

Seente asend elupuul ja süstemaatika 1

Mulluse septembrinumbri artikkel andis ülevaate seene maailma mitmekesisusest [10]. Järgmistes kirjutistes on lähemalt vaatluse all seente paiknemine eluslooduse süsteemis ja seente süstemaatika suurjaotised.

Irja Saar

Seente asend elupuul.

Sajandeid on seeni käsitletud taimerii- gi osana, nimelt alamate taimede klas- sina (*Cryptogamia*). Koos vetikate, sam- malde ja sõnajalgade- ga arvas seened sellesse klassi Carl von Linné (Linnaeus) 1753. a teoses „Species plantarum“. See on nii taimede kui ka seente nomenklatuuri alus; suurem osa tol- lastest põhimõtetest on üldjoontes kehtinud nüüdisajani.

Ühtlasi algatas Carl von Linné oma töödega binaarsete ladinakeelsete lii- ginimetuste kasutuselevõtu loodus- teaduses. Esimesel kohal asub pere- konnanimetus ja järgneb liiginime- tus. Eestikeelsete nimetuste puhul on järjekord vastupidine: enne liigi-, siis perekonnanimetus. Rahvusvaheliselt ei ole kokku lepitud reeglites, kui- das panna elusolenditele omakeel- seid nimesid. Tasub meeles pidada, et eesti keeles on nimetatud vaid väike osa seenetaksoneid ja nimetuse kee- leline sarnasus ei pruugi viidata see- neperekondade omavahelisele sugu- lusele.

Kui seeneliik tõstetakse ümber teise perekonda ja saab uue ladina- keelse nimetuse, jääb eestikeelne nimetus sageli muutmata. Eriti juhul,

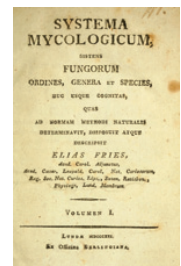
kui tegemist on tuntud liigiga või kui uuel perekonnal puudub oma- keelne nimetus. Näiteks võib tuua kitsemampli (*Rozites caperatus*), kes kuulub nüüd perekonda vöödik (*Cortinarius*).

Rahvusvahelise nomenklatuuri- koodeksi järgi kirjutatakse sugukon- dade, seltside jt perekonnast kõrge- mate taksonite teaduslikud nime- tused püstkirjas. Siinses artiklis on nimetused esitatud eesti õigekirja kohaselt kaldkirjas.

Seente nomen- klatuuri korrastas Elias Magnus Fries 1821–1832 ilmunud teostes „Systema mycologicum 1–3“ ja „Index“, kus varasemate auto- rite kasutatud seenenimede heaks- kiitmine kinnitas nende eelistarvi- tuse sünonüümsete nimetuste hul- gast tänapäeval. Seltside roostelise- laadsed (*Uredinales*, kehtiv nime- tus *Pucciniales*), nõgiliselaadsed (*Ustilaginales*) ning nn puguseente (*Gasteromycetes*) varasemad nime- tused tunnistas sobivaks Christiaan Henrik Persoon 1801. a avaldatud töös „Synopsis Methodica Fungorum“.

Alates eelmise sajandi teisest poo- lest hakkas murenema teadmus, et seened kuuluvad taimeriiiki. Robert Harding Whittaker (1959) oli üks esi- mesi, kes võttis kasutusele uue ise- seisva riigi seened, *Fungi*, kuid kor- rektelt kirjeldas selle riigi alles Royall T. Moore 1980. aastal [8].

