

MTA Doktori Pályázat

MTA doktori értekezés tézisei

**Filogeográfiától a tájökológiáig: a gombák
diverzitása, előfordulása és a környezeti tényezők
közötti kapcsolatok feltárása különböző térbeli
léptékekben**

Geml József Ph.D.

Eger

2024

1. Bevezetés és célkitűzések

A disszertáció középpontjában a gombák állnak, melyek az élőlények egyik legnagyobb csoportját alkotják és amelyek kulcsszerepet játszanak a szárazföldi ökoszisztémák működésében (Wardle 2002). A gombaközösségek szerveződési mechanizmusairól és az ezeket befolyásoló környezeti változókról azonban még mindig keveset tudunk. Az abiotikus tényezők mellett a fajok közötti kölcsönhatások is fontos szerepet játszhatnak a gombaközösségek összetételében. Például a fajok közötti funkcionális különbségek miatt a fajokban gazdag mikorrhiza közösségek általában elősegítik a növényi diverzitást, a növénynövekedést és a tápanyagfelvételt a talajból (van der Heijden és és mtsai. 2008). Hasonlóképpen, a kórokozók nagy változatossága is hozzájárulhat a növények fajgazdagságához pl. a denzitástól függő mortalitás mechanizmusa által, amely során a lokálisan domináns fajok abundanciája csökken, teret adva így a ritkább fajoknak is (Bagchi és és mtsai. 2014, Comita és és mtsai. 2014). Összességében, növényzet és a talajmikrobiom közötti kölcsönhatások fontos következményekkel járnak a földalatti és föld feletti biotikus közösségek összetételére, tér- és időbeli dinamikájára, valamint a környezeti stresszorokkal (pl. éghajlatváltozás) szembeni ellenálló képességükre és a zavarást (pl. erdőirtás) követő regenerálódási képességükre.

Az első doktori fokozatszerzésem óta eltelt húsz év tudományos kutatásainak nagy részét az gombaközösségek faji és funkcionális összetételét befolyásoló faktorok tanulmányozására fordítottam. Ahhoz, hogy a közösségek tájléptékű változásait megértsük, meg kell ismerjünk a regionális fajkészletet, amelyből, számottevő diszperziós korlátok nélkül, szerveződnek a különböző társulások az egyes élőhelyek eltérő adottságai és a környezeti szűrés mechanizmusai alapján. A fajkészletet az egyes fajok földrajzi elterjedése határozza

meg, amit egyrészt az abiotikus és biotikus tényezők, pl. klíma ill. szimbiont elterjedése, másrészt a diszperziós korlátok alakítanak.

Ezért elsőként a gombafajok molekuláris filogeográfiai elemzéseit mutatom be, mely jól illusztrálja a földrajzi és éghajlati adottságok hatását a gombafajok elterjedésére cirkumpoláris és olykor bipoláris léptékben. A további fejezetekben pedig a talajban élő gombaközösségek fajgazdagsága, valamint rendszertani és funkcionális összetétele és a környezeti tényezőket közötti kapcsolatokat ismertetem három biomban: északi sarkvidéki tundra, trópusi esőerdők és a pannon erdők. Az egyes biombokban különböző kapcsolódó kérdéseket is vizsgáltam:

- a) A sarkvidéki gombaközösségek összetételét hogyan befolyásolja a talaj kémhatása, nedvessége és tapanyagtartalma, valamint ezen közösségekre hogyan hathat a klímaváltozás?
- b) A trópusi esőerdők gombaközösségének diverzitása és összetétele hogyan tér el több ezer méteres szintkülönbséget átfogó a magassági grádiensek mentén és az egyes kontinensek között?
- c) A pannon erdők gombaközösségeinek összetétele hogyan tér el az erdőtípusok között és milyen edafikus és topográfától függő mezoklimatikus tényezők befolyásolják azt?

A sarkvidéki és boreális gombafajok filogeográfiája

Egészen az ezredfordulóig az volt a kialakult nézet, hogy a prokarióta és eukarióta mikroszkopikus organizmusok egyaránt közel globálisan elterjedtek, azaz nincs kimutatható biogeográfiájuk (Finlay 2002, Fenchel és Finlay 2004). Gombák esetén az első, földrajzi genetikai struktúrát is tesztelő molekuláris filogenetikai vizsgálatokat Taylor és munkatársai (2006) foglalták össze. Ezek többsége rámutatott, hogy a korábban kozmopolita elterjedésűnek vélt,

morfológiai bélyegek alapján leírt gombafajok jó része valójában több filogenetikai fajból álló fajkomplexumok, melyekben az egyes filogenetikai fajok földrajzi elterjedése egy-egy kontinensre korlátozódik. Azonban a szakirodalomban volt számos példa olyan gombafajokra is, amelyek képesek nagy távolságokra szétszóródni és ott megtelepedni (Kärnefelt 1990, Galloway és Aptroot 1995, Brown és Hovmöller 2002, Moyersoen és mtsai. 2003, Feuerer és Hawksworth 2007, Moncalvo és Buchanan 2008, Printzen 2008). A filogeográfiai kutatásaim idején (2004-2012) e mintázatokkal kapcsolatos ismereteink nagyon hiányosak voltak. Nem volt ismert például, hogy a kontinensszintű endemizmus vagy a kozmopolita elterjedés a kivétel vagy épp a szabály. Továbbá, amellett, hogy a fajok jórészt ismeretlen ökológiai jellemzői is szerepet játszanak azok terjedési képességeiben, arról sem volt ismeretünk, hogy az azonos ökoszisztémában élő gombák milyen mértékben osztoznak a filogeográfiai mintázatokon, van-e közöttük valamilyen általános tendencia.

A disszertáció szempontjából a filogeográfia talán legfontosabb aspektusa az, hogy genetikailag megalapozott különbségeket és hasonlóságokat képes feltárni a regionális fajkészletek között, amelyekből a helyi közösségek determinisztikus (pl. niche-alapú) és sztochasztikus (pl. kolonizáció) folyamatok révén állnak össze, ahogyan azt később részletezem.

Míg a sarkvidéki és boreális növények és állatok DNS-alapú filogeográfiáját széles körben tanulmányozták (Abbott és Comes 2003, Brunhoff és mtsai. 2003, Fedorov és mtsai. 2003, Flagstad és Røed 2003, Wickström és mtsai. 2003, Alsos és mtsai. 2007, Marthinsen és mtsai. 2008), a sarkvidéki és boreális gombákról akkor még nem álltak rendelkezésre filogenetikai vizsgálatokra alkalmas DNS-adatok. Az ebben a fejezetben összefoglalt filogeográfiai vizsgálatokban elsősorban az ektomikorrhizas (ECM) gombák és a zuzmók cirkumpoláris filogeográfiájára összpontosítottunk, mivel ez a két

funkcionális csoport különösen fajgazdag és ökológiai szempontból fontos az északi régiókban. Ezenkívül mindkét csoport képviselői obligát módon függenek a fotoszintetikus gazdaszervezetekkel létesített szimbiózistól. Ez a függőség, a szabadon élő szaprotróf gombákkal ellentétben, elméletileg megnehezítheti a nagy távolságra történő terjedést és különösen a megtelepedést az új kolonizált területen, mert annak sikere a gazdanövények jelenlététől nagy mértékben függ.

Filogeográfiai vizsgálataink három témakörre oszthatók:

1. A légyölő galóca (*Amanita muscaria*) boreális-mérsékeltövi ECM gomba filogeográfiája: egy cirkumpoláris morfológiai fajkomplexum, amely regionálisan endemikus filogenetikai fajokból áll;

2. Az alaszkai sarkvidéki és boreális tejelőgombák (*Lactarius*) és galambgombák (*Russula*) filogenetikai diverzitása és rokonsági viszonyai;

3. A sarkvidéki és boreális gombafajok összehasonlító filogeográfiája cirkumpoláris léptékben;

4. Az ECM gombák filogenetikai diverzitása a Spitzbergákon: nagy távolságokra is sikeresen terjedő fajokból álló közösség.

Sarkvidéki gombaközösségek tájökológiája

A tápanyagszegény és az év nagy részében hóval borított sarki és szubpoláris élőhelyeken a legtöbb növényfaj túlélése nagymértékben függ a mikorrhizás gombákkal létesített mutualista kapcsolatoktól (Newsham és mtsai. 2009). E szoros kapcsolatból adódóan várható, hogy a sarkvidéki gombaközösségek tájszintű dinamikáját valószínűleg a topográfiai, mezoklimatikus és edafikus tényezők által meghatározott vegetációs minták befolyásolják.

A felmelegedés okozta változások már jól megfigyelhetők a sarkvidéki tundra ökoszisztémákban, beleértve a talaj nagyobb mikrobiális aktivitását, a felvehető nitrogén (N) tartalom növekedését

(Chapin 1983, Aerts 2006), szénkörforgalmát felgyorsulását (Hobbie és Chapin 1998, Shaver és mtsai. 2006), valamint a vegetáció összetételének változásait (Chapin és mtsai. 1995, Bret-Harte és mtsai. 2002). Megnőtt például a cserjék borítása, ami várhatóan fokozza az éghajlat melegedését és a vegetáció átalakulását (Sturm és mtsai. 2001). Míg a növényfajok diverzitását erősen befolyásolja a nyári hőmérséklet, a talajhőmérséklet fontos meghatározó tényezője lehet a talajgombák diverzitásának, különösen hosszú tél folyamán, amikor a gombák anyagcsere-folyamatainak nagy része zajlik (Nemergut és mtsai. 2005). Így várhatóan a hó mélysége (a hőszigetelő réteg vastagsága) és annak térbeli eloszlása is befolyásolja a talajgomba-közösségeket.

Ezen témakörbe tartozó vizsgálatok három sarkvidéki régióban gyűjtött mintákon alapultak: Grönland északkeleti (ÉK) és nyugati (NY) részén, valamint Alaszka északi részén, ez utóbbi helyszínhez kapcsolódik a következő alfejezetben tárgyalt, az éghajlatváltozást szimuláló hosszútávú kísérlet is. A két grönlandi tanulmányunkban a talajgomba-közösségeket vizsgáltuk különböző tundra típusokban, amelyek széles körben elterjedtek az Északi-sarkvidéken. Ezek elsősorban a talajnedvesség és a hó mélységének eltérései szerint oszlanak el, amelyeket nagyrészt a mezotopográfiai grádiensek és az uralkodó szelek határoznak meg (Walker és mtsai. 1999).

Feltételeztük, hogy a gombaközösségek összetétele korrelál a vegetációtípusokkal, amit elsősorban a talajnedvesség és a talaj kémhatása befolyásol (1. hipotézis). Mivel a sarkvidéki gombák nagy része növényekkel és szimbiózisban, feltételeztük, hogy az egyes élőhelyeken belül a gombaközösségek összetétele az egyes mikroélőhelyek, pl. törpecserjés, csupasz talaj és a főleg zuzmók és mohák alkotta biológiai kéreg, között is különbözik (2. hipotézis). Feltételeztük továbbá, hogy a funkcionális csoportok (azaz szaprotróf, zuzmó, növénypatogén, gyökér endofita és ECM gombák), különböző életmódjaikból kifolyóan, eltérően részesítenek előnyben egyes

élőhelyeket és fajgazdagságuk korrelál az abiotikus változókkal (3. hipotézis). Végezetül feltételeztük, hogy az edényes növényekkel szoros kapcsolatban lévő csoportok (ECM, gyökér endofita és növénypatogén gombák) legnagyobb diverzitást és abundanciát a törpecserjék és cserjék által dominált foltokban mutatnak (4. hipotézis).

Az alaszakai sarkvidéki klímaváltozást szimuláló hosszú távú (18 évi) kísérleti kezelések parcelláin összehasonlítottuk a gombaközösségeket száraz és nedves tundratípusokban (Geml és mtsai. 2015, Morgado és mtsai. 2015, Semenova és mtsai. 2015, Geml és mtsai. 2016, Morgado és mtsai. 2016, Semenova és mtsai. 2016, Morgado és Geml 2020, Geml és mtsai. 2021). A kontrollparcellák mellett a kezelések mindkét vegetációtípusban a következők voltak: (1) mesterségesen megnövelt nyári levegő- és felszínközeli talajhőmérséklet; (2) megnövelt hótakaró vastagság; valamint (3) és a fenti két kezelés kombinációja. Arra kerestük a választ, hogy hogyan változik a gombafunkciós csoportok összetétele a hosszú távon nagyobb téli hómélység és a magasabb nyári hőmérséklet hatására és hogy milyen különbségek vannak a száraz és a nedves tundra közötti a gombaközösség által adott válaszreakciókban.

Trópusi esőerdők gombaközösségeinek változása magassági grádiensek mentén

A trópusi erdők a biológiai sokféleség egyik fő tárházát jelentik és fontos szerepet játszanak a globális éghajlatszabályozásban és a biogeokémiai körforgásban. A mikrobiális ökológiai kutatások túlnyomó része a mérsékelt égövi és boreális régiókra összpontosít és a trópusokon található mikrobiális közösségekről kevés információ áll rendelkezésünkre. A trópusi hegyvidékek különösen gazdagok fajokban, amelyek jelentős része endemikus (Lomolino 2001). E hegyvidékek biológiai sokféleségét tanulmányozó kutatások a

növényeket és állatokat vizsgálta különböző magassági régiókban (Parris és mtsai. 1992, Wood és mtsai. 1993, Nor 2001, Cardelús és mtsai. 2006, Ghalambor és mtsai. 2006, Grau és mtsai. 2007, Grytnes és mtsai. 2008, Liew és mtsai. 2010), míg a trópusi hegyvidéki gombaközösségekről kutatásaim idején nem álltak rendelkezésre információk. Geml és mtsai. (2014) tanulmányunk előtt a trópusi gombák diverzitását magassági grádiensek mentén tanulmányozó egyetlen publikáció termőtest adatokon alapult, ezért csak a nagygombákra korlátozódott (Gómez-Hernández és mtsai. 2012).

