

Seente asend elupuul ja süstemaatika 2

Märtsinumbris alustasime seente süstemaatika tutvustamist: käsitlesime seente paiknemist elupuul ja jõudsime krohmseenteni [2]. Seekord on vaatluse all paaristuumised ehk kand- ja kottseened ning mõningad seeni meenutavad organismirühmad, keda varem peeti seente hulka kuuluvaks.

Irja Saar

Alamriik paaristuumised (*Dikarya*).

Nende seente tallus on üherakuline või seeneniidistikuna, elutsükklis üheski faasis viburit pole. Enamasti on olemas kaksiktuumne ehk dikarüootne arengufaas. Selle täpsem eestikeelne termin on „paaristuumne“, kuna tuumad pärinevad kahest haploidsest seeneniidistikust. Siia kuuluvad hõimkonnad kandseened (*Basidiomycota*) ja kottseened (*Ascomycota*).

Kottseente (*Ascomycota*) tallus on vaheseintega rakkudeks jaotatud seeneniidid või üksikrakud ehk nn pärmid, mis paljunevad pungumise või jagunemise teel. Kõigil suguliselt paljunevatel kottseentel arenevad eoskotid (askus), milles valmib enamasti kaheksa kotteost (askospori).

Kotteosed vabanevad keskkonda kas eoskoti kesta lagunemisel või paisatakse eoskotist aktiivselt veerõhu muutumise tõttu; eosed levivad enamasti tuulega, harvem vee või loomade vahendusel. Mittesugulisel paljunemisel moodustavad paljud kottseened lülieoseid ehk koniide, üksikrakud punguvad või poolduvad.

Mitmel kottseeneliigil on suguline paljunemine evolutsioonis kadunud või paljunevad nad suguliselt väga harva. Ainult koniididega paljunevaid seeni kutsutakse anamorfsedeks; suur osa anamorfidena kirjeldatud seeneliike on osutunud kottseente hulka kuuluvaks. Tuntumad ana-

morfsed perekonnad on kerahallik (*Aspergillus*) ja pintselhallik (*Penicillium*), tegemist tavaliste nn hallitustega toiduainetel.

Kottseened on taimejäänuste saprotroofid, sealhulgas toiduainetel, sümbiondid taimedega (mükoriisa, samblik), endofüüdid taimedes või parasiidid taimedel, loomadel ja seentel.

Ürgkottseened (*Taphrinomycotina*).

Need on üherakulised või seeneniidite ja üherakulistena levinud kottseened. Tavaliselt viljakehad puuduvad. Erand on perekond *Neolecta*, kes moodustab algelisi lehtereoslaid.

Alamhõimkonnale nime andnud perekonna luudik (*Taphrina*) liigid on taimeparasiidid, kes panevad taimekoed vohama, tekitades lehepuhetisi ja n-ö nõialuudasid. Näiteks ploomiluudik (*Taphrina pruni*) tekitab ploomi-kott-tõbe: viljad pikenevad, kõverduvad ja kuivavad, seemet ei moodustu. Kaskedel põhjustab nn tuule- või nõialuudi kaseluudik (*Taphrina betulina*).

Seeneperekonna *Pneumocystis* kuuluvus seeneriiki tehti kindlaks



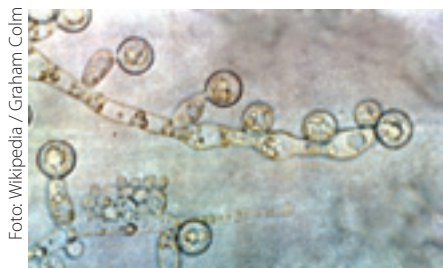
Ploomiluudik (*Taphrina pruni*) põhjustab ploomi-kott-tõbe



