

Riik SEENED (FUNGI)

Bioloogide, keskkonnatehnoloogide ja geenitehnoloogide I. kursuse üliõpilastele

NB! Samblike kordamisküsimused asuvad selle faili lõpus!

Kui tekib küsimusi siis võtke ühendust: Urmas Kõljalg, urmas.koljalg@ut.ee või 7376235

Sissejuhatus

Kõik seened on **heterotroofsed** organismid, kes hangivad elutegevuseks vajalikke orgaanilisi ühendeid väliskeskkonnast. Seened eritavad ümbritsevasse keskkonda ensüüme, mis lagundavad keerulisemad ühendid lihtsamateks, seene rakukesta läbivateks molekulideks. Nii talitlevad surnud organismide kudedest toituvad seened ehk **saprotroofid**. Saprotroofid on üldises looduse ainerings väga tähtsad kuna lagundavad surnud orgaanilise aine lihtsamateks, teistele organismidele kättesaadavateks ühenditeks. Osa seeni on aga võimelised hankima orgaanilisi ühendeid teiste organismide elusatest rakkudest ja seetõttu nimetatakse neid **biotroofideks**. Biotroofide hulka kuuluvad nii **parasiidid** kui ka teiste organismidega vastastikku kasulikku kooselu omavad seened. Viimaseid nimetatakse ka **sümbiontideks**.

Evolutsioonilise arengu tulemusena on seened kohastunud toitu hankima kõige erinevamate allikatest ja seetõttu võib neid leida praktiliselt kõikjal meie ümber. Seened kasvavad mullas, vees, taimede ja loomade (s.h. inimese) sees ning välispinnal. Peaaegu alati leidub neid inimese elu- ja tööruumides, kus nad võivad ohustada nii ehituskonstruksioone kui ka inimese tervist. Mõned toiduainetel kasvavad seened võivad eritada inimesele mürgiseid ühendeid ehk **mükotoksiine**, mis põhjustavad sisesöömisel tervisehäireid või isegi vähi teket. Samas on seeni, kellel ei ole mõeldav teatud toiduainete valmistamine. Veini, viski, õlu jt. alkoholsete jookide üks hinnatuim komponent, alkohol, tekib pärmseente elutegevuse tulemusena. Üldtuntud on pärmseente kasutamine taigna kergitajatena. Seened *Penicillium roquefortii* ja *P. camemberti* annavad teatud juustusortidele eripärase, et mitte öelda võrratu lõhna ja maitse. Sama seeneperekonna esindaja *Penicillium chrysogenum* abil toodeti esmakordselt penitsilliini – antibiootikumi, mis leidis bakterpõletike ravimisel edukat rakendust juba Teise Maailmasõja päevil. Vaatamata sellele, et seened ümbritsevad meid kõikjal, jäävad nad meist märkamata oma väiksuse tõttu. Ainult üks osa seeni moodustab silmaga nähtavaid viljakehi aga isegi sel juhul on tavaliselt tegemist mullas, puidus või mujal elutseva vähemärgatava organismiga. Enamus seeni on üles ehitatud mikroskoopilistest torujatest rakkudest – **seeneniididest** ehk **hüüfidest**, mis harunedes võivad moodustada laiaulatusliku võrgustiku – **seeneniidistiku** ehk **mütseeli**. Ühe seeneisendi mütseel võib mullas hargneda kümneid ruutmeetreid, mis tagab suurte viljakehade arenguks vajalikud toitained. Teadusele teadaolevalt asub maailma suurim seeneisend liigist tõmmu külmaseen (*Armillaria ostoyae*) Ameerika Ühendriikides. Selle puujuurte parasiidi mütseel levib rohkem kui 900 hektari ulatuses ja tema vanuseks hinnatakse kuni 2400 aastat!

Kuni hilise ajani käsitleti seeni primitiivsete taimedena, kellel puudub klorofüll. Samas puuduvad tunnused, mis näitaksid taimede ja seente lähedast sugulust ja seetõttu eraldatakse seened omaette riiki *Seened*. Sellist jaotust toetavad ka molekulaarbioloogilised uurimused, mille põhjal on seened loomadega lähemalt sugulased kui taimedega. Ühtekokku arvatakse maailmas olevat 1,5 miljonit seeneliiki, millest teadus on siiani kirjeldanud ainult ligikaudu 70 000 liiki.

1. Seente olulisus

Miks me vajame teadmisi seentest? Esiteks inimliku vajaduse tõttu tunda ja teada, mis meie ümber sünnib. Puhtalt teadmiste pärast kogutud teaduslikud faktid, seletused jne. võivad aga omandada hoopis uue tähenduse. Mõne seeneliigi poolt eritatavad keemilised

ühendid võivad osutada efektiivseks ravimiks, kasulikuks tooraineks toiduainetetööstusele või ohtlike tööstusjäätmete lagundajateks. Teine osa seeni võivad osutada kasulikeks kultuurtaimede juuresümbiontideks, mis soodustavad taime kasvu või tõrjuvad juureparasiite. Järelikult vajame me teadmisi seentest ka praktilistel eesmärkidel. Alljärgnevalt vaatlemegi mõningaid valdkondi kus seentel on tähtis roll.

Seened lagundajatena

Üheks elu seaduseks on kõige elusa surm ja **lagunemine**. Surm on vajalik uutele organismide põlvkondadele ruumi tegemiseks ning lagunemine selleks, et olemasolev orgaaniline väärtus uutele organismidele kättesaadavaks teha. Ilma lagunemiseta kattuks maapind peatselt surnud taimede, loomade ja teiste organismidega, mis teeks edasise elu võimatuks. Järelikult on lagunemine erakordselt oluline elu säilimiseks ja arenemiseks. Seened on väga olulised surnud organismide lagundajad ehk saprotroofid. Nii näiteks langeb parasvöötme okas- ja segametsades maapinnale suures koguses surnud taimset materjali nagu okkad, lehed, oksad ja puutüved. Taimne materjal sisaldab suures koguses raskesti lagundatavaid ühendeid ligniini ja tselluloosi. Seened on efektiivsed ligniini ja tselluloosi lagundajad tuues niimoodi suure hulga orgaanilisi ühendeid uuesti üldisesse aineringsesse. Lagunemisprotsessi tulemusena eraldub mulda lämmastik, mis on taimede kasvuks väga oluline element. Puidu lagundajatena on seentel ka negatiivseid külgi. Puithoonetes tekitab suurt kahju majavamm (*Serpula lacrymans*), kes soodsate tingimuste korral võib toa põranda hävitada loetud kuude jooksul. Peale majavammihohustavad vähemal määral hoonete puutosi ka mitmed teised puidulagundajad seened.

Seened toiduainetel

Seened on bakterite kõrval ühed peamised toiduainete riknemise põhjustajad kuna nad võivad koloniseerida praktiliselt kõiki toiduaineid. Seente elutegevuse tulemusena omandavad toiduained ebameeldiva maitse ja lõhna ning moodustuvad mürgised ühendid nn. **mükotoksiinid**. Juhul kui seen moodustab toiduaine pinnal nähtava kirme on teda lihtne avastada ja vastav toiduaine **komposteerida**. Tihtipeale ei ole aga seen palja silmaga eristatav. Kui selline toit sisaldab teatud hulgal mükotoksiine võib see inimese tervisele väga ohtlikuks osutada. Ühed ohtlikumad seente poolt eritatavad toksiinid on **aflatoksiinid**, mida toodavad perekonna kerahallik (*Aspergillus*) mõned liigid. Sagedasti koloniseerivad need seeneliigid näiteks soojadelt maadelt pärit pähkleid aga ka teravilju. Aflatoksiinidega saastunud toidu söömine kutsub esile mürgitusnähud aga võib põhjustada ka vähkkasvaja teket. Nimelt on **aflatoksiin B₁** üks kantserogeensemaid teaduse poolt avastatud looduslikke ühendeid.

Seened biotehnoloogias

Seened on olulised toiduainete- ja farmaatsiatööstuse objektid. Tavaolukorras toiduainete riknejana tuntud seen võib osutada oluliseks teatud toiduainete tootmisel. Pintsellhalliku liik *Penicillium roqueforti* on üks väheseid seeni, kes kasvab edukalt rukkileival. Leib muutub selle seene elutegevuse tulemusena kasutuskõlbmatuks aga sama seeneliik on möödapääsmatu komponent sinihallitusjuustude (Roquefort, Stilton, Gorgonzola) valmistamisel. *Penicillium camemberti* on teine seeneliik, mis moodustab juustu välispinnal tiheda valge seenemütseeli ja kasutatakse valgehallitusjuustude (Camembert, Brie) tootmisel. Salaami vorstide tootmisel kasutatakse pintsellhalliku liiki *Penicillium nalgiovense* nii vorsti väliseks kaitseks kui ka maitse parandamiseks. Kogu maailmas väga populaarse soja kastme tootmisel kasutatakse sojaubade fermenteerimiseks seent *Aspergillus oryzae*. Mitmeid seente poolt toodetud ensüüme kasutatakse toidu lõhna, värvi, struktuuri vm. parandamiseks. Ameerika Ühendriikides lisatakse enamusele leivatoodetele parema maitse, lõhna ja tekstuuri saavutamiseks *Aspergillus oryzae* poolt toodetud **proteaaase**. Sama seene poolt toodetud proteaase kasutatakse ka õlle läbipaistvuse tagamiseks. Teistest seente poolt toodetud olulistest ensüümidest võib nimetada amülaase,

glükoamülaase, pektinaase, tsellulaase, lipaase jne. Erinevate seente poolt toodetud **lipaase** kasutatakse toiduainete lõhna täiustamiseks aga ka näiteks munavalge vahustatavuse tõstmiseks. Samuti lisatakse lipaase pesupulbritesse rasvaplekkide riidetelt eemaldamiseks. Vastavate lipaaside tootmiseks kasutatakse seene *Aspergillus oryzae* insenergeneetilisel muudetud tüvesid. Kuna pesu pestakse kuumas vees siis eraldati lipaasi sünteesi kodeeriv geen **termofiilse** seene *Thermomyces lanuginosus* genoomist ja siirdati *Aspergillus oryzae* tüvele. See oli vajalik kuna viimast seent on väga lihtne kultiveerida vastupidiselt termofiilse seenega. Sel viisil toodetud lipaas säilitab töövõime ka +60°C juures.