Teadlased on järk-järgult esitanud tõendeid seente ja loomade võima-



◀ Kitsemampliil on nüüd teine ladinakeel- ne nimetus, aga eestikeelne nimetus on jäänud samaks

Seeneliikide arv Eestis hõimkondade kaupa, võrrelduna teadusele kirjeldatud liikide arvuga maailmas [7]. Eesti seeneliikide arv on esitatud andmebaasi PlutoF alusel (elurikkus.ut.ee). Liigi leidumine Eestis põhineb loodusteaduslikes kogudes talletatud eksemplaridel ja avaldatud töödel. Eesti suurima seenekogu (TAAM, Eesti maaülikool) eksemplaridest on seni kantud andmebaasi 45% (95 100). Krohmseente liikide arv Eestis on esitatud andmebaasi MaarjAM järgi (maarjam.botany.ut.ee) [11]

Seenehõimkond	Seeneliikide arv Eestis	Seeneliikide arv maailmas
<i>Rozellomycota</i>	?	u 24
Pisieossed, <i>Microsporidia</i>	?	> 1300
Viburseened, <i>Chytridiomycota</i>	16	706
Vatsaviburseened, <i>Neocallimastigomycota</i>	?	20
Jõnksviburseened, <i>Blastocladiomycota</i>	4	179
Ikkesseened, <i>Zygomycota</i>	50	1065
Krohmseened, <i>Glomeromycota</i>	70	169
Kottseened, <i>Ascomycota</i>	4022	64 163
Kandseened, <i>Basidiomycota</i>	3230	31 515
Kokku	7392	> 99 200

liku suguluse kohta. Üks tugevamaid argumente on mõlemas rühmas leiduva keerulise ehitusega viburi sarnasus. Thomas Cavalier-Smith [1] on oletanud seente ja loomade sugulust ja kasutanud nende mõlema tarvis nime-*Opisthokonta* (tagavibursed [9]).

Seente ja loomade põlvnemist ühisest eellastest kinnitab hulk evolutsiooniuringuid, kus on kasutatud DNA-järjestusi. Seente paiknemisest päristuumsete elupuul on Eesti Looduses kirjutanud Marko Proust [9].

Süsteematika. Seente nomenklatuuris on järgitud rahvusvahelist vetikate, seente ja taimede nomenklatuurikoodeksit, mida ajakohastatakse ja täiendatakse rahvusvaheliste botaanikakongresside ajal. Praegu kehtib Melbourne'i koodeks, mis võeti vastu 19. botaanikakongressil Austraalias 2011. aastal.

Seened on jagatud kaheksasse hõimkonda ja nelja alamhõimkonda, kuid nende omavahelised sugulussuhted ja paiknemine seente fülogeneesipuul pole lõplikult selgitatud (vt joonist lk 24 ja tabelit) [3].

Seente hõimkonnad

Rozellomycota (ka *Cryptomycota*, *Rozellida*) on hiljuti kirjeldatud hõimkond. Sellesse kuuluvad seened on üherakulised, neil on üheviburilised zoosporid või nakata-

misvõimelised viburita eosed. Nad moodustavad tsüste või püsi- ehk puhkeeoseid. Need seened on sise- või üleparasiidid, nende rakud on kas kestata või kitiinist kestaga.

Alates eelmise sajandi teisest poolest hakkas murenema teadmus, et seened kuuluvad taimeriki.

Arvatavasti on tegemist praegusajal elavate seente ürgseima hõimkonnaga, kuhu on arvatud näiteks perekonnad *Paramicrosporidium* ja *Rozella* [2].

Pisieossed (*Microsporidia*). Siiarühma kuuluvad liigid on ainulaadsete morfoloogiliste ja geneetiliste kohastumustega rakusisesed parasiidid loomadel, sealhulgas inimesel. Nende paiknemises elupuul ei suutnud teadlased pikka aega ühist seisukohta leida. 1990. aastate lõpus alguse saanud geenipõhiste uurimistööde põhjal võis tõdeda, et tegemist on seeneriiki kuuluva rühmaga. Ent senini nimetatakse neid rahvusvahelise zooloogianomenklatuuri koodeksi järgi.