Foto: Kadri Pärtel

Kottseene *Hyphodiscus stericola* eoskott kaheksa eosega

Foto: Malcolm Store



Seeneliik *Candida albicans* kuulub inimese mikrofloorasse

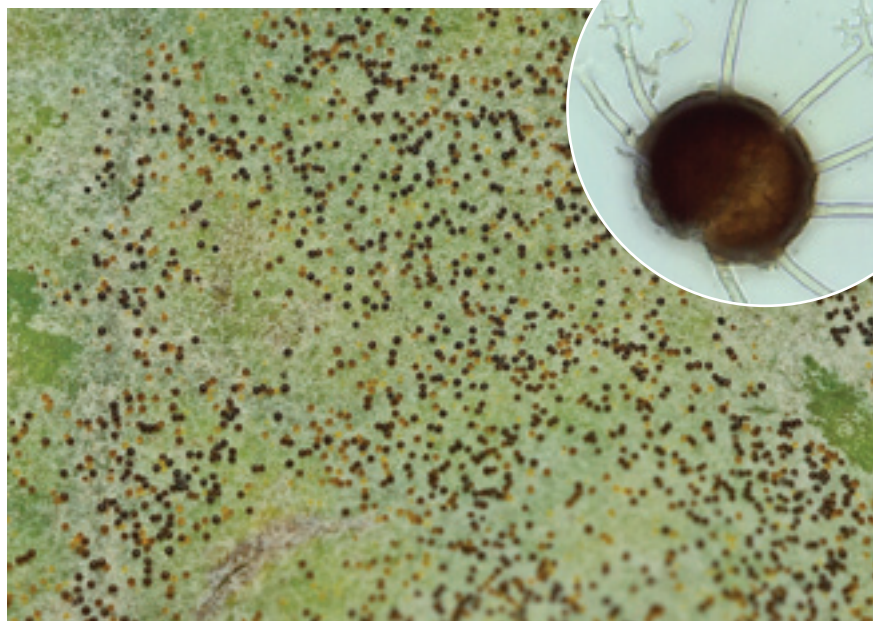


Kobarsüsikul (*Xylaria* sp.) on sulgeoslad stroomasse süvendunud

üsna hiljuti. Selle perekonna liigid elavad imetajate kopsus (inimestel liik *P. jirovecii*), kus nad võivad immuunpuudulikkusega isenditel põhjustada kopsupõletikku.

Enamik pärmkottseente (*Saccharomycotina*) liike on üherakulised n pärmid (sageli moodustub neil pseudomütseel: pärmirakud jäävad pun gumise järel üksteise külge ahelasse) või seeneniidistikuga liigid. Teada on dimorfseid liike, mis keskkonnaoludest tingituna kasvavad kas seeneniidistikuna või pärmina. Näiteks võib tuua inimese mikrofloorasse kuuluva seeneliigi *Candida albicans*, kes kasvab inimese nahal ja kehaõõnsustes pärmina, aga eluskultuuri viiduna toatemperatuuril seeneniidistikuna. Viljakehad neil seentel puuduvad.

Siia kuulub pagaripärm (leiva-pärmkottseen, *Saccharomyces cerevisiae*), keda kasutatakse toiduainetööstuses veini, õlle ja pagaritoodete valmistamiseks. Mitut liiki kasutatakse ka ravimitööstuses valkude või ensüümide (insuliin) ja vitamiinide (riboflaviin ehk B₂) tootmisel. Leiva-pärmkottseen on esimene seeneliik, kelle genoom on täielikult sekveneeritud, mis võimaldab seda liiki kasutada mudelorganismina geneetika- ja molekulaarbioloogia töödes.