Farmaatsitööstuses kasutatakse seeni mitmesuguste vajalike **metaboliitide** tootmiseks. Üks tuntumaid seente poolt toodetud metaboliite on penitsilliin – antibiootikum, mis pärssib bakterite rakukesta sünteesi. Lisaks penitsilliinile toodavad seened ka mitmeid teisi antibiootikume. Suhteliselt hiljuti avastati, et mullas elav seen *Tolyocladium niveum* toodab ühendit **tsüklosporiin**, mis inhibeerib inimese immuunreaktsioone. Seetõttu kasutatakse tsüklosporiini meditsiinis siirdatud organite vastase immuunreaktsiooni mahasurumiseks. Kõrreliste parasiidi **tungaltera** (*Claviceps purpurea*) abil toodetakse mitmeid **alkaloide** (ergotamiin, ergometriin), millest esimest kasutatakse migreeni aga ka näiteks Parkinsoni tõve ravil, ja teist sünnitusjärgsete verejooksude peatamiseks. Veel hiljuti esines inimeste massilist haigestumist **ergotismi**, mille põhjustas tungalterast nakatunud vilja söömine. Haiguse sümptomitena võivad esineda kas 1) jalgade ja/ või käte gangreen või 2) krambihood, kõhulahtisus, iiveldus ja oksendamine, peavalu, sügelemine. Esimesel juhul põhjustab alkaloid ergotamiin veresoonte ahenemist, see omakorda tekitab toimeaine pikaajalisel manustamisel jalgade ja käte verevarustuse häireid, lõppedes tihti gangreeniga.

2. Seente ehitus ja elutegevus

Enamus seeni koosneb pikkadest silinderjatest rakkudest, mida nimetatakse **seeneniitideks** ehk **hüüfideks**. Mullas, puidus ja muudel kasvusubstraatidel moodustavad harunenud hüüfid **seeneniidistiku** ehk **mütseeli**. Seene **viljakehas** asetsevad seenehüüfid tihedalt pakituna ja läbipõimunult, mis tagab viljakehale vajaliku püsivuse ja tugevuse. Seenehüüfid jagunevad enamasti vaheseinte abil üksikuteks rakkudeks, mis on omavahel ühenduses vaheseinas oleva ava kaudu. Selle ava kaudu liigub tsütoplasma ja osadel seentel ka tuumad ühest rakust teise. Evolutsiooniliselt vanemates seenerühmades rakuvaheseinad puuduvad ja seenehüüf on sisuliselt hulktuumne rakk. Seenehüüfid kasvavad ja harunevad erakordselt kiiresti – arvutuste järgi võib üksik organism toota ööpäevas üle ühe kilomeetri seenehüüfe! Mitmes seenerühmas on osadel liikidel hüüfidena kasv asendunud üksikrakkude **pungumisega** ning neid nimetatakse **pärmseenteks** või ka pärmideks. Paljudel seeneliikidel esineb elutsükklis nii hüüfidena kasv kui ka pungumine – seda nähtust nimetatakse **dimorfismiks**.

Kõigil seenerakkudel esineb **rakukest**. Taimede ja protistide rakukestad koosnevad peamiselt tselluloosist aga seente rakukesta peamiseks ehitusmaterjaliks on **kitiin**. Kitiin on polüsahhariid, millest koosneb näiteks ka lüljalgsete eksoskelett. Seenehüüfide rakukest ja selle all asetsev plasmamembraan on tavaliselt küllalt õhukesed. Õhuke rakukest ja plasmamembraan hõlbustavad toitainete liikumist seenerakku ning vajalike ensüümide eritamist väliskeskkonda. Seente üheks eripäraks on nende vahetu kontakt toiduallikaga. Mikroskoopilised seenehüüfid kasvavad otse toitaineid sisaldava substraadi pinnale. Väikeste mõõtmete tõttu kasvavad nad otse mulla pooridesse või näiteks elusate taimekudedesse rakuvaheruumidesse. Vahetu kontakt toiduallikaga tagab seeneraku poolt eritatavate ensüümide kõrge tõhususe. Ensüümid jõuavad kiiresti toiduallikani, lagundavad selle lihtsamateks molekulideks, mis imenduvad seenerakku. Peamine osa toitainetest imendub seenehüüfi tipu piirkonnas. Sel viisil toituvad saprotroofid. Biotroofid aga ammutavad toitaineid otse teise organismi rakust muundunud hüüfide ehk **haustorite** abil.

Seened paljunevad peamiselt **eoste** abil, mis võivad moodustuda kas suguliselt või mittesuguliselt. Seentele on iseloomulik, et ühel ja samal liigil võivad elutsükliks esineda mõlemad staadiumid. Sellisel juhul nimetatakse mittesugulist staadiumi **anamorfiks** ja tekkivaid eoseid **koniidideks**. Näiteks perekondade kerahallik (*Aspergillus*) ja pintselhallik (*Penicillium*) kõik liigid on anamorfid, mis moodustavad miljoneid koniide. Iga idanev koniid annab alguse uuele organismile. Nende perekondade liikidel esineb ka suguline arengustaadium, mida nimetatakse **teleomorfiks**. Sellisel juhul peab eosest või koniidist arenenud haploidne mütseel viljakeha ja seal eoste moodustamiseks kohtuma teise sama liigi haploidse mütseeliga. Mittesuguline ehk anamorfi staadium on seene leviku seisukohalt tihti efektiivsem ja ilmselt seetõttu on paljudel seeneliikidel suguline staadium evolutsioonis kaduma läinud ja nad eksisteerivad ainult anamorfidena.

Seente evolutsiooni kohta on võrreldes taimede ja loomadega suhteliselt vähe paleontoloogilisi andmeid. Vanimate tõepäraste leidude vanus ulatub üle 500 miljoni aasta ja kuuluvad ilmselt saprotroofidele. Rohkem kui 400 miljoni aasta vanuse taime juuretaolistest kudetest on leitud seene harunenud hüüfe, mis on väga sarnased rohttaimedel esinevale arbuskulaarsele mükoriisale. Selle ja mõne teise leiu põhjal on oletatud, et seda tüüpi mükoriisa mängis tähtsat osa maismaataimede tekkes. Selle hüpoteesi kohaselt hankisid varased maismaataimed seente abil pinnasest vajalikke mineraalaineid. Molekulaarbioloogia andmete põhjal omavad seened ja loomad ühist eellast. Seega on seened loomadega – **opistokondid** lähemalt sugulased kui taimedega. Loomateadlaste arvates võis nende ühine eellane olla paljuski sarnane teatud koloniaalsetele protistidele ja elas vees.

Seente seas eristatakse 5 hõimkonda, millest põhjalikumalt kajastame nelja esimest:

1. Viburseened, Chytridiomycota (iseloomulik viburi esinemine)
2. Ikkesseened, Zygomycota (sügospori esinemine)
3. Kottseened, Ascomycota (eoskoti e. askuse esinemine)
4. Kandseened, Basidiomycota (eoskanna e. basiidi ja pannalde esinemine)
5. Krohmseened, Glomeromycota (suurte paksuseinaliste ja hulktuumsete eoste esinemine)

Hõimkond VIBURSEENED, CHYTRIDIOMYCOTA

Tallus kerajas kuni munajas rakk (risomütseeliga või ilma) või vaheseinteta hulktuumne lihtne seeneniit, harva seeneniidistik. Ainsana seente hulgas esinevad viburseentel elutsükliks liiguvad, ühe tagumise **piitsviburiga** (harvem kahe viburiga) varustatud staadiumid; rõhutamaks tagumise viburi olemasolu on neid seeni varem nimetatud ka “tagaviburseenteks”. Sugulise paljunemise lõppstaadiumis tekivad puhkesporangiumid. Saproobid või taimede, seente ja loomade parasiidid vees ja märgades või niisketes tingimustes maismaal. Mittesuguline paljunemine zoosporangiumides arenevate zoosporidega. Suguline protsess valdavalt gametogaamia, milles sügoot moodustub gameetide ühinemisel. Sügoodist areneb puhkesporangium, mõnel juhul aga esmalt diploidne tallus, mis alles hiljem moodustab puhkesporangiume. Viimased idanevad otse haploidsete zoosporide moodustumisega.

NB! Teada viburseene *Allomyces arbusculus* elutsükli! Joonis 1.

