett DS, Bauer R, Binder M, Giachini AJ, Hosaka K, Justo A, Larsson E, Larsson KH, Lawrey JD, Miettinen O, Nagy GL, Nilsson RH, Weiß M, Thorn RG (2014): *Agaricomycetes*. In: McLaughlin DJ, Spatafora JW. (szerk.): Systematics and Evolution, 2nd ed., The Mycota VII Part A. Springer, pp. 373–429.
- Hibbett DS, Binder M, Bischoff JF, Blackwell M, Cannon PF, Eriksson OE, Huhndorf S, James T, Kirk PM, Lücking R, Lumbsch TH, Lutzoni F, Matheny PB, McLaughlin DJ, Powell MJ, Redhead S, Schoch CL, Spatafora JW, Stalpers JA, Vilgalys R, Aime MC, Aptroot A, Bauer R, Begerow D, Benny GL, Castlebury LA, Crous PW, Dai YC, Gams W, Geiser DM, Griffith GW, Gueidan C, Hawksworth DL, Hestmark G, Hosaka K, Humber RA, Hyde KD, Ironside JE, Kõljalg U, Kurtzman CP, Larsson KH, Lichtwardt R, Longcore J, Miadlikowska J, Miller A, Moncalvo JM, Mozley-Standridge S, Oberwinkler F, Parmasto E, Reeb V, Rogers JD, Roux C, Ryvarden L, Sampaio JP, Schüssler A, Sugiyama J, Thorn RG, Tibell L, Untereiner WA, Walker C, Wang Z, Weir A, Weiss M, White MM, Winka K, Yao YJ, Zhang N. (2007): A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research* **111**: 509–547.
- Horton BM, Glen M, Davidson NJ, Ratkowsky DA, Close DC, Wardlaw TJ, Mohammed C. (2017) An assessment of ectomycorrhizal fungal communities in Tasmanian temperate high-altitude Eucalyptus delegatensis forest reveals a dominance of the Cortinariaceae. *Mycorrhiza* **27**: 67–74. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0725-0>.
- Høiland K, Holst-Jensen A. (2000) *Cortinarius* phylogeny and possible taxonomic implications of ITS rDNA sequences. *Mycologia* **92**(4): 694–710.
- Ito ZA, Reshi ZA, Basharat Q, Majeed ST, Andrabi KI. (2015) Identification and characterization of ectomycorrhizal *Cortinarius* species (Agaricales, Basidiomycetes) from temperate Kashmir Himalaya, India, by ITS barcoding. *Advances in Molecular Biology* ID 507684, <http://dx.doi.org/10.1155/2015/507684>.
- Katoh K, Standley DM. (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular Biology and Evolution* **30**: 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>

- Katoh K, Kuma K, Miyata T, Toh H. (2005) MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. *Nucleic Acids Research* **33**(2): 511–518.
- Katoh K, Misawa K, Kuma K, Miyata T. (2002) MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research* **30**: 3059–3066.
- Kauffman CH. (1905) The genus *Cortinarius*: a preliminary study. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **32**: 301–325.
- Kauffman CH. (1932) *Cortinarius* Fries. *North American Flora* **10**: 282–348.
- Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA. (2008) Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi, 10th ed. CAB International, Wallingford, United Kingdom.
- Kornerup A, Wanscher JH. (1978) Methuen handbook of colour, ed. 3. Eyre Methuen, London.
- Kottke I, Kovács GM. (2014) Mycorrhizae – rhizosphere determinants of plant communities. What can we learn from the tropics? In: Eshel A, Bееckman T. (eds) Plant Roots: The Hidden Half (4th ed). CRC Press, Taylor & Francis Group. pp: 40-1–40-10.
- Kõljalg U, Nilsson H, Abarenkov K, Tedersoo L, Taylor AFS, Bahram M, Bates ST, Bruns T, Bengtsson-Palme J, Callaghan TM, Douglas B, Drenkhan T, Eberhardt U, Dueñas M, Grebenc T, Griffith GW, Hartmann M, Kirk P, Kohout P, Larsson E, Lindahl B, Lücking R, Martín M, Matheny PB, Nguyen N, Niskanen T, Oja J, Peay K, Peintner U, Peterson M, Põldmaa K, Saag L, Saar I, Schübler A, Senés C, Smith ME, Suija A, Taylor DL, Telleria MT, Weiß M, Larsson K-H. (2013) Towards a unified paradigm for sequence-based identification of Fungi. *Molecular Ecology*. **22**: 5271–5277.
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. (2016) MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution* **33**(7): 1870–1874.
- Kytövuori I, Niskanen T, Liimatainen K, Lindström H. (2005) *Cortinarius sordidemaculatus* and two new related species, *C. anisatus* and *C. neofurvolaesus*, in Fennoscandia (Basidiomycota, Agaricales). *Karstenia* **45**: 33–49.
- Larsson E, Jacobsson S. (2004) Controversy over *Hygrophorus cossus* settled using ITS sequence data from 200 year-old type material. *Mycological Research* **108**(7): 781–786.
- Liimatainen K. (2013) Towards a better understanding of the systematics and diversity of *Cortinarius*, with an emphasis on species growing in boreal and temperate zones of Europe and North America. Academic dissertation, University of Helsinki, Finland.
- Liimatainen K, Ainsworth M. (2018) Fifteen *Cortinarius* species associated with *Helianthemum* in Great Britain: results of a DNA-based analysis. *Field Mycology* **19**(4): 120–135.
- Liimatainen K, Niskanen T, Ammirati JF, Kytövuori I, Dima B (2015) *Cortinarius*, subgenus *Telamonia*, section *Disjungendi*, cryptic species in North America and Europe. *Mycological Progress* **14**: 1016. DOI 10.1007/s11557-014-1016-9

- Liimatainen K, Niskanen T, Dima B, Kytövuori I, Ammirati JF, Frøslev TG. (2014) The largest type study of Agaricales species to date: bringing identification and nomenclature of *Phlegmacium* (*Cortinarius*) into the DNA era. *Persoonia* **33**: 98–140.
- Liimatainen K, Carteret X, Dima B, Kytövuori I, Bidaud A, Reumaux P, Niskanen T, Ammirati JF, Bellanger J.-M. (2017) *Cortinarius* section *Bicolores* and section *Saturnini* (Basidiomycota, Agaricales), a morphogenetic overview of European and North American species. *Persoonia* **39**: 175–200.
- Liu YJ, Rogers SO, Ammirati JF, Keller G. (1995) *Dermocybe*, section *Sanguineae*: A look at species relationships within the sanguinea complex. *Beihefte für Sydowia* **10**: 142–154.
- Liu YJ, Rogers SO, Ammirati JF. (1997) Phylogenetic relationships in *Dermocybe* and related *Cortinarius* taxa based on nuclear ribosomal DNA internal transcribes spacers. *Canadian Journal of Botany* **75**: 519–532.
- Löytynoja A, Goldman N. (2005) An algorithm for progressive multiple alignment of sequences with insertions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **102**: 10557–10562.
- Löytynoja A, Goldman N. (2008) Phylogeny-aware gap placement prevents errors in sequence alignment and evolutionary analysis. *Science* **320**: 1632–1635.
- Lukács Z, Nyilas I, Bathó A, Gábor E, Polgári J. (2001) Gombakutatók az Órségben és a Zala megyei Csödé, illetve a szomszédos Vas megye néhány településének környékén. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **40**(1–2): 77–88.
- Mahiques R, Ballarà J, Salom JC, Bellanger J-M, Garrido-Benavent I. (2018) Morphogenetic diversity of the ectomycorrhizal genus *Cortinarius* section *Calochroi* in the Iberian Peninsula. *Mycological Progress* **17**: 815–831.
- Malloch DW, Pirozynski KA, Raven PH. (1980) Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **77**: 2113–2118.
- Matheny PB. (2005) Improving phylogenetic inference of mushrooms with RPB1 and RPB2 nucleotide sequences (*Inocybe*; Agaricales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **35**: 1–20.
- Matheny PB, Liu YJ, Ammirati JF, Hall BD. (2002) Using RPB1 sequences to improve phylogenetic inference among mushrooms (*Inocybe*, Agaricales). *American Journal of Botany* **89**: 688–698.
- McGuire KL. (2014) *The contribution of ectomycorrhizal fungal feedbacks to the maintenance of tropical monodominant rain forests*. In: Bâ AM, McGuire KL, Diédhiou AG. (szerk.), *Ectomycorrhizal Symbioses in Tropical and Neotropical Forests*, Boca Raton, pp. 185–199.
- McGuire KL, Henkel TW, Granzow de la Cerda I, Villa G, Edmund F, Andrew C. (2008) Dual mycorrhizal colonization of forest-dominating tropical trees and the mycorrhizal status of non-dominant tree and liana species. *Mycorrhiza* **18**: 217–222. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0170-9>.

- Moëgne-Loccoz P, Reumaux P, Henry R. (1990a): *Atlas des Cortinaires*. Pars I. – Ed. Fédérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Annecy.
- Moëgne-Loccoz P, Reumaux P, Henry R. (1990b): *Atlas des Cortinaires*. Pars II. – Ed. Fé-dérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Annecy.
- Moëgne-Loccoz P, Reumaux P, Henry R. (1991): *Atlas des Cortinaires*. Pars III. – Ed. Fé-dérat. Mycol. Dauphiné-Savoie, Annecy.
- Moser M. (1960) *Die Gattung Phlegmacium (Schleimköpfe)*. Die Pilze Mitteleuropas, Bd. IV. J. Klinkhardt, Bad Heilbrunn, Germany.
- Moser M. (1983) *Die Röhrlinge und Blätterpilze*. In: Gams W. (szerk.) *Kleine Kryptogamenflora* IIB/2. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Moser M, Horak E. (1975) *Cortinarius* Fr. und nahe verwandte Gattungen in Südamerika. *Beihefte zur Nova Hedwigia* **52**: 1–628.
- Moser M, McKnight KH, Ammirati JF. (1995) Studies on North American Cortinarii I. New and interesting taxa from the Greater Yellowstone area. *Mycotaxon* **60**: 301–346.
- Munsell Soil Color Charts (1975) *Munsell Soil Color Charts*. Munsell Color Co, Baltimore, M.D.
- Nagy L. (2004) Fungisztikai vizsgálatok az Alföldön 1997 és 2003 között. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **43**(1–3): 15–46.
- Nagy LG, Kocsubé S, Csanádi Z, Kovács GM, Petkovits T, Vágvölgyi Cs, Papp T. (2012) Re-mind the gap! Insertion-deletion data reveal neglected phylogenetic potential of the nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) of fungi. *PLoS One* **7**:e49794. doi:10.1371/journal.pone.0049794.
- Niskanen T. (2008) *Cortinarius subgenus Telamonia p.p. in North Europe*. Academic dissertation, University of Helsinki, Finland.
- Niskanen T, Kytövuori I, Liimatainen K. (2009) *Cortinarius* sect. *Brunnei* (Basidiomycota, Agaricales) in North Europe. *Mycological Research* **113**: 182–206.
- Niskanen T, Kytövuori I, Liimatainen K. (2011a) *Cortinarius* sect. *Armillati* in northern Europe. *Mycologia* **103**(5): 1080–1101.
- Niskanen T, Kytövuori I, Liimatainen K, Lindström H. (2013) The species of *Cortinarius*, section *Bovini*, associated with conifers in northern Europe. *Mycologia* **105**(4): 977–993.
- Niskanen T, Liimatainen K, Kytövuori I, Lindström H, Dentinger B, Ammirati JF. (2016) *Cortinarius* subgenus *Callistei* in North America and Europe—type studies, diversity, and distribution of species. *Mycologia* **108**(5):1018–1027. DOI: 10.3852/16-033.
- Niskanen T, Kytövuori I, Bendiksen E, Bendiksen K, Brandrud TE, Frøslev TG, Høiland K, Jeppesen TS, Liimatainen K, Lindström H. (2012): *Cortinarius*. In: Knudsen H, Vesterholt J. (szerk.): *Funga Nordica*. Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera. Nordsvamp, Copenhagen, pp. 762–885.

- Nouhra ER, Urcelay C, Longo MS, Fontenla S. (2012) Differential hypogeous sporocarp production from *Nothofagus dombeyi* and *N. pumilio* forests in southern Argentina. *Mycologia* **104**: 45–52. <https://doi.org/10.3852/11-098>.
- Ortega A, Suárez-Santiago VN, Reyes JD. (2008) Morphological and ITS identification of *Cortinarius* species (section *Calochroi*) collected in Mediterranean *Quercus* woodlands. *Fungal Diversity* **29**: 73–88.
- Orton PD. (1955) The genus *Cortinarius* I. *Myxacium* and *Phlegmacium*. *Naturalist* (July–Sept): 1–80.
- Orton PD. (1958) The genus *Cortinarius* II. *Inoloma* and *Dermocybe*. *Naturalist* (Suppl.): 81–149.
- Pastor N, Chiapella J, Kuhar F, Mujic AB, Crespo EM, Nouhra ER. (2019) Unveiling new sequestrate *Cortinarius* species from northern Patagonian Nothofagaceae forests based on molecular and morphological data. *Mycologia* **111**: 103–117. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1537350>
- Pál-Fám F. (2001) A Mecsek-hegység nagygombái. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **40**(1–2): 5–66.
- Peck CH. (1873a) Report of the Botanist. *Annual Report on the New York State Museum of Natural History* **23**: 27–135.
- Peck CH (1873b) Descriptions of new species of fungi. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* **1**: 41–72.
- Peck CH (1874) Report of the Botanist (1872). *Annual Report on the New York State Museum of Natural History* **26**: 35–91.
- Peintner U, Moncalvo JM, Vilgalys R. (2004) Toward a better understanding of the infrageneric relationships in *Cortinarius*. *Mycologia* **96**(5): 1042–1058.
- Peintner U, Horak E, Moser M, Vilgalys R. (2002) Phylogeny of *Rozites*, *Cuphocybe* and *Rapacea* inferred from ITS and LSU rDNA sequences. *Mycologia* **94**(4): 620–629.
- Peintner U, Moser M, Thomas KA, Manimohan P. (2003) First records of ectomycorrhizal *Cortinarius* species (Agaricales, Basidiomycetes) from tropical India and their phylogenetic position based on rDNA ITS sequences. *Mycological Research* **107**: 485–494.
- Peintner U, Bougher N, Castellano M, Moncalvo J-M, Moser M, Trappe JM, Vilgalys R. (2001) Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius*. *American Journal of Botany* **88**(12): 2168–2179.
- Persoon CH. (1801) *Synopsis methodica fungorum*. Pars prima és secunda. Goetingae.
- Prast H, Werner ER, Pfaller W, Moser M. (1988) Toxic properties of the mushroom *Cortinarius orellanus*. *Archives of Toxicology* **62**(1): 81–88.
- Richard J-M, Louis J, Cantin D. (1988) Nephrotoxicity of orellanine, a toxin from the mushroom *Cortinarius orellanus*. *Archives of Toxicology* **62**(2–3): 242–245.