Tamme jahukaste tekitaja (*Erysiphe alphitoides*) viljakehad on peiteoslad

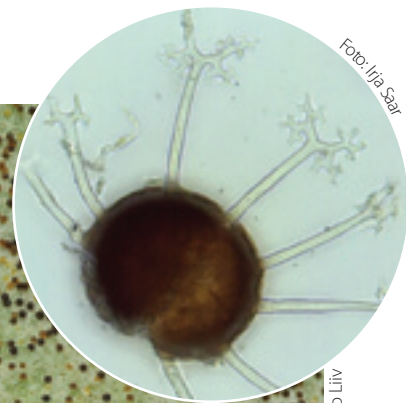


Foto: Irla Saar

Foto: Vello Liiv



Suure punaliudiku (*Aleuria aurantia*) viljakeha on lehtereosla

Foto: Vello Liiv

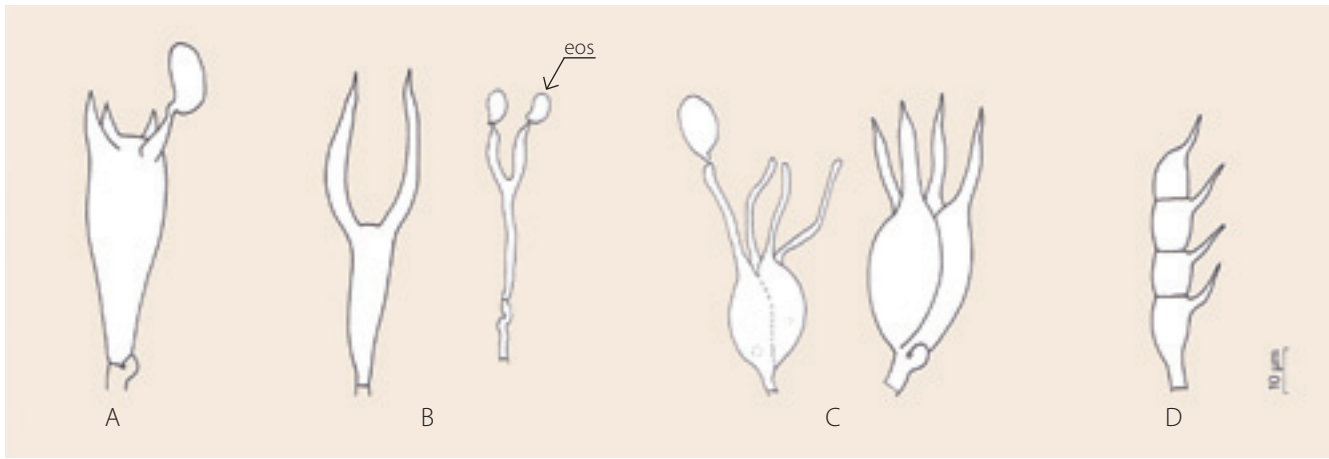
Päriskottseened (*Pezizomycotina*) moodustavad seeneniidistiku ja kõik suguliselt paljunevad liigid viljakehasid (askoom), mida on teada kolme tüüpi.

Leiva-pärmkottseen on esimene seeneliik, kelle genoom on täielikult sekveneeritud.

Peiteosla (kleistoteetsium) on kerajas ja täielikult suletud viljakeha, eosad vabanevad pärast viljakeha seinä lõhenemist.

Sulgeosla (periteetsium) on pirnjas või kerajas viljakeha, kust eosad vabanevad erilise suudme (ostiool) kaudu. Mitmel liigil arenevad peiteoslad süvendunult stroomasse: seeneniidistikust moodustunud kompaktnen kõva struktuur, mille pinnal või sisemuses tekiavad ka mittesugulise paljunemise käigus moodustunud koniidid.

Lehtereosla ehk apoteetsium on avatud erikujuline viljakeha: tüüpiliselt kausjas või ketasjas, tihti jalaga,



◇. Kandseente eoskandade tüübid. Üherakuline holobasiid: A – šampinjonilaadsed (*Agaricales*), eoskanna alusel on näha väike mügar, mis on kandseentele ainuomane pannel; B – pisarseenelaadsed (*Dacrymycetales*); neljarakuline fragmobasiid: C – kõhrikulaadsed (*Tremellales*), D – kõrvtarrikulaadsed (*Auriculariales*)

kotteosed paiknevad viljakeha ülaküljel. Harvem on see eristunud jalaks ja kübaraks, kus eosed paiknevad kübara välispinnal, näiteks mürklil (*Morchella*) ja kogritsal (*Gyromitra*), või on arenenud suletud viljakehaks, näiteks trühvlil (*Tuber*), kus eosed arenevad viljakeha voldistunud sisepinnal.

