

Tartu Ülikool  
Loodus- ja täppisteaduste valdkond  
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut  
Botaanika osakond

Märt Kose

Seente perekonna *Pseudotomentella* (*Basidiomycota*,  
*Thelephoraceae*) bioloogia ja süstemaatika

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Prof. Urmas Kõljalg, Ph.D.

Tartu 2017

## Seente perekonna *Pseudotomentella* (*Basidiomycota*, *Thelephoraceae*) bioloogia ja süstemaatika

Käesoleva töö eesmärk oli anda eestikeelne ülevaade *Pseudotomentella* morfoloogiast, bioloogiast ja süstemaatikast. Kirjeldatakse *Pseudotomentella* iseloomulikke tunnuseid, elupaika ja eluviisi, samuti selgitatakse ektomükoriisete seente olulisust keskkonnas. Töös selgub, et spetsiaalset ettevalmistust ja mikroskoopilist uurimist nõudev morfoloogiliste tunnuste kasutamine ei pruugi olla kõige kindlam viis liikide süstematiseerimiseks, sest morfoloogial põhineva taksonoomia ajalugu on heitlik. Näidatakse ka arenguid molekulaarses süstemaatikas ning soovitatakse morfoloogilisi tunnuseid kasutada koos molekulaarsete andmetega nii liikide määramisel kui süstematiseerimisel. Lõpuks esitatakse perekonna liikide maailma levikukaardid koos terve perekonna levikukaardiga. Ülevaadetest ja levikukaartidest järeldub, et *Pseudotomentella* levib eelkõige põhjapoolkeral Palearktise ja Nearktise biogeograafilistes riikondades. Samuti tõdetakse, et perekonnast rohkem teada saamiseks tuleb väheseid andmeid võimalusel juurde koguda.

**CERCS kood:** B230 Mikrobioloogia, bakterioloogia, viroloogia, mükoloogia

**Märksõnad:** Seened, *Thelephoraceae*, *Pseudotomentella*, morfoloogia, ektomükoriisa, süstemaatika, molekulaarne süstemaatika

### **Biology and systematics of the fungal genus *Pseudotomentella* (*Basidiomycota*, *Thelephoraceae*)**

The purpose of this publication was to give an overview of the ectomycorrhizal fungal genus *Pseudotomentella*. So far, no information has been published in Estonian and of seven species present in Estonia, only one has been given a name in Estonian. Author described the morphology, biology and taxonomy of the genus. An overview of the ectomycorrhizal traits of genus and a general overview of the importance of ectomycorrhizal symbiosis were given. History of taxonomy was provided while emphasising the difficulties of systematics based on morphological traits and the hidden lifestyle of the genus. An introduction of molecular systematics and DNA barcoding was described with an overview of PlutoF workbench and UNITE database of fungal DNA sequences. Finally, distributional maps of species and genus was provided with a conclusion that the genus prefers boreal and nemoral forests of Palearctic and Nearctic biogeographical regions.

**CERCS code:** B230 Microbiology, bacteriology, virology, mycology

**Keywords:** Fungi, *Thelephoraceae*, *Pseudotomentella*, morphology, ectomycorrhiza, systematics, molecular systematics

# Sisukord

Sisukord .....	3
Sissejuhatus .....	4
1. Perekonna väärdkoorik üldiseloomustus .....	5
1.1. Taksonoomia .....	5
1.2. Morfoloogiline kirjeldus .....	6
1.3. Bioloogia .....	11
1.3.1. Elupaik .....	11
1.3.2. Eluviis .....	12
1.3.3. Ektomükoriisa levik ja tähtsus .....	14
2. Süstemaatika .....	16
2.1. Süstemaatika ajalugu .....	16
2.2. Molekulaarne süstemaatika .....	24
2.3. Pseudotomentella levik .....	27
Järeldused .....	35
Kokkuvõte .....	36
Summary .....	37
Kasutatud kirjandus .....	38
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks .....	46

## Sissejuhatus

Värdkoorik (*Pseudotomentella*) on ektomükoriisete seente perekond, mille kohta eestikeelne kirjandus puudub täielikult. Seitsmest Eestis kasvavast liigist on eestikeelne nimi vaid ühel – Tõmmu värdkoorik (Joonis 1.). Liikide morfoloogiline eristamine ja taksonoomia on keeruline ning ajas palju muutunud. Molekulaarsete meetodite juurdudes on uuritud põgusalt ka *Pseudotomentella* liike, kuid eraldi selle perekonna esindajaid käsitlevaid molekulaarseid uurimusi ei ole ilmunud.

Käesoleva töö eesmärkideks on:

- 1) Anda ülevaade *Pseudotomentella* morfoloogiast ja bioloogiast eesti keeles
- 2) Anda ülevaade *Pseudotomentella* ja teiste ektomükoriisete seente eluviisist ja rollist ökosüsteemis
- 3) Tutvustada molekulaarse süstemaatika rakendusvõimalusi seente süstemaatikas
- 4) Luua andmebaasistatud kirjade põhjal *Pseudotomentella* levikukaardid



**Joonis 1.** Tõmmu värdkoorik (*Pseudotomentella nigra*). Foto: Urmas Kõljalg.

# 1. Perekonna vädtkoorik üldiseloostus

## 1.1. Taksonoomia

Seente perekond vädtkoorik (*Pseudotomentella*) kuulub lehtnahnkiseliste sugukonda (*Thelephoraceae*), lehtnahnkiselade seltsi (*Thelephorales*), mittelehikseente klassi (*Agaricomycetes*), kandseente hõimkonda (*Basidiomycota*) ning riiki seened (*Fungi*). eElurikkuse andmebaasi ([www.elurikkus.ut.ee](http://www.elurikkus.ut.ee)) andmetel kuulub perekonda vädtkoorik 12 liiki, millest 7 esineb Eestis. Eestikeelset nimetust omab üks liik – Tõmmu vädtkoorik (*Pseudotomentella nigra*) („eElurikkus - Pseudotomentella“, s.a.), mis on Eesti ohustatud liikide punase nimestiku kategoorias „ohustatud“ („eElurikkus - P. nigra“, s.a.). Perekonna tüüpiliigiks on *Pseudotomentella mucidula* (P. Karst.) Svrček (Kõljalg, 1996) (Joonis 2.). Vädtkoorik kuulub ektomükoriisete seente hulka.



**Joonis 2.** *Pseudotomentella mucidula* (P. Karst.) Svrček basidiokarp. Järvelja ürgmetsakvartal. Autori foto.

## 1.2. Morfoloogiline kirjeldus

Perekonna *Tomentella* esindajate viljakeha on hõimkonnale *Basidiomycota* iseloomulik basidiokarp ehk basidioom. Basidiokarbid on resupinaatsed ehk paiknevad substraadil suunaga maapinna poole. Viljakeha on substraadile liibunud ning võib kasvada pidevana või ebaühtlasena. Hümeenium ehk eoslava on pehme, sama värvusega kui mütseelipõimik või märksa heledam ja kahvatum. Steriilne viljakehaserv võib esineda, kuid võib ka puududa (nt *P. atrofusca*). Hümeeniumi alla jääv basidiokarp on tekstuurilt koorikjas, nahkjas või viltjas (Kõljalg, 1996).

Mütseelipõimiku ja basidiokarbi servade hüüfid on enamasti dimiitsed, harva monomiitsed (Kõljalg, 1996; M. J. Larsen, 1968b). Dimiitses mütseelis on nii generatiivsed kui skeletihüüfid, monomiitses ainult generatiivsed hüüfid (Corner, 1932). Generatiivsed hüüfid on vähe diferentseerunud, eraldatud rakuvaheseintega ning asuvad pika, ühe rakukihi paksuse niidina. Generatiivsed hüüfid esinevad kõikidel seentel alati. Skeletihüüfid on paksema rakukestaga ja võrreldes generatiivsete hüüfidega väga pikad, andes *Pseudotomentella* basidiokarpidele iseloomuliku tekstuuri (Parks, 2017).

Generatiivsete hüüfide rakkude vaheseinad on lihtpooriga (nt *P. atrofusca*) või pandlaga (nt *P. humicola*), mis moodustub kahe raku ühenduskohale. Pannalde ülesanne on tagada hüüfirakkude jagunemisel erinevate rakutuumade sattumine järglasrakku (Joonis 5.). Olenevalt liigist võib pandlaid olla üksikult kuni sagedaselt. Skeletihüüfidel pandlaid ei moodustu (Parks, 2017).

Subhümeeniumi<sup>1</sup> hüüfid on lihtsa vaheseinaga või pannaldega, võivad olla nii õhukese kui paksu rakukestaga. Hüüfid on hüaliinsed, värvudes 3% KOH lahusega töötlemisel pruunikaks või osaliselt rohekaks. Tsüstiide<sup>2</sup> ei esine (Kõljalg, 1996).

---

<sup>1</sup> Subhümeenium ehk hüpoteetsium – vahetult hümenofoori all paiknev kiht, mis eristub basidiokarbi üldisest ehitusest (Kalamees, Randlane, Sõmermaa, & Toom, 2001).

<sup>2</sup> Tsüstiid – Hümenofooris või pinnastruktuurides tipmise või otsmise asetusega steriilne struktuur (Kalamees et al., 2001).

Basiidid ehk eoskannad on toruja kujuga, valmimata vormid on nuiakujulised. Paigutuselt püstised, kohati vedrujalt kõverdudes. Basiididel esineb rakuvaheseinu harva. Värvuselt on hüaliinsed, 3% KOH lahusega töötlemisel värvuvad osaliselt roheliseks. Eostugesid on neli (Kõljalg, 1996).