- Rimóczi I. (1994) Nagygombáink cönológiai és ökológiai jellemzése. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **33**(1–2): 3–180.
- Rimóczi I, Albert L. (1992) *Cortinarius*-Arten in Ungarn. *Beiträge zur Kenntnisse der Pilze Mitteleuropas* **8**: 208–220.
- Romagnesi H. (1941) *Les Rhodophylles de Madagascar*. Paris, 164 pp.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP (2003) MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**: 1572–1574.
- Saba M, Jabeen S, Khalid AN, Dima B. (2017): *Cortinarius longistipitatus* sp. nov. (Agaricales), a new species in *Cortinarius*, subgenus *Telamonia* from Pakistan. *Phytotaxa* **328**(3): 257–266.
- Schoch CL, Seifert KA, Huhndorf S, Robert V, Spouge JL, Levesque CA, Chen W and Fungal Barcoding Consortium. (2012) Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **109**: 6241–6246.
- Seidl MT. (2000) Phylogenetic relationships within *Cortinarius* subgenus *Myxacium*, sections *Defibulati* and *Myxacium*. *Mycologia* **92**: 1091–1102.
- Seidl MT, Liu Y. (1998) Molecular phylogenetic studies of two sections in subgenus *Myxacium* (*Cortinarius*, Agaricales, Basidiomycotina). p. 48. In: MSA abstracts. *Inoculum* **49**(2): 5–56.
- Seress D, Kovács GM, Jakucs E. (2012) *Cortinarius saturninus* (Fr.) Fr. + *Salix alba* L. *Descriptions Ectomycorrhizae* **13**: 33–38.
- Silvestro D, Michalak I. (2012) RaxmlGUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution* **12**: 335–337.
- Simmons MP, Ochoterena H, Carr TG. (2001) Incorporation, relative homoplasy, and effect of gap characters in sequence-based phylogenetic analysis. *Systematic Biology* **50**(3): 454–462.
- Smith AH. (1939) Studies in the genus *Cortinarius* I. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* **2**: 4–42
- Smith AH. (1942) New and unusual Cortinariii from Michigan with a key to the North American species of genus *Bulbopodium*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **69**: 44–64.
- Smith AH. (1944) New and interesting Cortinariii from North America. *Lloydia* **7**: 163–235.
- Soop K. (2003) Contribution à l'étude de la mycoflore cortinarioïde de Nouvelle-Zélande, II. *Bulletin de la Société Mycologique de France* **118**(3): 173–194.
- Soop K. (2015) *Cortinarioid fungi of New Zealand*. 10th revised ed. Éditions Scientrix, Mora, Sweden.
- Soop K. (2016) A contribution to the study of the cortinarioid mycoflora of New Zealand, VII. *New Zealand Journal of Botany* **54**(3): 344–365.
- Soop K. (2018) *Cortinarius in Sweden*. 16th revised ed. Éditions Scientrix, Mora, Sweden.

- Soop K, Wallace M, Dima B. (2018): New *Cortinarius* (Agaricales) species described from New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **56**(2): 163–182.
- Soop K, Dima B, Cooper JA, Park D, Oertel B. (2019) A phylogenetic approach to a global supraspecific taxonomy of *Cortinarius* (Agaricales) with an emphasis on the southern mycota. *Persoonia* **42**: 261–290. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.10>
- Staden R, Beal KF, Bonfield JK. (2000) The Staden package, 1998. *Methods in Molecular Biology* **132**: 115–130.
- Stamatakis A. (2014) RAxML Version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* **30**: 1312–1313.
- Stiller JW, Hall BD. (1997) The origin of red algae: implications for plastid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **94**: 4520–4525.
- Stoltze M, Pihl S. (1998) *Rødliste 1997 over planter og dyr i Danmark*. Miljø- og Energiministeriet, Danmarks Miljøundersøgelser og Skovog Naturstyrelsen.
- Suárez-Santiago VN, Ortega A, Peintner U, López-Flores I. (2009) Study on *Cortinarius* subgenus *Telamonia* section *Hydrocybe* in Europe, with especial emphasis on Mediterranean taxa. *Mycological Research* **113**: 1070–1090.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipinski A, Kumar S. (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* **30**(12): 2725–2729.
- Teasdale SE, Beulke AK, Guy PL, Orlovich DA. (2013) Environmental barcoding of the ectomycorrhizal fungal genus *Cortinarius*. *Fungal Diversity* **58**: 299–310. DOI 10.1007/s13225-012-0218-1
- Tedersoo L, Jairus T, Horton BM, Abarenkov K, Suvi T, Saar I, Kõljalg U. (2008) Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytologist* **180**: 479–490. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02561.x>.
- Tedersoo L, Sánchez-Ramírez S, Kõljalg U, Bahram M, Döring M, Schigel D, May T, Ryberg M, Abarenkov K (2018) High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity* **90**: 135–159.
- Vasas G, Locsmándi Cs. (1995) The macroscopic fungi (Basidiomycetes) of Órség, Western Hungary. *Savaria* **22**(2): 265–294.
- Vasas G, Locsmándi Cs. (2009): *The basidiomycetes of the Aggtelek National Park*. Flora of the Aggtelek National Park, Cryptogams, MTM, Budapest, pp. 53–107.
- Velenovský J. (1921) *České Houby* 3. Praha.
- Vesterholt J. (1991) Knold-slørhatte (*Cortinarius* underslaegt *Phlegmacium*) som indikatorarter for en type værdifulde løvskovslokalteter. *Svampe* **24**: 27–48.

- Vilgalys R, Hester M. (1990) Rapid genetic identification and mapping of enzymatically amplified ribosomal DNA from several *Cryptococcus* species. *Journal of Bacteriology* **172**(8): 4238–4246. <https://doi.org/10.1128/jb.172.8.4238-4246.1990>
- Vu D, Groenewald M, de Vries M, Gehrman T, Stielow B, Eberhardt U, Al-Hatmi A, Groenewald JZ, Cardinali G, Houbraken J, Boekhout T, Crous PW, Robert V, Verkley GJM. (2019) Large-scale generation and analysis of filamentous fungal DNA barcodes boosts coverage for kingdom fungi and reveals thresholds for fungal species and higher taxon delimitation. *Studies in Mycology* **92**: 135–154.
- White TJ, Bruns TD, Lee S, Taylor JW. (1990) *Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics*. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ (szerk.) PCR Protocols: a guide to methods and applications. Academic Press, San Diego, pp. 315–322.

10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Az elmúlt 15 évben rengetegen segítettek abban, hogy ez a doktori dolgozat megszülethessen.

Elsősorban szeretném megköszönni dr. Kovács M. Gábornak a lelkiismeretes témavezetést, a sok segítséget, a rengeteg szakmai tanácsot, azt, hogy helyet és lehetőséget biztosított a kutatásaimhoz, valamint, hogy még jóval a doktori tanulmányaim megkezdése előtt, 2010-től, a mikológiai csoportjában sajátíthattam el a molekuláris filogenetikai módszerek alkalmazását.

Köszönöm prof. Podani János tanár úrnak a doktori programvezetői támogatását.

Köszönettel tartozom Albert Lászlónak azért a felbecsülhetetlen értékű tudásért, amit az elmúlt másfél évtizedben átadott nekem a pókhálógombák és más gombák ismeretéből.

Dr. Siller Irén, dr. Jakucs Erzsébet és dr. Turcsányi Gábor ösztönzése és támogatása nagyon fontos volt szakmai fejlődésem szempontjából.

Köszönöm dr. Nagy G. Lászlónak a közös munkákat és baráti eszmecsereket, amikből mindig sokat tanultam. Külön köszönöm dr. Papp Viktornak az évek óta tartó szakmai együttműködést, segítségét a mikroszkopizálásban és a barátságát. Dr. Knapp Dániel szakmai és baráti segítsége elengedhetetlen volt a doktori munkám során, melyet ezúton is köszönök neki.

Köszönöm az ELTE Növény szervezettani Tanszék Mikológia Csoport jelenlegi és volt tagjainak (men(s)aa) a munkához szükséges remek hangulatú légkört és a sok segítséget. Köszönöm továbbá a tanszék minden dolgozójának, valamint a Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék munkatársainak is a segítséget.

Köszönettel tartozom számos kollégámnak, barátomnak, akik direkt vagy indirekt módon támogatták és segítettek a kutatásaimat az elmúlt évek alatt: Fedor Ica, Finy Péter, dr. Fodor Livia, dr. Geml József, dr. Homa Mónika, Németh Marika, Koszka Attila, Kutszegi Gergely, dr. Lőkös László, Lukács Zoltán, dr. Poczai Péter, Varga Torda, dr. Vasas Gizella és még sokan mások. Külön köszönöm Takács Katalinnak a támogatását.

Kutatásaim túlnyomórészt nemzetközi együttműködésben zajlanak. Külföldi kollégáim közül is rengetegen segítettek a munkámat az évek során. Külön szeretném megköszönni dr. Tuula Niskanen és dr. Kare Liimatainen sokoldalú támogatását, a szakmai eszmecsereket, és, hogy általuk több alkalommal is hosszabb ideig a Helsinkii Egyetemen dolgozhattam, bekerülve ezzel a *Cortinarius*-taxonómia nemzetközi elitjébe.

Hálás vagyok Tor Erik Brandrudnak a hosszú évek óta tartó gyümölcsöző munkakapcsolatunkért és baráti, magánéletbeli segítségéért. Köszönettel tartozom prof. Karl Soopnak, a sok közös projektért és, hogy megosztotta tudását velem a déli félteke pókhálógombáiról.

Köszönöm továbbá számos kollégámnak a szakmai és baráti támogatásukat: dr. Geert Schmidt-Stohn, dr. Tobias G. Frøslev, prof. Joe Ammirati, prof. Machiel E. Noordeloos, dr. Bart Buyck, dr. Francesco Bellù, Günter Saar, Thomas S. Jeppesen, dr. Jean-Michel Bellanger, Dimitar Bojantchev, dr. Jan Borovička, dr. Guillaume Eyssartier, dr. Kamal C. Semwal, prof. Irmgard Krisai-Greilhuber, Egil Bendiksen, dr. Olga Morozova, Oswald Rohner, a JEC DNA-group és még sokan mások.

Külön köszönetet szeretnék mondani szüleimnek, testvéremnek, nagyszüleimnek, akik végig támogatták a pályámat, mellettem álltak, és ezáltal segítettek szakmai fejlődésemet.

A dolgozatban szereplő kutatásokat részben az Emberi Erőforrások Minisztériuma ÚNKP-16-3, ÚNKP-17-3 és ÚNKP-18-3 kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programja támogatta. A munkák részben az ELTE Felsőoktatási Intézményi Kiválósági Program (1783- 3/2018/FEKUTSRAT) keretében valósult meg az Emberi Erőforrások Minisztériuma támogatásával. A SYNTHESYS-NL-TAF-5987 ösztöndíj támogatása lehetőséget nyújtott a Naturalis Biodiversity Center leideni gyűjteményében való munkára.

11. FÜGGELÉK

11.1. A doktori munkához kapcsolódó új taxonok eredeti diagnózisai

A dolgozatban a taxonok diagnózisai nem kerültek lefordításra, hanem ezek eredeti (angol vagy latin) nyelven szerepelnek. A taxonok teljes leírásai a disszertációhoz kapcsolódó publikációkban találhatóak.

11.1.1. Tudományra új fajok eredeti diagnózisai

Cortinarius biriensis Brandrud & Dima in Brandrud, Dima, Liimatainen & Niskanen, Sydowia 69: 42 (2016)

MB818220

Type. – Norway, Oppland, Gjøvik, Biri, Eriksrud nature reserve, 30 September 2015, leg. T.E. Brandrud & B. Dima, TEB638-15 (holotype, O). GenBank no. KX831118.

Description. – Pileus 0.6–1.5 cm, conical-campanulate, later convex-umbonate, strongly hygrophanous and distinctly translucently striate; glabrous; fulvous, (red)brown to umber brown; pale ochraceous brown when dry. – Lamellae crowded, adnate, edge even, fulvous brown, later darker fulvous-cinnamon brown, edge somewhat paler. – Stipe 3–4.5 × 0.15–0.25 cm, with cylindrical, or with slightly tapering base; veil remnants very thin, seen as some diffuse, white fibers when young; initially ochraceous white in upper part, soon ochraceous (grey) brown in the lower half, and developing dark clay brown spots near the base. – Context watery (grey) brown when moist, darker brown in pileus, pale ochre when dry, some darker brown in the lower half of the stipe; smell insignificant. Basidiospores (9)9.5–10.5 × (5.5)6–6.5 μm, (MV=9.89 × 6.19 μm, Q = 1.61), (broadly) ellipsoid to somewhat drop-shaped in face view, very strongly and medium coarsely verrucose, ornaments most prominent distally (but hardly cristate-dentate). – Lamellae edge more or less sterile, with some small, clavate, hyaline sterile cells intermixed with basidia. Lamellae trama with distinct, yellow brown pigment; pigment mainly parietal, some narrow hyphae eventually with zebra-striped encrustations. – Pileipellis duplex; epicutis thin, of 3–8 μm wide hyphae, with pale yellowish, membranal pigment, a few hyphae basally also sometimes with faint, zebra-striped, yellow, encrusted pigment; subcutis (hypodermium) subcellular of inflated elements up to 25 μm wide, pigment yellow(-brown), parietal, amber-like, cementing the elements. DNA (ITS) sequence. Three collections have been sequenced and they were identical. *Cortinarius biriensis* differs by 12 nucleotide and indel position from *C. intempestivus*, 13 from *C. subpuellaris*, and 22 from *C. puellaris*. Habitat. – The species is found in one Norwegian locality (three different collections), in boreonemoral, dry, calcareous *Tilia* forests, under *Tilia cordata* and probably some *Corylus avellana* in steep, scree area in leaf litter between stones. Furthermore, one Estonian locality with *Corylus avellana* on calcareous ground. Distribution. – So far known from the type locality near lake Mjøsa, SE Norway and from one *Corylus avellana* ectomycorrhizal sample from Estonia (UDB025825). Etymology. – The epithet refers to the type locality at Eriksrud nature reserve at Biri. This is a very rich outpost of *Tilia* forests, housing the worlds northernmost occurrences of thermophilous cortinariid such as *C. camptoros*, *C. insignibulbus* and *C. saporatus*.

Cortinarius dolabratooides Kytöv., Carteret, Bidaud, Liimat., Niskanen, Bellanger, Dima, Reumaux & Ammirati in Liimatainen, Carteret, Dima, Kytövuori, Bidaud, Reumaux, Niskanen, Ammirati & Bellanger, *Persoonia* 39: 191 (2017)

MB818596

Etymology. The name refers to the close phylogenetic and morphological affinities with *C. dolabratus*.

Type. Finland, Koillismaa, Taivalkoski, Loukusa, the nature reserve of Loukusanharju, dry Pinus forest on the esker, with some *Picea* and *Betula*, some *Picea*-dominated depressions, 30 Aug. 2008, I. Kytövuori 08-465, H:6033567 (holotype H; isotype K). ITS sequence deposited in GenBank under KX964302.

Pileus 2–7 cm, conical when young, later expanding to plain with a distinct button-like umbo, clay brown to purplish brown, hygrophanous. Lamellae moderately distant, strongly emarginate, at first bluish then brown. Stipe 5–12 cm cylindrical to weakly clavate, sometimes slightly rooting, white, with pale lavender blue top. Veil white, as a thin coating or obscure bands or patches on the stipe. Context whitish to purplish in the pileus, watery whitish bluish in the stipe. Exsiccated pileus dark blackish greyish brown, stipe much paler. Smell weakly grass-like or stronger, of cedar wood. Macrochemistry (on the context of the French collection only): Gaïac: ++; phénolaniline: +++; FMP: +++; AgNO₃: 0. Spores 7–8.3–9.5 × 3.5–4.6–5.0 μm, Q = 1.68–1.82–1.96, (250 spores, 7 specimens), narrowly fusoid (to almost cylindrical), with a low suprahilar depression, often somewhat elongated at apex, fairly finely, densely verrucose, often prominently more strongly at the very apex, somewhat dark-coloured, faintly dextrinoid. Lamellar trama hyphae pale olive brownish, smooth to very finely densely scabrous. Basidia distinctly darker, olive brown (in MLZ). In damp to dryish boreal or alpine *Picea abies* forests, sometimes in dry *Pinus sylvestris*-dominated forests mixed with *Picea abies*. Distribution: fairly poorly known, but considered occasional.