Kandseente (*Basidiomycota*) talus on vaheseintega rakkudeks jaotatud seeneniidid, harvem leidub elutsüklis üksikrakke ehk pärme. Kaksiktuumalisel seeneniidistikul näeme sageli pandlaid. Need on vaheseina kohal olevad väiksed külgmised väljakasvud, mis tagavad eraldi kahe tuuma mitootilise jagunemise.

Sugulisel paljunemisel arenevad kas nuijad üherakulised eoskannad (holobasiid) või risti- või pikivahe-seintega neljaks rakuks jagunenud eoskannad (fragmobasiid). Igal eoskannal paiknevad erilistel eostuge-del (sterigma) ühekaupa kandeosed (basidiospoor).

Tavaliselt areneb igal eoskannal neli kandeost, kuid on teada ka liike, millel neid on üks kuni kaheksa. Enamik kandseente eoseid on ballistospoorid, st kandeoste valmides vabanevad nad eoskandadelt aktiivselt erilise mehhanismi ehk pindpinevuse katapult (ingl k *surface tension catapult*) abil. Erandid on kinniste viljakehadega nn puguseente liigid.

Kandeose pinnale eritub eosnaba jätkele eoseseina kaudu hügrokoop-

set ainet (suhkrud), mis kondenseerib õhuniiskuse veetilgakesena (Bulleri tilgake). Nüüd on kaks võimalust, kas 1) moodustub teine madalam veetilk Bulleri tilga lähedale ja kaks veetilk ühinevad või 2) Bulleri tilgake valgub ümber eose. Mõlemal juhul muutub eose massikese, mistõttu eos vabaneb eostoelt.

Mittesugulisel paljunemisel, mida tuleb kandseentel harvemini ette kui kottseentel, moodustuvad koniidid.

Kandseened on taimejäänuste saprotroofid, sealhulgas puidulagundajad, sümbiondid taimedega (mükoriisa, samblik) ja putukatega või parasitid taimedel, loomadel ja seentel.

Roosteseente (*Pucciniomycotina*)

alamhõimkonnas on seeneniidistik enamasti hästi arenenud. Vaid mõnes rühmas on teada ka pungrakkudega pärmitaolisi vorme. Viljakehad puuduvad või on algelised. Roosteseened on valdavalt taimede parasitid, põhjustades mitme kultuurtaime saagikadusid. Harvem elavad roosteseened teistel seentel või putukate (kilptäid) sümbiontidena (*Septobasidium*). Vähesed liigid on saprotroofid.

Tuntuim ja suurim seenerühm on roosteseened (roosteliselaaadsed, *Pucciniales*), kes on oma nime saanud rauaroostet meenutavate eoskoogumike järgi. Tegemist on obligaat-



Foto: Vello Liti

Roosteseene *Gymnosporangium clavariiforme* kevadeoslad arenevad viirpuudel, tekitades neil lehtedel, marjadel ja okstel näsaroostet. Talieoslad moodustuvad kevadel harilikul kadakal ja need on niiskena silmatorkavad limased sültjad kogumikud



Pohla-paisseen (*Exobasidium vaccinii*) on sage parasiit pohlal jt kanarbikulaadsetel. Nakatunud lehed puhetuvad kausjalt, värvuvad rohkelt tekkiva antotsüaani tõttu punakaks või lillakaks. Eoskannad (holobasiid) arenevad kihina taimekoos epidermi all tekkival stroomal

sete taimeparasiitidega, kelle seeneniidistik tungib taime sisse taimerakkude vahele. Neil arenevad haustoriid, mis tungivad taimerakkudesse ja mille kaudu seen imab toitaineid.

Elutsükklis on kuni viis arengujärku, mille käigus arenevad järgmised levised. Neid tähistatakse rooma numbritega järgmiselt: 0 – spermoogoonid, I – kevadeosad (etsiospoor), II – suvieosad (uredospoor), III – talieosad (teliospoor), IV – eoskand ehk basiid (pikivaheseintega neljaks rakuks jagunenud fragmobasiid).