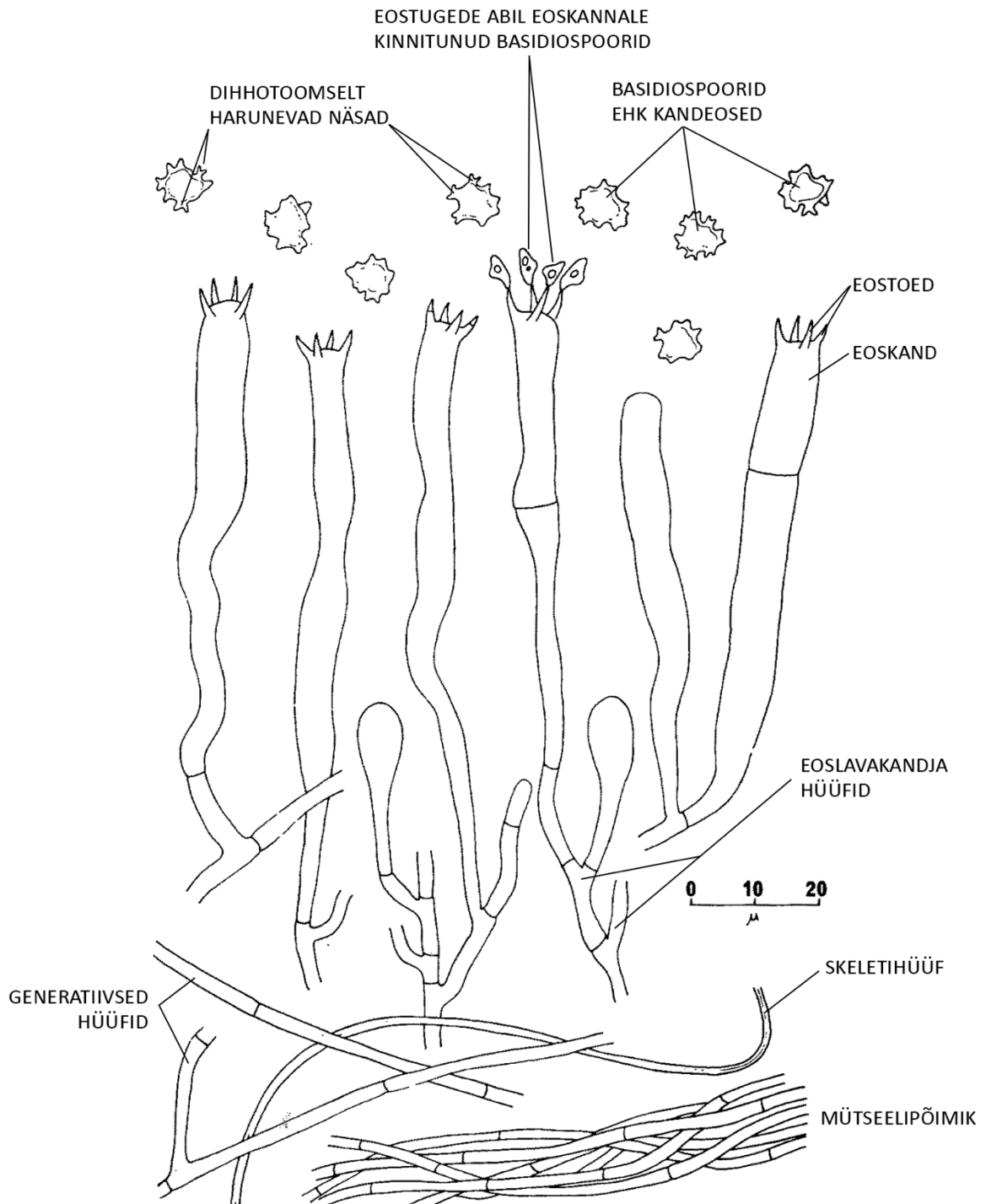
Basidiospoorid ehk kandeosed on sopilised ja kolmnurkse põhiplaani, eostoele kinnitumise koht on laienenud. Võib esineda ka vorme, millel kinnituskoha poolne külg on kerajas, kaugem külg munajas. Sopistumine toimub kaheks või kolmeks suuremaks sopistuseks. Värvus on hüaliinne<sup>3</sup>, 3% KOH lahuse ja destilleeritud veega töötlemisel värvub pruunikaks. Klamüdospoorid<sup>4</sup> võivad esineda (M. J. Larsen, 1974) või puududa (Kõljalg, 1996).

Joonis 3. ja Joonis 4. kujutavad kahe *Pseudotomentella* liigi morfoloogiat, Joonis 6. kujutab suurendust *Pseudotomentella larsenii* basiidist ja basidiospooridest.

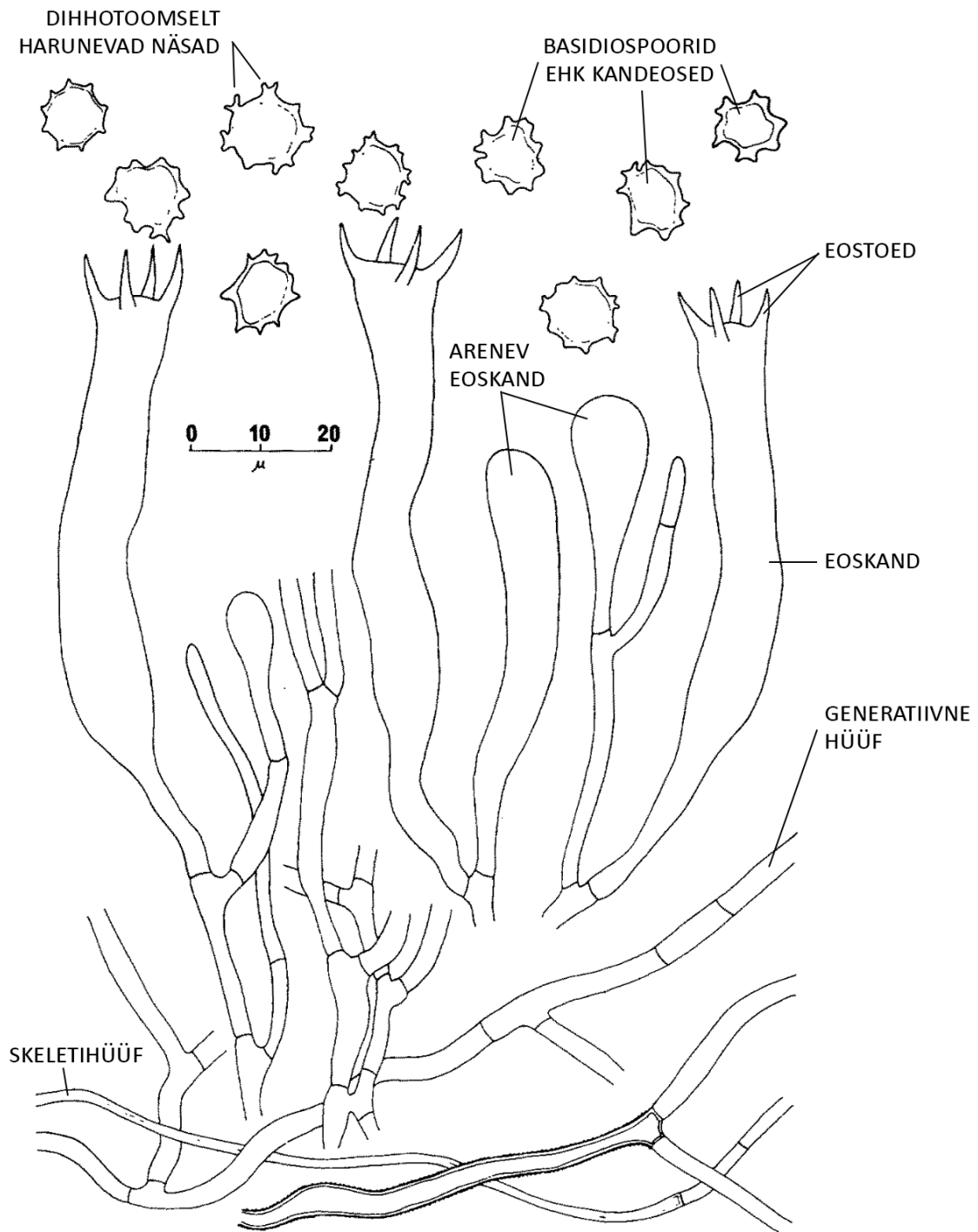
---

<sup>3</sup> Hüaliinne – klaasjas, piimjas, peaaegu läbipaistev

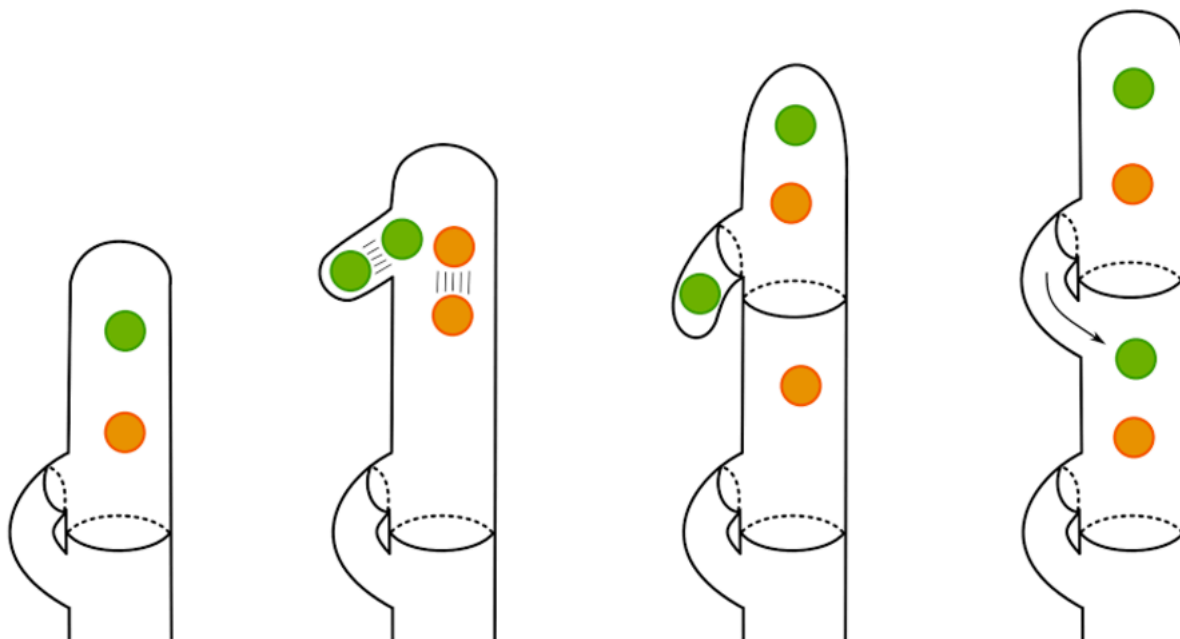
<sup>4</sup> Klamüdospoor – mitesugulise paljunemise teel tekkinud paksu rakukestaga puhkeos (Parks, 2017).