A 2014 és 2022 között publikált kutatásainkban öt trópusi hegyvidéki területen hasonlítottuk össze a gombaközösségek összetételét és fajgazdagságát magassági grádiensek mentén: északnyugat-Argentína andoki erdeiben, Dél-Brazília atlanti erdeiben, a panamai esőerdőkben, a borneói esőerdőkben és Pápua Új-Guinea esőerdeiben. Feltételeztük, hogy, a növényzethez hasonlóan, gombaközösségek fajösszetétele változik a magassági grádiensek mentén, beleértve valamennyi funkcionális csoportot (1. hipotézis). A növényekre és állatokra vonatkozó ismert magassági diverzitás mintázatok alapján azt vártuk, hogy az állat- és növénypatogén, valamint a fabontó és a generalista szaprotróf gombák fajgazdagsága negatív kapcsolatot mutat a tengerszint feletti magassággal, mivel gazdaszervezeteik illetve a belőlük származó szubsztrátumok diverzitása az alacsonyan fekvő és a középhegységi erdőkben a legnagyobb, valamint a melegebb övekben több energia áll rendelkezésre a lebontási folyamatok számára (2. hipotézis). A gazdanövényektől való függésük miatt feltételeztük, hogy a különféle mikorrhizás, növénypatogén és a fabontó gombák összetétele nagyobb fajkicszerelődést mutat a magassági grádiensek mentén, mint a szabadon élő generalista szaprotrófok (3. hipotézis). Mivel az éghajlati tényezők (különösen a hőmérséklet és a csapadék) és az ehhez kapcsolódó edafikus tényezők (pl. a talaj kémhatása, tápanyag- és szervesanyag-

tartalma) határozzák meg leginkább a gombaközösségek összetételét globálisan (Tedersoo és mtsai. 2014, Větrovský és mtsai. 2019), feltételeztük, hogy a magassági grádiensek elsősorban a fent említett abiotikus tényezők változásain keresztül strukturálják a gombaközösségeket (4. hipotézis).

Pannon erdők gombaközösségeinek faji és funkcionális összetétele és tájökológiája

A domborzat és a talaj fizikai-kémiai tulajdonságai a szárazföldi ökoszisztémák biológiai közösségeit leginkább befolyásoló tájszintű tényezők közé tartoznak. A domborzat tekintetében a tengerszint feletti magasság és a lejtő égtáji kitétsége különösen fontos, mivel ezek közvetlenül befolyásolják a mezoklimatikus viszonyokat. Az ebből adódó helyi hőmérsékleti és talajnedvesség viszonyok, az adott terület geológiai adottságaival együtt, hatással vannak talajban lejátszódó kémiai folyamatokra és korlátozhatják a fajok megtelepedését és élőhely produktivitását (Rosenberg és mtsai. 1983, Rorison és mtsai. 1986, McCune és Keon 2002 Fekedulegn és mtsai. 2003, Geml és mtsai. 2014ab, Gilliam és mtsai. 2014). A növények és gombák általában hasonló szintű közösségi strukturáltságot mutatnak a biomok, biogeográfiai régiók és tájszintű élőhelytípusok között (Geml és mtsai. 2014b, Tedersoo és mtsai. 2014, Geml és mtsai. 2017, Větrovský és mtsai. 2019, Adamo és mtsai. 2021, Boekhout és mtsai. 2021, Geml és mtsai. 2022ab).

A két bemutatott tanulmányunkhoz az Északi-középhegység különböző régióiban gyűjtöttünk talajmintákat. A Geml (2019) tájszintű tanulmányban a lejtő égtáji kitétségének hatását vizsgáltam a talajgomba-közösségekre vonatkozóan a Mátra keleti részén, míg a későbbi tanulmányunkban (Geml és mtsai. 2022b) a Bükk nyugati

felében előforduló tizenegy pannon erdőtípusban jellemeztük az ECM gombaközösségeket.

Bár a lejtők kitettségének a gombaközösségek összetételére gyakorolt hatását tanulmányom (Geml 2019) előtt nem vizsgálták, általánosságban a gombaközösségek összetétele és az élőhelytípusok közötti szoros kapcsolatra vonatkozóan már több kontinensről is voltak adatok. Számos tanulmány kismértékű diverzitásbeli és jelentős mértékű összetételbeli eltérésekről számolt be a különböző mezoklimatikus és/vagy edafikus adottságokkal rendelkező élőhelyek esetén a trópusi régióktól a sarkvidékig (pl. Geml és mtsai. 2014ab, Timling és mtsai. 2014, Grau és mtsai. 2017). Ezért azt feltételeztük, hogy, bár a lejtő kitettsége várhatóan nem befolyásolja a gombaközösség teljes fajgazdagságát, a niche-folyamatok, (pl. környezeti szűrés) miatt a gombaközösségek összetétele jelentősen különbözik a mezoklimatikus és edafikus viszonyok tekintetében eltérő pannon erdőtípusok között (1. hipotézis). Ezen túlmenően a gombák taxonómiai és funkcionális csoportjai között is különbségeket vártunk felfedezni az élőhely-preferenciájukra vonatkozóan a különböző életstratégiáik és az abiotikus változókkal kapcsolatos fiziológiai optimumaik eltéréseiből adódóan, amelyek valószínűleg befolyásolják a kompetitív képességeiket (2. hipotézis).

2. Eredmények

A sarkvidéki és boreális gombafajok filogeográfiája

Felfedeztük, hogy az *A. muscaria* morfológiailag nagyon hasonló eurázsiai és észak-amerikai példányai nem csak filogenetikai szempontból tartoznak különböző fajokhoz, hanem ebben a fajkomplexumban további filogenetikai fajok is léteznek, amelyek

elterjedése az észak-amerikai kontinensen belül különböző biogeográfiai régiókra korlátozódik (Geml és mtsai. 2006, Geml és mtsai. 2008, Geml és mtsai. 2010c). Az *A. muscaria* két fő filogenetikai kládjá mellett, amelyek az észak-amerikai és eurázsiai populációknak felelnek meg (I. és II. klád *sensu* Geml és mtsai. 2008), számos más filogenetikai csoportot találtunk, amelyek ugyanazon a kontinensen belül különböző élőhelyeket (niche-szegregáció) vagy régiókat foglalnak el, néha relatív közelségben. A niche-szegregációt jól szemlélteti a III. klád (*A. muscaria* var. *regalis*), amely az eurázsiai II. kláddal (*A. muscaria* var. *muscaria*) szimpatikus az előbbi teljes elterjedési területén, de túlnyomórészt szubalpin élőhelyekben található és ezért mikro-allopatikus a boreális-mérsékelt erdőkre jellemző II. kláddal. A IV. klád (*A. muscaria* var. *persicina*) az ököregionális elterjedést szemlélteti, mert szinte kizárólag az USA délkeleti részén található vegyes fenyő-tölgyes erdőkben él. Az V., VI. és VIII. kládok korábban ismeretlen filogenetikai fajokat képviselnek és előfordulásuk eddig csak a Kalifornia partjainál fekvő Santa Cruz-szigeteken ismert. Ezenkívül a II/A klád bizonyítékot mutat a II. klád többi tagjától való genetikai és ököregionális szegregációra. Ez utóbbi csoportot csak a Washington államtól Alaszka délkeleti részéig tartó tengeri esőerdőkben találták meg Észak-Amerika csendes-óceáni partvidékén. Érdekes módon ezek a populációs szintű különbségek alátámasztják azt az elképzelést, hogy az *Amanita muscaria* fajkomplexumon belül legalább két független boreális fejlődési vonal élte túl a legutóbbi jégkorszakot az alaszakai glaciális erdei refúgiumokban: 1) egy I. kládba tartozó populáció a belső-alaszakai boreális erdőkben; és 2) a II/A kládba tartozó populáció Délkelet-Alaszka tengerparti esőerdőiben.

Elsőként tártuk fel az alaszakai *Lactarius* és *Russula* fajok filogenetikai elhelyezkedését a két nemzetség törzsfajlódási fáin és több, korábban nem dokumentált, azonosítatlan filogenetikai csoportot fedeztünk fel (Geml és mtsai. 2009ab, Geml és mtsai. 2010b). Továbbá

megállapítottuk, hogy a mindkét nemzetség esetén a fő filogenetikai kládok képviselői megtalálhatók Alaszkában, ami eltér a csiperke (*Agaricus*) nemzetségben látott rokonsági viszonyoktól, ahol a nagyobb kládoknak csak egy kis hányada van jelen a boreális erdeiben és sarki tundráin (Geml és mtsai. 2008a). Az alaszakai *Lactarius* és *Russula* filogenetikai csoportjainak egy részét be tudtuk azonosítani már ismert fajokként, más alaszakai filogenetikai csoportokba viszont még korábban nem szekvenált fajokat képviseltek, amelyek egy része feltehetően még nem ismert faj, ismert közeli rokonokkal vagy azok nélkül. Számos esetben több, egymással szoros kapcsolatban álló filocsoportot figyeltünk meg, amelyek közül az egyik gyakran csak alaszakai szekvenciákat tartalmazott, míg a testvércsoport Alaszkán kívüli szekvenciákat is. E filocsoportok némelyike morfológiailag hasonló, de filogenetikailag különböző entitásokat képviselhet, amelyek tisztázásához több génből nyert szekvencia-adatok szükségesek. A kapott filogenetikai eredmények, a *Lactarius* és a *Russula* nemzetségben egyaránt, filogeográfiai endemizmusra utalnak legalább kontinens szinten, hasonlóan az *Amanita muscaria* esetében megfigyelt mintázatokhoz (Geml és mtsai. 2008b). Adataink azt is jelzik, hogy mind a *Lactarius*, mind a *Russula* közösségek fajösszetétele jelentősen különbözik az egyes erdőtípusok között, ami kifejezett élőhelypreferenciára utal.

Összehasonlító filogeográfiai vizsgálataink elsőként mutatták ki, hogy, bár a genetikai diverzitás értékei hasonlóak voltak az összes elemzett boreális-mérsékelt és sarkvidéki-alpesi faj között, a hosszú távú génáramlás mértéke nagymértékben eltért e két csoport között. Valamennyi boreális-mérsékelt égövi faj esetében bizonyítékot találtunk arra, hogy nincs a kontinensek között génáramlás, amit a populációk kontinensek szerinti szegregációja is alátámaszt (Geml és mtsai. 2010a, Geml és mtsai. 2011, Geml és mtsai. 2012a). Másrészt az összes vizsgált sarkvidéki-alpesi gombafaj esetében mérsékelt vagy

magas génáramlást találtunk az észak-amerikai és az eurázsiai populációk között. Kétirányú génáramlást észleltünk az eurázsiai és az észak-amerikai sarkvidéki populációk között a *Flavocetraria cucullata* és a *F. nivalis* aszkuszos zuzmók, valamint a *Lichenomphalia umbellifera* bazidiumos zuzmókészítő faj esetén. A koaleszcencia-alapú genealógiák csak a boreális fajok esetében mutattak ki erős történelmi populáció szegregációt, a sarkvidéki fajok esetében nem. Hasonló panarktikus génáramlást észleltek a sarkvidéki állatok és növények esetében is (Dalén és mtsai. 2005, Alsos és mtsai. 2007, Marthinsen és mtsai. 2008). Ez arra utal, hogy a negyedidőszak éghajlati ingadozásai során feltehetően a jó terjedési képességgel rendelkező sarkvidéki fajok nagyobb eséllyel maradtak fenn, mert sikeresebben tudták követni az élőhelyeik nagymértékű térbeli változásait.

Elsőként tártuk fel DNS-módszerekkel Spitzbergákon élő ECM gombaközösségeket (Geml és mtsai. 2012b), talaj- és termőtest minták alapján. Megállapítottuk, hogy a földrajzi elszigeteltség és a sarkvidéki éghajlat ellenére a Spitzbergák ECM gombaközösségei meglepően változatosak, legalább 109 filocsoportot foglalnak magukban. A DNS-módszerekkel sikerült kiutatnunk legtöbb olyan ECM gombafajt, amelyek jelenlétét a Spitzbergákra vonatkozóan Väre és munkatársai (1992), valamint Gulden és Torkelsen (1996) közölte gyökerek és termőtestek morfológiai beazonosítása alapján. Ezen túlmenően számos további ECM gombafaj előfordulását is közöltük, pl. számos olyan nemzetséghez tartozó fajokat (pl. *Tomentella*, *Sebacina* stb.), amelyek teljesen hiányoztak a fenti korábbi fajlistákról. Mivel a Spitzbergák a legutóbbi jégkorszak idején teljesen el voltak jegesedve, az ECM gombák és gazdanövényeik csak a jégtakaró visszahúzódását követően, tengerentúli terjedés útján telepedhettek meg ott. Ez azt jelenti, hogy az északi félteke magas szélességi körein a hosszú távú terjedés valószínűleg jelentős szerepet játszott számos ECM gomba filogeográfiai történetében. Korábbi feltételezések szerint a tipikus

ECM növényeknek és gombaszimbiontaiknak szárazföldi útvonalakon kellett vándorolniuk az obligát szimbiózisukból kifolyólag (Malloch és mtsai. 1980, Halling 2001). Valószínűtlennek tartották akár a mikorrhiza gomba, akár a gazdanövény elszigetelt, nagy távolságra történő terjedését és megtelepedését, mivel feltételezték, hogy a gombaspóra és a gazdanövény magjának egyidejű érkezésére volt szükség (Moyersoen és mtsai. 2003). Eredményeink azonban az ECM gombák hatékony tengerentúli terjedésére utalnak, ahogyan azt a gazdanövényeiknél is megfigyelték (Alsos és mtsai. 2007).