Nõgiseened on obligaaitsed taimeparasiidid, olulised kultuurtaimede saagikao põhjustajad.

Seeneriigis erandlikult vahetavad paljud liigid elutsükli jooksul peremeest: vaheperemeestaimel arenevad teatud arengujärgud (0, I). Paljude roosteseente vaheperemees-taimed on siiani teadmata ja osa liike läbib terve elutsükli ühel peremehel.

Nõgiseened (*Ustilaginomycotina*). See on kandseente alamhõimkond, kus seeneniidistik on hästi arenenud, kuid tavaline on ka saprotroofne pär-

mitaoliste pungrakkude staadium.

Viljakehad puuduvad. Iseloomulike struktuuridena moodustuvad paksukestalsed püsieosad – nõgieosad, millel areneb ühe- või neljarakuline eoskand või selle analoogina promütseel. Nõgiseened on obligaaitsed taimeparasiidid, olulised kultuurtaimede saagikao põhjustajad.

Maisi-lendnõgi (*Ustilago maydis*) on maisiparasiit, kellega nakatunud maisitõlvikuid peetakse Mehhikos delikatessiks (*huitlacoche/cuitlacoche*), mille söömise komme on väidetavalt pärit asteekidelt. Toiduvalmistamiseks kogutakse seenemaitsetelised pahad enne nõgieoste valmimist, kuna siis muutuvad need kuivaks ja tol mavaks. Pahad kogutakse kaks-kolm nädalat pärast seenega nakatamist, see nele on kasvuks sobivaim põuane ja soe ilm (25–34 °C). Eestist koguti seda seent viimati 2010. a Tartumaalt Rahingelt.

Eoslavaseened (*Agaricomycotina*) on kandseente alamhõimkond, kus seeneniidistik on hästi arenenud ja viljakehad mitmekesise kujuga (basi-



Leidsin 2013. aasta mais Haanja suvekodusse saabudes õuekäimla seinalt huvitava valge moodustise. Päeva jooksul toimusid sellega suured muutused. Ilmusid pisikesed mardikad ja mingid vedelikutilgad. Järgmisel päeval oli alles vaid kuivav kest. Saadan mõned pildid nähtust. Kas nad arenesid seal sees või saabusid mujalt ja kes nad on?

Hilja Soovik

Vastab mükoloog **Veiko Kastanje**: Visuaalsel vaatlusel on tegemist limaseene *Enteridium lycoperdon* etaaliumiga. Putukad söövad tema eoseid ja saabusid seetõttu juba varakult, enne viljakeha lõplikku valmimist.

Entomoloog **Ilmar Süda**: Seenel on sugukonda *Leiodidae* kuuluvad mardikad liigist *Anisotoma humeralis*. Neid kohatakse peamiselt limaseente, aga ka torikuliste viljakehadel, Eestis sagedasti. Nad toituvad seenesporidest.

Foto: Vello Liiv



Pruun kõhrlik (*Tremella foliacea*) on saprotroof puidul, moodustab neljarakulisi fragmobasiide

Foto: Vello Liiv



Pisi-hundipiim (*Lycogala exiguum*) on silmatorkav, aga Eestis harva leitav liik



Foto: Malcolm Storey

Ristõieliste-piimlaketõvik (*Albugo candida*) on parasit hiirekõrval

dioom). Kandeosed arenevad eoslaval (hümeenium), kus peale eoskandade (holo- või fragmobasiidid) võivad moodustuda erikujulised steriilsed moodustised: tsüstiidid või seetad.

Eoslavaseened on saprotroofid – siia rühma kuulub enamik puidulagundajaid –, parasitid taimedel, loomadil ja seentel või sümbiondid taimede (mükoriisa, samblikud) ja putukatega.