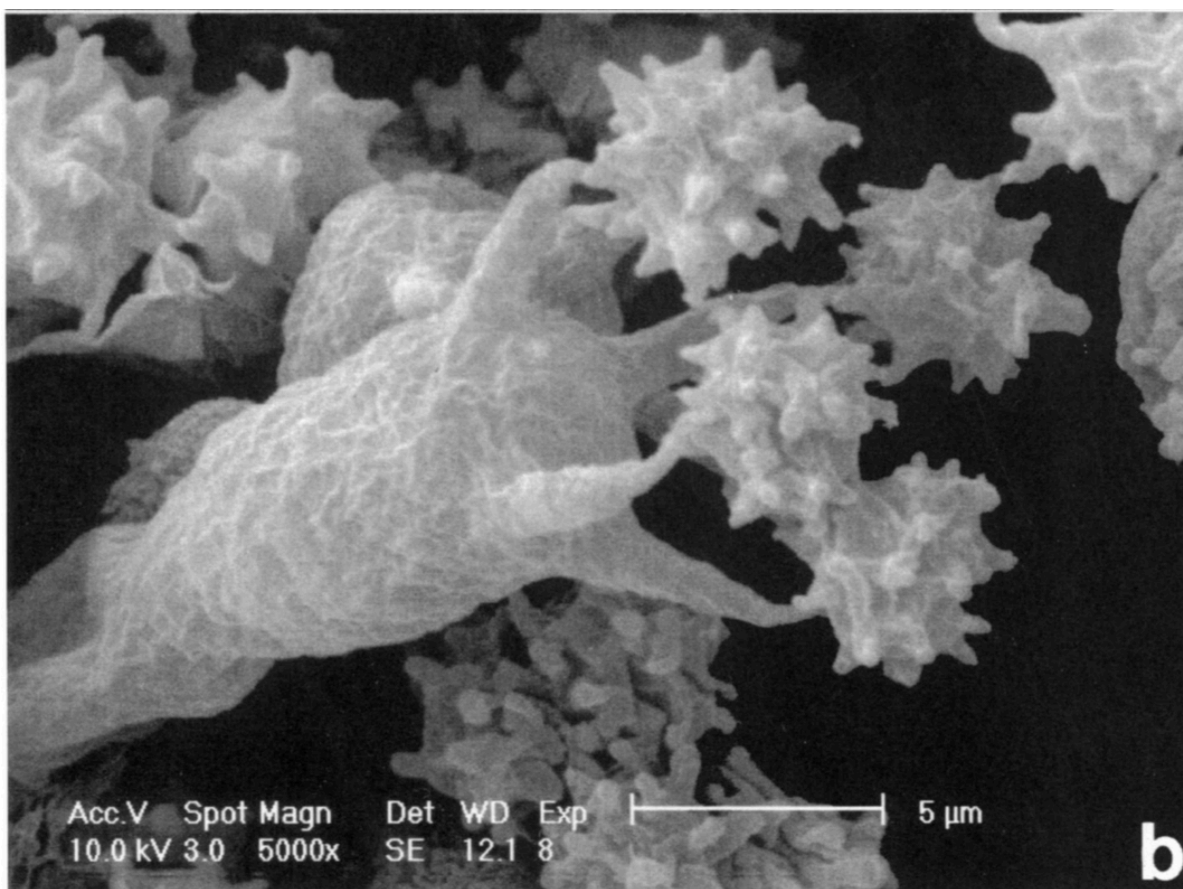
**Joonis 3.** Liigi *Pseudotomentella flavovirens* morfoloogia. Joonis põhineb holotüübil (M. J. Larsen, 1968b).



**Joonis 4.** Liigi *Pseudotomentella nigra* morfoloogia. Joonis põhineb holotüübil (M. J. Larsen, 1968b).



**Joonis 5.** Rakutuumade jagunemine ja pandla moodustumine generatiivsete rakkude jagunemisel (Parks, 2017).



**Joonis 6.** *Pseudotomentella larsenii* basiid eostugede ja basidiospoorigega. Skaneeriv elektronmikroskoop (Kõljalg & Dunstan, 2001).

## 1.3. Bioloogia

### 1.3.1. Elupaik

Svrček'i (1958) järgi eelistab *Pseudotomentella* varjulist elupaika, kasvukohtadena puutüvesid, maas kõdunevat puitu, samblaalust ning kõdunevate okste ja lehtede alust ning moodustab viljakehi sügisel. Wakefield (1960) mainib huumuskooriku all, mullas ja kivil kasvumist ja kirjeldab tüüpilise elupaigana niisket metsa. Larsen'i tööd (Michael J. Larsen, 1967a) täpsustavad kasvukohtadena erinevate okaspuude perekondade *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Thuja*, *Tsuga* ja lehtpuude perekondade *Acer*, *Betula*, *Castanea* tüved, laguneva puidu ning kõdu nende puude vahetus läheduses. Kõljalg (1996) lisab loetellu okaspuude perekonnad *Abies* ja *Larix*, lehtpuude perekonnad *Alnus*, *Corylus*, *Fagus*, *Maackia*, *Populus*, *Quercus*, *Sambucus*, *Sorbus*, *Tilia*, *Ulmus* ning rohttaimede perekonna *Sasa*. Kõljalg ja Dunstan (2001) lisab kasvukohana lehtpuude perekonna *Eucalyptus* domineerimisega metsad koos tähelepanekuga, et *P. larsenii* eelistab substraadina põlenud ja söestunud puitu.

Rohke hästilagunenud puidu olemasolu eeldab metsa looduslikku ilmet ning vähest inimtegevust, mõned liigid (nt *P. humicola* (Kõljalg, 1996)) eelistavadki vanu metsi. Eestis on selline kasvukoht näiteks Järvelja ürgmetsakvartalis (Joonis 7.)

Kuigi *Pseudotomentella* liike seostatakse eelkõige boreaalsete metsadega, on üha rohkem teateid ektomükoriisete seente levikust troopilistes metsades (Haug, Weiß, Homeier, Oberwinkler, & Kottke, 2004; Peay, Kennedy, Davies, Tan, & Bruns, 2010; Tedersoo et al., 2008). Võib arvata, et ka *Pseudotomentella* esindajaid leidub boreaalsest vööndist väljaspool rohkem, kui viitavad senised leiud Marokost, Gabonist ja Austraaliast.

Taylor ja Alexander (2005) sõnul on tavaliselt võimatu basidiokarbile lähima puuliigi järgi osutada, et just see müko- ja fotobiont on sümbiontses suhtes. Juhul kui ei selgitata seenmantli kaudu foto- ja mükobiondi liiki, soovivad autorid vaatlusandmete kogumisel arvestada kõiki basidiokarbist 20 m raadiuses kasvavaid potentsiaalseid peremeestaimi, sest peremeestaimede juured võivad ulatuda vähemalt sellise vahemaani.



**Joonis 7.** *Pseudotomentella mucidula* kasvukoht Järvelja ürgmetsakvartalis. Autori foto.

### 1.3.2. Eluviis

Perekond *Pseudotomentella* on ektomükoriisne. Ektomükoriisa on mutualistlik sümbiontne suhe seene (mükobiondi) ja taime (fotobiondi) vahel. Erinevalt teistest mükoriisatüüpidest ei tungi ektomükoriisa läbi taime rakukestade. Ektomükoriisa rohkelt harunenud hüüfid moodustavad tiheda kihi taime peenjuurte kätte- ja koorkihi vahele, seda kihti nimetatakse Hartigi võrgustikuks. Taimejuure tipu ümber moodustub hüüfidest seenmantel, mis ümbritseb juurt tiheda tupena. Seenmantel on enamasti hüdrofoobne, kuid esineb ka hüdrofiilseid seenmantleid moodustavaid liike (nt. paljud *Lactarius* liigid). Mõlema seenmantlitüübi eesmärgiks on välistada taime võimalus toitained vesilahustena omastada ning olla ainevahetuse kontrollijaks. Seenmantli arenedes taime juurekarvad kaovad, kogu ainevahetus toimub seenehüüfide kaudu ning ektomükoriisne seen võtab üle peremeestaime ja mulla vahelise ainevahetuse regulatsiooni. Seenmantel on oluline seene toitainete reservuaar, kuhu kogunevad N ja P varud (Nehls, Grunze, Willmann, Reich, &

Küster, 2007; Parks, 2017; Taylor & Alexander, 2005). Seenmantlitid esinevad mullas arvukalt, 1 m<sup>2</sup> kohta võib neid olla 0,25 kuni 6 miljonit (Taylor & Alexander, 2005).

Oluline osa ektomükoriisast on ekstramatrikaalne mütseel ehk mullas paiknev ulatuslik seenehüüfide võrgustik. Kui seenmantel kontrollib toitainete ja vee liikumist taime ja seene vahel, siis ekstramatrikaalse mütseeli kaudu omastab ja transpordib seen toitaineid ja vett. Ekstramatrikaalse mütseel jaguneb kaheks tüübiks. Peened, rohkelt harunenud hüdrofiilsed hüüfid otsivad ja omastavad mullas vett ja toitaineid. Koondunud ja ühinenud hüüfid moodustavad hüdrofoobse transpordistruktuuri, mida nimetatakse risomorfiks ehk seenenööriks (Kalamees, Randlane, Sõmermaa, & Toom, 2001; Parks, 2017; Taylor & Alexander, 2005).