Sarkvidéki gombaközösségek tájökológiája

Az elsők között közöltünk tanulmányokat a sarkvidéki gombaközösségek diverzitásáról, fajösszetételéről és ezek változásairól környezeti grádiensek, például hidrológiai és edafikus grádiensek mentén. Azt találtuk, hogy mind a fajgazdagságot, mind a közösségek összetételét elsősorban az abiotikus körülmények élőhelyi szintű különbségei határozzák meg a mezotopográfiai grádiensek mentén (Grau és mtsai. 2017, Canini és mtsai. 2019, Geml és mtsai. 2021). Az egyik szembevető eredmény az volt, hogy a környezet kopársága, amely a hótakaró és a víz- és tápanyagtartalom jelentős csökkenésében nyilvánult meg, pozitívan korrelált az teljes gombaközösség fajgazdagságával, annak ellenére, hogy néhány funkcionális csoport, pl. az ECM gombák, fajszáma itt alacsonyabb volt (Grau és mtsai. 2017). Negatív kapcsolatot figyeltünk meg az ECM és a szaprotróf gombák között mind a fajgazdagság, mind az abundanciájuk tekintetében, ami azért figyelemre méltó, mert ezek alkotják a sarkvidéki gombák két domináns funkcionális csoportját, amelyek közvetlen versenyben állnak a tápanyagokért (Nordin és mtsai. 2004). Az ECM gombák a talajban a N hozzáférhetőségének csökkenése révén kiszoríthatják a szaprotróf gombákat (Leake 2002), és a bomlástermékek ebből eredő

csökkenése lassítja a talaj szénkörforgás mértékét és növeli a szén megkötését a talajban (Orwin és mtsai. 2011, Averill és Hawkes 2016). Ez a mechanizmus tehát magyarázatot adhat a talaj szervesanyagainak nagyobb mértékű felhalmozódására a sarkvidéki és havasi tundrákon, ahol az ECM gombák dominálnak (Grau és mtsai. 2017). Továbbá azt találtuk, hogy az élőhely (itt: növénytársulás) mellett a mikroélőhely (pl. csupasz talajfelszín, zuzmók és mohák által dominált talajfelszíni biológiai kéreg és törpecserjés foltok) is befolyásolja a sarkvidéki gombaközösségek összetételét és fajgazdagságát (Grau és mtsai. 2017, Canini és mtsai. 2019, Geml és mtsai. 2021), hasonlóan a Spitzbergákon (Blaalid és mtsai. 2014, Mundra és mtsai. 2014) és Kanadában (Timling és mtsai. 2012, 2014) végzett vizsgálatokhoz. A vizsgált edafikus paraméterek közül a pH és a nedvességtartalom erősen korrelált a gombák fajgazdagságával és a közösségek összetételével (Grau és mtsai. 2017, Canini és mtsai. 2019, Geml és mtsai. 2021). Összességében a mintavételezett vegetációtípusok térbeli közelsége ellenére az összetételbeli különbségek és az indikátorfajok nagy száma arra utal, hogy számos gombafaj érzékeny a talaj vízellátottságára, kémhatására és a vegetáció összetételére.

Vizsgálatainkban ugyancsak az elsők között tártuk fel a sarkvidéki gombák felmelegedésre és a téli csapadék növekedésére adott lehetséges válaszreakcióit (Geml és mtsai. 2015, Morgado és mtsai. 2015, Semenova és mtsai. 2015, Geml és mtsai. 2016, Morgado és mtsai. 2016, Semenova és mtsai. 2016, Morgado és Geml 2020, Geml és mtsai. 2021). Kimutattuk, hogy a kísérletileg fokozott nyári felmelegedés és a megnövekedett hóvastagság eltérő hatással volt az edafikus változókra és a gombaközösségekre a száraz és a nedves tundrán. Ezen túlmenően a gombák funkcionális csoportjai között jelentős különbségek voltak abban, hogy hogyan reagáltak a nyári hőmérséklet-emelkedésre, a hótakaró vastagodására és az edafikus változásokra. Ez arra utal, hogy a helyi fajkészlet és a zavarás (itt:

klímaváltozást szimuláló kísérleti kezelések) előtti környezeti tényezők, például a hely hidrológiai viszonyai és a növényzet összetétele meghatározza a gombaközösségek válaszait is (Walker és mtsai. 2006, Pattison and Welker 2014). Megfigyeltük, hogy a száraz tundrán mind a nyári hőmérséklet, mind a hótakaró vastagságának kísérleti növelése szignifikánsan korrelált a gombaközösség összetételével a legtöbb funkcionális csoport esetén. A nedves tundrában a nyári felmelegedés erősen korrelált a legtöbb funkcionális csoport összetételének változásával, míg a megnövekedett hóvastagság csak az ECM és más gyökérszombionta gombákra volt hatással, amelyek negatív korrelációt mutattak a hótakaró mélységével a nedves tundrában. Ezek az eredmények és az alpesi és sarkvidéki száraz tundrai növényközösségekből származó adatok (Welker és mtsai. 1997, Lupascu és mtsai. 2013, Sharp és mtsai. 2013) arra utalnak, hogy a vegetáció és mikrobiális közösségek felmelegedésre adott válaszreakciói nagy mértékben függnek a talaj vízellátottságától és az ebből eredő produktivitásra vonatkozó különbségektől a tundratípusok között. A felmelegedés okozta változások, amelyekről itt beszámolunk, különösen figyelemre méltóak, ha figyelembe vesszük, hogy a gombaközösségek összetételében a kontroll és a kísérleti kezelésben részesülő parcellák közötti különbségek nagy részét a gombafajok jelenléte vagy hiánya okozta, míg a vegetációs változásokat ugyanezekben a kísérleti parcellákon a növényfajok abundanciájában megfigyelt változásai okozták, csaknem változatlan fajösszetétel mellett (Wahren és mtsai. 2005). Míg az akkoriban uralkodó nézet azt tartotta, hogy a növényi közösségek összetétele irányítja a gombaközösségek összetételét az Északi-sarkvidéken (Dahlberg és Bültmann 2013), mi arra a következtetésre jutottunk, hogy a gombaközösségek összetétele a növényzettől függetlenül is változik, pusztán az abiotikus változások folytán, és hogy a gombák különösen

alkalmasak lehetnek a környezeti változásokra adott korai válaszok nyomon követésére.

Trópusi esőerdők gombaközösségeinek változása magassági grádiensek mentén

Elsőként vizsgáltuk a trópusi esőerdők gombaközösségeinek diverzitását és fajösszetételét tengerszint feletti magassági grádiensek mentén (Geml 2017, Geml és mtsai. 2014b, Merckx és mtsai. 2015, Wicaksono és mtsai. 2017, Nouhra és mtsai. 2018, Geml és mtsai. 2022a). A növényekkel ellentétben, ahol az alacsonyan fekvő és középhegységi erdőkben jellemzően több faj található, mint a magasabb övekben (Aiba és Kitayama 1999, Brown és mtsai. 2001, McCain és Grytnes 2010), a talajgombák teljes fajgazdagságában nem találtunk lényeges különbségeket a magassági grádiensek mentén a legtöbb mintavételezett régióban. A teljes fajgazdagság magassági mintázatának hiánya hasonló a szélességi grádiensek esetén megfigyelt mintázatokra globális szinten (Větrovský és mtsai. 2019). Ezzel szemben az egyes funkcionális csoportok fajgazdagsága gyakran jelentősen különbözött a magassági grádiensek mentén (Geml és mtsai. 2014b, Geml és mtsai. 2022a). Még azokban a funkcionális csoportokban is, amelyek gazdagsága nem tért jelentősen a magassági övek között, jelentős összetételbeli különbségeket figyeltünk meg a magassági grádiensek mentén. Hasonló magassági különbségeket figyeltünk meg a fajgazdagság és a fajösszetétel tekintetében a növények és állatok különböző funkcionális csoportjaiban is (Cardelús és mtsai. 2006, McCain 2009, McCain és Grytnes 2010, Guo és mtsai. 2013). Az általunk megfigyelt gombaközösségek változásának nagy részét a fajkicsérélődés tette ki, ami minden régióban pozitív korrelációt mutatott az egyes mintapárok szintkülönbségeivel, míg az egymásbaágyazottság (“nestedness”) elhanyagolható volt.

Megfigyeltük, hogy általában 700-800 m szintkülönbség a talajgombaközösségek nagymértékű kicserélődését eredményezi, ami arra utal, hogy a legtöbb gomba egy viszonylag szűk magassági zónát preferál a grádiensek mentén. Ez azzal magyarázható, hogy a trópusokon egy adott magasságban élő fajok kisebb hőmérséklet-ingadozásnak vannak kitéve, mint a mérsékelt égöviek, és az abiotikus tényezők viszonylag szűk skálájához alkalmazkodott (Janzen 1967).

Összefoglalva, a trópusi gombaközösségek összetétel a tengerszint feletti magasság és az ebből eredő környezeti szűrés határozza meg az eltérő éghajlati és edafikus viszonyok, valamint a növényközösségek közötti különbségek alapján. Az éves átlaghőmérséklet és a talaj kémhatása többféle módon is befolyásolja a gombák előfordulását a magassági grádiensek mentén, például a lebontó folyamatok, a növényzet, a tápanyag-ellátottság és más edafikus tényezők befolyásolásával, valamint a fajok interakciós dinamikáinak megváltoztatásával. A hegyvidéki erdők az éghajlatváltozással által leginkább veszélyeztetett szárazföldi ökoszisztémák közé tartoznak és a felmelegedés kétségtelenül hatással lesz ezen ökoszisztémák gombaközösségeire is. Tekintettel gombák élőhelypreferenciáira és funkcionális különbségeire, a jövőbeli közösségek egy adott helyszínen nemcsak összetételükben, hanem funkcionalitásukban is jelentősen eltérhetnek a jelenlegiektől.

Pannon erdők gombaközösségeinek faji és funkcionális összetétele és tájökológiája

Elsőként végeztem a pannon erdők gombaközösségeinek talaj-DNS-alapú elemzését a gombák minden fejlődési ágára vonatkozóan (Geml 2019). Ebben a táji léptékű vizsgálatban kimutattam, hogy, a vegetációtípusokhoz hasonlóan, a gombaközösségek összetételét is nagyban meghatározza a lejtők égtáji kitettsége és az abiotikus

tényezőkben ehhez kapcsolódó eltérései. Bár a teljes gombagazdagság minden erdőtípusban hasonló volt, a lejtők égtáji kitettsége által formált erdőtípusok között jelentős különbségek mutatkoztak a rendszertani csoportok fajgazdagságában. Ez különösen igaz volt az Agaricomycetes és a Mortierellomycotina esetében, amelyek sokkal fajgazdagabbak voltak az északi lejtőkön. Ezzel szemben az aszkuszos gombák általában nagyobb fajgazdagságot mutattak a melegebb és szárazabb erdőtípusokban, és ennek megfelelő jelentős különbségeket figyeltem meg a Dothideomycetes, Eurotiomycetes és Sordariomycetes esetében. A lejtőkre érkező napsugárzás mértéke határozza meg az északi és déli fekvésű lejtők közötti különbségeket az abiotikus tényezőkben, amelyek mind a vegetáció, mind a gombaközösségek összetételére hatnak (McCune és Keon 2002). Például a kitettség erősen befolyásolja a felszíni hőmérsékletet, a talajnedvességet, a relatív páratartalmat és a talajkémiai folyamatokat (Gilliam és mtsai. 2014). Következésképpen az északi és déli fekvésű lejtőkön található élőhelyek eltérő mezo- és mikroklimatikus, valamint edafikus viszonyokkal rendelkeznek. Ezek a különbségek különösen a rendelkezésre álló talajnedvesség és kémhatás tekintetében markánsak, ahogyan azt a vizsgált régióban már korábban is megfigyelték (Dobos 2010) és amelyek befolyásolják a közösségek összetételét és a fajok közötti kölcsönhatásaikat.

A későbbi tanulmányunkban elsőként jellemeztük az ECM gombaközösségeket számos pannon erdőtípusban mezoklimatikus és edafikus grádiensek mentén (Geml és mtsai. 2022b). Megfigyeltük, hogy az ECM gombák összetétele különbözik a coenológiai erdőtípusok között, valamint hogy az ECM gombák diverzitását és tájszintű előfordulását elsősorban a hőmérséklet és a fent említett edafikus tényezők (pl. a talaj kémhatása, a talajnedvesség és a talaj kalcium és szén-tartalma) határozzák meg. Az ECM gombák között jelentős fajszintű ökológiai különbségeket találtunk élőhelypreferencia

tekintetében. Ezek az eredmények a közösségek szerveződési mechanizmusaira világítanak rá, mint pl. a közeli rokon fajok közötti niche-szegregáció és niche-alapú környezeti szűrés.