Pisieossete 13 liiki parasiteerivad inimesel, põhjustades haigusi: kroonilist kõhulahtisust, kopsu-, maksa- ja neerupõletikku, bronhiiti. Siiakuuluvad perekonnad *Enterocytozoon*, *Bacillidium* ja *Nozema* [6].

Viburseened (*Chytridiomycota*). Nende tallus on kas üherakuline (tihtirisomütseelig) või lihtne vaheseinteta seeneniit, harva seeneniidistik. Elutsükklis arenevad ka üheviburilised liikumisvõimelised zoosporid. Eluviisilt leidub nende hulgas liike, mis on saproobid või taimede, seente ja loomade parasiidid vees või maismaal märgades ja niiske-tes tingimustes.

Ilmselt tuntuim liik on kartuli, aga ka metsikute maavitsade (*Solanum*) liikide parasit, kartulivähki põhjustav kartuli-liitviburseen (*Synchytrium endobioticum*).



Kartuli-liitviburseenega (*Synchytrium endobioticum*) nakatunud mugulad

Foto: Kersti Sildnik / põllumajandusamet

Seene mõjul hakkavad nakatunud mugulatel rakud vohama, tekitades tumedaid lillkapsalaadseid moodustisi. Vähivohanditega mugulad lagunevad säilitamisel pudrutaoliseks massiks, kus ujuvad zoo- ja puhkesporangiumid. Need võivad muldas eluvõimelistena säilida üle 40 aasta. Seene vältimiseks tuleb kasutada vähiresistentseid kartulisorte. Tegemist on karantiinse taimehaigusega, mida Eestist leiti 2009. aastal Valgamaalt (◇).

Kaks järgmist hõimkonda, nimelt jõnksviburseened (*Blastocladiomycota*) ja vatsaviburseened (*Neocallimastigomycota*), kirjeldati varem hõimkonda **viburseened** (*Chytridiomycota*) kuuluvate seltside alusel 2007. aastal uurimistöödes, mis põhinevad DNA-järjestuste analüüsidel [3]. Mõned autorid tunnustavad iseseisva rühmana hõimkonna tasemel ka munasviburseeni (*Monoblepharidomycota*), kuid mitmed varasemad autorid peavad seda rühma endiselt hõimkonna viburseened üheks seltsiks munasviburseenelaadset (*Monoblepharidales*).

Jõnksviburseened (*Blastocladiomycota*). Nende tallus on üherakuline ja kinnitub risoididega substraadile, arenevad üheviburilised liikumisvõimelised zoosporid. Eluviisilt leidub siin liike, mis on saproobid või taimede, seente ja loomade parasiidid vees või maismaal märgades ja niisketes oludes; enamik on obligaat- sed aeroobid. Siia kuuluvad perekonnad *Allomyces*, *Blastocladia* ja *Coelomomyces*.

Munasviburseened (*Monoblepharidomycota*). Nende tallus on vahe- seinteta seeneniidistik, tihti kinnitub risoididega substraadile; arenevad üheviburilised liikumisvõimelised zoosporid; sugulisel paljunemisel on iseloomulik oogaamia, mille tulemusena areneb paksukestaline püsieos (oospor); nad on sapro- troofid. Tegemist on viburseente hõimkonna sôsarrühmaga. Siia kuuluvad perekonnad *Harpochytrium*, *Monoblepharis* ja *Monoblepharella*.

Vatsaviburseened (*Neocallimastigomycota*). Tallus on üherakuline, kinnitub substraadile risoididega; leiduvad ühe- või paljuviburilised (kuni 20) liikumisvõimelised zoosporid. Vatsaviburseened on obligaat- sed anaeroobid, kes elavad taimtoiduliste imetajate seedekulglas, kus lagundavad taimseid kiudaineid, tselluloosi. Siia kuuluvad perekonnad *Neocallimastix*, *Anaeromyces* ja *Orpinomyces*.

Seente ja loomade põlvnemist ühistest eellastest on kinnitanud hulk evolutsiooniuringuid, kus on kasutatud DNA-järjestusi.