Selline mutualistlik suhe on kasulik mõlemale. Ektomükoriisa kaudu suureneb taimede toitainete hankimise ala. Taim saab mükobiondilt toitaineid: P, N (vormid NH<sub>4</sub><sup>+</sup> ja NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) ja K. Ektomükoriissed seened suudavad omastada selliseid N ja P vorme, mis teiste ektomükoriisa tüüpide ja taime enda juurte poolt omastatavad ei ole. Seen saab taimelt vastu süsivesikuid, mida ta ise toota ei suuda. Paljude ektomükoriisete seeneliikide on seenmantli pealmine rakukiht spetsialiseerunud kaitseotstarbelisteks rakkudeks. Rakud kaitsevad nii seent kui taimejuuri erinevate lüljalgsete kahjurite eest viimastele mürgiste seenainetega (Landeweert, Hoffland, Finlay, Kuyper, & van Breemen, 2001; Marschner & Dell, 1994; Parks, 2017; Pena et al., 2017; Taylor & Alexander, 2005).

Kaua arvati, et perekond *Pseudotomentella* kuulub saprotroofsete<sup>5</sup> seente hulka, seda arvamust toetas ka nende tüüpilisim kasvukoht – niisketes metsades lamav lagunenuid puit ja puukoor (Kõljalg & Dunstan, 2001; M. J. Larsen, 1968b; Wakefield, 1969). Samas ei olnud *Pseudotomentella* eoste või mütseeli kultuurina kasvatamine edukas, seetõttu teati nende elutegevusest vähe (M. J. Larsen, 1968b).

Perekonna ektomükoriisuse tõestas Agerer (Agerer, 1994), kirjeldades ektomükoriisa moodustumist liigil *Pseudotomentella tristis*. Kõljalg et al. (2000) uuringud kinnitasid seda ka

---

<sup>5</sup> Saprotroof – surnud orgaanilises aines elunev ja sellest toituv organism (Kalamees et al., 2001).

molekulaarselt. Autorid avaldasid arvamust, et vähemärgatavate viljakehadega seened võivad olla oluliselt laiaulatuslikumad ektomükoriisa moodustajad kui seni arvatud. Kõljalg ja Dunstan (2001) tõestasid molekulaarselt, et *Pseudotomentella larsenii* moodustab ektomükoriisat perekonnaga *Eucalyptus*, eriti rohkelt leiti selle liigi esindajaid *Eucalyptus wandoo* Blakely domineerimisega kooslustes. Smith et al. (Smith et al., 2004) leidis analüüside käigus ühe ektomükoriisse *Pseudotomentella* liigi, Cline et al. (2005) kinnitas ektomükoriissust liigil *P. tristis* ja kirjeldas selle liigil *P. nigra*. Tedersoo et al. (Tedersoo, May, & Smith, 2010) käsitleb juba tervet perekonda mükoriissena.

### 1.3.3. Ektomükoriisa levik ja tähtsus

Esimesed ektomükoriisa kirjeldused pärinevad 19. sajandi lõpust (Frank, 1885, 1887). Varaseimad fossiilsed tõendid ektomükoriisast on leitud eotseeni<sup>6</sup> fossiilidest *Picea sp.* juurtelt, kuid hinnanguliselt võis ektomükoriisa tekkida ligikaudu 130 miljonit aastat tagasi (LePage, Currah, Stockey, & Rothwell, 1997). Tänapäeval on ektomükoriissed seened laialt levinud, asustades väga erinevaid kooslusi ja biogeograafiliseid regioone (Pena et al., 2017; Tedersoo, Mett, Ishida, & Bahram, 2013). Ektomükoriisete seeneliikide arvuks hinnatakse 20 000 (Martin, Kohler, Murat, Veneault-Fourrey, & Hibbett, 2016). Kuigi ainult 2% katteseemnetaimedest (Brundrett, 2009) ehk ligikaudu 8000 liiki (Taylor & Alexander, 2005) moodustab sümbioosi ektomükoriisete seentega, on boreaalsete metsade puude juuretippudest >95% kaetud ektomükoriisaga (Kõljalg et al., 2000; Taylor & Alexander, 2005; Taylor, Martin, & Read, 2000). Ektomükoriisse sümbioosi roll N ja P hankimisel olnud võtmetähtsusega boreaalsete metsakoosluste tekkel ning on oluline nende koosluste püsimisel, sest taimede võime iseseisvalt toitaineid hankida on enamike metsakoosluse muldade jaoks ebapiisav (Martin et al., 2016). On leitud positiivseid korrelatsioone ektomükoriisete seente liigirikkuse ja metsa liigirikkuse vahel (Kernaghan, Widden, Bergeron, Légaré, & Paré, 2003) ja näidatud erinevate puude omavahelist ainevahetust mükoriisa vahendusel metsakooslustes, sidudes metsa ühtseks, omavahel “suhtluses” võrgustikuks (Simard et al., 1997).

---

<sup>6</sup> Eotseen – geokronoloogiline ajajärk, ca 55,8 kuni 33,9 miljonit aastat tagasi („Wiki - Eotseen“, s.a.).

Mükoriisal on oluline roll metsakoosluste süsinikuringes, 62% mulda juurde tulevast süsinikust pärineb mükoriisast, ületades varise ja taimede peenjuurte kõdunemise panust (D. L. Godbold et al., 2006). Taime süsinikupanus mükoriisasse on omakorda märkimisväärne – kuni kolmandik fotosünteesi käigus seotud süsinikust võib liikuda mükobionti (Meyer, Grote, Polle, & Butterbach-Bahl, 2010; Nehls et al., 2007). Kivlin et al. (Kivlin, Waring, Averill, & Hawkes, 2013) hinnangul võib kliimamuutustega kaasnedes muutuseid ektomükoriisa osal mulla süsinikubilansis, kuid muutuste trendi ei osata üheselt hinnata. Godbold et al. (2015) näitas, et CO<sub>2</sub> kontsentratsiooni kasvades metsakoosluses muutub ka ektomükoriisete seenekoosluste struktuur, kuid suureneb ka süsiniku paigutumine mulda. Lilleskov et al. (2011) uuringus selgub, et ehkki antropogeenset päritolu lämmastik mõjub mõnedele ektomükoriisete seente perekondadele positiivselt, on üldine mõju negatiivne. Samuti viidatakse, et ektomükoriisete seenekoosluste struktuur tervikuna mõjutab metsa ökosüsteemi rohkem kui seeneliikide arvukus. Ektomükoriisete seente uurimisel on seega oluline roll koosluste funktsioneerimise, kliimamuutuste ja inimtegevuse keskkonnamõju hindamisel.

## 2. Süstemaatika

### 2.1. Süstemaatika ajalugu

Perekonna *Pseudotomentella* süstemaatika eelloona kirjeldati perekond *Hypochnus* (Fries, 1818, 1832), millest osa liike on hiljem viidud üle perekonda *Tomentella* ning teistesse, mis ei ole omavahel seotud. 1881. kasutas Karsten nime *Hypochnus* Fr. emend. Karsten, tähistades sellega liike, mis kuuluvad praegu perekonda *Tomentella* (Karsten, 1881). Nimi *Tomentella* vanim reeglipärane publitseering on Patouillard'ilt aastast 1887, *Tomentella* Pers. ex Pat., sest kuigi Persoon kasutas nime *Tomentella* juba aastal 1799., oli temapoolne nimetuse kasutamine ebamäärane (M. J. Larsen, 1968b; Patouillard, 1887). Selle ebamäärasuse tõttu tehti 1939 ettepanek konserveerida nimekuju *Tomentella* Pat. nov. cons.<sup>7</sup>, kuid praegune kehtiv nimi on siiski *Tomentella* Pers. ex Pat., Les Hyménomycètes d'Europe: 154 (1887) („MB – T. echinospora“, s.a.).

Svrček kirjeldas perekonna *Pseudotomentella* aastal 1958, et viia üle perekonnas *Tomentella* Pers. ex Pat. (sel ajal *Tomentella* Pat nov. cons. (Rogers, 1939)) olnud liigid, mille viljakehad on kahvatu värvusega, hüüfide diameeter on võrreldes *Tomentella* liikidega väiksem ja jääb vahemikku 1-5 µm, hüüfide rakuvaheseintele ei moodustu pannalt ning mille basidiospooride pind on ornamenteeritud ja värvus kahvatu (Michael J. Larsen, 1967a; Svrček, 1958). Kirjeldati viis uut kombinatsiooni ja üks uus takson (Svrček, 1958):

1. *Pseudotomentella echinospora* (Ell.) Svrček, c. n.<sup>8</sup>

Basionüüm<sup>9</sup>: *Corticium echinosporum* Ell., Bull. Torr. bot. Club 8: 64 (1881)

Liigi *P. echinospora* kehtiv nimi on *Tomentellopsis echinospora* (Ellis) Hjortstam, Svensk Botanisk Tidskrift 64 (4): 425 (1970). *P. echinospora* on eelnimetatud homotüüpne sünonüüm<sup>10</sup> („MB – T. echinospora“, s.a.).

---

<sup>7</sup> nov. cons. – *novum conservandum* ehk taksoni nimi, mis loetakse kehtivaks ning teistest ülemaks, kuigi ta võib olla publitseeritud ebakorrektselt või ei ole ta vanim reeglitele vastavalt publitseeritud nimi.

<sup>8</sup> c. n. või comb. nov. – *combinatio nova*, uue nime moodustamine varasemalt kasutusel olnud nime põhjal (McNeill & International Association for Plant Taxonomy, 2012).

<sup>9</sup> Basionüüm – taksoni vanim reeglipäraselt publitseeritud nimi (McNeill & International Association for Plant Taxonomy, 2012).