A kapott ökológiai információkon kívül ez a két tanulmány az első betekintést nyújtja a talajlakó gombák rendszertani diverzitásába és fajkészletébe a domináns pannon erdőtípusokban. Vizsgálataink figyelemre méltóan magas gombadiverzitást mutatnak mindkét mintázott észak-magyarországi régióban. A gombaszekvenciák mintegy felét sikerült nemzetség szinten beazonosítani és funkcionális csoportokhoz rendelni, különösen a nagygombák esetében, amelyekről kiterjedt referenciaadatok állnak rendelkezésre Európából. A beazonosított mikroszkopikus rendszertani csoportok sokfélesége és fajösszetétele tekintetében az e két cikkben közölt eredmények lehetnek az első adatok a pannon biogeográfiai régióra vonatkozóan, amelyek referenciaadatként szolgálhatnak a jövőbeli vizsgálatokhoz is. Mindazonáltal a tényleges diverzitás valószínűleg még ennél is nagyobb, mivel a legtöbb sok gomba szekvenciát csak család, rendek vagy osztály szinten lehetett besorolni, mivel nem álltak rendelkezésre kellően beazonosított referenciaszekvencia-adatok. Következésképpen ezek ismeretlen azonosságú fajokat képviselnek, amelyek közül több valószínűleg még nem rendelkezik tudományos névvel. Végül, a természetvédelmi erőfeszítések szempontjából az ezekhez hasonló talaj-DNS-vizsgálatok értékes térbeli adatokat szolgáltathatnak a ritka, védett gombák elterjedésének feltérképezéséhez, és értékes információkkal szolgálhatnak élőhely-preferenciájukra vonatkozóan.

3. Összegzés és kitekintés

Ebben a disszertációban a gombák diverzitását és előfordulását és az ezeket alakító tényezőket vizsgáltam különböző térbeli léptékekben. A

gombafilogeográfiai vizsgálatokkal bemutattam azokat a folyamatokat, amelyek befolyásolják a gombák jelenlegi elterjedését a különböző földrajzi szélességeken. Ezeknek a folyamatoknak és következményeiknek a megértése azért fontos, mert közvetlenül meghatározzák a regionális fajkészletet, amelyből a helyi közösségek niche-alapú és sztochasztikus folyamatok révén szerveződnek. Az terjedési képességek, a szimbionták eloszlása és a más mikroorganizmusokkal folytatott inerakciók a legfontosabb tényezők közé tartoznak, amelyek korlátozzák, hogy egy faj milyen mértékben foglalhatja el a fundamentális niche-t, vagyis azt, ahol megfelelőek a környezeti feltételek. Ahol a szétszóródás hatékony, mint ahogyan azt a sarkvidéki gombák esetében bemutattuk, ott a faj által realizált niche a fundamentális niche nagy százalékát teheti ki, versengéstől függően. Valójában a tundra növény- és gombaközösségeinek összetétele nagyon hasonló cirkumpoláris léptékben, ahol a mezo- vagy mikrotopográfiai és edafikus tényezők okozta kisléptékű különbségek gyakran hangsúlyosabbak, mint a kontinensek közötti különbségek (Walker és mtsai. 2005). Összességében, eredményeink és kortársaink eredményei azt mutatják, hogy a gombák elterjedési mintázatai hasonlóak a növényekéhez, azaz általában az éghajlat és a terjedési akadályok - pl. óceánok, nagy sivatagok és magas hegyvonulatok - által meghatározott biogeográfiai régiók tükörképei.

Globális szinten a talajban élő gombaközösségeket, csakúgy, mint más biológiai együtteseket, számos környezeti tényező alakítja, amelyek közül a hőmérséklet, a csapadék és a talaj kémhatása a legfontosabb (Tedersoo és mtsai. 2014, Větrovský és mtsai. 2019). Vizsgálataink azt mutatják, hogy gyakorlatilag ugyanezek az éghajlati és edafikus tényezők alakítják a gombák diverzitását és elterjedését regionális és táji léptékben is. Ezek a környezeti változók a növények eloszlását is befolyásolják, ami tükröződik a biotomok és vegetációtípusok coenológiai leírásaiban.

A gombák tájszintű környezeti grádiensek mentén történő szerveződését valószínűleg fiziológiai korlátaik, életstratégiáik (kompetitív, stressztűrő vagy ruderális) és funkcionális tulajdonságaik határozzák meg. Mivel a legtöbb gomba hatékonyan képes táji léptékben szétszóródni, a gombaközösség összetétele bármely helyen elsősorban a környezeti szűrők, például az edafikus és (mezo)éghajlati viszonyok eredménye (Fierer és mtsai. 2012, Geml és mtsai. 2014ab, Goldmann és mtsai. 2016, Geml 2019, Geml és mtsai. 2022ab). Bár az egyes gombafajok funkcionális tulajdonságai kevéssé ismertek (Anderson és Cairney 2007), a gombák nagy fajgazdagsága számos ökoszisztémában a funkcionális heterogenitás magas szintjére utal még helyi léptékben is (Allen és mtsai. 2003). A környezet térben és időben dinamikus, a fajok kölcsönhatási dinamikáját folyamatosan változtatja, ami finom változásokat eredményez a közösségek összetételében, amely mindig a helyi fajkészlet részalmazát képviselik. A gombaközösségek összetétele és az abiotikus tényezők között megfigyelt összefüggések arra utalnak, hogy a gombaközösségre gyakorolt egyes hatások közvetlenek lehetnek, pl. fiziológiai korlátozó hatás, míg a legtöbb hatás közvetett lehet, pl. a tápanyag elérhetőségében és a tápanyagszerzési képességekben bekövetkező változásokon keresztül.

Vizsgálataink rávilágítanak az azonos funkcionális kategóriákba sorolt gombák közötti taxonómiai és funkcionális különbségekre is. A gombafajok funkcionális ismereteinek szűkössége miatt a jelenlegi legkorszerűbb módszerek a gombák funkcionális csoportosítására a nemzetségszintű azonosításra támaszkodnak, mint a disszertációban összefoglalt vizsgálatokban. Ez messze nem ideális és, ahogyan azt az egyes funkcionális csoportokon belüli ökológiai különbségek is mutatják, faji szinten is jelentős különbségek vannak mind az élőhelyspecifikusság, mind a funkcionalitás tekintetében.

A fent tárgyalt, niche-alapú, determinisztikus folyamatok mellett a gombaközösségek szerveződésének egy sztochasztikus összetevője is van, pl. a véletlenszerű kolonizációk és azok érkezési sorrendje („prioritás-hatás”), amely valószínűleg a mért környezeti változókkal nem magyarázható nagy összetételbeli eltérések egy részét is magyarázza. Amint az a változatos biológiai közösségekben gyakran megfigyelhető, kevés faj gyakori és a legtöbb faj helyenként ritka, ami az ökológiában jól ismert fajgazdagság-eloszlási mintázat a rendkívül változatos közösségek tekintetében (McGill és mtsai. 2007).

Módszertani korlátok és fejlődési lehetőségek

Mivel a gombák túlnyomórészt mikroszkopikus szervezetek, a gombaökológusoknak és taxonómusoknak csak a molekuláris eszközök segítségével alkothatták meg az evolúciós kapcsolatokat tükröző rendszertani csoportokat és tudták beazonosítani a gombafajokat különböző típusú mintákból. Annak ellenére, hogy a referenciaadatbázisokban gyorsan növekszik az azonosított gombaszekvenciák száma, jelenleg az összes gombaszekvencia-típusnak csak körülbelül a fele azonosítható nemzetség szerint egy adott talajmintában. Emellett a gombák rendszertani leírása is lemaradásban van a fajok hivatalos elnevezésében és osztályozásában. A becsült több millió gombafaj közül jelenleg hozzávetőlegesen 150.000 ismert. Az UNITE referenciaadatbázis (Abarenkov és mtsai. 2010, Kőljalg és mtsai. 2013, Abarenkov és mtsai. 2024) félautomatizált rendszere működőképes megoldást kínál a filogenetika módszereken alapuló és időszakosan frissített fajhipotézisek alkalmazásával. E rendszer korlátja, hogy ezek az egységek egyetlen lókuszon alapulnak, míg a filogenetikai fajmeghatározáshoz ideális esetben több, nem kapcsolt génből származó szekvenciákra van szükség (Taylor és mtsai. 2000). További technológiai fejlesztésekre van szükség ahhoz, hogy a

filogenetikai fajokat biológiai egységként használhassuk az környezeti DNS-munkákban.

A gombák funkcionális tulajdonságairól szóló ismeretek megszerzése továbbra is nehézkes. Az DNS-alapú tanulmányok esetében a fajok funkciójának meghatározására szolgáló legkorszerűbb módszerek legalább nemzetségszintű taxonómiai azonosításon alapulnak, és csak tág funkcionális kategóriákra használhatók, mint például ektomikorrhiza vagy növénypatogén stb. Ez a módszer kétségtelenül kezdetleges és csak általános információkat nyújt, mivel a fajok közötti finomabb, de potenciálisan fontos ökológiai különbségeket figyelmen kívül hagyja, amint azt fentebb említettem. A metagenomika és a metatranszkriptomika ígéretes alternatívákat kínál a mikroorganizmusok funkcióinak tanulmányozására. A metagenomika a mintában lévő teljes biológiai közösségben jelen lévő gének halmazának jellemzésére szolgál, beleértve az összes élő szervezetet. Mivel DNS-alapú, a metagenomika áttekintést nyújt a lehetséges funkciókról a közösség génkészlete alapján, amely elméletileg stabil, ha a fajösszetétel változatlan. A metatranszkriptomika alkalmazásával jellemezni lehet a közösség metabolikusan aktív frakcióját és az aktívan expresszált funkcionális géneket. Mivel az RNS a természetben labilis, a minta transzkriptom-profilja a mintavétel pillanatában aktív funkcionális géneket tükrözi. Ezért ez a megközelítés nagyon hasznos lehet a különböző környezeti feltételek mellett eltérő módon kifejeződő gének azonosítására. Mivel a genom-adatbázisok viszonylag kevés gombafaj szekvenenciaadatait tartalmazzák funkciós génekre vonatkozóan, a DNS-metabarkódolás és a metatranszkriptomika kombinálása kínálhatja a legjobb megközelítést a gombaközösségek és metabolikusan aktív funkcionális génjeik tanulmányozására.

4. Tudományos munkásság

Teljes életmű publikációi: 103 az utóbbi 10 évben: 79
Kumulatív impakt faktor: 630,26 az utóbbi 10 évben: 489,23
Ezek független hivatkozásai: 5411
Hirsch index: 37

Első és utolsó szerzős tudományos publikációk: 46
Ezek kumulatív impakt faktor: 166,93
Ezek független hivatkozásai: 1321

Az értekezés alapjául szolgáló tudományos publikációk: 27
Ezek kumulatív impakt faktor: 181,26
Ezek független hivatkozásai: 1326

Az értekezésben tárgyalt publikációk listája:

- Geml J**, Leal CM, Nagy R, Sulyok J. 2022. Abiotic environmental factors drive the diversity, compositional dynamics and habitat preference of ectomycorrhizal fungi in Pannonian forest types. *Frontiers in Microbiology* 13, 1007935. (Q1)
- Geml J**, Arnold AE, Semenova-Nelsen TA, Nouhra ER, Drechsler-Santos ER, Góes-Neto A, Morgado LN, Ódor P, Hegyi B, Grau O, Ibáñez A, Tedersoo L, Lutzoni F. 2022. Community dynamics of soil-borne fungal communities along elevation gradients in neotropical and paleotropical forests. *Molecular Ecology* 31, 2044-2060. (D1)
- Geml J**, Morgado LN, Semenova-Nelsen TA. 2021. Tundra type drives distinct trajectories of functional and taxonomic composition of arctic fungal communities in response to climate change -results from long-term experimental summer warming and increased snow depth. *Frontiers in Microbiology* 12, 490. (Q1)
- Adamo I, Ortiz-Malavasi E, Chazdon R, Chaverri P, ter Steege H, **Geml J**. 2021. Soil fungal community composition. correlates with site-specific abiotic factors, tree community structure, and forest age in regenerating tropical rainforests. *Biology* 10, 1120. (Q1)
- Boekhout T, Amend AS, Baidouri FE, Gabaldón T, **Geml J**, Mittelbach M, Robert V, Tan CS, Turchetti B, Vu D, Wang QM, Yurkov A. 2021. Trends in yeast diversity discovery. *Fungal Diversity* 114, 491-537. (D1)
- Canini F, Zucconi L, Pacelli C, Selbmann L, Onofri S, **Geml J**. 2019. Vegetation, pH and water content as main factors for shaping fungal richness, community