Ikkeseened (*Zygomycota*). Tegemist on polüfüleetilise taksoniga, mille täpsem sisu ja jagunemine alamtaksoniteks ning nendevahelised fülogeneetilised suhted on tänini ebaselged. Osa autoreid peab varem sellesse hõimkonda kuulunud alamhõimkondade *Mucoromycotina*, *Entomophthoromycotina*, *Zoopagomycotina* ja *Kickxellomycotina* hõimkondlikku kuuluvust lahtiseks, teised ühendavad need endiselt ikkes-

seente hõimkonda [2, 7]. Nii mõnigi autor käsitleb alamhõimkonda *Entomophthoromycotina* hõimkonna tasemel *Entomophthoromycota* [4].

Peale selle on kirjeldatud uus alamhõimkond *Mortierellomycotina*. Need on peamiselt saprotroofid mul- las ja taimsel materjalil, harvem loomade ja inimese mikroobikoosluse liikmed, kes võivad peremehe nõrgenedes muutuda patogeenseks. Selle taksoni asend seente fülogeeneesi- puul pole selgunud.

Kõigile alamhõimkondadele on omane hästi arenenud hulktuumne rakuvaheseinteta või rakuvaheseintega seene- niidistik, mis tihti kinnitub risoididega substraadile. Mittesugulisel paljunemisel tekivad liikumis- võimetud aplanosporid ja sugulisel paljunemisel moodustub paksukestaline seigeos ehk sügospor, millest tavapäraselt idaneb sporangiumikandjal asuv sporangium. Osal liikidel ei ole sugulist paljunemist avastatud.

Mucoromycotina seltsi seened on saprotroofid muldas ja taimsel materjalil, sealhulgas toiduainetel, samuti ektomükoriisa moodustajad (*Endo-*



Seeneparasit mütsikutel (*Mycena*), kääveoseline lehikuhallik (*Spinellus fusiger*)

Foto: Vello Liiv

gone) või fakultatiivsed mükooside tekitajad: nutthalliku (*Mucor*) ja täpphalliku (*Rhizopus*) liigid. Mitut liiki, näiteks *Actinomucor elegans*, *Mucor racemosus* ja *Rhizopus microsporus*, kasutatakse fermenteeritud sojatoodete valmistamisel.

Pabula-sõnnikuhallik (*Pilobolus crystallinus*) on herbivooride sõnnikusaproob, kelle spoorid peavad levimiseks läbima looma seedetrakti (◇). Sporangiumikandja (5–6 mm) on positiivse fototropismiga, aplanosporoide valmides lõhkeb osmootse rõhu tõttu sporangiumikandja alune puhetunud osa, mille tõttu paisatakse sporangium kuni 2,5 m kaugusele. Soovijad saavad seda vaadata YouTube'ist: Fungus Cannon (www.youtube.com/watch?v=Y4n0b5rMqE0).



Foto: Vello Liiv

Pabula-sõnnikuhallik (*Pilobolus crystallinus*)

Entomophthoromycotina seened on obligaatsed parasiidid loomadel (lüliljalgsed) ja eostaimedel või saproobid.

Seeneliiki *Pandora neoaphidis* katsetatakse lehetäide biotörjes; tegemist on parasiidiga, kes tapab peremehe umbes kolm päeva pärast nakatumist. Seen kinnitab täilai- ba risoididega taimele, see kattub kreemika kuni pruunika seeneniidistikuga, millel arenevad koniidid.

Toakärbse-putukahallik (*Entomophthora muscae*) on parasiit toakärbsel jt kahetiivalistel (◇). Nakatunud putukatel muutub käitumine: nad ronivad näiteks rohkörte otsa või kinnituvad aknaklaasile. Seen tapab peremehe mõne päevaga, misjärel koniidikandjad tungivad putuka kehasegmentide vahelt välja.