Cortinarius durifoliorum Soop & Dima in Soop, Wallace & Dima, *N.Z. Jl Bot.* 56(2): 174 (2018)

MycoBank 822883.

Typification. New Zealand. Westland, Haast Pass, Blue Pools, in *Fuscospora cliffortioides* forest, 22 April 2011, K. Soop CO1999, holotype PDD 101829, isotype S F189988, GenBank KJ635210 (ITS+LSU).

Etymology. By association with its similarity to *Cortinarius sclerophyllum*.

Pileus 15–50 mm diameter, conical, later broadly conical to campanulate with a small umbo, dry, hygrophanous, fragile, saturated red-brown, innate fibrillose, margin with a pink to purple flush and brown-red fibrils, not striate but sulcate when older. Lamellae brownish with a distinct violet tinge when young, moderately crowded. Stipe 35–105 × 2–6 mm, cylindrical, tall, slender, ± tough, silvery grey with a pink tinge and winebrown to violet, rather dense bands and fibrils. Veil purple-red to dark brownish red rather copious; cortina white. Context red-brown, young marbled violet. Odour and taste faintly raphanoid. Macrochemical reactions: NaOH trivial. Spores (6.5–)7.0–7.6–8.2(–8.9) × (5.5–)6.2–6.7–7.1(–7.3) μm, Q = 1.14 ± 0.1 (n = 27), subglobose, moderately to fairly coarsely verrucose. Marginal elements hyaline, crowded, clavate, 17–25 × 7–9 μm. Basidia 20–27 × 7–9 μm, four-spored. Pileipellis of repent hyphae, hyaline or with a diluted greyish yellow cytoplasmic pigment, 4–6 μm wide. Hypocutis elements oblong, rounded rectangular, 40–55 × 20–30 μm, with a yellow-brown vacuolar-zebrated pigment. Clamp connections present.

Habitat. Fasciculate to gregarious in Nothofagaceae forest, occasional.

Cortinarius hildegardiae Schmidt-Stohn, Brandrud & Dima, in Brandrud, Schmidt-Stohn & Dima, *Sydowia* 71: 119 (2019)

MB830268

Etymology. – In honour of Hildegard Badekow-Schmidt-Stohn, the wife of the second author of the paper. **Holotype.** – GERMANY. Mecklenburg-Vorpommern, Plauer See, 27 October 2014, leg. G. Schmidt Stohn, SSt14-207 (M-0302848). GenBank: MK659905.

Description. – Pileus 4–12 cm, (hemi-)spherical, then plano-convex, glutinous, glabrous; incurved margin with small drop-like spots or not; sometimes innately fibrillose from darker, radial fibrils, sometimes also with dark brown strikes due to apressed grass/moss remnants; margin or sometimes entire pileus when young pale ochre yellow with an initial distinct greenish yellow-lemon yellow tinge, centre becoming (spotwise) discoloured ochre brown or more reddish brown with age due to oxidation (resembling *C. sulfurinus*, *C. quercilicis*), often distinctly bicoloured, sometimes persistently uni-coloured ochre yellow, when sheltered under leaves or a moss carpet; becoming more or less saffron brown tinged where eaten by snails. Universal veil remnants indistinct to rather abundant, and then leaving whitish, large patches at pileus centre. – Lamellae crowded (L = 70–100), 4–10 mm broad, pale greenish (-greyish) yellow, straw yellow to wax yellow, then ochraceous brown with an olivaceous tinge; edge often slightly to distinctly crenulate. – Stipe 4–8 × 1–2(2.5) cm, with an often large, marginate bulb (up to 4 cm wide), greyish white (to yellowish white) when young, then whitish, with age tinged ochre yellow from base upwards. Universal veil on the bulb margin when young distinct to abundant and volva-like, slightly viscid, distinctly greenish yellowish (contrasting with the whitish stipe above and the pure white mycelium below), with age slightly brownish. Cortina fairly abundant, whitish. Basal mycelium white, with whitish to yellow mycelial strands. – Context whitish, when young with watery greyish or yellowish grey tinged hygrophanous spots in stipe apex, rarely faintly bluish tinged. Outside and inside of bulb sometimes becoming saffron yellow spotted (especially where eaten), sometimes more brown-spotted. Smell weak, indistinct when cut, but distinctly earthy or dust-like on the lamella. – Macrochemical reactions 2% and 40% KOH negative (pale brownish) in context. – Exsiccata ochre brown. – Extractable pigments. not studied, but pigment topology, colours and oxidation behaviour clearly indicate presence of the same pigment as in the sister species *C. osloensis*; the greenish yellow flavomannin-6,6',8-trimethylether (FTM). Basidiospores [9, 15, 581], 9.1–11.9 × 5.3–6.9 μm (MV = 10.5 × 6.1 μm), Q = 1.48–2.00 (MV = 1.74), amygdaloid-citriform, more or less strongly and coarsely net-like verrucose, warts more or less prominent, distinctly to hardly visible in the outline of the spores, suprahilar plague more or less distinct, apiculus rather smooth. – Basidia 9–11 μm wide, 4-spored, some with yellowish content. – Lamellaedge more or less fertile. – Lamella trama of 4–20 μm wide, mainly hyaline hyphae. – Universal veil out of 3–8(10) μm wide hyphae, mainly hyaline, some with intracellular, yellow (brown) granules or lumps. – Pileipellis simplex, a cutis of 2–5 μm wide, loosely erect-entangled hyphae, gelatinous at surface, mainly hyaline, the basal part of cutis out of 4–7(9) μm wide hyphae, partly in subparallel, interconnected bundles; pigment mainly intracellular, initially pale (greenish) yellow, then yellow brown, granular, with KOH oleiferous; pigment from exsiccata usually yellowish brown with KOH. – Trama beneath pileipellis hyaline. **Habitat.** – In calcareous or base-rich frondose forests, mainly associated with *Quercus* spp.; in *Q. ilex* forests, *Q. pubescens*-*Q. cerris* forests, mixed *Q. robur*-*Fagus sylvatica* forest (the type locality being a park) but also more or less calcareous *F. sylvatica* forests, once also in a *Tilia platyphyllos* stand with *Q. pyrenaica* along river. Also recorded in montane conifer forests under *Abies alba* in shallow, strict calcareous soil on mossy ground; found mainly in *Phlegmacium*-rich sites.

Distribution. – Widespread in European Mediterranean-nemoral-montane regions, but extremely rare. So far only known from two sites in Germany, Italy, Hungary, France and one site in Switzerland and Spain. Present records are restricted to SW, W and C European regions with calcareous *Quercus-Fagus* and *Abies* forests, but the species probably follows such habitats also further East, e.g. in the little investigated Carpathians-Balkan mountains and the Caucasus.

Cortinarius jonimitchelliae H. Lindstr., Dima, Kytöv., Liimat. & Niskanen in Dima, Lindström, Liimatainen, Olson, Soop, Kytövuori, Dahlberg & Niskanen, Mycol. Progr. 15(9): 913 (2016)

Mycobank: MB817190.

Etymology: The epithet is in honor of the Canadian singer-songwriter Joni Mitchell. She has written many songs for the protection of nature. Her most famous album “Blue” suits well for the color of this species.

Holotype: Sweden, Jämtland, Kalls sn, Uppmon, in mixed forest with *Betula*, *Picea*, *Populus*, 14 Sept 2003, H. Lindström, HL03.339 (UPS). GenBank: KX302253

Pileus 2–7 cm diam., at first convex, then expanded, sometimes with a low umbo or depressed at center, sometimes with a wrinkled border, surface somewhat glutinous when young; at first entirely grayish blue, then ochraceous yellow from center; slightly hygrophanous. Lamellae crowded, narrow, grayish, with bluish tinge when young, edge somewhat lighter. Stipe 3–10 cm long, 0.4–1.3 cm thick above, equal or slightly clavate at the base, sometimes rooting, shiny, whitish to grayish or bluish at the apex, yellowing from base. Universal veil indistinct, fibrillose, yellow. Context grayish, with bluish tinge at the stipe apex. Odor indistinct or sometimes fruity. Basidiospores 8–9.5 × 6.5–7.5 μm, broadly ellipsoid to rounded, Q= 1.19–1.25, Qav = 1.22, rather strongly and densely verrucose, indextrinoid. Lamellar edge fertile with some scattered sterile cells. Pileipellis with thin epicutis, hyphae 5–20 μm wide. Hypodermium well-developed, hyphae 15–30 μm wide. Ecology and distribution: Known from mixed forests and presumably associated with *Corylus*, *Salix*, or *Betula*. Widespread in Europe.

Cortinarius lividomalvaceus Eyssart., Trendel, L. Albert & Dima in Eyssartier, Trendel & Dima, Bull. Soc. mycol. Fr. 130(4): 276 (2017)

A Cortinario cingulato differt colora pilei lividomalvaceo et sporae (8) 9–9–9,4 (9,8) × (6) 6,6–6,9–7,5 μm, subglobosae, verrucosae. Holotypus JMT-15102001 in herbario PC conservatur.

Mycobank MB 819408. GenBank: KY315416.

Cortinarius longistipitatus Saba, S. Jabeen, Khalid & Dima in Saba, Khalid, Jabeen & Dima, Phytotaxa 328 (3): 263 (2017)

MB822616

Diagnosis:—This species differs from other species of *Cortinarius* subgenus *Telamonia*, sect. *Cinnabarini* by the dark brown to blackish brown pileus, elongated stipe, equal to bulbous stipe base, red universal veil remnants on the lower part of the stipe, association with species of *Pinaceae*, and distinct phylogenetic position based on ITS sequence data, in which it differs by 6–7 substitution and indel positions towards the sister species *Cortinarius* cf. *bulliardii* (GenBank no. AY669659).

Type:—PAKISTAN. Khyber Pakhtunkhwa: Swat, Mankial, under *Pinus wallichiana* A.B. Jacks. and *Cedrus deodara* Loudon, 5 September 2013, Malka Saba and Abdul Nasir Khalid, MSM#0028 (FH00304566!) (GenBank accession no. MF872641–ITS, MF872642–LSU).
Etymology:—The epithet refers to the long stipe of the species.

Cortinarius mariekristinae Brandrud & Dima in Brandrud, Schmidt-Stohn & Dima, *Sydowia* 71: 122 (2019)

MB830269

Etymology. – Dedicated to Marie Kristine Brandrud, the daughter of the first author of the paper. Holotype. – NORWAY. Oslo, Malmøya, *Tilia cordata*, 8 September 2014, leg. B. Dima, T.E. Brandrud, TEB413-14 (OF-255622). GenBank: MK659915.

Description. – Pileus 4–9 cm, (hemi-) spherical, then plano-convex, glutinous, glabrous, incurved margin with or without small drop-like spots; outer half pale ochre yellow with an initial distinct greenish yellow-lemon yellow tinge (at least margin), centre pale ochre brown, with age pale ochraceous yellow with ochraceous brown centre; becoming more or less saffron brown tinged where snail eaten. Universal veil remnants sparse and indistinct or sometimes leaving pale ochraceous appressed scales at pileus centre. – Lamellae crowded (L = 60–90), 3–8 mm broad, pale (greenish/greyish) yellow, straw yellow to wax yellow, soon ochraceous brown with an olivaceous tinge; edge crenulate. – Stipe 4–7 × 0.8–1.5 cm, with a marginate bulb (up to 3.5 cm wide), bulb often rather sharply marginate, flattened; often greyish white when young, faintly to distinctly greyish blue (-lilac) at apex, soon entire greyish white, but sometimes with persistent lilac blue spots. Universal veil on the bulb margin sparse to distinct, slightly viscid, when young distinctly greenish yellowish (contrasting the whitish stipe above and the pure white mycelium below), with age more indistinctly whitish to pale ochraceous brown. Cortina fairly abundant, whitish. Basal mycelium white, a few pale greenish yellow mycelial strands observed. – Context whitish, when young with watery greyish hygrophanous spots in stipe (apex), apex also with lilac bluish spots. Bulb inside and outside often with pronounced saffron yellow spots, especially where eaten. Smell distinctly to strongly earthy, raphanoid, especially from the lamella. – Macrochemical reactions 2% and 40% KOH negative (pale brownish) in context. Exsiccata ochre brown. – Extractable pigments not studied, but pigment topology, colours and oxidation behaviour clearly indicate presence of the same pigment as in the sister species *C. humolens*; the greenish yellow flavomannin-6,6',8-trimethylether (FTM). Basidiospores [8, 10, 364], 11.5–13.9 × 6.9–8.1 μm (MV = 12.7 × 7.5 μm), Q = 1.43–1.97 (MV = 1.69), amygdaloid-citriform, strongly and coarsely, net-like verrucose, warts usually distinctly visible in the outline of the spores, suprahilar plague more or less distinct, apiculus smooth. – Basidia 9–12 μm wide, 4-spored, some with yellowish content. – Lamella edge ± fertile. – Lamella trama out of 4–20 μm wide, mainly hyaline hyphae. – Universal veil out of 2–6(–8) μm wide hyphae, mainly hyaline (pale yellow with KOH), some with intracellular, yellow granules or lumps, with KOH brown content becomes oleiferous (or granulate-cracked) at surface hyphae somewhat gelatinous. – Pileipellis simplex, a cutis out of 2–4 μm wide, loosely erect-entangled hyphae, gelatinous at surface, mainly hyaline (pale yellow with KOH); basal part of cutis out of 3–7(9) μm wide hyphae; pigment mainly intracellular, pale (greenish) yellow to yellow brown, granular, with KOH yellow brown content becomes oleiferous (also in exsiccata). Trama beneath pileipellis hyaline. Pileipellis and universal veil at bulb margin of 12-year old exsiccata become slightly pinkish yellow brown with 20% KOH. Habitat . – In calcareous *Tilia cordata* (-*Corylus avellana*) forests, mainly in thin soil on limestone benches or in gravelly scree soil. Distribution . – Mainly known from SE Norway from the Oslofjord

region (7 localities) and from one locality in Germany, Rhein valley (see Gminder & Saar 2013 and Saar & Schmidt Stohn 2018).

Cortinarius minilacus Soop, J.A. Cooper & Dima in Soop, Wallace & Dima, N.Z. Jl Bot. 56(2): 178 (2018)

MycoBank 822888.

Typification. New Zealand. Nelson, St Arnaud Campsite, in *Kunzea ericoides* forest, 4 May 2013, K. Soop CO2092, holotype PDD 103665, isotype S F244775, GenBank MF577079 (ITS+LSU).

Etymology. A direct translation of the Māori name Rotoiti (Latin mini ‘small’, lacus ‘lake’), the lake in New Zealand near which the holotype was found. Pileus 20–40 mm diameter, dry, hygrophanous, dark brown, finely innate fibrillose; margin ± paler with a pale ochre frost, striate. Lamellae yellow-brown when young, free, rather distant (L = 28–36, l = 2–3). Stipe 25–90 × 3–7 mm, cylindrical, pale brownish yellow with thin, ochraceous zones, apex concolorous, mycelial felt white. Veil pale ochraceous to almost white, sparse; cortina white. Context brown-yellow. Odour raphanoid; taste insignificant. Macrochemical reactions: NaOH trivial. Spores (4.9–)5.2–5.6–6.1(–6.5) × (4.0–)4.3–4.7–5.1(–5.7) μm, Q = 1.20 ± 0.08 (n = 30), small, subglobose, pale, weakly verrucose. Marginal elements crowded, clavate to cylindrical, hyaline, 16–22 × 6–8 μm. Basidia 19–24 × 6–7 μm, four-spored, often with yellow lumps. Pileipellis hyphae 4–6 μm wide, repent with a pale yellow-brown content. Hypocutis elements cylindrical to rectangular, pale, 45–80 × 9–17 μm. Clamp connections present. Habitat. Gregarious in Myrtaceae forest, uncommon

Cortinarius pallidoriederi Brandrud, Dima & Bellù, *sp. nov.*, in Brandrud, Schmidt-Stohn, Liimatainen, Niskanen, Frøslev, Soop, Bojantchev, Kytövuori, Jeppesen, Bellù, Saar, Oertel, Ali, Thines & Dima, Mycol. Progr. 17(12): 1339 (2018)

MycoBank: MB 827875

Etymology: the epithet refers to the paler colour of the pileus than that of *C. riederi*. Holotype: Italy, S Tyrol, Val d’Ega (Eggental), Novale (Rauth), Wald Lagarn, between Underkor and Oberkor, E. Castellini, F. Bellù, 30 Sept 2011, Bellù 30-09-2011 (BOZ). GenBank: MH923049.