- composition and functional guilds distribution in soils of Western Greenland. *Frontiers in Microbiology* 10, 2348. (Q1)
- Geml J.** 2019. Soil fungal communities reflect aspect-driven environmental structuring and vegetation types in a Pannonian forest landscape. *Fungal Ecology* 39, 63-79. (D1)
- Nouhra E, Soterias F, Pastor N, **Geml J.** 2018. Richness, community composition and functional groups of Agaricomycetes along a vegetation and altitudinal gradient in the Andean Yungas of Argentina. *Biodiversity and Conservation*.27, 1849-1871. (Q1)
- Grau O, **Geml J,** Pérez-Haase A, Ninot JM, Semenova-Nelsen TA, Peñuelas J. 2017. Abrupt changes in the composition and function of fungal communities along an environmental gradient in the High Arctic. *Molecular Ecology* 26, 4798-4810. (D1)
- Geml J,** Morgado LN, Semenova-Nelsen TA, Schilthuizen M. 2017. Changes in richness and community composition of ectomycorrhizal fungi among altitudinal vegetation types on Mount Kinabalu in Borneo. *New Phytologist*. 215, 454-468. (D1)
- Wicaksono CY, Aguirre Gutierrez J, Nouhra ER, Pastor N, Raes N, Pacheco S, **Geml J.** 2017. Contracting montane cloud forests: a case study of the Andean alder (*Alnus acuminata*) and associated fungi in the Yungas. *Biotropica* 49, 141-152. (Q1)
- Geml J,** Semenova TA, Morgado LN, Welker JM. 2016. Changes in composition and abundance of functional groups of arctic fungi in response to long-term summer warming. *Biology Letters* 12, 20160503. (D1)
- Semenova TA, Morgado LN, Welker JM, Walker MD, Smets E, **Geml J.** 2016. Compositional and functional shifts in arctic fungal communities in response to experimentally increased snow depth. *Soil Biology and Biochemistry* 100, 201-209. (D1)
- Morgado LN, Semenova TA, Welker JM, Walker MD, Smets E, **Geml J.** 2016. Long-term increase in snow depth leads to compositional changes in arctic ectomycorrhizal fungal communities. *Global Change Biology* 22, 3080-3096. (D1)
- Merckx VSFT, Hendriks KP, Beentjes KK, Mennes CB, Becking LE, Peijnenburg KTCA, Afendy A, Arumugam N, de Boer H, Biun A, Buang MM, Chen PP, Chung AYC, Dow R, Feijen FAA, Feijen H, Feijen-van Soest C, **Geml J,** Geurts R, Gravendeel B, Hovenkamp P, Imbun P, Ipor I, Janssens SB, Jocqué M, Kappes H, Khoo E, Koomen P, Lens F, Majapun RJ, Morgado LN, Neupane S, Nieser N, Pereira JT, Rahman H, Sabran S, Sawang A, Schwallier RM, Shim PS, Smit H, Sol N, Spait M, Stech M, Stokvis F, Sugau JB, Suleiman M, Sumail S, Thomas DC, van Tol J, Tuh FYY, Yahya BE, Nais J, Repin R, Lakim M, Schilthuizen M. 2015. Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature* 524, 347-350. (D1)

- Geml J**, Morgado LN, Semenova TA, Welker JM, Walker MD, Smets E. 2015. Long-term warming alters richness and composition of taxonomic and functional groups of arctic fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 91, fiv095. (D1)
- Semenova TA, Morgado LN, Welker JM, Walker MD, Smets E, **Geml J**. 2015. Long-term experimental warming alters community composition of ascomycetes in Alaskan moist and dry arctic tundra. *Molecular Ecology* 24, 424-437. (D1)
- Morgado LN, Semenova TA, Welker JM, Walker MD, Smets E, **Geml J**. 2015. Summer temperature increase has distinct effects on the ectomycorrhizal fungal communities of moist tussock and dry tundra in Arctic Alaska. *Global Change Biology* 21, 959-972. (D1)
- Geml J**, Pastor N, Fernandez L, Pacheco S, Semenova TA, Becerra AG, Wicaksono CY, Nouhra ER. 2014. Large-scale fungal diversity assessment in the Andean Yungas forests reveals strong community turnover among forest types along an altitudinal gradient. *Molecular Ecology* 23, 2452-2472. (D1)
- Geml J**, Kauff F, Brochmann C, Lutzoni F, Laursen GA, Redhead SA, Taylor DL. 2012. Frequent circumpolar and rare transequatorial dispersals in the lichenised agaric genus *Lichenomphalia* (Hygrophoraceae, Basidiomycota) *Fungal Biology* 116, 388-400. (Q1)
- Geml J**, Timling I, Robinson CH, Lennon N, Nusbaum HC, Brochmann C, Noordeloos ME, Taylor DL. 2012. An arctic community of symbiotic fungi assembled by long-distance dispersers: phylogenetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes in Svalbard based on soil and sporocarp DNA. *Journal of Biogeography* 39, 74-88. (D1)
- Geml J**, Laursen GA, Herriott I, McFarland JM, Booth MG, Lennon N, Nusbaum HC, Taylor DL. 2010. Phylogenetic and ecological analyses of soil and sporocarp DNA sequences reveal high diversity and strong habitat partitioning in the boreal ectomycorrhizal genus *Russula* Pers. (Russulales; Basidiomycota). *New Phytologist* 187, 494-507. (D1)
- Geml J**, Kauff F, Brochmann C, Taylor DL. 2010. Surviving climate changes: High genetic diversity and transoceanic gene flow in two arctic-alpine lichens, *Flavocetraria cucullata* and *F. nivalis* (Parmeliaceae, Ascomycota) *Journal of Biogeography* 37, 1529-1542. (D1)
- Geml J**, Laursen GA, Timling I, McFarland JM, Booth MG, Lennon N, Nusbaum HC, Taylor DL. 2009. Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal *Lactarius* Pers. (Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. *Molecular Ecology* 18, 2213-2227. (D1)
- Geml J**, Kauff F, Laursen GA, Taylor DL. 2009. Genetic studies point to Beringia as a biodiversity 'hotspot' for high-latitude fungi. *Alaska Park Science* 8, 37-41.
- Geml J**, Tulloss RE, Laursen GA, Sazanova NA, Taylor DL. 2008. Evidence for strong inter- and intracontinental phylogeographic structure in *Amanita muscaria*, a wind-dispersed ectomycorrhizal basidiomycete. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48, 694-701. (D1)

- Geml J**, Laursen GA, Taylor DL. 2008. Molecular phylogenetic diversity assessment of arctic and boreal *Agaricus* taxa. *Mycologia* 100, 577-589. (D1)
- Geml J**, Laursen GA, O'Neill K, Nusbaum HC, Taylor DL. 2006. Beringian origins and cryptic speciation events in the Fly Agaric (*Amanita muscaria*). *Molecular Ecology* 15, 225-239. (D1)

Egyéb gomba- és tájökológiai publikációk listája:

- Medeiros I, Ibáñez A, Arnold AE, Hedderson TA, Miadlikowska J, Flakus A, Carbone I, LaGreca S, Magain N, Mazur E, Vargas Castillo R, **Geml J**, Kaup M, Maggs-Kölling G, Oita S, Seelan J, Seelan S, Terlova E, Hom EFY, Lewis L, Lutzoni F. 2024. Eco-phylogenetic study of *Trebouxia* in southern Africa reveals inter-biome connectivity and potential endemism in a green algal lichen photobiont. Early view: <https://doi.org/10.1002/ajb2.16441> *American Journal of Botany*. (Q1)
- Buscardo E, **Geml J**, Nagy L. 2024. Seasonal dependence of deterministic versus stochastic processes influencing soil fungal community composition in a lowland Amazonian rainforest. *Communications Earth & Environment* 5, 334 (D1)
- Leal CM, Geiger A, Molnár A, Váczy KZ, Kgobe G, Zsófi Zs, **Geml J**. 2024. Disentangling the effects of terroir, season, and vintage on the grapevine fungal pathobiome. *Frontiers in Microbiology* 14, 1322559. (Q1)
- Mikryukov V, Dulya O, Zizka A, ..., **Geml J**, ... Tedersoo L. 2023. Connecting the multiple dimensions of global soil fungal diversity. *Science Advances* 9, eadj8016. 98 (D1)
- Otto M, **Geml J**, Hegyi ÁI, Hegyi-Kaló J, Kun J, Gyenesei A, Váczy KZ. 2023. Metatranscriptomic analyses of grapes reveal differences in expressed functional genes of filamentous and yeast fungi during noble rot and grey rot. *Fungal Ecology* 65, 101277. (Q2)
- Pagani DM, Ventura SPR, Vu D, Mendes-Pereira T, Ribeiro Tomé LM, Santana de Carvalho D, Costa-Rezende DH, Bentes Kato R, Yupanqui García GJ, **Geml J**, Robert V, They NH, Brenig B, Azevedo V, Scroferneker ML, Valente P, Góes-Neto A. 2023. Unveiling fungal community structure along different levels of anthropic disturbance in a South American subtropical lagoon. *Journal of Fungi* 9, 890. (Q1)
- Sanz-Benito I, Stadler T, Mediavilla O, Hernández-Rodríguez M, Oria-de-Rueda JA, Dejene T, **Geml J**, Martín-Pinto P. 2023. Into the void: ECM fungal communities involved in the succession from rockroses to oak stands. *Scientific Reports* 13, 10085. (D1)
- Martín-Pinto P, Dejene T, Benucci GMN, Mediavilla O, Hernández-Rodríguez M, **Geml J**, Baldrian P, Olairola J, Bonito G, Oria-de-Rueda JA. 2023. Co-responses of bacterial and fungal communities to fire management treatments in Mediterranean pyrophytic ecosystems. *Science of Total Environment* 875, 162676. (D1)

- Tedersoo L, Mikryukov V, Zizka A, ..., **Geml J**, ... Abarenkov K. 2022. Global patterns in endemism and vulnerability of soil fungi. *Global Change Biology* 28, 6696-6710. (D1)
- Molnár A, **Geml J**, Geiger A, Leal CM, Kgobe G, Tóth AM, Villangó S, Mézes L, Czeglédi M, Lőrincz G, Zsófi Zs. 2022. Exploring relationships among grapevine chemical and physiological parameters and leaf and berry mycobiome composition. *Plants* 11, 1924. (Q1) shared first authorship
- Buscardo E, **Geml J**, Schmidt SK, Freitas H, Souza AP, da Cunha HB, Nagy L. 2022. Nitrogen pulses increase fungal pathogens in Amazonian lowland tropical rain forests. *Journal of Ecology* 110, 1775-1789. (D1)
- Hegyi ÁI, Otto M, **Geml J**, Hegyi-Kaló J, Kun J, Gyenesei A, Pierneef R, Váczy KZ. 2022. Metatranscriptomic analyses reveal the functional role of *Botrytis cinerea* in biochemical and textural changes during noble rot of grapevines. *Journal of Fungi* 8, 378. (Q1)
- Geiger A, Karácsosy Z, Golen R, Váczy KZ, **Geml J**. 2022. The compositional turnover of grapevine-associated plant pathogenic fungal communities are greater among intraindividual microhabitats and terroirs than among healthy and Escadiseased plants. *Phytopathology* 112, 1029-1035. (D1)
- Alem D, Dejene T, **Geml J**, Oria-de-Rueda JA, Pinto PM. 2022. Metabarcoding analysis of the soil fungal community to aid the conservation of underexplored church forests in Ethiopia. *Scientific Reports* 12, 4817. (D1)
- Tedersoo L, Mikryukov V, Anslan S,, **Geml J**, ... 2021. The Global Soil Mycobiome consortium dataset for boosting fungal diversity research. *Fungal Diversity* 111, 573-588. (D1)
- Martín-Pinto P, Sanz-Benito I, Santos M, Oria-de-Rueda JA, **Geml J**. 2021. Anthropological impacts determine the soil fungal distribution of Mediterranean oak stands. *Ecological Indicators* 132, 108343. (D1)
- Canini F, **Geml J**, Buzzini P, Turchetti B, Onofri S, D'Acqui LP, Ripa C, Zucconi L. 2021. Growth forms and functional guilds distribution of soil fungi in coastal versus inland sites of Victoria Land, Antarctica. *Biology* 10, 320. (Q1)
- Oita S, Ibáñez A, Lutzoni F, Miałlikowska J, **Geml J**, Lewis LA, Hom EFY, Carbone I, U'Ren JM, Arnold AE. 2021. Climate and seasonality drive the richness and composition of tropical fungal endophytes at a landscape scale. *Communications Biology* 4, 1-11. (D1)
- Buscardo E, Souza RC, Meir P, **Geml J**, Schmidt SK, da Costa ACL, Nagy L. 2021. Effects of natural and experimental soil drought on soil fungi and biogeochemistry in an Amazon rainforest. *Communications Earth & Environment* 2, 1-12. (D1)
- Canini F, **Geml J**, D'Acqui LP, Selbmann L, Onofri S, Ventura S, Zucconi L. 2021. Fungal diversity and functionality are driven by soil texture in Taylor Valley, Antarctica. *Fungal Ecology* 50, 101041. (Q1)
- Alem D, Dejene T, Oria-de-Rueda JA, **Geml J**, Martín-Pinto P. 2020. Soil fungal communities under *Pinus patula* plantation forests of different ages in Ethiopia. *Forests* 11, 1109. (Q1)