2. *Pseudotomentella submollis* Svrček, n. n.<sup>11</sup>

Basionüüm: *Tomentella mollis* (Fr.) sensu Bourdot et Galzin, Bull. Soc. Mycol. France 40: 139 (1924) et Hymen, de France p. 484, 1928, non *Thelephora mollis* Fr., Syst. Mycol. 1: 443, (1821)

Liigi *P. submollis* kehtiv nimi on *Tomentellopsis submollis* (Svrček) Hjortstam, Svensk Botanisk Tidskrift 68 (1): 53 (1974). *P. submollis* on eelnimetatu homotüüpne sünonüüm („MB - T. submollis“, s.a.).

3. *Pseudotomentella flavovirens* (Höhn. et Litsch.) Svrček, c. n.

Basionüüm: *Tomentella flavovirens* H. et L., Sitzungsab. k. k. Akad. Wiss. Wien, math. natur. Kl. 116: 831 (1907)

Nimi *P. flavovirens* on kehtiv („MB - P. flavovirens“, s.a.).

4. *Pseudotomentella zygoesmoides* (Ell.) Svrček, c. n.

Basionüüm: *Tomentella flavovirens* Ell., North Amer. Fungi n 715, (1882)

Liigi *P. zygoesmoides* kehtiv nimi on *Tomentellopsis zygoesmoides* (Ell.) Hjortstam, Svensk Botanisk Tidskrift 68 (1): 55 (1974). *P. zygoesmoides* on eelnimetatu homotüüpne sünonüüm („MB - T. zygoesmoides“, s.a.).

5. *Pseudotomentella mucidula* (Karst.) Svrček, c. n.

Basionüüm: *Hypochnus mucidulus* Karst., Hattsv. 2: 163 (1881)

Nimi *P. mucidula* on kehtiv („MB - P. mucidula“, s.a.).

---

<sup>10</sup> Homotüüpne sünonüüm – samale taksonile basionüümist hiljem antud nimed, mis põhinevad samal tüüpmaterjalil. Erinevad autorid on käsitlenud sama liiki erinevalt (McNeill & International Association for Plant Taxonomy, 2012)

<sup>11</sup> n. n. – *nomen novum* ehk uue nime andmine siinkohal põhjusel, et varasem kasutusel olnud liigiepiteet sarnaneks liialt basionüümiga (McNeill & International Association for Plant Taxonomy, 2012).

6. *Pseudotomentella nigra* (Höhn. et Litsch.) Svrček, c. n.

Basionüüm: *Tomentella nigra* Höhn. et Litsch., Wiesner Festschrift:  
78 (1908)

Nimi *P. nigra* on kehtiv („MB - *P. nigra*“, s.a.).

1960. aastal lisas Svrček (Svrček, 1960) perekonda *Pseudotomentella* kolm uut liiki:

7. *Pseudotomentella viridiflava* (Bourd. et Galz.) Svrček, c.n.

Basionüüm: *Tomentella flavovirens* ssp. *Viridiflava* B. et G., Hym. de  
Fr. no. 752 (1928)

Liigi *P. viridiflava* kehtiv nimi on *Tomentellopsis echinospora* (Ellis) Hjortstam, Svensk Botanisk Tidskrift 64 (4): 425 (1970) („MB – *T. echinospora*“, s.a.).

8. *Pseudotomentella verrucispora* (Bourd. et Galz.) Svrček, c. n.

Basionüüm: *Tomentella verrucispora* Bourd. et Galz., Hym. de Fr.  
No. 750 (1928)

Liigi *P. verrucispora* kehtiv nimi on *Pseudotomentella mucidula* (Karst.) Svrček.

*P. verrucispora* on eelnimetatu heterotüüpne sünonüüm („MB - *P. mucidula*“, s.a.).

9. *Pseudotomentella cyanea* (Wakef.) Svrček, c. n.

Basionüüm: *Hypochnus cyaneus* Wakef., Tr. Brit. Myc. Soc. 5: 478  
(1920)

Liigi *P. cyanea* kehtiv nimi on *Lazulinospora cyanea* (Wakef.) Burds. & M.J. Larsen, Mycologia 66: 99 (1974). *P. cyanea* on eelnimetatu homotüüpne sünonüüm („MB - *L. cyanea*“, s.a.).

Larsen (1967a) täiendas ja muutis Svrček'i (Svrček, 1958, 1960) *Pseudotomentella* morfoloogilist kirjeldust. Larsen'i (1967a) järgi on perekonnale *Pseudotomentella* iseloomulik basidiospooride kahvatu värvus, harva esineb pigmenteerunud vorme. Basidiospooride pind on kaetud näsadega, mis peaaegu alati hargnevad dihhotoomselt. Eoskannad on enne küpsemist ovaaljad, ahenedes mütseelirakule kinnitumise otsas. Hüüfid

on enamasti lihtpooriga vaheseinaga, kuid mõnedel liikidel vähe kuni arvukalt pandlaid. Samas töös kirjeldas Larsen (1967a) kaks uut liiki ning ühe uue kombinatsiooni:

10. *Pseudotomentella longisterigmata* M. J. Larsen, sp. nov.<sup>12</sup>

Liigi *P. longisterigmata* kehtiv nimi on *Pseudotomentella tristis* (Karst.) M. J. Larsen, Nova Hedwigia 22: 613 (1971). *P. longisterigmata* on eelnimetatute heterotüüpne sünonüüm („MB - *P. tristis*“, s.a.).

11. *Pseudotomentella vepallidospora* M. J. Larsen, sp. nov.

Nimi *P. vepallidospora* on kehtiv („MB - *P. vepallidospora*“, s.a.).

12. *Pseudotomentella umbrina* (Fr.) M. J. Larsen, comb. nov.

Basionüüm: *Thelephora umbrina* Fr., Elench. Fung. 1: 199 (1828), non *Thelephora umbrina* Alb. et Schw., Conspect. Fung., p. 281 (1805)

Andmebaasi MycoBank järgi on *P. umbrina* kehtiv nimi *Coniophora olivacea* (Fr.) Karst., Bidrag till Kännedom av Finlands Natur och Folk 37: 162 (1882) („MB - *P. umbrina*“, s.a.). Andmebaasi Index Fungorum järgi on *P. umbrina* kehtiv nimi *Pseudotomentella tristis* (P. Karst.) M.J. Larsen (1971) („IF - *P. umbrina*“, s.a.).

Hiljem samal aastal koostas Larsen (1967b) määramistabeli perekondade *Tomentella* ja *Pseudotomentella* basidiospooride eristamiseks spooride pinnamustri ja üldkuju järgi. Samas artiklis kirjeldas ta, *Pseudotomentella* liikide basidiospooride morfoloogia erineb oluliselt *Tomentella* liikide basidiospooride morfoloogiast. *Pseudotomentella* liikide valminud basidiospooride pealispind tüüpiliselt dihhotoomsete jätketega, valmimata basidiospooride pind näsajate kuni tüügasjate jätketega (Joonis 3.; Joonis 4.). Perekonna *Tomentella* liikidel esinevad sellised tunnustel harva. Lisaks kirjeldas ta uue kombinatsiooni:

---

<sup>12</sup> sp. nov. – teadusele uue liigi kirjeldamise publitseerimisel kohustuslik märge (McNeill & International Association for Plant Taxonomy, 2012).

13. *Pseudotomentella tenebrosa* (Malenç.) M. J. Larsen, comb. nov.

Basionüüm: *Tomentella tenebrosa* Malenç., Bull. Soc. Mycol. France  
70: 153 (1954)

Nimi *P. tenebrosa* on kehtiv („SF - *P. tenebrosa*“, s.a.), kuid andmebaasides PlutoF ja Unite ei kajastu.

Järgmisel aastal kirjeldas Larsen (M. J. Larsen, 1968a) veel ühe *Pseudotomentella* liigi, mille hüüfide rakuvaheseinte juures moodustuvad pandlad:

14. *Pseudotomentella humicola* M. J. Larsen, sp. nov.

Nimi *P. humicola* on kehtiv („MB - *P. humicola*“, s.a.).

Wakefield (Wakefield, 1969) kahtleb *Pseudotomentella* eristamises taksonist *Tomentella* ning käsitleb *Pseudotomentella* liike kui *Tomentella s.l.*<sup>13</sup>, viidates Christiansen'i (Christiansen, 1960) konservatiivsemale käsitlusele. Larsen (M. J. Larsen, 1971a) valmimata basiidide tähtsust selle perekonna liikide määramisel ning pakkus välja, et valmimata basidiospooride jätked on taksonoomiliselt oluline tunnus. Larsen jätkas *Pseudotomentella* eristamist perekonnana ja kirjeldas samas publikatsioonis (M. J. Larsen, 1971a) kaks uut liiki:

15. *Pseudotomentella griseopergamacea* M. J. Larsen, sp. nov.

Nimi *P. griseopergamacea* on kehtiv („MB - *P. griseopergamacea*“, s.a.).

16. *Pseudotomentella atrofusca* M. J. Larsen, sp. nov.

Nimi *P. atrofusca* on kehtiv („SF - *P. atrofusca*“, s.a.).

Samal aastal avaldas Larsen (M. J. Larsen, 1971b) veel ühe uue liigi:

17. *Pseudotomentella tristis* M. J. Larsen, sp. nov.

Nimi *P. tristis* on kehtiv („MB - *P. tristis*“, s.a.).

---

<sup>13</sup> *s.l.* – *sensu lato* ehk laiemas tähenduses.

Aastal 1972 kogus Burdsall Floridast eksemplari, mis sarnane liikidega *Tomentella atrocyanea* ja *Hypochnus cyaneus*. Selle põhjal tekkis uus kombinatsioon (Burdsall & Larsen, 1974):

18. *Pseudotomentella atrocyanea* (Wakef.) Burds. et M. J. Larsen, comb. nov.

Liigi *P. atrocyanea* kehtiv nimi on *Tomentella atrocyanea* Wakef., Transactions of the British Mycological Society 49 (3): 357 (1966). *P. atrocyanea* on eelnimetatu homotüüpne sünonüüm („MB - *P. atrocyanea*“, s.a.).