Pileus: 4–8 cm, (hemi-)spherical, then plano-convex, viscidglutinous, finely innately fibrillose-rivulose from darker, innate fibres; uniform pale ochraceous yellow to ochraceous brown, with an olivaceous ochre tinge. Universal veil remnants sparse, rendering surface shiny-micaceous-marbled when young. Lamellae: crowded (L = 80–90), 0.4–0.8 cm broad, initially deep violet to greyish violet, but soon gradually fading to greyish brown; edge even to slightly sinuate. Stipe: 5–8 × 1.2–2 cm, with a slightly marginate bulb (up to 3 cm), glossy, longitudinally striate, initially deep, metallic (greyish) violet in upper part and with a pale bluish tinge downwards, soon fading to greyish white-pale ochraceous brown, often developing glossy brass brown-golden brown patches, especially when bruised. Universal veil very sparse and hardly visible. Context: initially violet to greyish violet in upper part of stipe, mainly in cortex, otherwise whitish, violet colour soon fading, some yellow brown spots where damaged. Smell: faint, indistinct. Exsiccata: pale brownish with almost whitish pileus. Basidiospores: [1, 4, 65], 11.1–13.8 × 6.3–8.5 μm (MV = 12.4 × 7.4 μm); variation of MVs: 12.1–12.7 × 6.9–7.7 μm; Q = 1.45–1.92 (MV = 1.69), subamygdaloid-ellipsoid, strongly and densely verrucose, sometimes with an apical ‘lense’ of confluent warts; suprahilar plague hardly visible. Pileipellis: duplex.

Epicutis thin. At surface 3–4 µm wide, loosely erect-entangled, gelatinous hyphae, hyaline or with pale, refractive pigment when collapsed, some terminal hyphae clavate (up to 6 µm wide). Subcutis/hypodermium distinct, hyphae 5–20 µm wide, tightly cemented, with pale yellow brown parietal-encrusting pigment, forming an amber-like embedment, some dark brown oleifers intermixed; in transition to epicutis with subparallel, interconnected bundles of two to four hyphae, rather narrow (5–8 µm wide), pale, hyaline, or a few pale zebra-stripped encrusted pigment. Veil at pileus surface: thin, of narrow, hyaline hyphae or collapsed with some golden yellow necropigment. Habitat: Montane forest with *Fagus sylvatica* and some *Picea abies* (ca. 1300 m asl.). Distribution: Known only from the type locality in Val d'Ega, S Tyrol, N Italy.

Cortinarius pastoralis Soop, H. Lindstr., Dima, Niskanen, Liimat. & Kytöv. in Dima, Lindström, Liimatainen, Olson, Soop, Kytövuori, Dahlberg & Niskanen, Mycol. Progr. 15(9): 914 (2016)

MycoBank: MB817191.

Etymology: The epithet “*pastoralis*” refers to shepherd because the species can grow in pastures and even in treeless fields.

Holotype: Finland, Etelä-Savo, Kerimäki, Louhi, Ruokojärvi, NE side of the bay Pitkälähti, near the old lime pit, grass-herb deciduous forest (*Populus tremula*, *Betula*, and *Salix caprea*), on mull soil, 22 Sept 2006, K. Liimatainen, T. Niskanen 06-165, H6031247 (H). GenBank: KX302258

Synonym: *Cortinarius anomalus* subsp. *campestris* Soop in Lindström & Soop, Journ. J.E.C. 2(1): 59 (1999).

Pileus 2–9 cm diam., at first rounded, then subglobose to convex, incurved at margin; surface somewhat sticky as young and later somewhat glossy; light ochraceous brown to grayish ochraceous, sometimes to light reddish brown, with some darker striates radially, yellowing from the center. Lamellae rather crowded, light grayish brown, often with a bluish tinge as young, edge lighter. Stipe 5–12 cm long, 0.4–0.8 cm thick above, hard, equal, in base often somewhat enlarged or pointed and rooted at the base, silky whitish fibrillose, sometimes often bluish at the apex, yellowing at the base. Universal veil flocculose-fibrous, whitish to pale yellow. Basal mycelium white. Context at pileus whitish, bluish at the top of the stipe, at least when young, very pale brownish yellow below, sometimes hollow. Odor mostly weak, somewhat radish. Basidiospores 8.5–9(9.5) × 7–8 µm, broadly ellipsoid, Q=1.2–1.25, Q_{av} = 1.23, rather strongly and moderately coarsely verrucose, indextrinoid. Pileipellis with thin epicutis (2–4 layers), hyphae 3–8 µm wide, some with a yellowish content. Hypodermium well-developed, hyphae almost isodiametric, with yellowish thickwalled pigments. Trama hyphae hyaline. Ecology and distribution: Associated with several deciduous trees and, in open areas, it has grown in vicinity of *Helianthemum* and *Juniperus*. It has been found under *Corylus*, mixed forests of *Betula*, *Populus*, and *Salix*, from subalpine birch forest, and isolated from *Tilia cordata* root tips. Widespread in northern Europe, from hemiboreal (temperate) to subalpine zone.

Cortinarius peraurilis Soop & Dima in Soop, Wallace & Dima, N.Z. Jl Bot. 56(2): 164 (2018) MB822875.

Typification. New Zealand. Otago Lakes, Milford Road, Totara Rest Area, in *Fuscospora cliffortioides* forest, 22 April 2004, K. Soop CO1405, holotype PDD 107505, GenBank MF568044 (ITS), MF568049 (LSU).

Etymology. From its resemblance to *Cortinarius peraureus* and Latin -ilis ‘similar to’. Pileus 8–25 mm diameter, obtusely conical, later campanulate, dry, hygrophanous, saturated brownish orange with a darker umbo, finely innate fibrillose, margin striate. Lamellae pale ochraceous yellow to dark yellow when young, adnate, distant (L = 36, l = 1), edge concolorous. Stipe 20–55 × 2–3 mm, cylindrical, greyish yellow to pale brown, with ± distinct pale yellow bands. Veil pale yellow to white, rather sparse; cortina very fugacious. Context yellow-brown. Odour rather strong, raphanoid to phlegmacioid; taste insignificant. Macrochemical reactions: NaOH dark red to black on cutis, nil on stipital veil. Spores (7.1–)7.5–8.2–8.9(–9.3) × (4.6–)4.6–4.9–5.2(–5.5) μm, Q = 1.68 ± 0.16 (n = 23), ellipsoid, weakly verrucose. Marginal elements 17–35 × 8–10 μm, prominent, crowded, clavate or irregular. Basidia 22–28 × 7–9 μm, four-spored. Pileipellis of repent hyphae 3–6 μm wide. Hypocutis of rectangular, somewhat irregular elements, 20–30 × 10–15 μm. Clamp connections present. Habitat. Gregarious in Nothofagaceae forest, rare.

Cortinarius puellaris Brandrud, Bendiksen & Dima, *Agarica* 36: 19 (2015)

MycoBank: MB814275

Type: Norway, Akershus, Asker, Sjøstrand S, calcareous lime forest under *Tilia cordata* and *Corylus avellana*, 10 Sept. 2014, leg. T.E. Brandrud & B. Dima, TEB 431-14 (holotype, herb. O), DB5474 (isotype, herb. BP). GenBank KT591581.

Etymology: from latin puella; young girl, referring to its small, tender and gracile habit. Pileus 0.5–3 cm, acutely conical to campanulate, later (acutely) umbonate, strongly hygrophanous and distinctly translucently striate; glabrous with no traces of veil remnants, except when very young sometimes faintly silvery of fine veil treads; ochraceous brown to darker (red)brown-umber brown, margin initially whitish; ochraceous white when dry. Lamellae crowded, adnate, edge even to finely fimbriate-serrulate, initially rather pale ochraceous yellowbrown to fulvous brown, later rather pale brownish to darker (chocolate) brown, edge pale, sometimes whitish. Stipe 3–6 × 0.2–0.4 cm, with clavate-cylindrical (-tapering) base, firm, slightly cartilaginous; fibrillose of few, whitish veil remnants when young, then glossy without visible veil remnants; initially ochraceous white in upper part, soon ochraceous grey brown, and developing a dark clay brown colour from the base and when bruised, some become slightly more olivaceous ochre (like in *C. flexipes*-group). Context watery grey brown-ochraceous brown when moist, darker brown in pileus, often darker brown in the lower half of the stipe; smell insignificant. Spores 8–9(–9.5) × 5.5–6(–6.5) μm, MV = 8.75 × 5.87 μm, Q = 1.49; broadly ellipsoid-ovoid, densely and very strongly verrucose, warts often prominent spiny-dentate, especially distally (up to approx. 1.5(–2) μm long “teeth”); some spores (in spore deposits) only moderately verrucose, rarely the majority of deposited spores moderately verrucose. Basidia hyaline with refractive granules; lamellae edge more or less sterile, with short, clavate, hyaline elements (up to 10 μm wide); lamellae trama with distinct, yellow brown pigment; pigment parietal to distinctly encrusted, with pale, irregular small crusts or more zebra-striped pattern. Pileipellis duplex; epicutis thin, of 3–8(–10) μm wide hyphae, at surface hyaline or with pale yellowish, membranal pigment, and at least basally with distinct, zebra-striped, yellowbrown, encrusted pigment (like in lamellae trama); subcutis (hypodermium) subcellular of inflated elements up to 25 μm wide, pigment yellow, parietal, amber-like, cementing the elements, encrusted in transition layers to epicutis. A few, narrow, brown hyphae with oleiferous necropigment seen. DNA (ITS) sequence 12 collections have been sequenced. The species shows a minor infraspecific variation of 1–2 nucleotides.

Habitat and distribution In SE Norway occurring in a number of calcareous lime forests under *Tilia cordata* and *Corylus avellana*. Also found in calcareous *Quercus ilex* forests in S France. The species is probably widely distributed calcareous *Quercus-Carpinus-Tilia(-Fagus?)* forests throughout temperate-boreonemoral parts of Europe. The species is redlisted as VU (vulnerable) in Norway due to its association with calcareous lime forests which is a threatened habitat.

Cortinarius subpuellaris Brandrud & Dima in Brandrud, Dima, Liimatainen & Niskanen, Sydowia 69: 43 (2016)

MB818230

Type. – NORWAY, Telemark, Bamble, Baneåsen nature reserve, 26 September 2015, leg. T.E. Brandrud & B. Dima, TEB 562-15 (holotype, O). GenBank No. KX831129.

Description. – P i l e u s 0.5–1.5 cm, acutely conical to campanulate, later umbonate, strongly hygrophanous and distinctly translucently striate; glabrous to faintly silvery-fibrillose of veil remnants at centre when young; ochraceous brown-fulvous to darker (red)brown-umber brown; pale ochraceous brown when dry. – Lamellae crowded, adnate, edge even, initially rather pale ochraceous yellowbrown to fulvous brown, later rather pale brownish to darker (chocolate) brown, edge paler to sometimes whitish towards margin. –

Stipe 2.5–4 × 0.2–0.3 cm, with (clavate-) cylindrical base, sometimes tapering; fibrillose of few, whitish veil remnants when young, rarely with a faint, white girdle; initially ochraceous white in upper part, soon ochraceous grey brown, and developing a dark clay brown to blackish brown colour from the base and when bruised, contrasting the white basalmycelium. – Context watery grey brownochraceous brown when moist, darker brown in pileus, soon becoming darker brown to spotwise blackish brown in the lower half of the stipe; smell insignificant. Basidiospores 7.5–8.5 × 5–6 μm, (MV=8.07 × 5.62 μm, Q = 1.43), broadly ellipsoid to somewhat drop-shaped, very strongly and medium coarsely verrucose, ornaments most prominent distally, sometimes cristate-dentate. – Lamellae edge more or less sterile, with some small, clavate, hyaline sterile cells surrounded by longer basidia. Lamellae trama with distinct, yellow brown pigment; pigment mainly parietal, some narrow hyphae with zebra-striped encrustations; inflated elements up to 20(–25) μm wide. – Pileipellis duplex; epicutis thin, of 3–8 μm wide hyphae, with pale yellowish, membranal pigment, some hyphae basally also with distinct zebra-striped, yellow-brown, encrusted pigment; subcutis (hypodermium) subcellular of inflated elements up to 25 μm wide, pigment yellowbrown, parietal, amber-like, sometimes with more prominent crusts or “lenses” between the inflated elements, more narrow hyphae encrusted in transition layers to epicutis, a few narrow, oleiferous brown hyphae sometimes also seen intermixed. DNA (ITS) sequence. Three collections have been sequenced and they were identical. *Cortinarius subpuellaris* differs by 10 nucleotide and indel position from *C. intempestivus* and 13 from *C. puellaris* as well as from *C. biriensis*, but interestingly, the ITS1 region of *C. subpuellaris* is identical to the latter, thus all ITS differences appear only in the ITS2 region. Habitat. – Boreonemoral, dry, calcareous *Tilia-Corylus* forests, under *Tilia cordata* and *Corylus avellana* on very shallow (mull) soil. Distribution. – So far known from three localities along the Oslofjord, SE Norway; the type locality near Langesund, Telemark, outer Oslofjord, and localities near Slemmestad in the innermost Oslofjord and at Biri near Mjøsa. Etymology. – The epithet refers to the strong morphological and genetic similarity to *C. puellaris*.

11.1.2. Fajok új kombinációi

Cortinarius brunnescens (A.H. Sm.) Soop, B. Oertel & Dima, *comb. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 281 (2019)

Basionym: *Hymenogaster brunnescens* A.H. Sm., *Mycologia* 58(1): 111. 1966.

MycoBank MB822991.

Cortinarius lilacinoides Soop, B. Oertel & Dima, *nom. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 281 (2019)

Basionym. *Hymenogaster sublilacinus* A.H. Sm., *Mycologia* 58(1): 108. 1966.

MycoBank MB823023.

Cortinarius subcaeruleus (A.H. Sm.) Soop, B. Oertel & Dima, *comb. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 281 (2019)

Basionym. *Hymenogaster subcaeruleus* A.H. Sm., *Mycologia* 58(1): 106. 1966.

MycoBank MB822992.

11.1.3. Tudományra új szekciók eredeti diagnózisa

Cortinarius sectio *Aureocistophili* Fern.-Brime ex Soop, B. Oertel & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 277 (2019)

Typus. *C. aureocistophilus* Vila, Contu & Llimona

MycoBank MB822934.

Basidiomata pileocarpic or stipitocarpic, medium-sized to large, evoking species of both sect. *Multiformes* and sect. *Glaucopodes*. Pileus 30–120 mm diam, viscid, yellow to orange or ochraceous, rarely violaceous when young, finely to coarsely white fibrillose, often with veil remnants near margin. Lamellae greyish white, rarely with a pink tinge. Stipe cylindrical with a rounded or marginate bulb, white, often flushing yellow with age. Veil white to yellowish, rarely with a blue tinge, sparse to rather copious. Context white, often flushing yellow with age or manipulation. Alkaline reaction reddish to brownish, or insignificant. Spores ellipsoid to amygdaloid, $7.5\text{--}11 \times 4.5\text{--}6 \mu\text{m}$, moderately verrucose. Mainly in *Picea*, *Abies* and *Quercus* forests, Europe.