- Mediavilla O, **Geml J**, Olaizola J, Baldrian P, López-Mondejar R, Oria-de-Rueda JA, Martín-Pinto P. 2020. Seasonal influences on bacterial community dynamics in Mediterranean pyrophytic ecosystems. *Forest Ecology and Management* 478: 118520, doi: 10.1016/j.foreco.2020.118520 *Impact factor*: 3.126 (D1)
- Canini F, Zucconi L, Coleine C, D'Alò F, Onofri S, **Geml J**. 2020. Expansion of shrubs could result in soil bacterial diversity loss in Western Greenland. *FEMS Microbiology Ecology* 96, fiae089. (D1)
- Alem D, Dejene T, Oria-de-Rueda JA, **Geml J**, Castaño C, Smith JE, Martín-Pinto P. 2020. Soil fungal communities and succession following wildfire in Ethiopian dry Afromontane forests, a highly diverse underexplored ecosystem. *Forest Ecology and Management* 474, 118328. (D1)
- Castaño C, Hernández-Rodríguez M, **Geml J**, Eberhart J, Olaizola J, Oria-de-Rueda JA, Martín-Pinto P. 2020. Resistance of the soil fungal communities in a Mediterranean scrubland to medium-intensity fire prevention treatments. *Forest Ecology and Management* 472, 118217. (D1)
- Canini F, **Geml J**, D'Acqui LP, Selbmann L, Onofri S, Ventura S, Zucconi L. 2020. Exchangeable cations and pH drive diversity and functionality of fungal communities in biological soil crusts from coastal sites of Victoria Land, Antarctica. *Fungal Ecology* 45, 100923 (D1)
- Grau O, Saravesi K, Ninot J. **Geml J**, Markkola AM, Ahonen S, Penuelas J. 2019. Encroachment of shrubs into subalpine grasslands in the Pyrenees modifies the structure of soil fungal communities and soil properties. *FEMS Microbiology Ecology* 95, fiz028. (D1)
- Mediavilla O, **Geml J**, Olaizola J, Oria-de-Rueda JA, Baldrian P, Martín-Pinto P. 2019. Effect of forest fire prevention treatments on bacterial communities associated with productive *Boletus edulis* sites. *Microbial Biotechnology* 12, 1188-1198. (Q1)
- Castaño C, Dejene T, Mediavilla O, **Geml J**, Oria-de-Rueda JA, Bekele T 2019. Changes in fungal diversity and composition along a chronosequence of *Eucalyptus grandis* plantations in Ethiopia. *Fungal Ecology* 39, 328-335. (D1)
- Urcelay C, Longo S, **Geml J**, Tecco PA. 2019. Can arbuscular mycorrhizal fungi from non-invaded montane ecosystems facilitate the growth of alien trees? *Mycorrhiza* 29, 39-49. (D1)
- Roy M, Vasco-Palacios A, **Geml J**, Buyck B, Delgat L, Giachini A, Grebenc T, Harrower E, Kuhar F, Magnago A, Rinaldi AC, Schimann H, Selosse MA, Sulzbacher MA, Wartchow F, Neves MA. 2017. The (re)discovery of ectomycorrhizal symbioses in Neotropical ecosystems sketched in Florianópolis. *New Phytologist* 214, 920-923. (D1)
- Soteras F, Ibarra C, **Geml J**, Barrios-García MN, Domínguez LS, Nouhra ER. 2017. Mycophagy by invasive wild boar (*Sus scrofa*) facilitates dispersal of native and introduced mycorrhizal fungi in Patagonia, Argentina. *Fungal Ecology* 26, 51-58. (D1)

- Urcelay C, Longo S, **Geml J**, Tecco PA, Nouhra E. 2017. Co-invasive exotic pines and their ectomycorrhizal symbionts show capabilities for wide distance and altitudinal range expansion. *Fungal Ecology* 25, 50-58. (D1)
- Tedersoo L, Bahram M, Pólme S ... **Geml J** ... és mtsai. 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346, 1256688. (D1)
- Geml J**, Gravendeel B, Neilen M, Lammers Y, Raes N, Semenova TA, Noordeloos ME. 2014. The contribution of DNA metabarcoding to fungal conservation: diversity assessment, habitat partitioning and mapping red-listed fungi in protected coastal *Salix repens* communities in the Netherlands. *PLOS ONE* 9, e99852. (D1)
- Belleman E, Davey ML, Kauserud H, Epp L, Boessenkool S, Coissac E, **Geml J**, Edwards M, Willerslev E, Gusarova G, Taberlet P, Brochmann C. 2013. Fungal paleodiversity revealed using high-throughput metabarcoding of ancient DNA from arctic permafrost. *Environmental Microbiology* 15, 1176-1189. (D1)
- Bjorbækmo MFM, Carlsen T, Brysting A, Vrålstad T, Høiland K, Ugland KI, **Geml J**, Schumacher T, Kauserud H. 2010. High diversity of root associated fungi in both alpine and arctic *Dryas octopetala*. *BMC Plant Biology* 10, 244. (D1)

Egyéb publikációk:

- Váczy KZ, Otto M, Gomba-Tóth A, Geiger A, Golen R, Hegyi-Kaló J, Cels T, **Geml J**, Zsófi Zs, Hegyi ÁI. 2024. *Botrytis cinerea* causes different plant responses in grape (*Vitis vinifera*) berries during noble and grey rot: diverse metabolism versus simple defence. *Frontiers in Plant Science* 15, 1433161. (Q1)
- Kiss T, Karácsony Z, Gomba-Tóth A, Szabadi KL, Spitzmüller Zs, Hegyi-Kaló J, Cels T, Otto M, Golen R, Hegyi ÁI, **Geml J**, Váczy KZ. 2024. A modified CTAB method for the extraction of high-quality RNA from mono- and dicotyledonous plants rich in secondary metabolites. *Plant Methods* 20, 62. (Q1)
- Hegyi ÁI, Otto M, **Geml J**, Hegyi-Kaló J, Geiger A, Golen R, Gomba-Tóth A, Váczy KZ. 2023. The origin of the particular aroma of noble rot wines: various fungi contribute to the development of the aroma profile of botrytised grape berries. *OENO One* 57, 165-176. (Q1)
- Parra LA, Vizzini A, Ercole E, **Geml J**. 2023. Morphological and phylogenetic studies of *Agaricus bresadolanus*, *Agaricus infidus* (*nom. inval.*) and *Agaricus romagnesii* (*Agaricaceae*) reveal their conspecificity and variation in toxicity of this taxon. *Phytotaxa* 578, 241-260. (Q2)
- Otto M, **Geml J**, Hegyi ÁI, Hegyi-Kaló J, Pierneef R, Pogány M, Kun J, Gyenesei A, Váczy KZ. 2022. *Botrytis cinerea* expression profile and metabolism differs between noble and grey rot of grapes. *Food Microbiology* 106, 104037 (D1) shared first authorship
- Geiger A, Karácsony Z, **Geml J**, Váczy KZ. 2022. Mycoparasitism capability and growth inhibition activity of *Clonostachys rosea* isolates against fungal pathogens

- of grapevine trunk diseases suggest potential for biocontrol. *PLoS ONE* 17, e0273985. (Q1)
- Medel-Ortiz R, Garibay-Orijel R, Argüelles-Moyao A, Mata G, Kerrigan RW, Bessette AE, **Geml J**, Angelini C, Parra LA, Chen J. 2022. *Agaricus macrochlamys*, a New species from the (sub)tropical cloud forests of North America and the Caribbean, and *Agaricus fiardii*, a new synonym of *Agaricus subrufescens*. *Journal of Fungi* 8, 664. (Q1)
- Pólmé S, Abarenkov K, Nilsson RH, ..., **Geml J**, ... 2020. FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like stramenopiles. *Fungal Diversity* 105, 1-16. (D1)
- Hegyi-Kaló J, Hegyi ÁI, **Geml J**, Zsófi Zs, Pálfi X, Váczy KZ. 2020. Physico-chemical characteristics and culturable microbial communities of grape berries change strongly during noble rot development. *Plants* 9, 1809. (Q1)
- Leonardi M, Furtado ANM, Comandini O, **Geml J**, Rinaldi A. 2020. *Halimium* as an ectomycorrhizal symbiont. New records and an appreciation of known fungal diversity. *Mycological Progress* 19, 1495-1509. (D1)
- Epstein H, Walker D, Frost G,, **Geml J**, ... 2020. Spatial patterns of arctic tundra vegetation biomass, NDVI, and LAI on different soils along the Eurasia Arctic Transect, and insights for a changing Arctic. *Environmental Research Letters* 16, 014008. (D1)
- Lengyel Sz, Knapp GD, Karácsony Z, **Geml J**, Tempfli B, Kovács MG, Váczy KZ. 2020. *Neofabraea kienholzii*, a novel causal agent of grapevine trunk disease in Hungary. *European Journal of Plant Pathology* 157, 975-984. (Q1)
- He MQ, Zhao RL, Hyde KD, ..., **Geml J**, ... és mtsai. 2019. Notes, outline and divergence times of Basidiomycota. *Fungal Diversity* 99, 105-367. (D1)
- Faggioli V, Menoyo E, **Geml J**, Kemppainen M, Pardo A, Salazar MJ, Becerra AG. 2019. Soil lead pollution modifies the structure of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Mycorrhiza* 29, 363-373. (Q1)
- Varga T, Krizsán K, Földi Cs., ... **Geml J** ... és mtsai. 2019. Megaphylogeny resolves global patterns of mushroom evolution. *Nature Ecology and Evolution* 3, 668-678. (D1)
- Walker DA, Epstein HE, Sibik J, ... **Geml J** ... és mtsai. 2018. Vegetation on mesic loamy and sandy soils along a 1700-km maritime Eurasia Arctic Transect. *Applied Vegetation Science* 22, 150-167. (Q1)
- Salazar MJ, Menoyo E, Faggioli V, **Geml J**, Cabello M, Rodriguez JH, Marro N, Pardo A, Pignata ML, Becerra AG. 2018. Pb accumulation in spores of arbuscular mycorrhizal fungi. *Science of The Total Environment* 643, 238-246. (D1)
- Zamora JC, Svensson M, Kirschner, ... **Geml J** ... és mtsai. 2018. Considerations and consequences of allowing DNA sequence data as types of fungal taxa. *IMA Fungus* 9, 167-185. (D1)
- Thomson SA, Pyle RL, Ah Yong ST, ... **Geml J** ... és mtsai. 2018. Taxonomy based on science is necessary for global conservation. *PLoS Biology* 16, e2005075. (D1)

- Miller JA, Freund C, Rambonnet L, ... **Geml J** ... et al 2018. Dispatch from the field II: the mystery of the red and blue Opadometa male (Araneae, Tetragnathidae, *Opadometa sarawakensis*). *Biodiversity Data Journal* 6, e24777. (Q2)
- Buscardo E, **Geml J**, Schmidt SK, Freitas H, da Cunha HB, Nagy L. 2018. Spatio-temporal dynamics of soil bacterial communities as a function of Amazon rainforest phenology. *Scientific Reports* 8, 4382. (D1)
- Geml J**, Wagner M. 2018. Out of sight, but no longer out of mind - towards an increased recognition of the role of soil microbes in plant speciation. *New Phytologist*. 217, 965-967. (D1)
- Buscardo E, **Geml J**, Schmidt SK, da Costa da Silva AL, Juca Ramos RT, Ribeiro Barbosa MS, Silva Andrade S, Dalla Costa R, Pereira de Souza A, Freitas H, da Cunha HB, Nagy L. 2017. Of mammals and bacteria in a rain forest: temporal dynamics of soil bacteria in response to simulated N pulse from mammalian urine. *Functional Ecology* 32, 773-784. (D1)
- Tulloss RE, Kuyper TW, Vellinga EC, Yang ZL, Halling RE, **Geml J**, Sánchez-Ramírez S, Gonçalves SC, Hess J, Pringle A. 2016. The genus *Amanita* should not be split. *Amanitaceae* 1(3), 1-16.
- Parra LA, Wisman J, Guinberteau J, Wilhelm M, Weholt Ø, Musumeci E, Callac P, **Geml J**. 2015. *Agaricus collegarum* and *Agaricus masoalensis*, two new taxa of the section *Nigrobrunnescens* collected in Europe. *Micologia e Vegetazione Mediterranea* 30, 3-26.
- Tulloss RE, Caycedo CR, Hughes KW, **Geml J**, Kudzma LV, Wolfé BE, Arora D. 2015. Nomenclatural changes in *Amanita*. II. *Amanitaceae* 1(2), 1-6.
- Nouhra ER, Pastor N, Becerra AG, Sarrionandia Areitio E, **Geml J**. 2015. Greenhouse seedlings of *Alnus* showed low host intrageneric specificity and a strong preference for some *Tomentella* ectomycorrhizal associates. *Microbial Ecology* 69, 813-825. (Q1)
- Merényi Zs, Varga T, **Geml J**, Orczán KÁ, Chevalier G, Bratek Z. 2014. Phylogeny and phylogeography of *Tuber brumale* aggr. *Mycorrhiza* 24, S101-113. (Q1)
- Lodge DJ, Padamsee M, Matheny PB, Aime MC, Cantrell SA,..., **Geml J**... 2014. Molecular phylogeny, morphology, pigment chemistry and ecology in Hygrophoraceae (Agaricales). *Fungal Diversity* 64, 1-99. (D1)
- Staats M, Erkens RHJ, Van de Vossen B, Wieringa JJ, Kraaijeveld K, Stielow B, **Geml J**, Richardson JA, Bakker FT. 2013. Genomic Treasure Troves: Complete Genome Sequencing of Herbarium and Insect Museum Specimens. *PLOS ONE* 8, e69189. (D1)
- Morgado LN, Noordeloos ME, Lamoureux Y, **Geml J**. 2013. Multi-gene phylogenetic analyses reveal species limits, phylogeographic patterns, and evolutionary histories of key morphological traits in *Entoloma* (Agaricales, Basidiomycota). *Persoonia* 31, 159-178. (D1)
- Doilom M, Liu JK, Jaklitsch WM, Aryawansa H, Wijayawardene NN, Chukeatirote E, Zhang M, McKenzie EHC, **Geml J**, Voglmayr H, Hyde KD. 2013. An outline of the family Cucurbitariaceae. *Sydowia* 65, 167-192. (Q2)