Joonise selgitus:

Seda seent iseloomustab **mittesugulise ja sugulise põlvkonna vaheldumine**. Haploidsed ja diploidsed organismid on väliselt eristamatud seni kuni moodustuvad paljunemisorganid. **Gametotallusel** (ingl.k. *gametophyte*, haploidne isend!) tekivad värvusetud **emasgametangiumid** ja oranžikad **isagametangiumid**. Gametangiumitest vabanenud emasgameedid eritavad isasgameete ligimeelitavat hormooni. Peale emas- ja isasgameedi ühinemist kaotab **sügoot** viburid ning idanedes moodustab **diploids**

seeneniidistiku ja sellel diploidse **sporotalluse** (*sporophyte*). Viimasel arenevad kahte eri tüüpi sporangiumid: 1) värvusetud sporangiumid on mittesugulise paljunemise organid, milles tekivad **diploidsed zoosporid**. Idanedes moodustavad zoosporid uue diploidse sporotalluse; 2) pruuni värvi ja paksukestalistes sporangiumid on ebasoodsa aastaja üleelamiseks, peale puhkeperioodi leiab sporangiumis aset meiosis ning tekivad **haploidsed zoosporid**. Iga idanev zoospor võib anda uue haploidse gametotalluse.

Hõimkond IKKESSEENED, ZYGOMYCOTA

Tallus hästiarenenud hulktuumne rakuvaheseinteta seeneniidistik, tihti risoididega. Liikuvad, viburitega staadiumid puuduvad täielikult. Mittesuguliselt paljunevad sporangiumides tekkivate sporangiosporiididega. Suguline paljunemine sügogaamia teel. Sügoodist moodustub **sügospor**, mis tüüpiliselt areneb sporangiumikandjal tekkivaks sporangiumiks. Maismaal, harva ka vees elunevad saprotroofid või taimede, loomade ja seente parasiidid; mükooside tekitajad; paljud liigid on tuntud käärimisprotsesse põhjustavate seentena. **Osa saprotroofe on väga kiire kasvuga ja esinevad tihti mitmesugustel toiduainetel nagu pagaritooted ning puu- ja juurviljad**

Must täpphallik (*Rhizopus stolonifer*)

See seen toitub saprotroofina mitmesugustel toiduainetel ning on Eestiski tavaline. Kiirelt areneva vohava, rakuvaheseinteta, peamiselt substraadisese seeneniidistikuga seen; vaheseintega eralduvad muust tallusest vaid sporangiumikandjad ning gametangiumid; tüüpilised on **stolonid** (nn. "jooksuhüüfid"), mis kinnituvad sporangiumikandjate tekkekohal risoididega substraadile; mõnel juhul stolonite ja sporangiumikandjate juures olemas ka rikkalik õhumütseel. Mittesuguline paljunemine sporangiumides tekkivate **aplanosporiididega**, mis vabanevad kesta lagunemisel; sage hallitus rikneval toidul ja põllumullas; kutsub esile piirituselist käärimist, moodustab fumaarhapet. Must täpphallik tekitab maasika-nutthallitust aedmaasikatel, tabades valminud vilju nii peenardel kui ka säilitamisel; sama liik on levinud hallitusetekitaja köögi- ja puuviljadel hoidlatingimustes.

NB! Teada musta täpphalliku elutsükli! Joonis 2.

Joonise selgitus:

Mittesuguline paljunemine toimub haploidsete **aplanosporiidide** abil. Selline paljunemine on valdav kõigi ikkeseente puhul, suguline paljunemine toimub märksa harvemini. Aplanosporiidid tekivad musta kestaga **sporangiumides**, mis annavad seenele iseloomuliku värvuse – palja silmaga vaadates on seene kohev mütseel kaetud mustade täppidega. Suguline paljunemine leiab sellel seenel aset kahe erinevasse paarumistüüpi kuuluva seeneniidistiku kokkukasvamisel. Kahe seeneniidi kokkusaamiskohal tekivad kaks haploidset **gametangiomi**, mille ühinemisel tekib diploidne **sügosporangium**. Sügosporangiumis tekib üks paksukestaline **sügospor**, mis võib enne idanemist läbida pika puhkeperioodi. Vahetult idanemisele eelneb sügosporis meiosis. Seetõttu on sügosporil tekkivas sporangiumis haploidsed spoorid.

Hõimkond KROHMSEENED, GLOMEROMYCOTA

Hõimkonda krohmseened (Glomeromycota) kuulub ca 150 liiki kümnest perekonnast (varasem selts Glomales ikkeseente, Zygomycota hõimkonnas). Sarnaselt ikkeseentele on neilgi vaheseinteta hulktuumned seeneniidid. Paljunevad teadaolevalt ainult mittesuguliselt, moodustades **eoseid**, mis on küllalt suured (40-800 µm), paksuseinalised, sisaldavad ohtralt varuaineid ning sadu kuni tuhandeid tuumi. Kõik liigid on obligatsed arbuskulaarse mükoriisa moodustajad.

Hõimkond KOTTSEENED, ASCOMYCOTA

Üldiseloomustus

Hõimkond kottseened (Ascomycota) hõlmab enda alla ca 75% seni kirjeldatud seentest. Rühma kuuluvad lisaks nõ. klassikalises mõistes kottseentele ka lihheniseerunud seened – samblikke moodustavad seened – ning enamik neist seentest, kellel ei tunta sugulist paljunemist. Kokku moodustavad nimetatud organismid monofüleetilise rühma.

Kõigile suguliselt paljunevatele kottseentele ühine hilistekkeline tunnus, mis piiritleb antud hõimkonda, on **eoskott** ehk **askus**. Eoskotis leiab aset suguline protsess: tuumade liitumine ning meiosis, millele tavaliselt järgneb mitoos. Selle tulemusena tekib enamasti kaheksa rakutuuma, millest igäüks koos ümbritseva tsütoplasma piiritletakse membraaniga. Kujunenud rakkude ümber moodustub rakukest ning valmib kaheksa kotteost. **Kotteosed** on suhteliselt paksu kestaga ning vastupidavad ebasoodsale keskkonnale. Sobivate tingimuste saabudes kotteosed idanevad ning areneb **haploidne mütseel**.

Kotteosed vabanevad keskkonda kas eoskoti lagunemisel või väljutatakse eoskotist veerõhu muutumise abil. Kotteoste levitajateks on enamasti tuuleõhk, mitmetel juhtudel aga ka veetilgad, voolav vesi või loomad.

Kottseente keha koosneb tüüpilistest eukarüootsetest rakkudest, mida ümbritseb rakukest. Rakukesta koostisaineteks on erinevates vahekordades kitiin ja glükaanid. Rakuvaheseintes esinevad nõ. lihtsad avad, mis võimaldavad rakusisaldiste liikumist rakust raku. Samas võivad seda takistada mitmesugused membraaniseoselised struktuurid, näiteks nn. Woronini kehad, mis sulgevad rakuvaheseintes esinevad avad.

Kottseente kehaks võib olla vaid üks rakk (pärmidel) või pikk niit, mis on vaheseintega jaotatud rakkudeks (seeneniit ehk hüüf). Pärmid paljunevad pungumise või jagunemise teel; seeneniidid ehk hüüfid kasvavad tipmiselt ning annavad külgmisi harusid. On ka **dimorfseid** kottseeni, kes sõltuvalt keskkonnatingimustest esinevad kas üherakulise või hüüfilise eluvormina. Nii näiteks kasvab liik *Candida albicans* inimese nahal ja kehaõõnsustes pärmina, aga kultuuris toatemperatuuril kasvatades seeneniidistikuna.

Kottseentel, kel esinevad hüüfid, ei pruugi tsütoplasma ühinemisele e. plasmogaamiale mitte alati järgneda tuumade liitumine e. karüogaamia. Selle tulemusel kujuneb enamasti lühiealine, dikarüoosne e. kaksiktuumaline faas, mil igas rakus paikneb kaks ligistunud tuuma. Tuumad läbivad samaaegselt järgnevad jagunemised, mille tulemusel tekib hulk kaksiktuumalisi rakke. Kaksiktuumalised hüüfid on enamasti ümbritsetud ning kaitstud eristunud haploidsete hüüfidega, mis moodustavad viljakeha.

Tuumade liitumine (karüogaamia) toimub noores eoskotis. Diploidne sügoot läbib seejärel koheselt meiosis, mille tulemuseks on neli diploidset tuuma. Viimaste mitootilise jagunemise tagajärjel valmib kaheksa haploidset kotteost. Seega iseloomustab kottseeni nii dikarüoosse kui diploidse faasi lühiealisus. Oluline iseärasus võrreldes kandseentega on viljakeha moodustumine haploidsetest hüüfidest!

Kottseened võivad moodustada spetsiaalseid seeneniidistiku struktuure, mis on seotud parasiteerimisega erinevatel peremeesorganismidel. Nendeks struktuurideks on peremehele kinnitumiseks (**apressooriumid**) ja peremehe rakkudest toitainete imamiseks arenenud struktuurid (**haustorid**).

Enamik kottseeni on haploidsed organismid, kuid mõned, näiteks pagaripärm (leivapärmkottseen, *Saccharomyces cerevisiae*) võivad olla ka diploidsed. Diploidsed pärmirakud on võimelised piiramatu arvul suguliseks paljunemiseks pungumise teel nagu haploidsed rakudki.

Toitumine ja bioloogia

Nagu teisedki seened, on kottseened heterotroofid ning omastavad toitaineid surnud või elavatest organismidest. Suurem osa saprotroofidest lagundavad surnud taimset materjali.

Biotroofid moodustavad kas sümbiontseid suhteid väga erinevate organismidega või on parasiitideks, moodustades suurema osa taimede ning loomade parasiitidest.