Cortinarius sectio *Austroduracini* Soop & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 285 (2019)

Typus. *C. austroduracinus* M.M. Moser.

MycoBank MB822958.

Basidiomata small, telamonioid, yellow-brown to red-brown. Pileus 10–40 mm diam, viscid, yellow-brown to dark red-brown, finely fibrillose. Lamellae greyish or pale cinnamon to dark yellow-brown, medium crowded. Stipe cylindrical, pale brown to greyish yellow with white to dark yellow-brown thin bands or girdles. Veil white to dark yellow-brown, sparse to copious. Context pale brown to yellowish, often marbled brownish. Alkaline reaction insignificant. Spores ellipsoid, $7\text{--}9.5 \times 4.5\text{--}6 \mu\text{m}$, moderately to fairly coarsely verrucose. In *Nothofagaceae* forests, South America, New Zealand.

Cortinarius sectio *Cretaces* Soop & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 279 (2019)

Typus. *C. cretax* Soop

Mycobank MB822937.

Basidiomata medium-sized to large, stipitocarpic, often caespitose. Pileus 25–120 mm diam, viscid, white to yellow-brown, occasionally flavescent or brunnescent on disk, glabrous to finely fibrillose. Lamellae white to pale grey-brown, crowded. Stipe tapering downwards, rooted, white, ± glabrous. Veil white, sparse. Context white. Odour weak or like bitter almonds. Alkaline reaction insignificant. Spores fusoid-amygdaloid, 6–10 × 3–5.5 µm, weakly verrucose. In Nothofagaceae forests, South Pacific.

Cortinarius sectio *Lustrati* Ammirati ex Soop, B. Oertel & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 279 (2019)

Typus. *C. lustratus* Fr.

Mycobank MB822938.

Basidiomata medium-sized to small, stipitocarpic, pale. Pileus 25–70 mm diam, viscid, ivory to creamy-yellow or pale violet, disk yellowish, glabrous to silky. Lamellae greyish, sometimes with a rosy or violet tinge, crowded. Stipe clavate to cylindrical with a small bulb, silky white, often ± violaceous at apex. Veil white to pale violet, sparse to fairly copious. Context white, occasionally marbled violet. Odour none or farinaceous, sometimes fruity. Alkaline reaction insignificant. Spores 5.5–8 × 3.5–4.5 µm, ellipsoid, weakly verrucose. In *Pinus*, Fagaceae, and *Comarostaphylis* forests, Europe, North/Central America.

Cortinarius sectio *Persplendidi* Soop & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 274 (2019)

Typus. *C. persplendidus* Gasparini

Mycobank MB822929.

Basidiomata agaricoid or sequestrate, dry, small to medium-sized, typically presenting a dark, tomentose pileus, a clavate stipe, and a yellow and strongly fluorescent context, recalling taxa in sect. *Leprocycbe*. A few species dermocyboid (e.g., the blood-red *C. kula*). Anthraquinonic pigments based on the nonaketide pathway (Gill 1995). Pileus 10–60 mm diam, yellow, dark red-brown, dark orange-brown to umber or blackish, fibrillose/tomentose to granulose. Lamellae yellow, orange, or red. Stipe cylindrical to clavate or rudimentary, citrinous to saffron yellow or red. Veil red-brown to dark yellow, darkening, sparse to fairly copious. Context red to yellow. Alkaline reaction red to blackish brown, ± trivial in some species. Spores ovoid to subglobose, 8–11 × 5.5–8 µm, coarsely verrucose. In Nothofagaceae and Myrtaceae forest, New Zealand, Australia.

Cortinarius sectio *Rubicunduli* Soop, B. Oertel & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 275 (2019)

Typus. *C. rubicundulus* (Rea) A. Pearson.

Mycobank MB822931.

Basidiomata agaricoid, medium-sized, dry to viscid, coloration yellowish with a tendency to darken on bruising, fluorescence weak. Pileus 15–70 mm diam, pale yellow to yellow-brown with orange-red to dark brown spots and zones, matt, mottled with reddish to pale ochraceous fibrils, blushing to dark orange. Lamellae greyish yellow to pale tan. Stipe cylindrical to clavate, white to greyish yellow, blushing or flavescent. Veil, pale grey to pale ochraceous, blushing and darkening to red or orange, rather copious to sparse. Context pale yellow to tan, ± flavescent when cut and bruised. Alkaline reaction insignificant. Spores ellipsoid to subfusoid, 6–9 × 3.8–5 µm, weakly verrucose. Cheilo- and pleurocystidia prominent,

cylindrical or capitate. In *Picea*, Nothofagaceae, and *Quercus leucotrichophora* forests, Europe, New Zealand, Asia, respectively.

Cortinarius sectio **Rubrobasales** Soop & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 273 (2019)

Typus. *C. rubrobasalis* M.M. Moser & E. Horak.

Mycobank MB822927.

Basidiomata telamonioid, small to medium sized, dry, redbrown. Pileus 30–70 mm diam, red-brown to date brown, minutely fibrillose. Lamellae pale brown to rusty yellow-brown. Stipe ± cylindrical, red-brown to pale reddish or yellowish. Veil incarnate to cinnabar red. Context white to red-brown. Alkaline reaction brownish to black. Spores ellipsoid, 8–10.5 × 4.5–6 µm, weakly verrucose. In Nothofagaceae forests, Patagonia.

Cortinarius sectio **Subhymenogaster** Soop, B. Oertel & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 281 (2019)

Typus. *Hymenogaster sublilacinus* A.H. Sm., GB (ITS).

Mycobank MB822944.

Basidiomata sequestrate, globose to ovate or lobed. Peridium 10–55 mm diam, thin, dry, silky, whitish to lilac, flushing brown, purple, or bluish on manipulation. Gleba loculate, cinnamon to rusty brown. Columella white, tenous, dendrous to percurrent, or absent. Odour aromatic. Spores ellipsoid, 9–13 × 6.5–8 µm, weakly to moderately verrucose. In coniferous forests, North America.

Cortinarius sectio **Turmales** Soop, B. Oertel & Dima, *sect. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 277 (2019)

Typus. *C. turmalis* Fr., neotypus GB (ITS).

Mycobank MB822933.

Basidiomata stipitocarpic, medium-sized, often caespitose. Pileus 30–100 mm diam, yellow-brown to dark brown, viscid, finely fibrillose. Lamellae greyish white, crowded. Stipe cylindrical to tapering and radicant, white, silky fibrillose, often staining brownish or violaceous. Veil white, rather sparse. Alkaline reaction insignificant. Spores fusoid to amygdaloid, 6.5–9 × 3.3–4.5 µm, weakly verrucose. In *Picea* and Nothofagaceae forests, Europe, North America, South Pacific.

11.1.4. Szekciók új kombinációi

Cortinarius sectio **Callistei** (Liimat., Niskanen & Ammirati) Soop, B. Oertel & Dima, *stat. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 274 (2019)

Basionym. *Cortinarius* subg. *Callistei* Liimat., Niskanen & Ammirati, *Index Fungorum* 256: 2. 2015. IF551473.

Typus. *C. callisteus* (Fr.) Fr.

Mycobank MB823024.

Cortinarius sectio **Camphorati** (Liimat., Niskanen & Ammirati) Soop, B. Oertel & Dima, *stat. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 285 (2019)

Basionym. Cortinarius subg. *Camphorati* Liimat., Niskanen & Ammirati, Index Fungorum 256: 2. 2015. IF551459.

Synonym. Cortinarius sect. *Camphorati* Liimat. & Niskanen, in Niskanen (2008: 19), nom. inval.

Typus. C. camphoratus Fr.

MycoBank MB824052.

Cortinarius sectio *Illumini* (Liimat., Niskanen & Kytöv.) Soop, B. Oertel & Dima, *stat. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 286 (2019)

Basionym. Cortinarius subg. *Illumini* Liimat., Niskanen & Kytöv., Index Fungorum 256: 2. 2015. IF551474.

Synonym. Cortinarius sect. *Illumini* Liimat., Niskanen & Kytöv. in Niskanen (2008: 19), nom. inval.

Typus. C. illuminus Fr., neotypus GB (ITS, LSU).

MycoBank MB824053.

Cortinarius sectio *Riederi* (Brandrud & Melot) Brandrud, Dima, Niskanen & Liimat. *stat. nov.*, in Brandrud, Schmidt-Stohn, Liimatainen, Niskanen, Frøslev, Soop, Bojantchev, Kytövuori, Jeppesen, Bellù, Saar, Oertel, Ali, Thines & Dima, *Mycol. Progr.* 17(12): 1336 (2018)

MycoBank MB827874

Basionym: Cortinarius subsect. *Riederi* Brandrud & Melot in *Nord. J. Bot.* 10: 538 (1990).

Cortinarius sectio *Rozites* (P. Karst.) Soop, B. Oertel & Dima *comb. & stat. nov.*, in Soop, Dima, Cooper, Park & Oertel, *Persoonia* 42: 281 (2019)

Basionym. Rozites P. Karst., *Bidrag Kannedom Finlands Natur Folk* 32: 290. 1879.

Typus. C. caperatus Fr.

MycoBank MB822988.

11.1.5. Leírás előtt lévő fajok benyújtott és elfogadott diagnózisai

Cortinarius indorusseus Dima, Semwal, V.K. Bhatt & Brandrud nom. prov.

MB829293; FoF05731

Etymology: the epithet refers to the similarity to *C. mussivus* (= *C. russeus*)–*C. russeoides* complex in sect. *Percomes*.

Holotypus: KCS2470 (CAL).

Pileus up to 110 mm in diam., plano-convex to applanate, with a faint umbo at centre, surface glabrous, glutinous, light greenish yellow at margin, cinnamon brown to light orange brown (6D6–5A4) towards centre, which oxidizes to reddish brown when mature; margin rimose with age, cuticle half peeling. *Lamellae* adnate, crowded, up to 7 mm broad, lamellulae of various lengths present, wax yellow when young later becoming more brownish orange (5A5–5C5). *Stipe* 120 × 18 mm, central, subcylindrical, slightly clavate at base, widening at apex, pastel yellow to greenish yellow (3A4) above cortina, paler downwards, (6D5); basal mycelium mainly whitish, mycelial strands at base yellow; universal veil forming a thin girdle/zone half way up the stipe, brownish to faintly vinaceous brown (5D8–5D6). *Context* greenish yellow to yellowish, KOH reaction not observed. *Odour* distinctly earth-like. *Taste*

not observed. *Basidiospores*: $9.5\text{--}10.5 \times 5.5\text{--}6.5 \mu\text{m}$, $MV=9.9 \times 5.9 \mu\text{m}$, $Q=1.6\text{--}1.8$, $Q_{av}=1.67$ ($n=40$), amygdaloid, strongly verrucose. Spore print rusty brown. *Pileipellis* simplex, thick. *Habitat and distribution*: Solitary, occurring in leaf litter on humid soil, in temperate broadleaved forests dominated by mainly *Quercus leucotrichophora* A. Camus, *Myrica esculenta* Buch. Ham. ex. D. Don, and *Rhododendron arboreum* Sm. Material examined: INDIA, Uttarakhand, Pauri Garhwal, Phedhkhhal, under *Quercus leucotrichophora* (Fagaceae), 1950 m asl, 17 Aug 2015, K.C. Semwal, KCS 2470 (CAL, holotype).

Cortinarius lilacinoarmillatus Semwal & Dima nom. prov.

Mycobank MB830066

Etymology. The word “lilacino” refers to the initially lilac gills, while “armillatus” refers to the molecular and morphological similarity to *C. hinnuleoarmillatus* as well as to the pronounced *Armillaria*-like membranous partial veil remnants on the stipe.

Pileus 20–40 mm, campanulate to convex with a low umbo at centre, reddish brown to tawny, becoming pale ochraceous brown when dry, hygrophanous, surface glabrous, margin crenulate. Lamellae emarginate, distant, broad, violet-lilac when young, becoming brown with age, with concolorous, slightly wavy edge, lamellulae present. Stipe 50–70 × 6–8 mm, cylindrical, concolorous with the pileus or ochraceous threads towards the base, universal veil forms a whitish-cream evanescent membranous ring at the upper thirds, cortina whitish. Context cream to brownish, thin, soft to moderately firm, unchanging when bruised or cut. Odour and taste not recorded. *Basidiospores* $7.0\text{--}8.7 \times (4.5)5.0\text{--}6.0 \mu\text{m}$, $av.=7.9\text{--}5.4 \mu\text{m}$, $Q=1.4\text{--}1.6$, $Q_{av}=1.5$, obovoid to obovoid-subglobose, moderately verrucose, somewhat thick-walled, rusty brown in 5 % KOH, inamyloid, moderately dextrinoid. Basidia $28.0\text{--}35.0 \times 7.0\text{--}10.5 \mu\text{m}$, 4-spored, sterigmata $2.0\text{--}3.0 \mu\text{m}$ long, hyaline, thin-walled, clavate. Lamellar trama hyphae cylindrical, somewhat irregular, $10.0\text{--}13.0 \mu\text{m}$ wide, marginal cells $21.0\text{--}32.0 \times 6.0\text{--}8.7 \mu\text{m}$, clavate, hyaline, thin-walled. Clamp connections present. ITS sequence unique in sect. *Hinnulei*, and the most closely related species being *C. hinnuleoarmillatus* from which it differs by 8 substitution and indel positions (98.5% sequence similarity). *Habitat and distribution*. – Solitary, occurring among leaf litter, near *Quercus leucotrichophora* (banjh oak) and *Corylus jacquemontii* (Turkish hazelnut). Known only from the type locality. Material examined. – INDIA. Uttarakhand, Pauri Garhwal, Bharsar, 1950 m asl., solitary, among leaf litter, near *Quercus leucotrichophora* and *Corylus jacquemontii*, leg. K.C. Semwal, 2 August 2015, KCS2428 (holotype, CAL).

Cortinarius paurigarhwalensis Semwal, Dima & Soop nom. prov.

MB829294; FoF05730.

Etymology: The epithet refers to the type locality Pauri Garhwal in India.

Holotypus: KCS2487 (CAL)

Pileus up to 125 mm in diam., hemispherical then applanate, surface dry, slightly tomentose, glabrous but centre with distinct radial wrinkles towards margin, red-brown to reddish golden (6B7–6C7), more brownish to light brown (7D8) at centre, margin undulate when mature. Lamellae adnate to subdecurrent, crowded, up to 6 mm broad, lamellulae of various lengths present, greyish brown to greyish orange (6B5–5B5). Stipe 70 × 16 mm, cylindrical, slightly clavate to bulbous, base up to 24 mm broad, greyish orange (6B5–6B6) at apex, paler to whitish towards the base, but staining yellow. Context strongly canary yellow (2B7). Odour and taste not observed. *Basidiospores*: $6.0\text{--}7.5 \times 4.0\text{--}5.0 \mu\text{m}$, $MV=6.5 \times 4.3 \mu\text{m}$, $Q=1.4\text{--}1.6$, $Q_{av}=1.5$ ($n=40$), amygdaloid to broadly amygdaloid, very finely verrucose, almost smooth.

Cheilo- and pleurocystidia present, 20–40 × 3–7 µm (n=10), variable in shape, clavate, subclavate to ventricose, sometimes subcapitate and lageniform. Spore print hazel brown (6E8). Habitat and distribution: Solitary, occurring in leaf litter of *Quercus leucotrichophora* A. Camus and *Rhododendron arboreum* Sm. Material examined: INDIA, Uttarakhand, Pauri Garhwal, Phedhkhal, Ulkhagarhi, under *Quercus leucotrichophora* (Fagaceae), 2070 m asl, N30°9'36'' E78°50'53'', 31 Aug 2015, K.C. Semwal, KCS2487 (CAL, holotype).