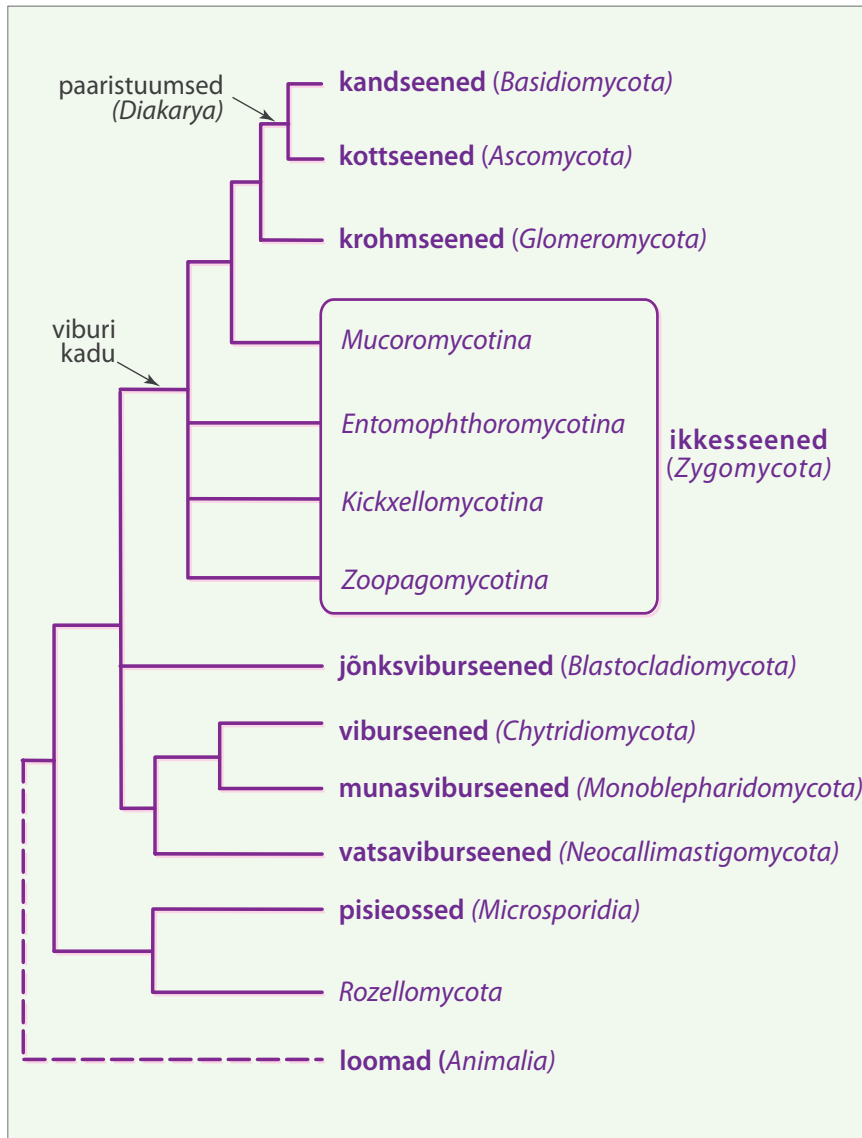
Foto: Achim Raschka / Wikimedia Commons

Lehetäi *Myzus persicae*, kelle on tapnud parasiitseen *Pandora neoaphidis*



Foto: Hans Hillewaert / Wikimedia Commons

Toakärbse-putukahallik (*Entomophthora muscae*) tapab kärbsse mõne päevaga



Seente elupuu [3, täiendatud 2 ja 5 andmetega]

Kickxellomycotina hulka on arvatud saprotroofid, seeneparasiidid või obligaatsed sümbiondid; perekonnad *Kickxella*, *Linderina* ja *Harpella*.