1974 aastal kirjeldas Larsen (M. J. Larsen, 1974) järjekordse uue liigi:

19. *Pseudotomentella griseoveneta* M. J. Larsen, sp. nov.

Liigi *P. griseoveneta* kehtiv nimi on *Pseudotomentella flavovirens* (Höhn. & Litsch.) Svrcek, Česká Mykologie 12 (2): 68 (1958). *P. griseoveneta* on eelnimetatu heterotüüpne sünonüüm („MB - *P. flavovirens*“, s.a.).

1983 lisandus kolm uut liiki (M. J. Larsen, 1983):

20. *Pseudotomentella molybdea* M. J. Larsen, sp. nov.

Liigi *P. molybdea* kehtiv nimi on *Pseudotomentella griseopergamacea* M.J. Larsen, Bulletin of the Torrey Botanical Club 98: 38 (1971). *P. molybdea* on eelnimetatu heterotüüpne sünonüüm („MB - *P. griseopergamacea*“, s.a.). Väärib mainimist, et MycoBank annab liigiepiteedi kujul *molybdaea*, kuid Larsen (1983) kirjutab *molybdea*.

21. *Pseudotomentella fumosa* M. J. Larsen, sp. nov

Liigi *P. fumosa* kehtiv nimi on *Pseudotomentella flavovirens* (Höhn. & Litsch.) Svrcek, Česká Mykologie 12 (2): 68 (1958). *P. fumosa* on eelnimetatu heterotüüpne sünonüüm („MB - *P. flavovirens*“, s.a.).

22. *Pseudotomentella kaniksuensis* M. J. Larsen, sp. nov.

Liigi *P. kaniksuensis* kehtiv nimi on *Pseudotomentella flavovirens* (Höhn. & Litsch.) Svrcek, Česká Mykologie 12 (2): 68 (1958). *P. fumosa* on eelnimetatu heterotüüpne sünonüüm („MB - *P. flavovirens*“, s.a.).

Esimene põhjalikuma fülogeneetilise analüüsi viis läbi Kõljalg (1996), kasutades tunnuste ja tunnuste seisundite põhjal koostatud andmemaatriksit. Analüüsi tulemuseks oli konsensuspuu, kus käsitleti ka *Pseudotomentella* liike (Joonis 8.). Analüüsist järeldus, et *Pseudotomentella* on monofüleetiline rühm, olles sõsartaksoniks osale rühmast *Tomentella* subg. *Tomentella*. Välisrühmaks on ülejäänud taksonid rühmast *Tomentella* subg. *Tomentella*.

1998. aastal kirjeldasid Kõljalg ja E. Larsson (Kõljalg & Larsson, 1998) esimese *Pseudotomentella* liigi kasutades morfoloogiliste tunnuste kõrval ka molekulaarseid tunnuseid:

23. *Pseudotomentella ochracea* Kõljalg & E. Larsson, sp. nov.

Nimi *P. ochracea* on kehtiv („SF – *P. ochracea*“, s.a.).

2001. aastal kirjeldasid Kõljalg ja Dunstan (2001) morfoloogiliste ja molekulaarsete meetoditega esimese *Pseudotomentella* liigi Austraalaasiast ning tõestasid esmakordselt selle perekonna ektomükoriisse sümbioosi puudega perekonnast *Eucalyptus*. Liik sai nime selles töös juba varem tsiteeritud M. J. Larsen'i järgi:

24. *Pseudotomentella larsenii* Kõljalg & Dunstan, sp. nov.

Nimi *P. larsenii* on kehtiv („SF - *P. larsenii*“, s.a.).

2002. kirjeldasid Martini ja Hentic 1979 aastal Gabonist korjatud eksemplari põhjal uue liigi:

25. *Pseudotomentella armata* E. C. Martini & Hentic, sp. nov.

Nimi *P. armata* on kehtiv („SF - *P. armata*“, s.a.).

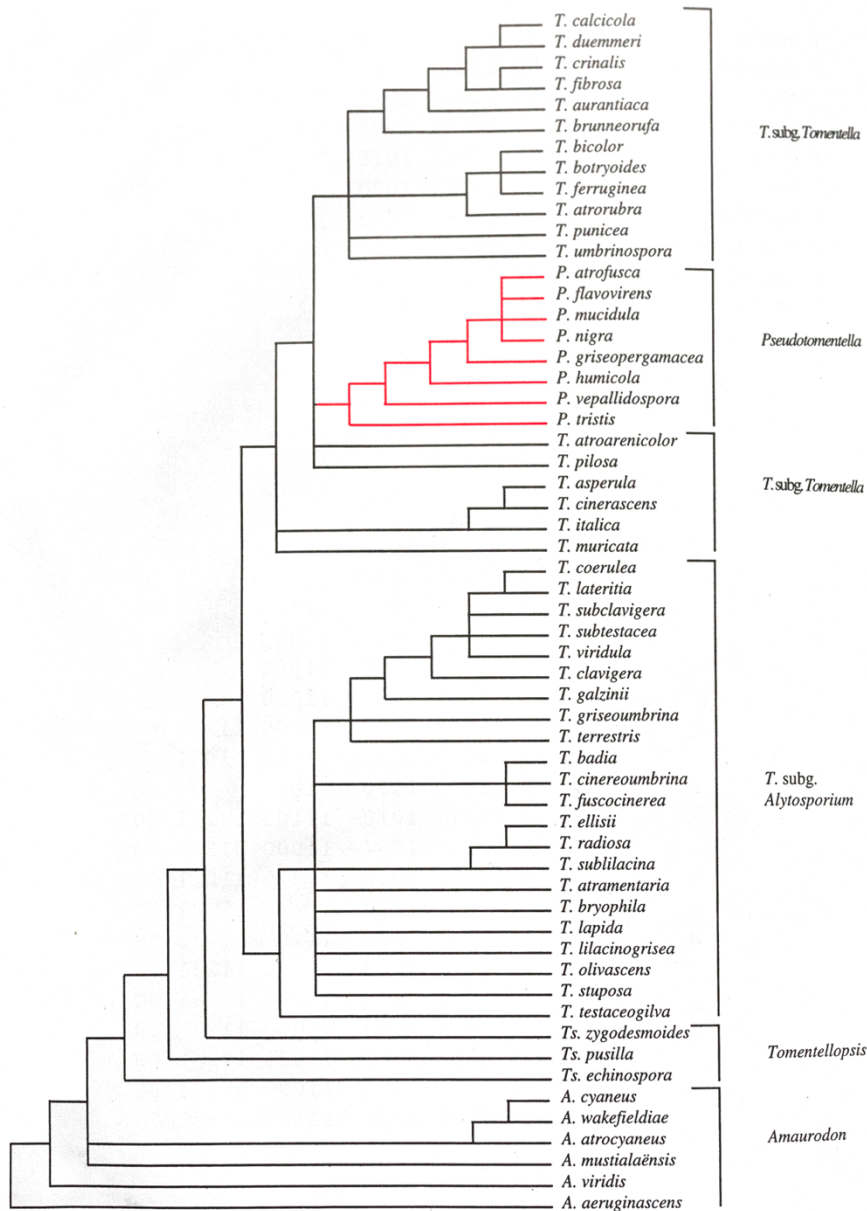
2003. lisandus Šveitsist uus liik (Martini & Hentic, 2003):

26. *Pseudotomentella rhizopunctata* E. C. Martini & Hentic, sp. nov.

Nimi *P. rhizopunctata* on kehtiv („MB - *P. rhizopunctata*“, s.a.).

Eeltoodud loetelust järeldub, et 26-st kirjeldatud uuest liigist või kombinatsioonist on kehtima jäänud 13 ehk pooled. Mitmed kirjeldatud liigid on hiljem ümber nimetatud

mõneks sama perekonna teiseks liigiks, mõne teise taksoni liigiks või muudetud endiseks. 24 liigi määramisel ja kirjeldamisel kasutati ainult makro- ja mikroskoopilisi tunnuseid. Vaid kahe liigi identifitseerimisel (Kõljalg & Dunstan, 2001; Kõljalg & Larsson, 1998) kasutati ka molekulaarseid tunnuseid, need liigid on tänaseni kehtima jäänud. Krüptiliste ja morfoloogiliselt või eluviisilt väga sarnaste liikide eristamine on pikka aega olnud probleemne ning nende taksonoomia pidevas muutumises. Süstemaatikat on muudetud lausa hõimkondade tasemel (Schüßler, Schwarzott, & Walker, 2001), kuid molekulaarsete meetodite kasutuselevõtmine ja üha kättesaadavam DNA-sekveneerimine on avanud uusi võimalusi ja selgust (Hibbett et al., 2007; Schoch et al., 2012; White, Bruns, Lee, & Taylor, 1990).



Joonis 8. *Pseudotomentella* asukoht konsensuspuul (Kõljalg 1996).

## 2.2. Molekulaarne süstemaatika

Seente süstemaatikasse tõi murrangu White et al. (1990) töö, mis esitles seente mitokondri tuumagenoomi rRNA geenide amplifitseerimist PCR<sup>14</sup> meetodil ning selleks vajalikke primereid. Bruns et al. (Bruns et al., 1998) koostas seente süstemaatika ja fülogeneesi

<sup>14</sup> PCR – Polymerase Chain Reaction, DNA amplifitseerimise meetod

lihtsustamiseks andmebaasi, kuhu koguti ektomükoriisete seente mitogenoomi rRNA LSU<sup>15</sup> ligikaudu 400 aluspaari pikkused sekventsidsid. Hebert et al. (2003) pakkus välja üleilmse DNA andmebaasi idee, mille abil oleks võimalik molekulaarseid analüüse ja võrdluseid teha, võttis kasutusele termini *DNA barcoding* (DNA triipkoodistamine) ning võttis imetajate DNA triipkoodiks geeni tsütokroom c oksidaas I (COX1). Schoch et al. (Schoch et al., 2012) pakkus seente DNA triipkoodiks ITS-regioone<sup>16</sup>, mis asuvad mitokondri genoomi rRNA LSU ja SSU vahel. ITS regioone on kaks: ITS1 ja ITS2. Garnica et al. (Garnica et al., 2016) leidis ektomükoriisete seente uurimisel, et täispikkuses ITS-i triipkoodina kasutamisel eristus 1%-2% rohkem liike kui neid regioone eraldi kasutades ning soovitas sama lähenemist edasistel uuringutel.