11.1.6. Leírás előtt lévő fajok benyújtásra váró diagnózisai

Cortinarius anomalodelicatus Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: Named for the slender basidiomata. Diagnosis: Medium size basidiomata; pileus greyish lilac to vinaceous brown; lamellae greyish purple; stipe apex lilac tinted at first; veil light buff to yellowish buff; basidiospores ave. 8.5 × 6.7 µm, broadly ellipsoid, ellipsoid or subglobose, moderately to coarsely verrucose. Differing from the most closely related species *C. sp8* by 8 substitutions and indel positions, a similarity of 98.7%. Type: USA. Colorado. Pitkin County. Fryingpan River, Savage Lakes, *Picea*, 20 Aug 1978, coll. A. H. Smith, J. F. Ammirati (JFA8146 – holotype, WTU).

Cortinarius anomalomontanus Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: Named for the montane habitat in which it commonly occurs. Diagnosis: Moderate sized basidiomata; pileus greyish brown, minutely scaly; lamellae lilac to greyish lilac; stipe slightly lilac; veil pale ochraceous; basidiospores ave. 8.2 × 6.5 µm, mostly subglobose to broadly ellipsoid, moderately to coarsely verrucose. Differing from the most closely related species *C. sp8* by 7 substitutions and indel positions, a similarity of 98.9%.

Cortinarius anomalopacificus Bojantchev, Liimat., Niskanen, Dima & Ammirati, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: From Greek: “anomalo” means unusual and “pacificus” reflects the Pacific region of distribution.

Diagnosis: Moderate sized basidiomata, slightly to moderately pale blue, lilac or lavender; pileus becoming strongly brownish with maturity; universal veil white to yellowish or buff; basidiospores ave. 6.7 × 5.5 µm, subglobose, slightly- to moderately verrucose. Differing from the most closely related species *C. tabularis* by 8 substitutions and indel positions, a similarity of 98.7%.

Type: USA. California: Yuba County. New Bullard’s Bar Reservoir, *Notholithocarpus densiflorus*, *Pinus ponderosa*, 4 Dec 2008, coll. D. B. Bojantchev, DBB11745 – holotype (Pers. Herb.), isotype (WTU).

Cortinarius austroanomalus Dima, Buyck & Hofstetter nom. prov.
MBXXXXXX

Diagnosis: Basidiomata medium spaced to slender, dominated by violet colours when young then discolouring to brownish with age, spores subglobose, verrucose. Under *Uapaca* in

Madagascar. With available DNA sequence data (rDNA ITS and 28S) it has an isolated position within sect. *Anomali*.

Holotypus: Madagascar. Andasibe, dense, mountain forest of *Uapaca densifolia*, B. Buyck & V. Hofstetter, 22 Jan. 2006, BB 06.073 (PC).

Cortinarius caeruleoanomalus Dima, Matheny, K. Hughes & Ammirati, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: The epithet refers to the bluish basidiomata of the species.

Diagnosis: Basidiomata medium size; pileus, lamellae and stipe distinctly blue to purplish when young; veil white; basidiospores mostly subglobose, ave. $7 \times 6 \mu\text{m}$. Differing from a close sister species *C. albocyaneus* by 7 substitutions and indel positions, a similarity of 98.9%.

Type: USA. Tennessee. Blount County. Middle Prong Trail, Betula, Tsuga, 12 Sept 2004, coll. J. F. Ammirati (JFA13084 – holotype, TENN).

Cortinarius clackamasensis Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: Named for Clackamas County, Oregon.

Diagnosis: Medium to large basidiomata; pileus grey brown, vinaceous brown or purplish brown; lamellae greyish brown to light brown or purplish tinted; stipe silky white to watery brown; veil buff to brownish; basidiospores ave. $9.7 \times 6.5 \mu\text{m}$, ellipsoid to broadly ellipsoid, rarely subglobose, moderately- to coarsely verrucose. Differing from the most closely related species *C. lindstromii* by 12 substitutions and indel positions, a similarity of 98.1%.

Type: USA. Oregon. Clackamas County. Mt. Hood, Summit Meadow, *Picea*, *Pinus*, *Abies*, 24 Oct 1995, coll. J. F. Ammirati (JFA11616 – holotype, WTU)

Cortinarius harvardiensis L. Nagy, Dima & Ammirati, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: the epithet refers to the Harvard Forest, the locality where the holotype was collected.

Diagnosis: Basidiomata medium size; pileus, lamellae and stipe with bluish to violet colors; universal veil white to pale yellow; basidiospores ave. $8 \times 6 \mu\text{m}$, subglobose to broadly ellipsoid, coarsely verrucose. In ITS region it differs by 22 substitution and indel positions from *C. anomalovelatus* and 26 nucleotides from *C. deceptivus*.

Type: USA, Massachusetts. Worcester County. Petersham, Harvard Forest, Tom's Swamp, *Pinus*, *Quercus*, 12 Oct 2012, coll. L. G. Nagy (NL-5415 – holotype, BP)

Cortinarius huddartensis Bojantchev, Liimat., Niskanen, Ammirati & Dima, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: From Huddart Park where the species was first collected.

Diagnosis: Basidiomata large to medium size; at first with pale lavender colors in the pileus and lamellae and a blue stipe apex; universal veil and cortina white; basidiospores ave. $9.0 \times 6.2 \mu\text{m}$, broadly ellipsoid, coarsely verrucose; Differing from the most closely related species *C. kranabetteri* by 10 substitutions and indel positions, a similarity of 98.4%.

Type: USA. California. San Mateo County, Huddart Park, under *Quercus agrifolia*, 18 Dec 2008, coll. D. B. Bojantchev (DBB12118 – holotype, (Pers. Herb.), isotype WTU)

Cortinarius kranabetterii Niskanen, Liimat., Harrower, Ammirati & Dima, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: In honour of Marty Kranabetter, fungal ecologist, British Columbia, Canada.

Diagnosis: Medium sized basidiomata; pileus pale yellowish grey to pale brownish grey; universal veil pale ochraceous; basidiospores relatively small (ave. $7 \times 6 \mu\text{m}$) subglobose to broadly ellipsoid, moderately verrucose. Differing from the most closely related species *C. perrotensis* by 6 substitutions and indel positions, a similarity of 99%.

Type: Canada. Alberta. S/SW of Hinton, by the Cold Creek, under *Populus* in a fairly old mixed forest of *Populus*, *Picea* on rich ground, 2 Sept 2011, coll. K. Liimatainen, T. Niskanen (TN11-287, – holotype)

Cortinarius lindstromii Niskanen, Ammirati, Kytöv., Liimat., Brandrud & Dima, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: In honor of the late Håkan Lindström, Swedish mycologist, who intensively studied *Cortinarius* sect. *Anomali* in the past decades.

Diagnosis: Moderate sized basidiomata; pileus grey brown to brown with lilac tones; lamellae violet at first; stipe greyish with some violet coloration in places; veil ochraceous; basidiospores ave $8\text{--}6 \mu\text{m}$, broadly ellipsoid or ellipsoid, occasionally more subglobose, coarsely verrucose. Differing from its sister species *C. clackamasensis* by 12 substitutions and indel positions, a similarity of 98.1%.

Type: Sweden. Jämtland, Andersön, *Picea*, *Pinus*, 30 August 2016, coll. B. Dima (DB6139 – holotype, S)

Cortinarius nettieae Ammirati, Cripps, Liimat., Niskanen & Dima, nom. prov.
MB XXXXXX

Etymology: Named for the late Nettie Laycock, well known Pacific Northwest citizen scientist and mycologist.

Diagnosis: Basidiomata rather large; pileus brownish with violaceous to vinaceous and greyish colors; lamellae violet at first; stipe violaceous; veil forming inconspicuous buff veil bands on the stipe surface; Basidiospores ave. $8 \times 6.3 \mu\text{m}$, broadly ellipsoid to ellipsoid or subglobose, moderately to more coarsely verrucose. Differing from the most closely related species *C. sp6* by 4 substitutions and indel positions, a similarity of 99.4%.

Type: USA. Washington. Clallam County, La Push, *Picea*, *Tsuga*, 10 Oct 1987, coll. N. Laycock (JFA9613 – holotype, WTU)

Cortinarius obscuroincrustedatus Dima, Buyck & Hofstetter nom. prov.
MBXXXXXX

Diagnosis: Basidiomata slender, pileus conical to umbonate, brownish to yellowish, finely scaly to fibrillose, lamellae initially slightly violet or yellowish later brown. The species resembling to some members of the telamonioid sections *Incrustati*, *Hydrocybe*, and *Saniosi* from the Northern Hemisphere. Under *Uapaca*, *Sarcolaena*, *Leptolaena* in Madagascar. With available DNA sequence data (rDNA ITS and 28S) the species has an isolated position in the main *Telamonia* clade (i.e. subgen. *Telamonia* s. str.).

Holotypus: Madagascar. Ambohitantely, primary forest of *Uapaca densifolia*, B. Buyck & V. Hofstetter, 19 Jan. 2008, BB 08.055 (PC).

Cortinarius rarus Bojantchev, Ammirati, Parker, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
MB XXXXXX

Etymology: From Latin: “rarus” meaning rare, scarce.

Diagnosis: Basidiomata rather large and robust; pileus, lamellae and stipe with strong greyish blue to bluish colors; universal veil and cortina white; basidiospores rather large, ave. $8.5 \times 6.5 \mu\text{m}$, subglobose to broadly ellipsoid or ellipsoid, coarsely to very coarsely verrucose. Differing from the most closely related species, the European *C. pelerinii*, by 16 substitutions and indel positions, a similarity of 97.6%.

Type: USA. California: El Dorado County. Ice House Reservoir Wilderness, *Pinus ponderosa*, *Abies concolor*, *A. magnifica*, *Pseudotsuga menziesii*, 26 May 2007, coll. D. B. Bojantchev (DBB04712 – holotype, Pers. Herb., isotype WTU).

Cortinarius tetonensis Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
MB XXXXXX

Etymology: Name is taken from Teton Mountains.

Diagnosis: Basidiomata rather large; pileus pale greyish vinaceous to light buff developing strong brown colors; lamellae greyish to greyish brown; stipe whitish to pallid then brownish; veil white to brownish cream buff; basidiospores ave. $8.4 \times 6.8 \mu\text{m}$, broadly ellipsoid to subglobose, moderately to more coarsely verrucose. Differing from the most closely related European species *C. lividomalvaceus* by 17 substitutions and indel positions, a similarity of 97.3%.

Type: USA. Wyoming. Teton County. Flagstaff Road, *Picea*, *Abies*, *Pinus*, 1 Sept 1991, coll. J. F. Ammirati (JFA10350 – holotype, WTU).

11.2. A doktori munkában szereplő gombataxonok listája leírókkal együtt

Agaricales Underw.

Agaricomycetes Doweld

Agaricomycotina Doweld

Agaricus L.

Aphylophorales Rea

Ascomycota Caval.-Sm.

Basidiomycota R.T. Moore

Boletus L.

Cortinariaceae R. Heim ex Pouzar

Cortinarius (Pers.) Gray

Cortinarius albertii Dima, Frøslev & T.S. Jeppesen

Cortinarius albidipes Peck

Cortinarius albidoavellaneus Kauffman

Cortinarius albocyaneus Fr.

Cortinarius anomalodelicatus Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*

Cortinarius anomalomontanus Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*

Cortinarius anomaloochrascens Chevassut & Rob. Henry

Cortinarius anomalopacificus Bojantchev, Liimat., Niskanen, Dima & Ammirati, *nom. prov.*

Cortinarius anomalovelatus Ammirati, Berbee, E. Harrower, Liimat. & Niskanen
Cortinarius anomalus (Fr.) Fr.
Cortinarius anserinus (Velen.) Rob. Henry
Cortinarius argenteolilacinus M.M. Moser
Cortinarius argutus Fr.
Cortinarius austroanomalus Dima, Buyck & Hofstetter *nom. prov*
Cortinarius azureus Fr.
Cortinarius barlowensis Ammirati, Berbee, E. Harrower, Liimat. & Niskanen
Cortinarius biriensis Brandrud & Dima
Cortinarius blattoi R. Mazza
Cortinarius bolaris (Pers.) Fr.
Cortinarius brevissimus Peck
Cortinarius brunnescens (A.H. Sm.) Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius bulliardii (Pers.) Fr.
Cortinarius caeruleoanomalus Dima, Matheny, K. Hughes & Ammirati, *nom. prov.*
Cortinarius caesiellus A.H. Sm.
Cortinarius caesiifolius A.H. Sm.
Cortinarius caesiocortinatus Jul. Schäff.
Cortinarius cagei Melot
Cortinarius caninus (Fr.) Fr.
Cortinarius caperatus (Pers.) Fr.
Cortinarius caroviolaceus P.D. Orton
Cortinarius casimiri (Velen.) Huijsman
Cortinarius catharinae Consiglio
Cortinarius cinnabarinus Fr.
Cortinarius clackamasensis Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius claricolor (Fr.) Fr.
Cortinarius clintonianus Peck
Cortinarius colubripes Reumaux
Cortinarius copakensis Peck
Cortinarius cristatosporus Reumaux
Cortinarius cumatilis Fr.
Cortinarius deceptivus Kauffman
Cortinarius diffractosuavis Chevassut & Rob. Henry
Cortinarius dolabratooides Kytöv., Carteret, Bidaud, Liimat., Niskanen, Bellanger, Dima,
 Reumaux & Ammirati
Cortinarius dolabratus Fr.
Cortinarius durifoliorum Soop & Dima
Cortinarius emollitoides Bidaud, Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius epsomiensis P.D. Orton
Cortinarius eutactus Soop
Cortinarius fallaceicolor f. *meridionale* Rob. Henry
Cortinarius fallaceicolor Rob. Henry
Cortinarius fulvochrascens Rob. Henry
Cortinarius fulvochrascens var. *cyanophyllus* Rob. Henry
Cortinarius fulvochrascens var. *subcaninicolor* Rob. Henry
Cortinarius gentilis (Fr.) Fr.
Cortinarius glaucocyanopus Rob. Henry
Cortinarius harcynicus (Pers.) M.M. Moser

Cortinarius harvardiensis L. Nagy, Dima & Ammirati, *nom. prov.*
Cortinarius hildegardiae Schmidt-Stohn, Brandrud & Dima
Cortinarius huddartensis Bojantchev, Liimat., Niskanen, Ammirati & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius humicola (Quél.) Maire
Cortinarius humolens Brandrud
Cortinarius imbricatoides Rob. Henry
Cortinarius imbutus Fr.
Cortinarius indorusseus Dima, Semwal, V.K. Bhatt & Brandrud *nom. prov.*
Cortinarius insignibulbus Bidaud & Moëne-Locc.
Cortinarius intempestivus Moëne-Locc. & Reumaux
Cortinarius jonimitchelliae H. Lindstr., Dima, Kytöv., Liimat. & Niskanen
Cortinarius kranabetterii Niskanen, Liimat., Harrower, Ammirati & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius largus Fr.
Cortinarius lavendulensis Cleland
Cortinarius lilacinoarmillatus Semwal & Dima *nom. prov.*
Cortinarius lilacinooides Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius lindstromii Niskanen, Ammirati, Kytöv., Liimat., Brandrud & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius lividomalvaceus Eyssart., Trendel, L. Albert & Dima
Cortinarius longistipitatus Saba, S. Jabeen, Khalid & Dima
Cortinarius lucorum (Fr.) Berger
Cortinarius malachiooides P.D. Orton
Cortinarius marginatoochrascens Rob. Henry
Cortinarius mariekristinae Brandrud & Dima
Cortinarius meinhardii Bon
Cortinarius minilacus Soop, J.A. Cooper & Dima
Cortinarius modestus Peck
Cortinarius nefastus Carteret & Reumaux
Cortinarius nettieae Ammirati, Cripps, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius notabilis Rob. Henry
Cortinarius oleariooides Rob. Henry
Cortinarius olivaceofuscus Kühner
Cortinarius ominosus Bidaud
Cortinarius orellanus Fr.
Cortinarius pallidorietheri Brandrud, Dima & Bellù
Cortinarius parasuaveolens (Bon & Trescol) Bidaud, Moëne-Locc. & Reumaux
Cortinarius parksianus A.H. Smith
Cortinarius parvannulatus Kühner
Cortinarius pastoralis Soop, H. Lindstr., Dima, Niskanen, Liimat. & Kytöv.
Cortinarius paurigarhwalensis Semwal, Dima & Soop
Cortinarius peraurilis Soop & Dima
Cortinarius perviolaceus Murrill
Cortinarius phoeniceus (Vent.) Maire
Cortinarius picoides Soop
Cortinarius praestans (Cordier) Gillet
Cortinarius prodigiosus B. Bušek, Mikšík, Borov., D. Dvořák, L. Albert & Dima
Cortinarius pseudoarquatus A.H. Smith
Cortinarius pseudogracilior Reumaux
Cortinarius puellaris Brandrud, Bendiksen & Dima
Cortinarius pulchrifolius var. *odorifer* Hesler