Parasiidid:

- taimedel
- seentel
- imetajatel
- lüljalgsetel (ka kaaslejad)
- nematoodidel (kägistajad)

Sümbiondid:

- taimedega:
 - endofüüdid
 - samblike moodustajad (koos rohevetikate ja/või tsüanobakteritega)
 - erikoidse ja ektendomükoriisa moodustajad
- loomadega (sh. putukatega)

Saprotroofid:

- puidul, puukoorel ja taimedel
- koprofiilid

Elukeskkonnaks:

- maismaa – maapealsete ning maa-aluste viljakehadega kottseened
- veekeskond – mage- ning merevees elavad kottseened, saprotroofid, parasiidid või endofüüdid taimedel ja loomadel.

Inimesele olulised:

toiduainete valmistamisel kasutatavad kottseened – mitmesuguste käärimisprotsesside läbiviijad (taignakergitajad, õlle-, veinivalmistamine jne.); hallitusjuustu valmistamine (*Penicillium*)

mükoproteiin – liiki *Fusarium venenatum* kasvatatakse tööstuslikult ja tema mütseelist kasutades sidujana munavalget valmistatakse lihasarnaseid tooteid (QuornTM), mis on populaarsed just taimetoitlaste seas.

tselluloosi lagundajad (*Chaetomium*, *Trichoderma*)

antibiootikumide ja mükotoksiinide tootjad (Eurotiales: *Aspergillus*, *Penicillium*)

Elutsükkel ja paljunemine

Pleomorfism – sugulise ja mittesugulise paljunemise (arengujärgu) vaheldumine seene elutsükklis; väga levinud kottseente hõimkonnas (kandseentel palju harvem).

Teleomorf – seene sugulise paljunemise arengujärk, mille käigus valmivad meiospoorid.

Anamorf – seene mittesugulise paljunemise arengujärk, mitospoorid.

Holomorf – seen kõigis oma väljendusvormides (steriilne seeneniidistik + anamorf + teleomorf).

On kottseeni, kellele esineb nii anamorf kui teleomorf, teistel teatakse aga vaid anamorf või teleomorf.

Sugulise ja mittesugulise arengujärgu vaheldumise tüübid:

biotroofsed taimeparasiidid - enamuse aja vegetatsiooniperioodist valmistavad koniide, suguline paljunemine toimub kord aastas, kas vegetatsiooniperioodi algul või sagedamini lõpus.

saprotroofid, seenparasiidid kiiresti lagunevatel substraatidel – mütseelil valmivad koniidid, millele järgneb koheselt viljakehade ning kotteoste moodustumine.

Sageli on erinev ka ühe seeneliigi sugulise ja mittesugulise arengujärgu levila ulatus, kusjuures anamorf on sageli levinud palju laiemas ulatuses kui sama liigi teleomorf.

Anamorf-teleomorf seose kindlaks tegemine:

Kahe morfi substraadil ligistikku paiknemise täheldamine või seeneniidi ühenduse jälgimine pole piisav. Tuleb kindlaks teha seene terve elutsükli läbimine kultuuris – ühe eose idanemisel kasvab välja anamorf ning selle järel telomorf. Heterotallistlike liikide puhul on viimase saamiseks vaja ristata kahte eri paarumistüüpi kuuluvast kotteosest saadud mütseeli.

Botaanilise Nomenklatuuri Rahvusvaheline Koodeks lubab ühe bioloogilise liigi teleomorfile ning igale anamorfile omistada iseseiseva ladinakeelse nime. Sel moel võib suguliselt paljuneva liigi anamorf kanda sama perekonnanime talle lähedas suguluses oleva vaid mittesuguliselt paljuneva liigiga. On tavaline, et ühel seenel on kaks või enam nime, sel juhul on holomorfi nimeks teleomorfi nimi.

Suguline paljunemine

Kotteose idanemisel areneb haploidne mütseel. Sellel võivad kohe hakata moodustuma koniidikandjad, millel valmivad samuti haploidsed, mittesugulise paljunemise eosed ehk **koniidid**. Koniidid võivad omakorda idaneda, andes samasuguse haploidse mütseeli, millelt nad ise arenesid. Teatud tingimuste saabudes koniidide valmimine mütseelil lakkab ning algab valmistumine suguliseks paljunemiseks. **Heterotallistlikel** liikidel on edasiseks arenguks vajalik teise paardumistüüpi kuuluvate tuumade kohalolek. **Homotallistlikel** liikidel toimub edasine suguline protsess ühe seene mütseelil. Liituvateks rakkudeks võivad olla kas somaatiliste seeneniitide rakud või suguliseks paljunemiseks arenevad spetsialiseerunud rakud. Viimasel juhul toimub **anteriidi** tuumade liikumine **askogooni**, millele järgneb nende rakkude plasmade ühinemine (plasmogaamia). Askogoonist kasvavad välja **askogeensed hüüfid**, milles erinevad tuumad on kahekaupa ligistunud. Algab kaksiktuumaline ehk dikarüoosne faas. Tuumapaarid läbivad samaaegselt mitoosi (konjugeerunud jagunemine). Tütartuumade vahele tekivad rakuvaheseinad, nii et igasse tipmisse rakku jääb kaks eri paardumistüüpi kuuluvat tuuma.

Enamikel kottseentel üks askogeense hüüfi kaksiktuumne rakk pikeneb ning käändub tagasi, mille tulemusel tekib **konksuke** (crozier). Mõlemad tuumad konksukeses jagunevad ning kahe rakuvaheseina tekkimisel jaotuvad tütartuumad nii et tipmisesse ja alumisse rakku jääb üks tuum ning konksurakku kaks eri tüüpi tuuma. Konksurakk omakorda pikeneb, tuumad selles jagunevad ja tekib uus konksurakk. Konksuraku kõrval paiknevad ühe tuumaga tipmine ning basaalne rakk võivad liituda ning neist areneb omakorda konsurakk. Sellised jagunemised ja kasvamisid korduvad palju kordi ning tekib terve kobar konkse. Lõpuks areneb igast konksurakust **eoskott** ehk **askus**, milles toimub tuumade liitumine ehk karüogaamia ning sellega lõpeb dikarüoosne faas. Alanud diploidne faas on väga lühiajaline, sest diploidne tuum läbib koheselt meioosi. Tekkinud neli haploidset rakku jagunevad enamasti veel kord mitootiliselt ning lõpptulemusena tekib kaheksa haploidset tuuma, millest igaühel areneb kotteos.

Mittesuguline paljunemine

Põhimõtteliselt on kõik mütseeli (talluse) elusad osad võimelised kasvama ning jagunema osadeks (ka näiteks kultuuris kasvatatava mütseeli ümberkülvil), millest igaüks võib areneda uueks organismiks. Pärmseened paljunevad mittesuguliselt rakkude jagunemise või pungumise teel. Ülejäänud kottseente mittesuguline paljunemine toimub hüüfide fragmenteerumise teel, kuid enamasti spetsiaalsete rakkude, koniidide abil. Koniididel on suur tähtsus seene levimisel, kuna ühe vegetatsiooniperioodi jooksul valmib enamasti mitu põlvkonda koniide.

Klassifikatsioonid

Klassikalised süsteemid põhinesid morfoloogilistel tunnustel. Olulisimad struktuurid, mille alusel kottseeni süstematiseeriti:

Viljakeha (askoom ehk askokarp) tüübid:

- 1) eoskotid arenevad mütseelil, viljakeha puudub;
- 2) peiteoslas e. **kleistoteetsiumis** – eoskotid valmivad täielikult suletud viljakehas;
- 3) sulgeosla e. **periteetsium** – suletud viljakeha, kuid valmimisel areneb selle tipus avaus e. ostiool, mille kaudu kotteosed vabanevad;
- 4) lehtereosla e. **apoteetsium** – täiesti avatud eoslavaga viljakeha.

Viljakehad võivad moodustuda üksikult või rühmiti, paikneda substraadi peal või selle sees.

Eoskott ehk askus

Eoskotid on erineva kujuga kerajatest kuni silindrikujulisten ja arenevad kas vabalt mütseelil või viljakehades, kus nad paiknevad kas läbisegi või korrastatult ehk **hümeeniumina**. Kotteoste arv eoskotis on enamasti 8, võib olla ka 1-4 või suurem kui kaheksa, ulatudes tuhandeni.

Kotteos ehk askospor

Kotteosed on väga erineva suuruse ja kujuga (kerajatest niitjateni), ühe või mitmerakulised, hüaliinsed (värvusetud) või värvunud. Nende kest on kas sile või ornamenteerunud.

Fülogenees

SSU rDNA järjestuste analüüsi kohaselt moodustavad kotteused monofüleetilise rühma. Selle kõige basaalsema haru moodustab rühm Archaeascomycetes ning sellele järgneva haru rühmad Hemiascomycetes ning Eusascomycetes.

Archaeascomycetes (ürgkotteused) – üherakulised või seeneniitide ja üherakulistena esinevad kotteused. Reeglina viljakeha puudub. DNA tunnustel piiritletav rühm.

Hemiascomycetes (pärmkotteused) – enamik liike üherakulised, pärmi eluvormiga, 'basaalsed' taksonid moodustavad seeneniite. Viljakeha puudub.

Eusascomycetes (päriskotteused) – ca 90% kotteestest, moodustavad seeneniite ning peaaegu kõik suguliselt paljunevad liigid ka viljakehasid.