Molekulaarse süstemaatika edu tõttu on kritiseeritud klassikalist, morfoloogilist lähenemist, väites, et molekulaarsed meetodid on täpsemad ja efektiivsemad (Packer, Gibbs, Sheffield, & Hanner, 2009). Samuti on tõdetud, et morfoloogial põhinev süstemaatika on tihti seente liigirikkust alahinnanud või ekslikult süstematiseerinud üksteisest kaugeid taksoneid konvergentsete tunnuste alusel (Schoch et al., 2014). Molekulaarses süstemaatikas on tunnuste arv suur, täpsemalt sekvensi pikkus ja tunnuste seisundeid 4 – nukleotiidid. Morfoloogial põhineval taksonoomial on kasutada enamasti palju väiksem hulk ning raskemini tuvastatavaid tunnuseid ja nende seisundeid, samuti on erinevate organismirühmade uurijad valdkonnaspetsiifilised. Seetõttu jääb raskemini süstematiseeritavate organismirühmade morfoloogial põhinev süstemaatika kitsa ringkonna teadlastest sõltuvaks. Packer et al. seisukohta kritiseeritakse (Holynski, 2010) ja väidetakse, et liigi praktilist standardit on morfoloogia abita võimatu koostada ning morfoloogia tundmise ja kasutamiset ei ole praktilistel tööoludega DNA triipkoodist kasu. Suuresti molekulaarse süstemaatika edukusele viidates lõpetati seente anamorfide ja teleomorfide eristamine eri liikidena (McNeill & International Association for Plant Taxonomy, 2012). Seni oli sama seeneliigi sugulist ja mitesugulist vormi käsitletud erinevate liikidena, sest kahe vormi morfoloogia ja ökoloogia võib olla väga erinev.

---

<sup>15</sup> LSU, SSU – Large/Small Subunit, geenid mitokondri tuumagenoomi rRNA-s

<sup>16</sup> ITS – Internal Transcribed Spacer

Molekulaarsete analüüside teostamine on muutunud järjest kiiremaks, usaldusväärsemaks ja odavamaks. Sangeri sekveneerimist (Sanger, Nicklen, & Coulson, 1977) on asendamas HTS-meetodid<sup>17</sup>, mille abil on saadud DNA järjestusi ka vanadest herbaareksemplaridest, väga väikese DNA hulgaga proovidest ning eksemplaridest, millest Sangeri meetodit kasutades pole järjestusi saadud (Dentinger et al., 2016; Schoch et al., 2014; Tedersoo et al., 2016). Samad autorid arutlevad, et seente süstemaatika edendamiseks on vaja usaldusväärseid referentsjärjestusi, mida võimalusel siduda tüüpmaterjaliga. Tuuakse välja, et paljud liigid on nii vaatlustena kui herbaariumites esindatud vaid mõne või üheainsa eksemplariga (nt *P. armata* ja *P. ochraceae* – autor). Rõhutatakse kvaliteetsete sekveneeritud järjestuse andmebaasistamise ja avalikkusele kättesaadavaks tegemise vajalikkust, samuti herbaariumis olevate eksemplaride ja tüüpeksemplaride kasutamist järjestuste hankimisel. Edusammuks võib pidada, et rahvusvahelise nomenklatuurikoodeksi järgi on alates 1. jaanuarist 2013 vaja uute seenetaksonite publitseerimisel siduda taksoni nimi ka avaliku andmebaasiga (McNeill & International Association for Plant Taxonomy, Art. 42.1, 2012). Praegu on reeglitekohaseks publitseerimiseks sobivaid andmebaase kolm: MycoBank (MB, [www.mycobank.org](http://www.mycobank.org)), Index Fungorum (IF, muudetud praeguseks: Species Fungorum, SF – autor) ([www.speciesfungorum.org](http://www.speciesfungorum.org)) ja Fungal Names ([fungalinfo.im.ac.cn/fungalname/fungalname.html](http://fungalinfo.im.ac.cn/fungalname/fungalname.html)) (Redhead & Norvell, 2013).

Tartu Ülikooli teadlaste juhtimisel on välja töötatud platvorm PlutoF ([www.plutof.ut.ee](http://www.plutof.ut.ee)) (Abarenkov et al., 2010), mis võimaldab hallata mitmesuguseid bioloogiaalaseid andmeid, alates vaatlusandmetest kuni molekulaarsete analüüsideni. Platvormiga on seotud töölaud UNITE ([www.unite.ut.ee](http://www.unite.ut.ee)), mis võimaldab sekventse siduda kirjeldatud taksonitega. Kõljalg et al. (2013) võttis UNITE keskkonnas olevatele andmetele tuginedes kasutusele termini *Species Hypothesis* (SH). SH on molekulaarsetel andmetel põhinev liigihüpotees, mis seob liigi tasemele omavahel piisavalt sarnaste molekulaarsete tunnustega isendid. SH hõlmab klastreid, milles on vähemalt kaks sekventsi ning omavaheline erinevus väiksem määratud lävest. Lävi jääb tavaliselt 1-3% piiresse. Igal SH-l on olemas esindusjärjestus, mis on SH järjestustest kõige tüüpilisem. SH-le võib ekspert määrata ka referentsjärjestuse, mis saab

---

<sup>17</sup> HTS – High-Throughput Sequencing, koondnimetus uutele ja senisest võimekamatele sekveneerimismeetoditele

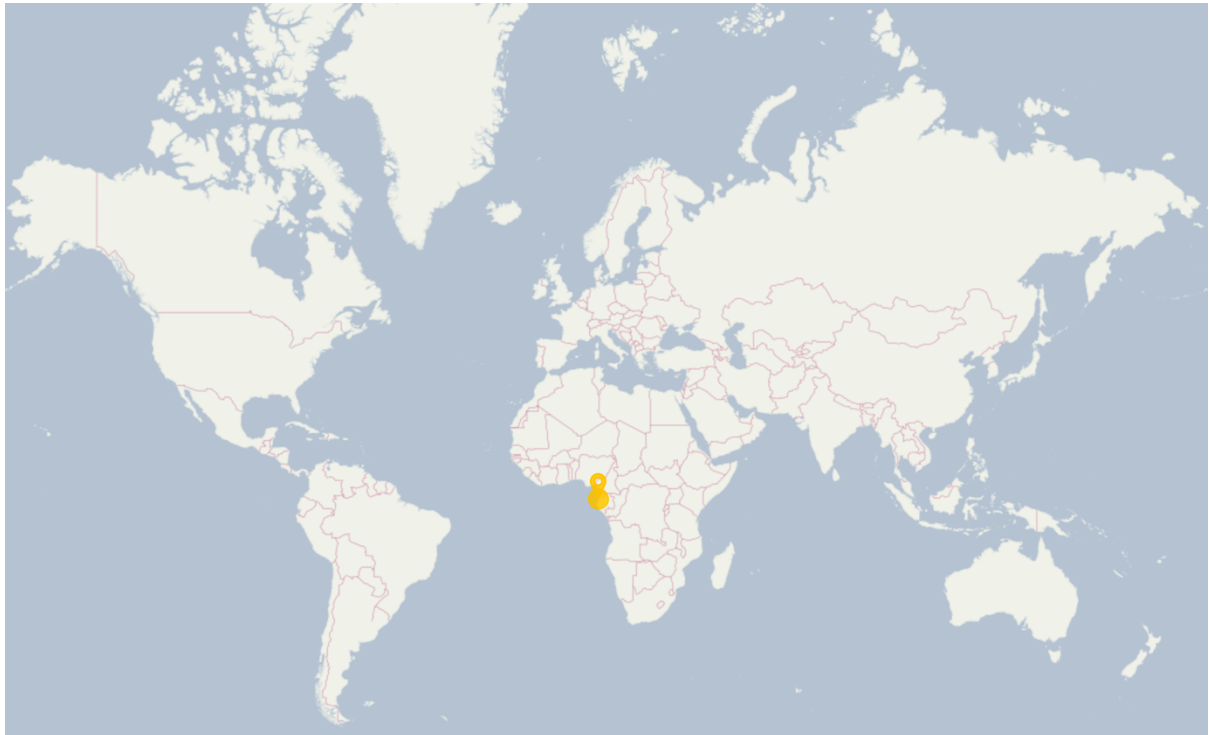
selle SH triipkoodiks ning aluseks ülejäänud järjestusega võrdlemisel. Igale järjestusele ja SH-le omistatakse unikaalne kood, mille abil saab andmeid kasutada ja jagada. Platvormi põhieesmärk on usaldusväärsete referentsjärjestuste koondamine seente määramiseks (Kõljalg et al., 2013).

UNITE andmebaasis olevaid järjestusi on võimalik siduda konkreetsete eksemplaridega ning lisaks fülogeneetiliste ja süstemaatiliste analüüsidele tegemisele uurida ka SH-de biogeograafiat ja ökoloogiat.

PlutoF andmebaasis on 12 *Pseudotomentella* liigi kirjet ning 410 kirjet taksoni esinemise kohta. UNITE andmebaasis on 69 taksonisse *Pseudotomentella* määratud SH kirjet kui SH läveks valida maksimaalselt 1,5% erisus järjestuste vahel ja 37 SH-d, milles on vähemalt 2 järjestust. Kokku on Unite andmebaasis 290 järjestust.