Siis kuulub ka krüptokokkooosi tekitaja *Filobasidiella neoformans* (anamorf *Cryptococcus*), kes on ohtlik immuunpuudulikkusega inimestele. Nakatutakse hingamisteedesse sattunud koniidide ja/või kandeostega. Seen põhjustab kopsupõletikku, kuid võib verrega kanduda luudesse, nahka, silmadesse või ajju, kus põhjustab ajupõletikku (meningiit).

Ajalooliselt on seeneriiki kuulunud mitu seentega sarnanevat taksonit, mis tänapäevaste teadmiste alusel kuuluvad teistesse riikidesse [1].

Ebalimakud (*Acrasiomycota*) kuu-

luvad ekskavaatide (*Excavata*) hulka, nuuterlimakud (*Phytomyxea*, endine *Plasmodiophoromycota*) juurjalgsete (*Rhizaria*) hulka, *Dictyosteliomycota* ja limakud (*Mycetozoa*; endine limaseened, *Myxomycota*) kuuluvad amööbide (*Amoebozoa*) sekka ning munasseened (*Oomycota*), esiviburikud (*Hypochytridiomycota*) ja vesilimakud (*Labyrinthulea*, end *Labyrinthulomycota*) aga stramenopiilide (*Stramenipila*, ka *Stramenopila*, *Stramenopiles*) hulka.

Tutvustame neist siin ainult paari tuntumat rühma.

Limakud (*Mycetozoa*) on fagotroofsed organismid, kes toituvad bakteritest ja seeneosadest. Nende elutsükliks on olenevalt niiskuseloludest kas amööboidsed (müksamööb) või kaheviburilised zoosporid (müksoflagellaat). Mõlemad rakutüübid võivad niiskustingimuste muutudes teiseks muunduda ja ebasoodsates oludes moo-

dustada pikaealisi paksukestalisi mikrotsüste.

Paariti liitudes tekib diploidne sügoot, mis toitub ja kasvab, ning moodustub iseloomulik hulktuumne plasmoodium. See on mitmel liigil palja silmaga nähtav aeglaselt liikuv limatomp, mis ebasoodsates oludes moodustab paksukestalise sklerootsiumi. Sugulisel paljunemisel arenevad sporofoorid eostega, mis on enamasti hulgakesi koos mitmesugusel taimsel surnud substraadil.

Munasseente (*Oomycota*) tallus on üherakuline või tavaliselt rakuheseinteta niidistik, nende rakukestta moodustab tselluloos, mitte kitiin nagu seentel. Mittesugulisel paljunemisel moodustuvad munasseentel kaheviburilised zoosporid, sugulisel paljunemisel aga paksukestalised oosporid. Nad on saprotroofid või taimede, loomade parasitid.

Tuntuimad on seltsi ebajahukasteliselalaadsed (*Peronosporales*) liikmed, kes on taimeparasitid tavaliselt lehe alaküljel, kus moodustub viltjas valge või kreemikas niidistik, kerajad haustorid tungivad peremehe rakkudesse. Sporangiumid funktsioneerivad maismaa liikidel nn koniididena: idanevad niidistikuks, niisketes oludes ja vees idanevad zoosporideks.

Kartuli-lehemädaniku tekitaja (*Phytophthora infestans*) on fakultatiivne parasit kartulil ja tomatil, põhjustades kartulil lehemädanikku ja mugula-pruunmädanikku, tomatil viljamädanikku ja lehelaiksust. Nakatunud taimerakud surevad; pärast taime hukkumist kasvab seen surnud taimeosadel saproobina. ■

Täna Kadri Pärtelit, Urmas Kõljalga ja Tõnu Ploompuud kasulike nõuanete eest! Bellis Kullman Eesti maaülikoolist pakkus alamriigi *Dikarya* eestikeelseks nimetuseks paari-stuumsed.

1. Prou, Marko 2009. Päristuumsete elupuu. – Eesti Loodus 60 (2): 104–109.
2. Saar, Irja 2015. Seente asend elupuul ja süstemaatika 1. – Eesti Loodus 66 (3): 20–24.

Irja Saar (1973) on Tartu ülikooli mükoloog.