1992/3 a. ilmunud uurimus tõi ilmsiks üllatava asjaolu. Nimelt kuulub ürgkotteuste hulka (Archaeascomycetes) seen *Neolecta*, kellel esineb hästi väljaarenenud viljakeha, mida ei teata ühelgi teisel ürgkotteuste või pärmkotteuste esindajal. Seetõttu võib oletada, et pärmkotteused (Hemiascomycetes) kaotasid viljakeha moodustamise võime kuna hüüfiline eluvorm taandus (suruti alla) pärmi eluvormi ees.

Erinevates kotteuserühmades on molekulaarsete tunnuste analüüsiga näidatud, et sugulise paljunemise võime on kadunud mitmeid kordi ning sõltumatult paljudes kotteuserühmades. Paljudel kotteentel aga esineb sugulist paljunemist harva ning neid tuntakse eelkõige anamorfidena. Kindlasti esineb ka palju oletatavalt anamorfseid seeni, kellel siiski esineb suguline paljunemine, mis on aga veel avastamata.

NB! Teada kotteuste elutsükli! Joonis 3.

Joonise selgitus:

Haploidse **kotteose** (*ascospore*) idanedes tekib **haploidne seeneniidistik** (n). Viimasel võivad tekkida mittesugulisel paljunemisel **koniidikandjad koniididega**. Iga koniid võib alguse anda uuele haploidsele seeneniidistikule. Sugulise paljunemise korral ühinevad kahte erinevasse paarumistüüpi kuuluvad seeneniidistikud. Ühinemisel tekivad ühel seeneniidistikul **askogoonid** (emasgametangium) ja teisel **anteriidid** (isagametangium). Askogoonil tekib väljakasv, nn. **trihhogüün** (*trichogyne*), mis ühineb anteriididga. Anteriidis paiknevad tuumad ja tsütoplasma liiguvad trihhogüüni kaudu askogooni. Peale seda arenevad askogoonil dikarüootsed **askogeensed seeneniidid** (n + n). Kotteene viljakeha ehitatakse üles kahe haploidse seeneniidistiku ja askogeensete hüüfide poolt. Askogeensete seeneniitide tippudes tekivad tagasikeerduva hüüfi tipu tõttu **konksukesed** (*croziers*). Konksurakkudes toimub karüogaamia: kahe haploidse tuuma liitumine (2 n),

millele järgneb kohe meiosis. Tekivad neli haploidset tumma, mis läbivad veel ühe mitoosi. Selle tulemusena on konksurakus kaheksa haploidset tuuma, mis annavad alguse kaheksale kotteosele. Konksurakk ise areneb **eoskotiks** ehk **askuseks** (ascus).

Hõimkond KANDSEENED, BASIDIOMYCOTA

Üldisloomustus

Kandseente hulka kuuluvad tuntud söögiseened (riisikad, puravikud, pilvikud), aga ka torikseened, roosteseened jm. Kandseened on ökoloogiliselt väga erineva elustrateegiaga organismid. Nad on ühed olulisemad surnud taimejäänuste, s.h. puidu lagundajad, puujuurte sümbiondid või parasiidid. Nagu eelmistes seenerühmades esineb ka siin, ehkki harvem, liike, mis paljunevad mittesuguliselt koniididega või pungumisega (pärmid). Kandseente kübaraga viljakehad on sugulise paljunemise organid, seen ise elab ja hangib toitu mullast, puidust, taimejuurtest või mujalt. Sugulise paljunemise korral arenevad eosed spetsiaalsetel puhetunud rakkudel, mida nimetatakse **eoskandadeks** ehk **basiidideks**. Kui kotteente puhul arenevad eosed rakusiseselt eoskottides, siis selles rühmas rakuväliselt. Tavaliselt areneb igal basiidil **eostugedel** ehk **sterigmadel** neli **kandeost** ehk **basiidiospoori**. Eoste valmimisel paisatakse nad eoskandadelt eemale aktiivselt spetsiaalse mehhanismi abil (nn. ballistospoorid, Bulleri tilgake). Enamikel kandseentel asetsevad basiidid ja eosed tiheda vaibana moodustades nn. **eoslava** ehk **hümeeniumi**. Eoslava võib areneda eoslehekestel, torukestel või narmastel, mis kõik oluliselt suurendavad eoseid moodustavat pinda. Kandseentel, kelle eoslava areneb tasapinnal on vastav eoseid moodustav pind oluliselt väiksem.

Kandseened on ühed olulisemad puidu lagundajad metsaökosüsteemides. Vastavalt sellele, millist osa puidu rakukestades seen lagundab, eristatakse kahte peamist mädanikutüüpi: valge- ehk korrosioonmädanik ja pruun- ehk destruktiivmädanik.

Valgemädanik

Valgemädanikku tekitavad kandseened lõhustavad taime rakukesta komponente ligniini, hemitselluloosi ja tselluloosi. Seen lõhustab neid komponente tavaliselt üheaegselt ja ligikaudu võrdses mahus. Üksikud valgemädaniku tekitajad võivad siiski selektiivselt lagundada peamiselt ligniini ja hemitselluloosi jättes tselluloosi suures osas lagundamata. Valgemädaniku tekitaja poolt lagundatud puit muutub heledaks ja sõeljaks. Meie metsade üks tavalisemaid valgemädaniku tekitajaid on harilik tuletal (*Fomes fomentarius*).

Pruunmädanik

Pruunmädanikku tekitavaid seeneliike on märgatavamalt vähem kui valgemädaniku tekitajaid. Enamus neist on seotud okaspuudega. Pruunmädaniku tekitajad lagundavad eelkõige taime rakukestas esinevaid polüsahhariide – tselluloosi ja hemitselluloosi. Lagundamise käigus lõhustatakse ligniini väga vähesel määral. Selle tulemusena muutub lagunev puit pruuniks ning lõhestub kuubikukujulisteks osadeks. Peamiselt ligniinist koosnev jääk (nn. huumus) on väga püsiv ja võib mullas säilida ilmselt sadu kui mitte tuhandeid aastaid. Pruunmädaniku jääkprodukte peetakse väga olulisteks mulla struktuuri elementideks, mis suurendavad mulla õhutatust ja veemahtuvust ning soodustavad ektomükoriisa teket. Meie metsade tavalisim pruunmädaniku tekitaja on kännupess (*Fomitopsis pinicola*). Pruunmädaniku tekitajate hulka kuulub ka majavamm (*Serpula lacrymans*).

Kandseente peamised tunnused

Eoskand ehk basiid

Iseloomulik ainult kandseentele (sünapomorfne tunnus). Sugulise paljunemise lõppstaadiumis tekkiv nuijas struktuur, millel tekivad eostugedel haploidsed eosed (tavaliselt 4). Sõltuvalt liigist võivad eoskannad ehk basiidid paikneda viljakeha

spetsiifilistel struktuuridel (eoslehekesed, torukesed, narmad) või tekkida otse seeneniidistikul.

Anatoomia ja molekulaarbioloogia põhjal jagatakse eoskand kolmeks regiooniks:

- probasiid** – alles siin toimub kahe haploidse tuuma liitumine ehk karüogaamia;
- metabasiid** – selles basiidi regioonis toimub meioos;
- eostugi** ehk **sterigma** – metabasiidi ja eoste vahelised basiidi väljakasvud. Nende kaudu liiguvad haploidsed tuumad tekkivatesse kandeostesse.

Eoskand jaotatakse kaheks tüübiks rakuvaheseinte esinemise alusel:

- holobasiid** – vaheseinteta ehk üherakuline eoskand;
- fragmobasiid** – risti- või pikivaheseinte abil tüüpiliselt neljaks osaks jagunenud eoskand (näiteks roosteseentel).

Kandeos ehk basidiospoor

Karüogaamia ja meioosi tagajärjel eoskannal eksogeenselt spetsiaalsetel eostugedel ehk sterigmadel tekkiv haploidne eos. Tavaliselt sisaldab üks eos ühe haploidse tuuma.

Kandeoste üldised tunnused:

- * igal basiidil 2-8 eost, tavaliselt 4
- * eose kest sile või ornamenteerunud
- * eospulbril iseloomulik värvus
- * eoste värvusreaktsioonid:
 - amüloidne – siniseks või violetseks värvumine Melzeri lahuses (KJ ja J lahus kloraalhüdraadis).
 - dekstrinoidne – kollakas- või punakaspruuniks värvumine Melzeri lahuses.

Seeneniidi rakuvahesein

Dolipoorne – moodustub kesksest poorist, vaheseina paksenditest vastu poori ning mõlemalt poolt poori katvast poorimütsist.

Parentosoom ehk **poorimüts** – mõlemalt küljelt rakuvaheseina keskset poori kattev spetsiaalne rakuorganell, mis teiselt poolt ühildub tsütoplasmavõrgustikuga.

Pannal – väike külgmine väljakasv seeneniidil vaheseina kohal. Esineb ainult kaksiktuumalisel ehk dikarüootsel seeneniidil ja on seotud kahe eritüübilise tuuma lahus hoidmisega hüüfi kasvamise käigus toimuvates mitootilistes tuumade jagunemistes. Ainult kandseentel!