- Hawksworth DL, Crous PW, Redhead SA, ... **Geml J** ... és mtsai. 2011. The Amsterdam Declaration on Fungal Nomenclature. *IMA Fungus* 2, 105-112. (Q1)
- Bidartondo MI, Bruns TD, Blackwell M, ... **Geml J** ... és mtsai. 2008. Preserving accuracy in GenBank. *Science* 319, 1616-1616. (D1)
- Geml J**, Laursen GA, Nusbaum HC, Taylor DL. 2007. Two new species of *Agaricus* from the Subantarctic. *Mycotaxon* 100, 193-208. (Q2)
- Hosaka K, Bates S, Beever R, Castellano M, Colgan W, Dominguez L, Nouhra E, **Geml J**, Giachini A, Kenney S, Simpson N, Trappe J. 2006. Molecular phylogenetics of the gomphoid-phalloid fungi with an establishment of the new subclass Phallomycetidae and two new orders. *Mycologia* 98, 949-959. (Q1)
- Tan Q, Romaine CP, Schlagnhauser C, Chen MJ, Guo Q, **Geml J**, Garzon C. 2006. DNA fingerprinting of six *Pleurotus nebrodensis* strains cultivated commercially in China. *Acta Edulis Fungi* 13, 20-23.
- Geml J**, Davis DD, Geiser DM. 2005. Influence of selected fungicides on in vitro growth of artillery fungi (*Sphaerobolus* spp.) *Journal of Environmental Horticulture* 23, 63-66.
- Geml J**, Davis DD, Geiser DM. 2005. Systematics of the genus *Sphaerobolus* based on molecular and morphological data, with the description of *Sphaerobolus ingoldii* sp. nov. *Mycologia* 97, 680-694. (Q1)
- Geml J**, Davis DD, Geiser DM. 2005. Phylogenetic analyses reveal deeply divergent species lineages in the genus *Sphaerobolus* (Phallales: Basidiomycota). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35, 313-322. (D1)
- Geml J**, Geiser DM, Royse DJ. 2004. Molecular evolution of *Agaricus* species based on ITS and LSU rDNA sequences. *Mycological Progress* 3, 157-176. (Q1)
- Geml J**. 2004. Evolution in action: Molecular evidence for recent emergence of secotioid genera *Endoptychum*, *Gyrophragmium* and *Longula* from *Agaricus* ancestors. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica* 51, 97-108.
- Geml J**. 2002. Az Agaricaceae család molekuláris evolúciója. *Mikológiai Közlemények Clusiana* 41, 103-116.
- Geml J**. 1998. A csiperkenemesítés története és biológiai háttere. *Mikológiai Közlemények Clusiana* 37, 81-90.

5. Felhasznált irodalom

- Abarenkov K, Nilsson RH, Larsson KH, Alexander IJ, Eberhardt U, Erland S, Høiland K, Kjølner R, Larsson E, Penmanen T, Sen R. 2010. The UNITE database for molecular identification of fungi-recent updates and future perspectives. *New Phytologist* 186, 281-285.
- Abarenkov K, Nilsson RH, Larsson KH, Taylor AF, May TW, Frøslev TG, Pawłowska J, Lindahl B, Pöldmaa K, Truong C, Vu D. 2024. The UNITE database for molecular identification and taxonomic communication of fungi and other eukaryotes, sequences, taxa and classifications reconsidered. *Nucleic Acids Research* 52, D791-797.

- Abbott RJ, Comes HP. 2003. Evolution in the Arctic, a phylogeographic analysis of the circumarctic plant, *Saxifraga oppositifolia*. Purple saxifrage. *New Phytologist* 161, 211-224.
- Adamo I, Ortiz-Malavasi E, Chazdon R, Chaverri P, ter Steege H, Geml J. 2021. Soil fungal community composition. correlates with site-specific abiotic factors, tree community structure, and forest age in regenerating tropical rainforests. *Biology* 10, 1120
- Aerts R. 2006. The freezer defrosting, global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology* 94, 712-724.
- Aiba S, Kitayama K. 1999. Structure, composition, and species diversity in an altitude-substrate matrix of rain forest tree communities on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* 140, 139-157.
- Allen MF, Swenson W, Querejeta JI, Egerton-Warburton LM, Treseder KK. 2003. Ecology of mycorrhizae, a conceptual framework for complex interactions among plants and fungi. *Annual Review of Phytopathology* 41, 271-303.
- Alsos IG, Eidesen PB, Ehrlich D, Skrede I, Westergaard K, Jacobsen GH, Landvik JY, Taberlet P, Brochmann C. 2007. Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic. *Science* 316, 1606-1609.
- Anderson IC, Cairney JWG. 2004. Diversity and ecology of soil fungal communities, Increased understanding through the application of molecular techniques. *Environmental Microbiology* 6, 769-779.
- Averill C, Hawkes CV. 2016. Ectomycorrhizal fungi slow soil carbon cycling. *Ecology Letters* 19, 937-947.
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506, 85-88.
- Blaalid R, Davey ML, Kausarud H, Carlsen T, Halvorsen R, Høiland K, Eidesen PB. 2014. Arctic root-associated fungal community composition reflects environmental filtering. *Molecular Ecology* 23, 649-659.
- Boekhout T, Amend AS, Baidouri FE, Gabaldón T, Geml J, Mittelbach M, Robert V, Tan CS, Turchetti B, Vu D, Wang QM, Yurkov A. 2021. Trends in yeast diversity discovery. *Fungal Diversity* 114, 491-537.
- Bret-Harte MS, Shaver GR, Chapin FS III. 2002. Primary and secondary stem growth in arctic shrubs: Implications for community response to environmental change. *Journal of Ecology* 90, 251-267.
- Brown AD, Grau HR, Malizia LR, Grau A. 2001. Argentina. In: Kappelle M, Brown AD, eds. *Bosques nublados del neotrópico*. INBio, Cambridge, 623-659.
- Brunhoff C, Galbreath KE, Fedorov VB, Cook JA, Aarola M. 2003. Holarctic phylogeography of the root vole. *Microtus oeconomus*, implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. *Molecular Ecology* 12, 957-968.
- Canini F, Zucconi L, Pacelli C, Selbmann L, Onofri S, Geml J. 2019. Vegetation, pH and water content as main factors for shaping fungal richness, community

- composition and functional guilds distribution in soils of Western Greenland. *Frontiers in Microbiology* 10, 2348.
- Cardelús CL, Colwell RK, Watkins JE. 2006. Vascular epiphyte distribution patterns, explaining the mid-elevation richness peak. *Journal of Ecology* 94, 144-156.
- Chapin FS III. 1983. Direct and indirect effects of temperature on Arctic plants. *Polar Biology* 2, 47-52.
- Chapin FS III, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Laundre JA. 1995. Response of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76, 694-711.
- Comita LS, Queenborough SA, Murphy SJ, Eck JL, Xu K, Krishnadas M, Beckman N, Zhu Y. 2014. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis, a meta-analysis of experimental evidence for distance and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology* 102, 845-856.
- Dahlberg A, Bültmann H. 2013. Fungi. In: Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity (ed. Meltofte H) Conservation of Arctic Flora and Fauna, Arctic Council.
- Dobos E. 2010. A Mátravidék talajai. In: Baráz Cs. Ed. A Mátrai Tájvédelmi Körzet - Heves és Nógrád határán. Bükk Nemzeti Park Igazgatóság, pp. 141-147.
- Fekedulegn D, Hicks RR, Colbert JJ. 2003. Influence of topographic aspect, precipitation and drought on radial growth of four major tree species in an Appalachian watershed. *Forest Ecology and Management* 177, 409-425.
- Fenchel T, Finlay BJ. 2004. Here and there or everywhere? Response from Fenchel and Finlay. *Bioscience* 54, 777-784.
- Feurerer T, Hawksworth DL. 2007. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. *Biodiversity and Conservation* 16, 85-89.
- Fierer N, Leff JW, Adams BJ, Nielsen UN, Bates ST, Lauber CL, Owens S, Gilbert JA, Wall DH, Caporaso JG. 2012. Cross-biome metagenomic analyses of soil microbial communities and their functional attributes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109, 2-7.
- Finlay BJ. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296, 1061-1063.
- Galloway DJ, Aptroot A. 1995. Bipolar lichens, a review. *Cryptogamic Botany* 5, 184-191.
- Geml J. 2011. Coalescent analyses reveal contrasting patterns of inter-continental gene flow in arctic-alpine and boreal-temperate fungi. In: *Biogeography of microscopic organisms - Is everything small everywhere?*. Ed. Fontaneto D. Cambridge University Press, p. 177-190.
- Geml J. 2017. Altitudinal gradients in mycorrhizal symbioses - the current state of knowledge on how richness and community structure change with elevation. In: Tedersoo L, ed, *Ecological Studies, Biogeography of Mycorrhizal Symbioses*, Springer, p. 107-123.

- Geml J. 2019. Soil fungal communities reflect aspect-driven environmental structuring and vegetation types in a Pannonian forest landscape. *Fungal Ecology* 39, 63-79.
- Geml J, Arnold AE, Semenova-Nelsen TA, Nouhra ER, Drechsler-Santos ER, Góes-Neto A, Morgado LN, Ódor P, Hegyi B, Grau O, Ibáñez A, Tedersoo L, Lutzoni F. 2022a. Community dynamics of soil-borne fungal communities along elevation gradients in neotropical and paleotropical forests. *Molecular Ecology* 31, 2044-2060.
- Geml J, Gravendeel B, Neilen M, Lammers Y, Raes N, Semenova TA, Noordeloos ME. 2014a. DNA metabarcoding reveals high fungal diversity and pH-correlated habitat partitioning in protected coastal *Salix repens* communities in the Netherlands. *PLOS ONE* 9, e99852.
- Geml J, Kauff F, Brochmann C, Lutzoni F, Laursen GA, Redhead SA, Taylor DL. 2012a. Frequent circumarctic and rare transequatorial dispersals in the lichenised agaric genus *Lichenomphalia* (Hygrophoraceae, Basidiomycota). *Fungal Biology* 116, 388-400.
- Geml J, Kauff F, Brochmann C, Taylor DL. 2010a. Surviving climate changes, High genetic diversity and transoceanic gene flow in two arctic-alpine lichens, *Flavocetraria cucullata* and *F. nivalis* (Parmeliaceae, Ascomycota). *Journal of Biogeography* 37, 1529-1542.
- Geml J, Kauff F, Laursen GA, Taylor DL. 2009a. Genetic studies point to Beringia as a biodiversity 'hotspot' for high-latitude fungi. *Alaska Park Science* 8, 37-41.
- Geml J, Laursen GA, Herriott I, McFarland JM, Booth MG, Lennon N, Nusbaum HC, Taylor DL. 2010b. Phylogenetic and ecological analyses of soil and sporocarp DNA sequences reveal high diversity and strong habitat partitioning in the boreal ectomycorrhizal genus *Russula* Pers. (Russulales, Basidiomycota). *New Phytologist* 187, 494-507.
- Geml J, Laursen GA, O'Neill K, Nusbaum HC, Taylor DL. 2006. Beringian origins and cryptic speciation events in the fly agaric. *Amanita muscaria*. *Molecular Ecology* 15, 225-239.
- Geml J, Laursen GA, Taylor DL. 2008a. Molecular phylogenetic diversity assessment of arctic and boreal *Agaricus* taxa. *Mycologia* 100, 577-589.
- Geml J, Laursen GA, Timling I, McFarland JM, Booth MG, Lennon N, Nusbaum HC, Taylor DL. 2009b. Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal *Lactarius* Pers. (Russulales, Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. *Molecular Ecology* 18, 2213-2227.
- Geml J, Leal CM, Nagy R, Sulyok J. 2022b. Abiotic environmental factors drive the diversity, compositional dynamics and habitat preference of ectomycorrhizal fungi in Pannonian forest types. *Frontiers in Microbiology* 13, 1007935.
- Geml J, Morgado LN, Semenova TA, Welker JM, Walker MD, Smets E. 2015. Long-term warming alters richness and composition of taxonomic and functional groups of arctic fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 91, 1-13.