Zoopagomycotina. Hõlmab endo- ja ektoparasiite ainuraksetel, loomadel (nematoodid) ja seentel. Nagu tihti parasiitidel on neilgi iseloomulikud haustorid. Siia kuuluvad perekonnad *Zoopage*, *Cochlonema* ja *Syncephalis*.

Krohmseened (*Glomeromycota*). Nende tallus kujutab endast hästi arenenud hulktoomset rakuvaheseinteta seeneniidistikku. Nad paljunevad mitesuguliselt krohmeostega (glomerospor), mis on üsna suured (40–800 µm) ja paksuseinalised, sisalda-

vad ohtralt varuaineid ning sadu kuni tuhandeid tuumi.

Mõnel liigil võivad areneda sporokarpid: kuni 2–3 mm krohmeoste kogumid, mida seovad hüüfid ja millel võib kujuneda väliskiht (periidium). Kõik ligi 200 kirjeldatud liiki on obligaatsed arbuskulaarse mükoriisa moodustajad, kes enamasti pole peremeesspetsiifilised ja moodustavad arbuskuleid taime juurerakkudes ja vesiikuleid rakkudes või nende vahel. Huvilised saavad selle seenetaksoni kohta rohkem infot rahvusvahelise arbuskulaarse mükoriisat moodustavate seente kultuurikollektsiooni (INVAM) kodulehelt invam.caf.wvu.edu.

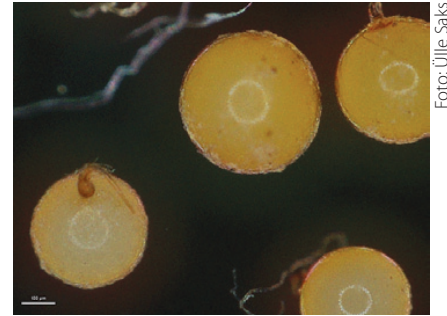


Foto: Ülle Saks

Krohmseene *Gigaspora margarita* krohmsees. Vasakpoolsel esel on näha sporogeense hüüfi jäänuk

Täna kolleeg Kadri Pärtelit, Urmas Kõljalg ja Tõnu Ploompuud nõuanete eest! Aitäh Kessy Abarenkovile ja Maarja Öpikule, kes tegid seeneliikide arvude väljavõtted andmebaasidest PlutoF või MaarjAM. ■

1. Cavalier-Smith, Thomas 1987. The origin of fungi and pseudofungi. – Rayner, Alan D. M. (ed.). Evolutionary biology of Fungi. Cambridge: Cambridge University Press: 339–353.
2. Corsaro, Daniele et al. 2014. Microsporidia-like parasites of amoebae belong to the early fungal lineage Rozellomycota. – Parasitological Research 113: 1909–1918.
3. Hibbett, David S. et al. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. – Mycological Research 111: 509–547.
4. Humber, Richard A. 2012. Entomophthoromycota: a new phylum and reclassification for entomophthoroid fungi. – Mycotaxon 120: 477–492.
5. James, Timothy Y. et al. 2006. Reconstructing the early evolution of the fungi using a six gene phylogeny. – Nature 443: 818–822.
6. Keeling, Patrick J.; Fast, Naomi M. 2002. Microsporidia: biology and evolution of highly reduced intracellular parasites. – Annual Review of Microbiology 56: 93–116.
7. Kirk, Paul M. et al. (eds.). 2008. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th ed, CAB International, Wallingford UK.
8. Moore, R. T. 1980. Taxonomic proposals for the classification of marine yeasts and other yeast-like fungi including the smuts. – Botanica Marina 23: 361–373.
9. Proust, Marko 2009. Päristuumsete elupuu. – Eesti Loodus 60 (2): 104–109.
10. Saar, Irja 2014. Sügisene sissevaade seenemaailma. – Eesti Loodus 64 (9): 488–493.
11. Öpik, Maarja et al. 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomeromycota*). – New Phytologist 188: 223–241.

Irja Saar (1973) on Tartu ülikooli mükoloog.