Viljakeha: basidioom ehk basidiokarp

Mõisted:

- * kübar ja jalg
- * eoslava ehk hümeenium
- * eoslehekesed ehk lamellid
- * torukesed
- * narmad

Elutsükkel

- * haploidse eose idanemisel tekib haploidne seeneniidistik, mis on lühiealine
- * kahe suguliselt sobiva haploidse seeneniidistiku ühinemisel tekib dikarüootne ehk kaksiktuumaline mütseel
- * kaksiktuumaline mütseel on pikaealine ja peamine esinemisvorm kandseentel
- * viljakehad ja noored probasiidid on samuti dikarüootsed
- * karüogaamia leiab aset probasiidis, millele järgneb koheselt meioos
- * tekib neli haploidset tuuma, mõnedel liikidel järgneb meioosile mitoos ja tekib kaheksa haploidset eost
- * haploidsed tuumad liiguvad läbi eostugede ehk sterigmade arenevatesse eostesse

* tavaliselt vabanevad eosed eoskannalt aktiivselt - nn.ballistosporid (Bulleri tilgake)

NB! Teada kandseente elutsükli! Joonis 4.

Joonise selgitus:

Haploidse **kandeose** (n) idanedes tekib **haploidne seeneniidistik**. Selline mütseel suudab tavaliselt elada lühikest aega. Ellujäämiseks peab haploidne mütseel ühinema plasmogaamia teel teise sobivasse paarumistüüpi kuuluva seeneniidistiku või eosega. Tekib **kaksiktuumne** ehk **dikarüootne mütseel** (n + n). Selline seeneniidistik võib elada ja kasvada aastaid ilma, et tal moodustuksid viljakehad. Soodsate tingimuste korral arenevad dikarüootsel mütseelil viljakehad. Viljakehal arenevad eoslava ehk hümeeniumi kandvad struktuurid (eoslehekesed, torukesed, narmad). Hümeeniumis tekivad seeneniitidel puhetunud terminaalsed rakud mis arenevad basiidideks ehk eoskandadeks. Alles eoskannas liituvad kaks haploidset tuuma (2 n), millele järgneb koheselt meioos. Seega on kandseentel diploidne faas erakordselt lühike! Neli haploidset tuuma liiguvad läbi eostugede noortes eostesse.

Roosteliselaadsed, Uredinales

Roosteliselaadsed (roosteseened) on oma nime saanud rauaroostet meenutavate eoskogumike tõttu. Obligaatsed taimeparasiidid. Seeneniidistik taimesisene ja taimerakkude vaheline, enamasti lokaalne, kuid võib olla ka difuusne (levib kogu taimes); haustorid tungivad rakkudesse. Viljakehad puuduvad. Suguline paljunemine spermaatsiumide abil. Talieosed ehk teliosporid ühe- kuni paljurakulised, tihti tumedad ja paksukestalsed. Elutsükliks kuni 5 arengujärku, mida tähistatakse rooma numbritega järgmiselt: **0** – **spermogoonid**, **I** – **kevadeoslad** ehk etsiumid, **II** – **suvieoslad** ehk uredosoorused, **III** – **talieoslad** ehk teliosoorused, **IV** – **eoskannad** ehk basiidid. Omapärane on vaheperemeestaimede olemasolu elutsükliks, peremeestaimede vahetus ei ole seeneriigis mujal nii levinud. Seen läbib vaheperemeestaimel teatud arengujärgud (0, I). Paljude roosteseente vaheperemeestaimed on seni teadmata. Osa liike areneb kogu oma elu jooksul ainult ühel peremehel. Arengujärgude ja peremeestaimede esinemises ja vaheldumises ilmneb suur mitmekesisus.

Puccinia graminis

Vaatleme roosteseeni kõrreroostet põhjustava seeneliigi *Puccinia graminis* näitel. See seen koloniseerib kõiki teravilju, s.h. ka nisu ja rukist. Põhja-Ameerikas põhjustab ta jätkuvalt suuri nisusaagi kadusid. Ehkki pidevalt aretatakse uusi roosteseenele resistentseid nisusorte on nende eluiga lühike. Mutatsioonide ja rekombineerumise tõttu tekivad pidevalt uued *P. graminis*'e vormid, mis on võimelised ka resistentseid nisusorte ründama. Selle roosteseene elutsükliks esineb peremeesorganismi vahetus, mis on iseloomulik paljudele roosteseentele. *P. graminis* peab sugulise staadiumi läbimiseks kasvama kukerpuul, kellelt toimub kevadel teravilja uus nakatamine. Ainult teraviljal kasvades saab ta paljuneda üksnes mittesugulisel teel. Selline peremeesorganismi vahetus oli hästi teada juba 18. saj., mil anti isegi välja seadusi kukerpuu hävitamise kohta. Kui Euroopas andis kukerpuu hävitamine suurt efekti siis Põhja-Ameerikas ei olnud sellel erilist tulemust. Nimelt moodustab *P. graminis* kukerpuul ja nisul kasvades kokku viit (!) eri tüüpi eoseid. Nisul suvieoseid moodustav faas kestab kogu suve ja põhjustab tuule toel massilist nakatumist laial territooriumil. Põhja-Ameerikas ei olnudki sellel roosteseenel vaheperemeest vaja kuna talvel kasvas ta talinisul Mehhikos ja suvel liikus kiiresti suvieostega põhja suunas. Seevastu Euroopas sellised tingimused puuduvad mistõttu sugulise tsükli läbimiseks ja talvitumiseks on vajalik kukerpuu kui vaheperemehe olemasolu.

NB! Teada kõrrerooste tekitaja *Puccinia graminis* elutsükli. Joonised 5-6.

Jooniste selgitus (tegemist on ühe ja sama joonise erinevate osadega!):

- 1) Roosteseene arenemine algab kevadel haploidse **kandeose** (n) idanemisega vee- või kastetilgas. Peremeestaimel kukerpuu lehte tungib läbi kutiikula ja rakuseina idumõik. 10–12 päeva pärast arenevad lehe ülemisel pinnal **spermogoonid**. Viimastes valmivad **spermaatsiumid**, mis väljuvad koos lõhnava nektaritilgakesega. Putukad kannavad spermaatsiume edasi ja sattunud vastassugupoole spermogoonile, järgneb plasmogaamia, mille tulemusel haploidne seeneniidistik muutub kaksiktuumaliseks ehk dikarüootseks (n + n). Kaksiktuumaline seeneniidistik kasvab läbi kukerpuu lehe ja annab alguse lehe alumisele pinnale avanevatele **kevadeoslatele**.
- 2) Kevadeoslates (*aecium*) tekivad tuulega levivad dikarüootsed **kevadeosed** (*aeciospores*). Nüüd peab toimuma peremeestaimel vahetus – kukerpuult kõrrelisele (näiteks nisu). S.t. kevadeos peab tuulega levima nisutaimel lehe või varre rakkudele. Idanev dikarüootne kevadeos siseneb taimel kudedesse enamasti õhulõhede kaudu.
- 3) Nisutaimel kudedes areneb dikarüootne seeneniidistik, millel tekivad **suvieoslad** (*uredinium*) dikarüootsete **suvieostega** (*uredinospores*), mis levivad tuule abil. Kogu suve jooksul toimub suvieoslate korduv moodustumine ja suvieoste massiline levik tuule abil.
- 4) Sügisel toimub **talieoslate** (*telium*) teke ja dikarüootsete kaheprakuliste **talieoste** (*teliospores*) areng. Kahe haploidse tuuma ühinemine ehk karüogaamia toimub talieostes (2 n) enne talvitumist.
- 5) Peale talvitumist toimub talieoses meiosis ja idanemine. Ühel talieose rakul tekib üks eoskand (täpsemalt **fragmobasiid**), millel tekivad neli haploidset eost. Edasiseks arenguks peab haploidne eos tuule abil levima vaheperemehe kukerpuu lehele.

ERPEATÜKID

I. Ehitismükoloogia ehk seened inimese elu- ja töökeskkonnas

Ehitismükoloogia (ingl. k. building mycology) on seeneteaduse eriharu, mis uurib hoonete ja sealse keskkonnaga seotud seeni. Üks osa seeni on võimelised lagundama ehitismaterjale või siis muutma viimistlusmaterjalide väljanägemist. Nii on näiteks Suurbritannia puhul välja arvatud, et seenmädanike poolt hoonetele tekitatud kahju kõrvaldamine läheb aastas maksma ligikaudu 400 miljonit naela! Lisaks koloniseerivad hooned suur hulk mikro- ehk hallitusseeni, kes ohustavad seal elavate ja töötavate inimeste tervist.

Seente esinemine inimese elu- ja tööruumide õhus, tolmus ja kõikvõimalikel ehitismaterjalidel on täiesti tavaline. Õhus ja tolmus me neid aga ei näe, kuna tegemist on seente mikroskoopiliste eoste või vegetatiivsete rakkudega. Otsesel kokkupuutel või sissehingatusel võivad nad inimesel esile kutsuda toksikoosi või allergilisi reaktsioone. Mikroseenetel poolt eritatavate mükotoksiinide ja lenduvate orgaaniliste ühenditega on seostatud nn. “haigete majade sündroom”, mille puhul inimestel tekib väsimus ja sagenevad haigestumised. Seeneeoste rohkus sõltub otseselt kasvutingimustest. Piisab ajutisest lokaalsest niiskusest, et mikroseenid võiksid areneda kõikvõimalikel substraatidel: tapeedil, kipsplaadil, krohvil, puidul või isegi plastmassil! Mikroseenid võivad areneda põranda all, seintes, ventilatsioonisüsteemides jm., kust siis ka kergemad õhu liikumised toovad ruumidesse hulgaliselt seeneeoseid. Seetõttu tuleb vältida niiskuse kogunemist eelpool mainitud kohtadesse ja täiesti lubamatu on nähtava hallituskirme olemasolu elu- ja tööruumides. Sama kehtib ka tolmu kohta, mis on seentele ideaalne kasvupinnas isegi väga madala õhuniiskuse taseme juures. Kõige tavalisemad õhus leiduvad hallitusseened kuuluvad perekondadesse kerahallik (*Aspergillus*), pintselhallik (*Penicillium*) ja *Cladosporium*.