Cortinarius rarus Bojantchev, Ammirati, Parker, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius rattinoides Soop
Cortinarius refectus Britzelm.
Cortinarius riederi (Weinm.) Fr.
Cortinarius rubellus Cooke
Cortinarius rubicundulus (Pers.) Fr.
Cortinarius rufoolivaceus (Pers.) Fr.
Cortinarius saturninus (Fr.) Fr.
Cortinarius sclerophyllorum Gasparini
Cortinarius spilomeus (Fr.) Fr.
Cortinarius stilazureus Rob. Henry
Cortinarius subcaeruleus (A.H. Sm.) Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius subfraudulosus Kytöv., Liimat. & Niskanen
Cortinarius subgemmeus Soop
Cortinarius subgracilis Moënné-Locc.
Cortinarius subpuellaris Brandrud & Dima
Cortinarius subrugulosus Bidaud & Armada
Cortinarius suecicolor Soop
Cortinarius tabularis (Fr.) Fr.
Cortinarius terpsichores Melot
Cortinarius tetonensis Ammirati, Liimat., Niskanen & Dima, *nom. prov.*
Cortinarius torvus (Fr.) Fr.
Cortinarius trivialis J.E. Lange
Cortinarius turmalis Fr.
Cortinarius umbrinolens P.D. Orton
Cortinarius variegatus Bres.
Cortinarius venetus (Fr.) Fr.
Cortinarius violaceipes Bidaud & Consiglio
Cortinarius violaceus (L.) Gray
Cortinarius sect. *Amoenolentes* Brandrud & Melot
Cortinarius sect. *Anomali* Konrad & Maubl.
Cortinarius sect. *Arguti* (Brandrud & Melot) Liimat., Ammirati, Niskanen, Dima & C.L. Cripps
Cortinarius sect. *Armillati* Kühner & Romagn. ex M.M. Moser
Cortinarius sect. *Aureocistophili* Fernández-Brime ex Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Austroduracini* Soop & Dima
Cortinarius sect. *Balaustini* Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Bicolores* (M.M. Moser) Melot
Cortinarius sect. *Bolares* Kühner & Romagn.
Cortinarius sect. *Bovini* M.M. Moser
Cortinarius sect. *Brunnei* Melot
Cortinarius sect. *Brunneotincti* M.M. Moser
Cortinarius sect. *Caerulescentes* Rob. Henry ex Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Callistei* (Liimat., Niskanen & Ammirati) Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Calochroi* M.M. Moser & E. Horak
Cortinarius sect. *Camphorati* (Liimat., Niskanen & Ammirati) Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Chrysmata* Soop
Cortinarius sect. *Cinnabarini* Melot
Cortinarius sect. *Claricolores* Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Colymbadini* Melot
Cortinarius sect. *Crassi* Melot

Cortinarius sect. *Cremeolinae* Soop
Cortinarius sect. *Cretaces* Soop & Dima
Cortinarius sect. *Cruentoides* Soop
Cortinarius sect. *Cuphocybe* R. Heim
Cortinarius sect. *Cuphomorphi* Soop
Cortinarius sect. *Defibulati* M.M. Moser
Cortinarius sect. *Delibuti* (Fr.) Sacc.
Cortinarius sect. *Dermocybe* (Fr.) Gillot & Lucand
Cortinarius sect. *Disjungendi* Kytöv., Liimat., Niskanen & Ammirati
Cortinarius sect. *Duracini* Melot
Cortinarius sect. *Elastici* (Fr.) Henn.
Cortinarius sect. *Fulvi* M.M. Moser
Cortinarius sect. *Glaucopodes* (Konrad & Maubl.) Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Hinnulei* Melot
Cortinarius sect. *Ignelli* Soop
Cortinarius sect. *Illumini* (Liimat., Niskanen & Kytöv.) Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Incrustati* Melot
Cortinarius sect. *Laeti* Melot
Cortinarius sect. *Laeticolores* M.M. Moser ex Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Leprocycbe* (M.M. Moser) Melot
Cortinarius sect. *Limonii* Kühner & Romagn. ex Nezdobjm.
Cortinarius sect. *Lustrati* Ammirati ex Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Majestatici* Soop
Cortinarius sect. *Malvacei* M.M. Moser
Cortinarius sect. *Marmorati* Soop
Cortinarius sect. *Multiformes* (Rob. Henry) Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Myxacium* Bidaud, Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Obtusi* Melot
Cortinarius sect. *Pauperae* (M.M. Moser & E. Horak) Soop
Cortinarius sect. *Percomes* (Moënné-Locc. & Reumaux) Melot
Cortinarius sect. *Persplendidi* Soop & Dima
Cortinarius sect. *Phelgmacioides* (Fr.) Brandrud, H. Lindstr. & Melot
Cortinarius sect. *Phlegmacium* (Fr.) Gillot & Lucand
Cortinarius sect. *Purpurascetes* M.M. Moser
Cortinarius sect. *Purpurelli* Soop
Cortinarius sect. *Reidentes* Rob. Henry ex Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Riederi* (Brandrud & Melot) Brandrud, Dima, Niskanen & Liimat.
Cortinarius sect. *Rozites* (P. Karst.) Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Rubicunduli* Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Rubrobasales* Soop & Dima
Cortinarius sect. *Saturnini* Rob. Henry ex Moënné-Locc. & Reumaux
Cortinarius sect. *Scauri* (Fr.) Henn.
Cortinarius sect. *Sciophylli* (Moënné-Locc. & Reumaux) Liimat. & Niskanen
Cortinarius sect. *Spilomei* (Moënné-Locc. & Reumaux) Consiglio, D. Antonini & M. Antonini
Cortinarius sect. *Subcastanelli* Soop
Cortinarius sect. *Subhymenogaster* Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Subtorti* Brandrud & Melot
Cortinarius sect. *Turmales* Soop, B. Oertel & Dima
Cortinarius sect. *Uracei* Melot

Cortinarius sect. *Variocolores* Brandrud & Melot
Cortinarius sect. *Veronicae* Soop
Cortinarius sect. *Vibratiles* Melot
Cortinarius sect. *Walkerii* Soop
Cortinarius subgen. *Cortinarius* (Pers.) Gray
Cortinarius subgen. *Cystogenes* M.M. Moser & E. Horak
Cortinarius subgen. *Dermocybe* (Fr.) Trog
Cortinarius subgen. *Hydrocybe* Trog
Cortinarius subgen. *Icterinula* M.M. Moser & E. Horak
Cortinarius subgen. *Inoloma* (Fr.) Trog
Cortinarius subgen. *Leproclybe* M.M. Moser
Cortinarius subgen. *Myxacium* (Fr.) Trog
Cortinarius subgen. *Paramyxacium* M.M. Moser & E. Horak
Cortinarius subgen. *Phlegmacium* (Fr.) Trog
Cortinarius subgen. *Sericeocybe* P.D. Orton
Cortinarius subgen. *Telamonia* (Fr.) Trog
Gasteromycetes Fr.
Gigasperma E. Horak
Hymenogaster Vittad.
Phlegmacium fuscomaculatum var. *smolandicum* M.M. Moser
Phlegmacium fuscomaculatum var. *umbrinum* M.M. Moser
Protoglossum Masee
Quadrispora Bougher & Castellano
Rapacea E. Horak
Rozites P. Karst
Thaxterogaster Singer
Tricholomataceae R. Heim ex Pouzar

12. PUBLIKÁCIÓS LISTA

12.1. A doktori dolgozat témájához (*Cortinarius* taxonómia) kapcsolódó publikációk

12.1.1. A doktori dolgozatban bemutatott eredményekhez kapcsolódó publikációk

Impakt faktoralal rendelkező tudományos folyóiratban megjelent publikációk [IF: 23,776]:

1. Brandrud T.E., Schmidt-Stohn G., **Dima B.*** (2019) *Cortinarius hildegardiae* and *C. mariekristinae* spp. nov., two new species in the phlegmacioid clade Humolentes (sect. *Calochroi* s. l.) *Sydowia* **71**: 115–127. DOI 10.12905/0380.sydowia71-2019-0115 [IF: 0.957] (* = levelező szerző)
2. Soop K.†, **Dima B.†**, Cooper J.A., Park D., Oertel B. (2019) A phylogenetic approach to a global supraspecific taxonomy of *Cortinarius* (Agaricales) with an emphasis on the southern mycota. *Persoonia* **42**: 261–290. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.42.10> [IF: 6.860]. († = megosztott első szerző).
3. Brandrud T. E., Schmidt-Stohn G., Liimatainen K., Niskanen T., Frøslev T.G., Soop K., Bojantchev D., Kytövuori I., Jeppesen T.S., Bellù F., Saar G., Oertel B., Thines M., Ali T., **Dima B.*** (2018) *Cortinarius* sect. *Riederi*: taxonomy and phylogeny of the new section with European and North American distribution. *Mycological Progress* **17**(12): 1323–1354. [IF: 2.000]. (* = levelező szerző)
4. Soop K., Wallace M., **Dima B.** (2018): New *Cortinarius* (Agaricales) species described from New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **56**(2): 163–182. [IF: 1.118]
5. Saba M., Jabeen S., Khalid A. N., **Dima B.** (2017): *Cortinarius longistipitatus* sp. nov. (Agaricales), a new species in *Cortinarius*, subgenus *Telamonina* from Pakistan. *Phytotaxa* **328**(3): 257–266. [IF: 1.185].
6. Clericuzio M., Dovana F., Bellanger J.-M., Brandrud T.E., **Dima B.**, Frøslev T.G., Boccardo F., Jeppesen T.S. & Vizzini A. (2017): *Cortinarius parasuaveolens* (= *C. pseudogracilior*): new data on a very poorly known species of section *Calochroi*. *Sydowia* **69**: 215–228. [IF: 0.929]
7. Liimatainen K., Carteret X., **Dima B.**, Bidaud A., Reumaux P., Niskanen T., Kytövuori I., Ammirati J. A., Bellanger J.-M. (2017): *Cortinarius* section *Bicolores* and section *Saturnini* (Basidiomycota, Agaricales), a morphogenetic overview of European and North American species. *Persoonia* **39**: 175–200. [IF: 8.182]
8. Brandrud T. E., **Dima B.**, Liimatainen K., Niskanen T. (2017): Telamonioid *Cortinarius* species of the *C. puellaris* group from calcareous *Tilia* forests. *Sydowia* **69**: 37–45. [IF: 0.929]
9. **Dima B.***, Lindström H., Liimatainen K., Olson A., Soop K., Kytövuori I., Dahlberg A., Niskanen T. (2016): Typification of Friesian names in *Cortinarius* sections *Anomali*, *Spilomei* and *Bolares*, and description of two new species from northern Europe. *Mycological Progress* **15**(9): 903–919. [IF: 1.616] (* = levelező szerző)

Impakt faktorral nem rendelkező tudományos folyóiratban megjelent cikkek:

10. Brandrud T. E., Frøslev T. G., **Dima B.** (2018): Rare, whitish-pale ochre *Cortinarius* species of sect. *Calochroi* from calcareous *Tilia* forests in South East Norway *Agarica* **38**: 3–20.
11. Eyssartier G., Trendel J.-M., **Dima B.** (2017): *Cortinarius lividomalvaceus* sp. nov. un nouveau cortinaire de la section *Anomali*. *Bull. Soc. mycol. Fr.* **130**(4): 275–286.
12. Brandrud T. E., Bendiksen E., **Dima B.** (2015): Some new and little known telamonioid *Cortinarius* species from Norway. *Agarica* **36**: 11–42.

Konferencia-összefoglalók:

- Dima B.**, Kovács M. G. (2016): Új pókhálósgombafajok és leszármazási vonalak Afrikából és Madagaszkárról. Poszterabsztrakt. Magyar Mikrobiológiai Társaság 2016. évi Nagygyűlése, Keszthely.
- Dima B.**, Liimatainen K., Lindström H., Soop K., Ammirati J.F., Geml J., Niskanen T., Kovács G.M. (2017): Filogenetikai fajdiverzitás vizsgálata a *Cortinarius* nemzetség *Anomali* szekciójában. *Mikológiai Közlemények, Clusiana* **56**(1): 34–35. (Előadásabsztrakt, 6. Magyar Mikológiai Konferencia, Szeged).

Benyújtás előtti kéziratok:

- Dima B.**, Liimatainen K., Niskanen T., Harrower E., Bojantchev D., Papp V., Nagy L.G., Kovács G.M., Ammirati J.F. – Phylogenetic assessment of the North American species of *Cortinarius*, sect. *Anomali*, reveals high continental species diversity (in prep.)
- Dima B.**, Buyck B., Hofstetter V., Niskanen T., Papp V., Kovács G.M. – New *Cortinarius* species with subglobose spores from native forests of Madagascar (in prep.).