- Geml J, Morgado LN, Semenova-Nelsen TA, Schilthuizen M. 2017. Changes in richness and community composition of ectomycorrhizal fungi among altitudinal vegetation types on Mount Kinabalu in Borneo. *New Phytologist* 215, 454-468.
- Geml J, Morgado LN, Semenova-Nelsen TA. 2021. Tundra type drives distinct trajectories of functional and taxonomic composition of arctic fungal communities in response to climate change -results from long-term experimental summer warming and increased snow depth. *Frontiers in Microbiology* 12, 490
- Geml J, Pastor N, Fernandez L, Pacheco S, Semenova TA, Becerra AG, Wicaksono CY, Nouhra ER. 2014b. Large-scale fungal diversity assessment in the Andean Yungas forests reveals strong community turnover among forest types along an altitudinal gradient. *Molecular Ecology* 23, 2452-2472.
- Geml J, Semenova TA, Morgado LN, Welker JM. 2016. Changes in composition and abundance of functional groups of arctic fungi in response to long-term summer warming. *Biology Letters* 12, 1-6.
- Geml J, Timling I, Robinson CH, Lennon N, Nusbaum HC, Brochmann C, Noordeloos ME, Taylor DL. 2012b. An arctic community of symbiotic fungi assembled by long-distance dispersers, Phylogenetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes in Svalbard based on soil and sporocarp DNA. *Journal of Biogeography* 39, 74-88.
- Geml J, Tulloss RE, Laursen GA, Sazanova NA, Taylor DL. 2008b. Evidence for strong inter- and intracontinental phylogeographic structure in *Amanita muscaria*, a wind-dispersed ectomycorrhizal basidiomycete. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48, 694-701.
- Geml J, Tulloss RE, Laursen GA, Sazanova NA, Taylor DL. 2010c. Phylogeographic analyses of a boreal-temperate ectomycorrhizal basidiomycete, *Amanita muscaria*, suggest forest refugia in Alaska during the Last Glacial Maximum. In: *Relict Species - Phylogeography and Conservation Biology*. Ed. Habel J, Springer p. 173-186.
- Ghalambor CK, Huey RB, Martin PR, G. Wang. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's Hypothesis Revisited. *Integrative and Comparative Biology* 46, 5-17.
- Gilliam FS, Hédli R, Chudomelová M, McCulley RL. 2014. Variation in vegetation and microbial linkages with slope aspect in a montane temperate hardwood forest. *Ecosphere* 5, 1-17.
- Goldmann K, Schröter K, Pena R, Schöning I, Schrupf M, Buscot F, Polle A, Wubet T. 2016. Divergent habitat filtering of root and soil fungal communities in temperate beech forests. *Scientific Reports* 6, 31439.
- Gómez-Hernández M, Williams-Linera G, Guevara R, Lodge DJ. 2012. Patterns of macromycete community assemblage along an altitudinal gradient, options for fungal gradient and metacommunity analyses. *Biodiversity and Conservation* 21, 2247-2268.

- Grau O, Geml J, Pérez-Haase A, Ninot JM, Semenova-Nelsen TA, Peñuelas J. 2017. Abrupt changes in the composition and function of fungal communities along an environmental gradient in the High Arctic. *Molecular Ecology* 26, 4798-4810.
- Grytnes JA, Beaman JH, Romdal TS, Rahbek C. 2008. The mid-domain effect matters, simulation analyses of range-size distribution data from Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Biogeography* 35, 2138-2147.
- Gulden G, Torkelsen AE. 1996. Fungi I. Basidiomycota, Agaricales, Aphyllophorales, Exobasidiales, Dacrymycetales and Tremellales. A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. ed. by Elvebakk A, Prestrud P, pp. 173-206. Norsk Polarinstitutt Skrifter 198, Oslo, Norway.
- Guo Q, Kelt DA, Sun Z, Liu H, Hu L, Ren H, Wen J. 2013. Global variation in elevational diversity. *Scientific Reports* 3, 300.
- Halling RE. 2001. Ectomycorrhizae, co-evolution, significance, and biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88, 5-13.
- Hobbie SE, Chapin FS III. 1998. The response of tundra plant biomass, above-ground production, nitrogen, and CO₂ flux to experimental warming. *Ecology* 79, 1526-1544.
- Janzen DH. 1967. Why mountain passes are higher in the Tropics? *American Naturalist* 101, 233-249.
- Kärnefelt I. 1990. Evidence for slow evolutionary change in the speciation of lichens. *Bibliotheca Lichenologica* 38, 291-306.
- Kőljalg U, Nilsson RH, Abarenkov K, Tedersoo L, Taylor AF, Bahram M, Bates ST, Bruns TD, Bengtsson-Palme J, Callaghan TM, Douglas B. 2013. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology* 22, 5271-5277.
- Leake J. 2002. Interactions between ecto-mycorrhizal and saprotrophic fungi. *Mycorrhizal Ecology* p. 345-372.
- Lomolino MV. 2001. Elevation gradients of species-density, historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10, 3-13.
- Lupascu M, Welker JM, Seibt U, Maseyk K, Xu X, Czimeczik CI. 2013. High Arctic wetting reduces permafrost carbon feedbacks to climate warming. *Nature Climate Change* 4, 51-55.
- Malloch DW, Pirozunski KA, Raven PH. 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants. A Review. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 77, 2113-2118.
- Marthinsen G, Wennerbeg L, Solheim R, Lifjeld JT. 2008. No phylogeographic structure in the circumpolar snowy owl (*Bubo scandiacus*). *Conservation Genetics* 10, 923-933.
- McCain CM. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 346-360.
- McCain CM, Grytnes JA. 2010. Elevational Gradients in Species Richness. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. ELS. John Wiley, Sons, Ltd, Chichester.

- McCune B, Keon D. 2002. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13, 603-606.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Dornelas M, Enquist BJ, Green JL, He F, Hurlbert AH. 2007. Species abundance distributions, moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10, 995-1015.
- Merckx VSFT, Hendriks KP, Beentjes KK, Mennes CB, Becking LE, Peijnenburg KTCA, Afendy A, Arumugam N, de Boer H, Biun A, Buang MM, Chen PP, Chung AYC, Dow R, Feijen FAA, Feijen H, Feijen-van Soest C, Geml J, Geurts R, Gravendeel B, Hovenkamp P, Imbun P, Ipor I, Janssens SB, Jocqué M, Kappes H, Khoo E, Koomen P, Lens F, Majapun RJ, Morgado LN, Neupane S, Nieser N, Pereira JT, Rahman H, Sabran S, Sawang A, Schwallier RM, Shim PS, Smit H, Sol N, Spait M, Stech M, Stokvis F, Sugau JB, Suleiman M, Sumail S, Thomas DC, van Tol J, Tuh FYY, Yahya BE, Nais J, Repin R, Lakim M, Schilthuizen M. 2015. Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature* 524, 347-350.
- Moncalvo JM, Buchanan PK. 2008. Molecular evidence for long-distance dispersal across the Southern Hemisphere in the *Ganoderma applanatum-australe* species complex (Basidiomycota). *Mycological Research* 112, 425-436.
- Morgado LN, Geml J. 2020. Modifications of community structure in ectomycorrhizal arctic fungi as a consequence of global warming. In: *Mushrooms, Humans and Nature in a Changing World* (Pérez-Moreno J, Guerin-Laguette A, Flores Arzú R, Yu FQ) Springer, p. 451-472.
- Morgado LN, Semenova TA, Welker JM, Walker MD, Smets E, Geml J. 2015. Summer temperature increase has distinct effects on the ectomycorrhizal fungal communities of moist tussock and dry tundra in Arctic Alaska. *Global Change Biology* 21, 959-972.
- Morgado LN, Semenova TA, Welker JM, Walker MD, Smets E, Geml J. 2016. Long-term increase in snow depth leads to compositional changes in arctic ectomycorrhizal fungal communities. *Global Change Biology* 22, 3080-3096.
- Moyersoen B, Beaver RE, Martin F. 2003. Genetic diversity of *Pisolithus* in New Zealand indicates multiple long-distance dispersal from Australia. *New Phytologist* 160, 569-579.
- Mundra S, Halvorsen R, Kausarud H, Müller E, Vik U, Eidesen PB. 2014. Arctic fungal communities associated with roots of *Bistorta vivipara* do not respond to the same fine-scale edaphic gradients as the aboveground vegetation. *New Phytologist* 205, 1587-1597.
- Nemergut DR, Costello EK, Meyer AF, Pescador MY, Weintraub MN, Schmidt SK. 2005. Structure and function of alpine and arctic soil microbial communities. *Research in Microbiology* 156, 775-784.
- Newsham KK, Upton R, Read DJ. 2009. Mycorrhizas and dark septate root endophytes in polar regions. *Fungal Ecology* 2, 10-20.
- Nordin A, Schmidt IK, Shaver GR. 2004. Nitrogen uptake by arctic soil microbes and plants in relation to soil nitrogen supply. *Ecology*, 85, 955-962.

- Nouhra E, Soteris F, Pastor N, Geml J. 2018. Richness, community composition and functional groups of Agaricomycetes along a vegetation and elevational gradient in the Andean Yungas of Argentina. *Biodiversity and Conservation* 8, 1849-1871.
- Orwin KH, Kirschbaum MUF, St John MG, Dickie IA. 2011. Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage, A model-based assessment. *Ecology Letters* 14, 493-502.
- Parris BS, Beaman RS, Beaman JH. 1992. The plants of Mount Kinabalu. 1. Ferns and fern allies. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Pattison RR, Welker JM. 2014. Differential ecophysiological response of deciduous shrubs and a graminoid to long-term experimental snow reduction and addition in moist tundra, northern Alaska. *Oecologia* 174, 339-350.
- Printzen C. 2008. Uncharted terrain: the phylogeography of arctic and boreal lichens. *Plant Ecology, Diversity* 1, 265-271.
- Rorison IH, Sutton F, Hunt R. 1986. Local climate, topography and plant growth in Lathkill Dale NNR. I. A twelve-year summary of solar radiation and temperature. *Plant, Cell and Environment* 9, 49-56.
- Rosenberg NJ, Blad SB, Verma SB. 1983. Microclimate, the biological environment. Wiley, New York.
- Semenova TA, Morgado LN, Welker JM, Walker MD, Smets E, Geml J. 2015. Long-term experimental warming alters community composition of ascomycetes in Alaskan moist and dry arctic tundra. *Molecular Ecology* 24, 424-437.
- Semenova TA, Morgado LN, Welker JM, Walker MD, Smets E, Geml J. 2016. Compositional and functional shifts in arctic fungal communities in response to experimentally increased snow depth. *Soil Biology and Biochemistry* 100, 201-209.
- Sharp E, Sullivan P, Steltzer H, Csank A, Welker JM. 2013. Complex carbon cycling responses to multi-level warming and supplemental summer rain in a High Arctic ecosystem. *Global Change Biology* 19, 1780-1792.
- Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Thieler KK, Downs MR, Laundre JA, Rastetter EB. 2006. Carbon turnover in Alaskan tundra soils, effects of organic matter quality, temperature, moisture and fertilizer. *Journal of Ecology* 94, 740-753.
- Sturm M, Racine C, Tape K. 2001. Climate change. Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411, 546-547.
- Taylor JW, Jacobson DJ, Kroken S, Kasuga T, Geiser DM, Hibbett DS, Fisher MC. 2000. Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genetics and Biology* 31, 21-32.
- Taylor JW, Turner E, Townsend JP, Dettman JR, Jacobson D. 2006. Eukaryotic microbes, species recognition and the geographic limits of species, examples from the kingdom Fungi. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Science* 361, 1947-1963.

- Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera R, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A, Smith ME. 2014. Global diversity and geography of soil fungi. *Science* 346, 1256688.
- Timling I, Dahlberg A, Walker DA, Gardes M, Charcosset JY, Welker JM, Taylor DL. 2012. Distribution and drivers of ectomycorrhizal fungal communities across the North American Arctic. *Ecosphere* 3, 1-25.
- Timling I, Walker DA, Nusbbaum C, Lennon NJ, Taylor DL. 2014. Rich and cold: Diversity, distribution and drivers of fungal communities in patterned-ground ecosystems of the North American Arctic. *Molecular Ecology* 23, 3258-3272.
- van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM. 2008. The unseen majority, soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11, 296-310.
- Väre H, Vestberg M, Euroala S. 1992. Mycorrhiza and root-associated fungi in Spitsbergen. *Mycorrhiza* 1, 93-104.
- Větrovský T, Kohout P, Kopecký M, Machac A, Man M, Bahnmann BD, Brabcová V, Choi J, Meszárošová L, Human ZR, Lepinay C. 2019. A meta-analysis of global fungal distribution reveals climate-driven patterns. *Nature Communications* 10, 1-9.
- Wahren CH, Walker MD, Bret-Harte MS. 2005. Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment. *Global Change Biology* 11, 537-552.
- Walker DA, Raynolds MK, Daniëls FJ, Einarsson E, Elvebakk A, Gould WA, Katenin AE, Kholod SS, Markon CJ, Melnikov ES, Moskalenko NG, Talbot SS, Yurtsev BA. 2005. The circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Sciences* 16, 267-282.
- Walker MD, Wahren CH, Hollister RD, Henry GH, Ahlquist LE, Alatalo JM, Bret-Harte MS, Calef MP, Callaghan TV, Carroll AB, Epstein HE. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 1342-1346.
- Walker MD, Walker DA, Welker JM, Arft AM, Bardsley T, Brooks PD, Fahnestock JT, Jones MH, Losleben M, Parsons AN, Seastedt TR. 1999. Long-term experimental manipulation of winter snow regime and summer temperature in arctic and alpine tundra. *Hydrological Processes* 13, 2315-2330.
- Wardle DA. 2002. *Communities and Ecosystems, Linking the aboveground and belowground components*. Princeton, Princeton University Press.
- Welker JM, Molau U, Parsons AN, Robinson CH, Wookey PA. 1997. Response of *Dryas octopetala* to ITEX manipulations, a synthesis with circumpolar comparisons. *Global Change Biology* 3, 61-73.
- Wicaksono CY, Aguirre Gutierrez J, Nouhra ER, Pastor N, Raes N, Pacheco S, Geml J. 2017. Contracting montane cloud forests, a case study of the Andean alder (*Alnus acuminata*) and associated fungi in the Yungas. *Biotropica* 49, 141-152.