Lisaks neile on õhus ka palju teisi seeni, kuigi harvem, sealhulgas näiteks tugevalt toksilise *Stachybotrys chartarum* esinemine inimese elukeskkonnas on väga halb näitaja.

Lisaks inimese tervisele võivad seened kahjustada ka ehitusmaterjale. Üks ohtlikemaid puitkonstruktsioone lagundavaid seeni on majavamm (*Serpula lacrymans*), kes võib nakatunud hoones toa põranda hävitada paari kuuga ning siis levida edasi kõrvalruumidesse. Pärast oskamatu remonti ilmub seen ühe kuu jooksul uuesti nähtavale. Liigi määrangust eriteadlase poolt sõltub remondi maksumus kuni kümnekordselt.

II. Mükoriisa mitmekesisus ja levik

Mükoriisaks ehk seenjuureks nimetatakse seente ja taimejuurte kooselulisi vorme, kus seen ja taim on vastastikku kasulikes suhetes. Mükoriisa korral tekivad taimejuure- ja seenerakkude ühisstruktuurid, mille kaudu toimub orgaanilise süsiniku transport taimest seenorganismi ja vee ning mineraalainete transport seenest taimesse. Selline kohastumus võimaldab taimedel reeglina märgatavalt paremini hankida eluks vajalikke toitaineid – mikrokoopilise seenehüüfi kontakt mullaosakestega on efektiivsem ja seenehüüfistik levib tavaliselt suuremal alal kui taime juurestik. Seen kui mittefotosünteesiv organism saab aga taimelt eluks hädavajalikke orgaanilisi ühendeid. Taime ja seene vahelised mükoriissed suhted ei pruugi siiski alati vastastikku võrdselt kasulikud olla. Seda eriti juhtudel, kus üks ja sama seenorganism moodustab mükoriisat samaaegselt mitme erineva taimega. Heaks näiteks on siin seened, kes transpordivad orgaanilist süsinikku fotosünteesivalt taimelt (näiteks puu) mittefotosünteesivale taimele (näiteks orhidee või seenlill). Eelkõige saab sellisest ühendusest kasu mittefotosünteesiv taim, kes sisuliselt parasiteerib seene vahendusel teisel taimel.

Vanimad andmed mükoriisa esinemisest Maal pärinevad devonist: taimeliigi *Aglaophyton major* D. S. Edwards ligikaudu 400 miljoni aasta vanuse fossiili risoomi rakkudest on leitud arbuskulaarsele mükoriisale iseloomulikud seenehüüfide põõsasjalt harunevad teisendid – arbuskulid (Remy jt. 1994; Taylor jt. 1995). Arbuskulaarse mükoriisa esinemine on tõestatud ka taimeperekonna *Antarcticyas* triiasest pärit fossiilide juurtes (Phipps & Taylor 1996). Lisaks nendele on mitmeid vähem selgeid andmeid mükoriisa esinemisest devonis ja triias. Mükoriisa tõenäoline esinemine esimestel maismaataimedel toetab hüpoteesi, mille kohaselt maismaataimede teke sai võimalikuks tänu seente ja maismaataimede eellaste mükoriisataoliste suhetele.

Trappe (1987) andmetel moodustavad mükoriisat üle 80% 6507-st uuritud katteseemnetaimede liigist ja ainult 18% uuritud liikidest on mittemükoriissed ehk autotroofid. Fakultatiivseid ja obligaatseid mükotroofe on aga vastavalt 12% ja 70% kõigist uuritud katteseemnetaimedest (Trappe 1987). Uuritud eksemplaride arvu kasvades osutuvad tõenäoliselt varem obligaatseteks mükotroofideks või autotroofideks peetud taimeliigid tihti fakultatiivseteks mükotroofideks, s.t. vastavalt elutingimustele võivad nad mükoriisat moodustada või mitte. Seega väheneb tulevikus autotroofide arv veelgi, aga fakultatiivsete mükotroofide arv peaks katteseemnetaimede hulgas tunduvalt kasvama. Trappe (1987) hüpoteesi kohaselt on obligaatne mükotroofsus primitiivsem ja autotroofsus kõrgeimalt arenenud troofsuse tüüp katteseemnetaimedel. Seda hüpoteesi toetavad nii taimede kui ka seente arvatav fülogenees ning paleontoloogilised andmed. Samas ei toeta olemasolevad andmed hüpoteesi, et taimede üldine troofsuse evolutsioon on suunaga mükotroofsuselt autotroofsusele ehkki autotroofsus on tõenäoliselt sõltumatult tekkinud mitmes erinevas taimerühmas. Et viimasele hüpoteesile vastata, tuleks kannatust varuda ilmselt kümneteks kui mitte sadadeks miljoniteks aastateks. Paljasseemnetaimed, näiteks kõik meie okaspuud, on praktiliselt 100% obligaatset või fakultatiivset mükotroofid.

Sarnastele taimekooslustele kõikjal maailmas on üpriski iseloomulik kindla mükoriisa tüübi prevaleerimine. Nii näiteks on nõmme tüüpi taimekooslustele iseloomulik erikoidne mükoriisa, boreaalsetele ja parasvöötme metsadele on iseloomulik ektomükoriisa, rohtlates ja niitudel esineb eelkõige arbuskulaarne mükoriisa ning troopilistes metsades on tavaline arbuskulaarse ja ektomükoriisa koosesinemine. Lisaks nimetatud tüüpidele eristatakse veel

orhidoidset, arbutoidset, monotropoidset ja ektomükoriisa erijuhtu ektendomükoriisat (Smith & Read 1997). Mükoriisa tüüpide klassifikatsioon rajaneb eelkõige seenjuure morfoloogilis-anatoomilistele erinevustele, mis tuleneb nii mükoriisat moodustavate seente ja taimede erinevast süstemaatiliseist kuuluvusest, vanusest kui ka konkreetsetest kasvutingimustest.

Arbuskulaarne mükoriisa

Arbuskulaarne mükoriisa (varem nimetatud ka vesikulaar-arbuskulaarseks või endomükoriisaks) on tõenäoliselt fülogeneetiliselt vanim mükoriisa tüüp, mille põhilised tunnused esinesid sarnasel kujul juba 400 miljonit aastat tagasi. Seened, kes arbuskulaarset mükoriisat moodustavad kuuluvad eranditult kõik hõimkonda krohmseened (Glomeromycota). Selle hõimkonna ca 150 kirjeldatud liiki on kõik obligatsed mükoriisamoodustajad ja nende elutegevus on võimalik ainult koos taimejuurtega. Seetõttu on nende kultiveerimine labori tingimustes võimalik ainult koos taimedega, mis omakorda on oluliselt raskendanud nende uurimist. Arbuskulaarne mükoriisa esineb põhiliselt rohttaimedel ja vähemal määral ka sammal- ning sõnajalgtaimedel. Troopikas esineb see mükoriisa tüüp siiski üpris sageli ka puudel ning parasvöötmes näiteks pajul. Arbuskulaarse mükoriisa kõige iseloomulikumaks anatoomiliseks tunnuseks on põõsasjalt harunenud seenehüüfide ehk arbuskulite esinemine taimejuure parenhüümkoossetes rakkudes. Arbuskulid tekivad juure parenhüümkoossete rakuvaheruumides kasvavate seenehüüfide kõrvalharude tungimisel läbi juure rakukesta, millele järgneb seenehüüfi reeglina dihhotoomne harunemine. Arbuskulit moodustav seenehüüf tungib küll läbi juure rakukesta, kuid mitte läbi plasmalemmi ning seenehüüfi harunemise tulemusena kasvab seeneraku ja juureraku plasmalemmi vaheline kokkupuutepind kümneid kui mitte sadu kordi. See tõstab omakorda seene ja juurerakkude vahelist ainevahetuse efektiivsust. Keskel läbi arvatakse arbuskuli elueaks umbes üks nädal peale mida arbuskul kollapseeerub ning tihti seeditakse juureraku poolt ära. Peetakse võimalikuks, et sama juureraku võib teistkordselt koloniseerida seenehüüfi uus kõrvalharu. Lisaks arbuskulitele võivad osa seeni juure rakkudes või rakuvaheruumides moodustada põiealaadseid struktuure, mida nimetatakse vesiikuliteks. Arbuskulaarse mükoriisa puhul ei arene juure pinnal, erinevalt ektomükoriisast, seenehüüfistikku ning juurekarvad säilivad. Seega väliselt koloniseeritud taimejuur koloniseerimata juurest ei erine. Mullas moodustab seen üksikutest hüüfidest koosneva võrgustiku, mis reeglina taimejuurtest eriti kaugele ei ulatu. Küll aga võib ühendada kõrvutikasvavad taimejuured ühtsesse võrgustikku. Mullas asetsevate seenehüüfide tippudel võivad areneda kuni 800 mikromeetrise läbimõõduga spoorid, mida on kuni viimase ajani peamiselt kasutatud nende seente määramiseks ja klassifitseerimiseks.