12.1.2. A doktori dolgozat témájához kapcsolódó egyéb publikációk

Impakt faktorral rendelkező tudományos folyóiratban megjelent cikkek [IF: 20,794]:

- Borovička J., Brauer S., Žigová A., Gryndler M., **Dima B.**, Goessler W., Frøslev T. G., Kärcher R. (2017): Resurrection of *Cortinarius coalescens*: taxonomy, chemistry, and ecology. *Mycological Progress* **9**: 927–939. [IF: 1,914]
- Frøslev, T. G., Brandrud T. E., **Dima B.*** (2017): *Cortinarius stjernegaardii* and *C. kristinae* (Basidiomycota, Agaricales), two new European species with mainly northern distribution. *Mycological Progress* **16**: 145–153. [IF: 1,914]
- Garnica S., Schön M.E, Abarenkov K., Riess K., Liimatainen K., Niskanen T., **Dima B.**, Soop K., Frøslev T.G., Jeppesen, T.S., Peintner U., Kuhnert-Finkernagel R., Brandrud T.E., Saar G., Oertel B., Ammirati J.F. (2016): Determining threshold values for barcoding fungi: lessons from *Cortinarius* (Basidiomycota), a highly diverse and widespread ectomycorrhizal genus. *FEMS Microbiology Ecology* **92**(4): 10.1093/femsec/fiw045 [IF: 3,720].
- Cripps, C.L., Liimatainen K., Niskanen T., **Dima B.**, Bishop R.F., Ammirati, J.F. (2015): Intercontinental distributions of species of *Cortinarius*, subgenus *Phlegmacium*, associated with *Populus* in western North America. *Botany* **93**: 711–721. [IF: 1,317]

- Frøslev, T.G., Jeppesen, T.S., **Dima B.*** (2015): *Cortinarius koldingensis*—a new species of *Cortinarius*, subgenus *Phlegmacium* related to *Cortinarius sulfurinus*. – *Mycological Progress* **14**: 73 (1–7 pp.). [IF: 1,572]
- Borovička J., Bušek B., Mikšík, M., Dvořák, D., Jeppesen, T.S., **Dima B.**, Albert L., Frøslev, T.G. (2015): *Cortinarius prodigosus* – a new species of the subgenus *Phlegmacium* from Central Europe. – *Mycological Progress* **14**: 29 (1–8 pp.). [IF: 1,572]
- Liimatainen K., Niskanen T., Ammirati J., Kytövuori I., **Dima B.** (2015): *Cortinarius* section *Disjuncti*, cryptic species in North America and Europe. *Mycological Progress* **14**: 1016. [IF: 1,572]
- Liimatainen K., Niskanen T., **Dima B.**, Kytövuori I., Ammirati J.F., Frøslev T.G. (2014): The largest type study of Agaricales to date: bringing identification and nomenclature of *Phlegmacium*s (*Cortinarius*, Agaricales) into the DNA era. *Persoonia* **33**: 98–140. [IF: 5,300]
- Dima B.***, Liimatainen K., Niskanen T., Kytövuori I., Bojantchev D. (2014): Two new species of *Cortinarius*, subgenus *Telamonia*, sections *Colymbadini* and *Uracei*, from Europe. *Mycological Progress* **13**: 867–879. [IF: 1,913]

12.2. Egyéb mikológiai/taxonómiai témájú publikációk

Impakt faktorral rendelkező tudományos folyóiratban megjelent cikkek [IF: 93,177]

- Varga T., Krizsán K., Földi Cs., **Dima B.**, Sánchez-García M., Sánchez-Ramirez S., ...et al., Hibbett D. S., Nagy L.G. – Megaphylogeny resolves global patterns of mushroom diversification. – *Nature Ecology & Evolution* **3**(4): 668–678. [IF: 10,965]
- Zajta E., Varga T., Kovács G.M., **Dima B.*** (2019): New insights on the taxonomy and distribution of *Hygrophorus penarioides* and *Hygrophorus penarius* from Hungary. – *Phytotaxa* 392(2): 127–139. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.392.2.2> [IF: 1,168]
- Liu L.-N., Razaq A., Atri, N. S., Bau T., Belbahri L., Bouket A. C., ..., **Dima B.**, Krisai-Greilhuber I., et al. (2018): Fungal Systematics and Evolution: FUSE 4. – *Sydowia* **70**: 211–286. DOI 10.12905/0380.sydowia70-2018-0211 [IF: 0,957]
- Crous P. W., Luangsa-ard J. J., Wingfield M. J., Carnegie A. J., Hernández-Restrepo M., Lombard L., ..., **Dima B.**, et al. ..., Groenewald J. Z. (2018): Fungal Planet description sheets: 785–867. – *Persoonia* **41**: 238–417. [IF: 6,860]
- Noordeloos M.E., Weholt Ø., Bendixen E., Brandrud T.E., Eidissen S.E., Lorås J., Morozova O. & **Dima B.*** (2018): *Entoloma aurorae-borealis* sp. nov. and three rare *Entoloma* species in the Sinuatum clade (subg. *Entoloma*) from northern Europe. – *Sydowia* **70**: 199–210. DOI 10.12905/0380.sydowia70-2018-0199 [IF: 0,957]
- Adamčík S., **Dima B.**, Adamčíková K., Harries D., Læssøe T., Moreau P.-A., Jančovičová S. (2018): European *Hodophilus* (Clavariaceae, Agaricales) species with yellow stipes. – *Mycological Progress* **17**(9): 1097–1111. <https://doi.org/10.1007/s11557-018-1418-1> [IF: 2,000]
- Crous P.W., Wingfield M.J., Burgess T.I., Hardy G.E.St.J., Gené J., Guarro J., ... **Dima B.**, et al. ..., Groenewald J.Z. (2018): Fungal Planet description sheets: 716–784. – *Persoonia* **40**: 240–393. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.40.10>. [IF: 6,860]
- Zamora J. C., Svensson M., Kirschner R., Olariaga I., Ryman S., Parra L. A., Geml J., Rosling A., ..., **Dima B.**, et al..., Ekman S. (2018): Considerations and consequences of allowing DNA sequence data as types of fungal taxa. – *IMA Fungus* **9**(1): 167–175. [IF: 4,333]

- Holec J., Kunca V., Ševčíková H., **Dima B.**, Kříž M., Kučera T. (2018): *Pluteus fenzlii* (Fungi, Agaricales) – taxonomy, ecology and distribution of a rare and iconic species. – *Sydowia* **70**: 11–26. DOI 10.12905/0380.sydowia70-2018-0011. [IF: 0,957]
- Alvarado P., Moreau P.-A., **Dima B.**, Vizzini A., Consiglio G., Moreno G., Setti L., Kekki T., Huhtinen S., Liimatainen K., Niskanen T. (2018): Pseudoclitocybaceae fam. nov. (Agaricales, Tricholomatoid clade), a new arrangement at family and genus level. – *Fungal Diversity* **90**: 109–133. DOI 10.1007/s13225-018-0400-1 [IF: 15,596]
- Papp V., **Dima B.** (2018): Typification of *Lentinus degener*, the basionym of *Neolentinus degener* (Gloeophyllales, Basidiomycota). – *Phytotaxa* **346**(3): 296–300. [IF: 1,168]
- Thomson S.A., Pyle R.L., Ahyong S.T., Alonso-Zarazaga M., Ammirati J.F., Araya J.F., ..., **Dima B.**, et al. (2018): Taxonomy based on science is necessary for global conservation. – *PLoS Biology* 16(3):e2005075. doi: 10.1371/journal.pbio.2005075 [IF: 8,386]
- Papp V., **Dima B.** (2018): New systematic position of *Aurantiporus alborubescens* (Meruliaceae, Basidiomycota), a threatened old-growth forest polypore. – *Mycological Progress* **17**: 319–332, <https://doi.org/10.1007/s11557-017-1356-3> [IF: 2,000]
- Szarkándi G. J., Schmidt-Stohn G., **Dima B.**, Hussain S, Kocsubé S., Papp T., Vágvölgyi Cs., Nagy L.G. (2017): The genus *Parasola*: phylogeny of the genus and the description of three new species. – *Mycologia* **109**(4): 620–629. [IF: 2,762]
- Papp V., **Dima B.**, Wasser S. P. (2017): What is *Ganoderma lucidum* in the molecular era? – *International Journal of Medicinal Mushrooms* 19(7): 575–593. [IF: 1,211]
- Papp V., **Dima B.** (2017): *Favolus gracilisporus* (Polyporaceae, Basidiomycota), a new polypore species to the European mycobiota. – *Mycosphere* 8(6): 1177–1184. [IF: 2,015]
- Noordeloos M. E., **Dima B.**, Weholt Ø., Eidissen S. E., Lorås J., Brandrud T. E. (2017): *Entoloma chamaemori* a new, small-spored, boreal *Entoloma* species, with isolated phylogenetic position. – *Phytotaxa* **298**(3): 289–295. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.298.3.9>. [IF: 1,185]
- Hyde K. D., Hongsanan S., Jeewon R., Bhat D. J., McKenzie E. H. C., Jones E. B. G., ..., **Dima B.**, et al.,... Zhu L. (2016): Fungal diversity notes 367–491: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. – *Fungal Diversity* **80**(1): 1–270. [IF: 13,465].
- Soop K., **Dima B.**, Szarkándi J.G., Cooper J., Papp T., Vágvölgyi Cs., Nagy G.L. (2016): *Psathyroma*, a new genus related to *Hebeloma* described from New Zealand. – *Mycologia* **108**(2): 397–404. [IF: 2,550].
- Seress D., **Dima B.**, Kovács G.M. (2016): Characterization of seven *Inocybe* ectomycorrhizal morphotypes from a semiarid sandy area. – *Mycorrhiza* **26**: 215–225. [IF: 3,047]
- Kutszegi G., Siller I., **Dima B.**, Takács K., Merényi Zs., Varga T., Turcsányi G., Bidló A., Ódor P. (2015): Drivers of macrofungal species composition in temperate forests, West Hungary: functional groups compared. – *Fungal Ecology* **17**: 69–83. [IF: 2,631]
- Antonín V., Rimóczi I., Benedek L., Papp V., Szarkándi G., **Dima B.**, Nagy GL., Papp T., Ďuriška O., Tomšovský M. (2014) – *Melanoleuca juliannae* (Basidiomycota, Tricholomataceae), a new species from subgen. *Urticocystis*. – *Phytotaxa* **170**(1): 13–23. [IF: 1,318]
- Zöld-Balogh Á., **Dima B.**, Albert L., Babos M., Balogh M., Bratek Z. (2009): Floating island macromycetes from the Carpatho-Pannonian Region in Europe. – *Sydowia* **61**(1): 149–176. [IF: 0,786]

Impakt faktorraal nem rendelkező nemzetközi tudományos folyóiratban megjelent publikációk:

- Schmidt-Stohn G., Brandrud T. E., **Dima B.** (2018): *Cortinarius caesiocinctus* and *Cortinarius cobaltinus*, a poorly known pair of sister species. – *Journ. J.E.C.* **20**: 3–21.
- Brandrud T. E., Bendiksen E., Jordal J. B., Weholt Ø., Eidissen S. E., Lorås J., **Dima B.**, Noordeloos M. E. (2018) *Entoloma* species of the rhodopolioid clade (subgenus *Entoloma*; Tricholomatinae, Basidiomycota) in Norway. – *Agarica* **38**: 21–46 (2017).
- Brandrud T.E., Benediksen E., Noordeloos M.E., **Dima B.**, Morozova O. (2017): Entoloma-arter funna i Jämtland och Medelpad 2016. – *Svensk Mykologisk Tidskrift* **38** (3): 25–35.
- Schmidt-Stohn G., Brandrud T. E., **Dima B.** (2017): Interessante Cortinarius-Funde der Journées européennes du Cortinaire 2016 in Borgsjö, Schweden – *Journ. J.E.C.* **19**: 28–52.
- Tedebrand J.-O., Brandrud T. E., **Dima B.** (2017): List of Cortinarius species recorded during the Journées européennes du Cortinaire in Borgsjö 2016. – *Journ. J.E.C.* **19**: 53–59.
- Papp V., Király G., Koscsó J., Malatinszky Á., Nagy T., Takács A., **Dima B.** (2016): – Taxonomical and chorological notes 2 (20–27). *Studia bot. hung.* **47**(1): 179–191. DOI: 10.17110/StudBot.2016.47.1.179
- Schmidt-Stohn G., Saar G., Brandrud T. E., **Dima B.** (2016): Interessante Phlegmacium-Funde um Urbino. – *Journ. J.E.C.* **18**: 86–105.
- Barina Z., Benedek L., Boros L., **Dima B.**, Folcz Á., Király G., Koszka A., Malatinszky Á., Papp D., Pifkó D., Papp V. (2015): Taxonomical and chorological notes 1 (1–19). – *Studia bot. hung.* **46**(2): 205–221. doi: 10.17110/StudBot.2015.46.2.205.
- Brandrud T.E., **Dima B.**, Schmidt-Stohn G., Bellù F., Frøslev T.G., Oertel B., Saar G., Soop K. (2014): *Cortinarius* subgenus *Phlegmacium* section *Multiformes* in Europe. – *Journ. J.E.C.* **16**: 162–199.
- Saar G., **Dima B.**, Schmidt-Stohn G., Brandrud T.E., Bellù F., Frøslev T.G., Oertel B., Soop K. (2014): *Cortinarius* Untergattung *Phlegmacium* Sektion *Purpurascentes* in Europa. – *Journ. J.E.C.* **16**: 140–161.
- Siller I., Kutszegi G., Takács K., Varga T., Merényi Zs., Turcsányi G., Ódor P., **Dima B.** (2013): Sixty-one macrofungi species new to Hungary in Őrség National Park. – *Mycosphere* **4**(5): 871–924. Doi 10.5943/mycosphere/4/5/3
- Brandrud T. E., **Dima B.**, Schmidt-Stohn G. (2012): *Cortinarius* species in acidophilous-eutrophic (but not calciphilous) oak forests of S Norway and Hungary. – *Journ. J.E.C.* **14**: 7–26.

Könyvrészletek és hazai tudományos folyóiratban megjelent cikkek száma: 22

Kumulatív impakt faktor: 137,747

ADATLAP

a doktori értekezés nyilvánosságra hozatalához*

I. A doktori értekezés adatai

A szerző neve: Dima Bálint

MTMT-azonosító: 10055124

A doktori értekezés címe és alcíme: A taxonómiában használt morfológiai bélyegek értékelése molekuláris filogenetikai eredmények segítségével a pókhálógombák nemzetségénél

DOI-azonosító⁴⁶: 10.15476/ELTE.2019.144

A doktori iskola neve: Biológia Doktori Iskola

A doktori iskolán belüli doktori program neve: Ökológia, Konzervációbiológia és Szisztematika
Doktori Program

A témavezető neve és tudományos fokozata: Kovács M. Gábor, DSc, egyetemi docens

A témavezető munkahelye: ELTE, TTK, Biológiai Intézet, Növény szerkezettani Tanszék

II. Nyilatkozatok

1. A doktori értekezés szerzőjeként

a) hozzájárulok, hogy a doktori fokozat megszerzését követően a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban. Felhatalmazom a Természettudományi kar Dékáni Hivatali Doktori, Habilitációs és Nemzetközi Ügyek Csoportjának ügyintézőjét, hogy az értekezést és a téziseket feltöltse az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba, és ennek során kitöltse a feltöltéshez szükséges nyilatkozatokat.

b) kérem, hogy a mellékelt kérelemben részletezett szabadalmi, illetőleg oltalmi bejelentés közzétételéig a doktori értekezést ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

c) kérem, hogy a nemzetbiztonsági okból minősített adatot tartalmazó doktori értekezést a minősítés (*dátum*)-ig tartó időtartama alatt ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban;

d) kérem, hogy a mű kiadására vonatkozó mellékelt kiadó szerződésre tekintettel a doktori értekezést a könyv megjelenéséig ne bocsássák nyilvánosságra az Egyetemi Könyvtárban, és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban csak a könyv bibliográfiai adatait tegyék közzé. Ha a könyv a fokozatszerzést követően egy évig nem jelenik meg, hozzájárulok, hogy a doktori értekezésem és a tézisek nyilvánosságra kerüljenek az Egyetemi Könyvtárban és az ELTE Digitális Intézményi Tudástárban.

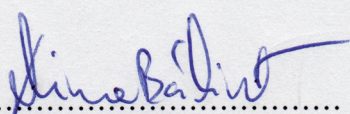
2. A doktori értekezés szerzőjeként kijelentem, hogy

a) az ELTE Digitális Intézményi Tudástárba feltöltendő doktori értekezés és a tézisek saját eredeti, önálló szellemi munkám és legjobb tudásom szerint nem sértem vele senki szerzői jogait;

b) a doktori értekezés és a tézisek nyomtatott változatai és az elektronikus adathordozón benyújtott tartalmak (szöveg és ábrák) mindenben megegyeznek.

3. A doktori értekezés szerzőjeként hozzájárulok a doktori értekezés és a tézisek szövegének plágiumkereső adatbázisba helyezéséhez és plágiumellenőrző vizsgálatok lefuttatásához.

Kelt: Budapest, 2019. június 27.


.....
a doktori értekezés szerzőjének aláírása

*ELTE SZMSZ SZMR 12. sz. melléklet