Ektomükoriisa

Suhteliselt väike osa taimedest (umbes 3%) moodustab ektomükoriisat, kuid samas kuuluvad siia väheste eranditega ainult puittaimed, mis haaravad enda alla suuri metsaalasid nii põhja- kui ka lõunapoolkeral. Kõik põhilised põhjapoolkera boreaalsete ja parasvöötme metsade puuliigid (näiteks sugukonnad Pinaceae ja Fagaceae) moodustavad ektomükoriisat ning sama kehtib ka lõunapoolkera parasvöötme ning subtroopiliste metsade (sugukond Myrtaceae) kohta. Kuigi troopilistes vihmametsades esineb puudel enamasti arbuskulaarne mükoriisa on ka siin erandeid. Näiteks Kagu-Aasia vihmametsade oluline sugukond Dipterocarpaceae koosneb peamiselt ektomükoriisat moodustavatest puuliikidest. Ektomükoriisat moodustavad seened kuuluvad kandseente (Basidiomycota) ja üksikutel juhtudel ka kottseente (Ascomycota) hulka. Enamus kandseente hulka kuuluvaid jala ja kübaraga viljakehi moodustavaid söögiseeni nagu puravikud, riisikad ja pilvikud moodustavad puudega ektomükoriisat. Samuti kuuluvad ektomükoriisa moodustajate hulka rida seeni, keda on varem peetud puitu- või muud surnud orgaanilist ainet lagundavateks organismideks. Ektomükoriisa iseloomulikumad anatoomilised tunnused on seenmantel ja

Hartigi võrgustik. Seenmantel ehk tupp on tihe seenehüüfide võrgustik, mis ümbritseb koloniseeritud taimejuurt. Peale seenmantli teket juurekarvad kaovad ja kogu antud juureosa ainevahetus mullaga saab toimuda ainult läbi tiheda hüüfivõrgustiku. Seenmantlist tungivad üksikud seenehüüfid juure välimiste, epi- ja eksodermi, rakkude vahele ning seal harunedes moodustavad tiheda nn. Hartigi võrgustiku. Hartigi võrgustiku puhul ei tungi seenehüüfid kunagi juureraku kestast läbi vaid jäävad alati rakuvaheruumidesse. Seega peab ektomükoriisa puhul, erinevalt arbuskulaarsest mükoriisast, aktiivne ainete transport läbima ka juureraku kesta. Seenmantlist eemalduvad mulda, kas üksikud või sageli ka kuni mitmekümnest hüüfist koosnevad seeneväädid, mis tavaliselt moodustavad mullas tiheda ja laiaulatusliku hüüfivõrgustiku ehk mütseeli. Hästi väljaarenenud mütseel võib omavahel ühendada mitmed lähestikku kasvavate taimede juurestikud, mis on ka katseliselt kinnitust leidnud (Smith & Read 1997).

Ektendomükoriisa on üheks ektomükoriisa erijuhuks, mis teadaolevalt esineb ühe kuni kolmeaastastel perekonna mänd (*Pinus*) esindajatel (Mikola 1988). Seda tüüpi mükoriisat moodustavad kottseened perekonnast *Wilcoxina*, kusjuures samad seenetüved moodustavad näiteks perekonna *Picea* liikidega tüüpilist ektomükoriisat. See näitab kui oluline osa võib mükoriisa tüübi kujunemisel olla taimeliigil. Ektendomükoriisat eristab ektomükoriisast tiheda seenmantli puudumine ja seenehüüfide sissetungid eksodermi rakkudesse.

Orhidoidne mükoriisa

Nagu nimetuski ütleb esineb see mükoriisa tüüp ainult orhideedel sugukonnast Orchidaceae. Kuna orhidee varajastes arengustaadiumites ja tõenäoliselt hiljemgi toimub nii orgaaniliste kui ka anorgaaniliste ainete transport seenelt taimele siis ei ole päris korrektne seene ja orhidee vahelisi suhteid mükoriisseteks, s.t. vastastiku kasulikeks, nimetada. Orgaaniline aine, mida seen orhideele transpordib võib olla pärit teistelt fotosünteesivatelt taimedelt või ka mullast. Esimesel juhul moodustab seen samaaegselt mükoriisat nii orhidee kui ka orgaanilist ainet loovutava taimega ja teisel juhul on seen võimeline lõhustama mullas või kõdus asuvat surnud orgaanilist ainet. Kuna on selgusetu, millist kasu saab seen sellisest suhtest, siis on orhideesid nimetatud ka seentel parasiteerivateks. Ainete transport seenelt orhideele toimub tõenäoliselt valdavalt läbi seene ja orhidee elusate rakumembraanide aga mitte seene rakkude seedimisel taime rakkude poolt (Smith & Read 1997). Seened, kes koloniseerivad orhidee seemneid ja risoomi, kuuluvad kandseente hulka. Orhidoidse mükoriisa puhul ei arene seenmantlit ega ka Hartigi võrgustikku vaatamata sellele, et orhidoidset mükoriisat moodustav seen võib samaaegselt moodustada kõrvaloleva puuga tüüpilise ektomükoriisa.

Erikoidne, arbutoidne ja monotropoidne mükoriisa

Need kolm mükoriisa tüüpi esinevad kanarbikulaadsete (Ericales) seltsi kuuluvatel liikidel. Erikoidne mükoriisa esineb peamiselt sugukondades Ericaceae (levinud kõikjal maailmas), Epacridaceae (Lõuna-Ameerika, Indoneesia, Austraalia) ja Empetraceae (peamiselt kõikjal põhjapoolkeral) ja teda iseloomustab anatoomiliselt seenehüüfide sissetungid juurerakkudesse ning seenmantli ja Hartigi võrgustiku puudumine. Erikoidset mükoriisat moodustavad seened kuuluvad kottseente hulka, arbutoidset ja monotropoidset mükoriisat moodustavad aga kandseente hulka kuuluvad liigid. Ilmselt on see üheks põhjuseks seenmantli ja Hartigi võrgustiku esinemisele viimaste puhul, kuigi ka siin esinevad hüüfide sissetungid juurerakkudesse, mille kaudu toimubki ainete vahetus. Monotropoidset mükoriisat moodustavad mittefotosünteesivad taimed (Eestis näiteks seenlill), kes sõltuvad kogu elutegevuse vältel seente poolt transporditavast orgaanilisest süsinikust ja on seega mõnevõrra sarnased mittefotosünteesivatele orhideedele. Seened, kes monotropoidset mükoriisat moodustavad, kuuluvad teadaolevalt perekondadesse tatik (*Suillus*), juurepäikel (*Rhizopogon*) ja sugukonda Russulaceae (siia kuuluvad riisikad ja

pilvikud). Kõik need seened moodustavad puudega ektomükoriisat, mille kaudu transpordivad seenlillelistele vajalikku orgaanilist süsinikku.

Kasutatud kirjandus

- Mikola, P. 1988. Ectendomycorrhiza of conifers. *Silva Fennica* 22: 19-27.
- Phipps, C. J. & Taylor, T. N. 1996. Mixed arbuscular mycorrhizae from the Triassic of Antarctica. *Mycologia* 88(5): 707-714.
- Remy, W., Taylor, T. N., Hass, H. & Kerp, H. 1994. Four hundred million year old vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91: 11841-11843.
- Smith, S. E. & Read, D. J. 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. 2nd edition. Academic Press, San Diego, London. 605 pp.
- Taylor, T. N., Remy, W., Hass, H. & Kerp, H. 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* 87(4): 560-573.
- Trappe, J. M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects of mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Safir, G. R. (Ed.) *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp. 5-25.

LIHHENOLOGIA KORDAMISKÜSIMUSED

1. Samblikutalluse morfoloogilised tüübid (kasvuvormid).
2. Samblikutalluse anatoomiline ehitus homöomeersel ja heteromeersel tallusel.
3. Samblike vegetatiivne paljunemine.
4. Samblike eoseline paljunemine. Kottisamblike täielik arengutsüklil eoselise paljunemise puhul.
5. Kottisamblike viljakehade tüübid.
6. Samblike dualistlik olemus. Müko- ja fotobiondi vahelised suhted samblikes.
7. Samblike asend elusa looduse süsteemis. Erinevate seisukohtade argumendid. Samblikud kui lihheniseerunud seened.
8. Sekundaarsed samblikuained – definitsioon, näited, funktsioonid, uurimismeetodid.
9. Ülevaade lihhenoindikatsiooni põhimõtetest ja meetoditest. Indikaatorliigid.
10. Samblike kasutamine.
11. Loetle seente hõimkonnad ja tähtsamad seltsid, mis sisaldavad lihheniseerunud taksonid, iseloomusta neid lühidalt ja nimeta esindajad.
12. Eesti lihhenofloora – lühike üldiseloomustus, liigirikkamad perekonnad.
13. Mis on:
 - isiid
 - soreed
 - soraal
 - matseedium
 - lürell
 - fakultatiivne samblik
 - atranoriin
 - usniinhape
 - lihhenomeetria

Kohustuslik kirjandus

1. Loengutes esitatud materjal.
2. Trass, H. & Randlane, T. 1994 "Eesti suursamblikud", ptk. "Samblike ehitus ja bioloogia" (lk. 13-24), ptk. "Oskussõnade seletus" (lk. 52-57).
3. Liiv, S. 1989 "Kas samblikud tulevad tagasi?" – Eesti Loodus 9: 555-560, 10:648-654.