### **2.3. Pseudotomentella levik**

Käesoleva töö autor koostas Plutof eksemplaride („PlutoF - Pseudotomentella“, s.a.) ja UNITE järjestuste („UNITE - Pseudotomentella“, s.a.) kaardistatud andmeid kasutades kaardid *Pseudotomentella* liikide leviku kohta maailmas (Joonis 9. kuni Joonis 21.). Nii PlutoF kui UNITE võimaldavad koordinaatidega varustatud kirjeid kaardil kuvada, samuti saavad kasutajad ise andmeid sisestades märkida nende kogumise geograafilised andmed. Kaartidel on näöpnõelana kuvatud kirjed, millel on olemas täpsed koordinaadid. Ringina on kuvatud proovialad, mis on märgitud väiksema täpsusastmega. UNITE andmebaasis olevad järjestused on kuvatud ka PlutoF andmebaasis, vaid PlutoF andmebaasis esinevatel kirjetel järjestused puuduvad. Kaardirakendused on andmebaasidesse sisse ehitatud, rakenduste allikas on OpenStreetMap contributors ([www.openstreetmap.org](http://www.openstreetmap.org)). Kaardid on kuvamiseks kohendatud kasutades programme Adobe Lightroom CC ja Adobe Photoshop CC (tarkvaralitsentsid autori nimel).



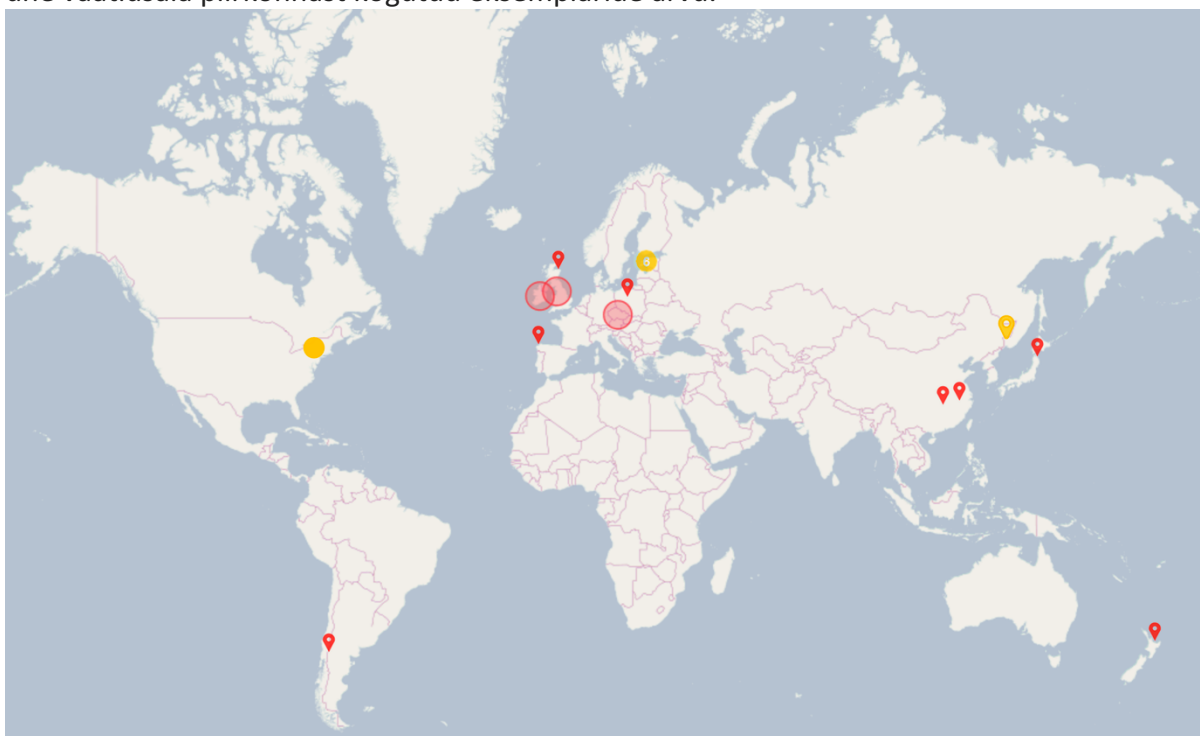
**Joonis 9.** *P. armata* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestuseta andmebaasikirjed (2). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda.



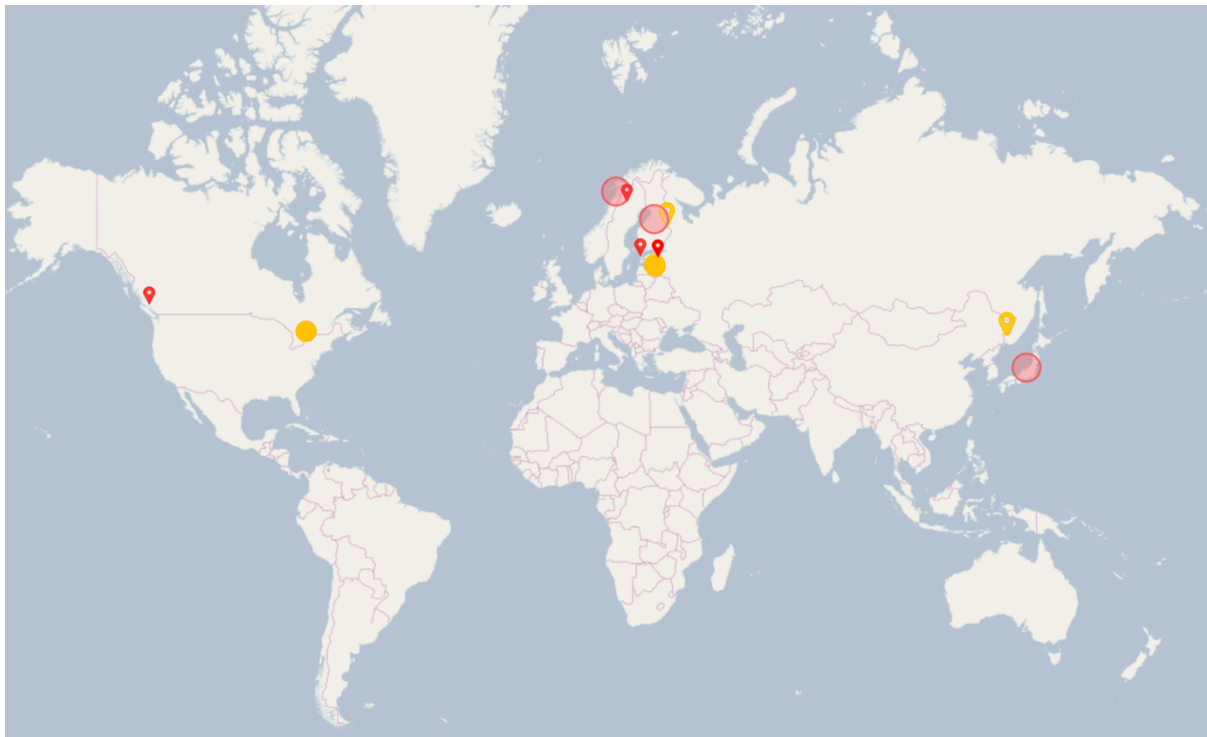
**Joonis 10.** *P. atrofusca* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestuseta andmebaasikirjed (15), punasega DNA järjestusega kirjed (11). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



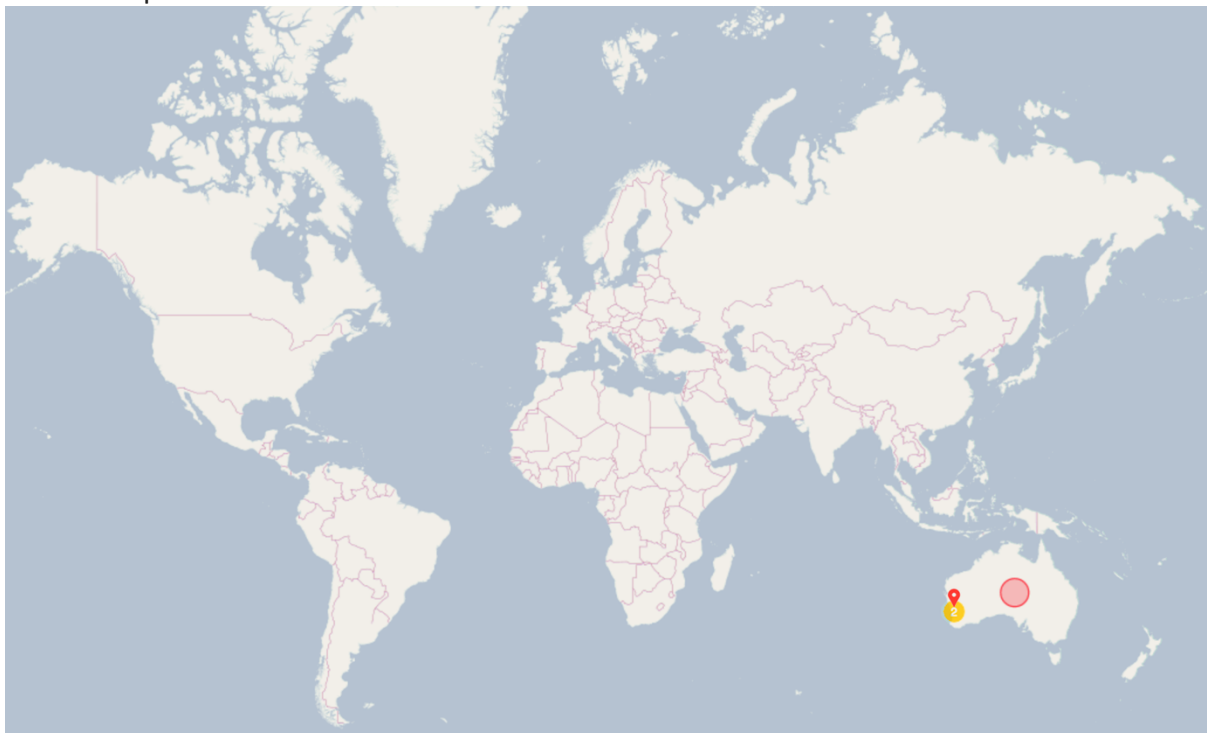
**Joonis 11.** *P. flavovirens* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestuseta andmebaasikirjed (19). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



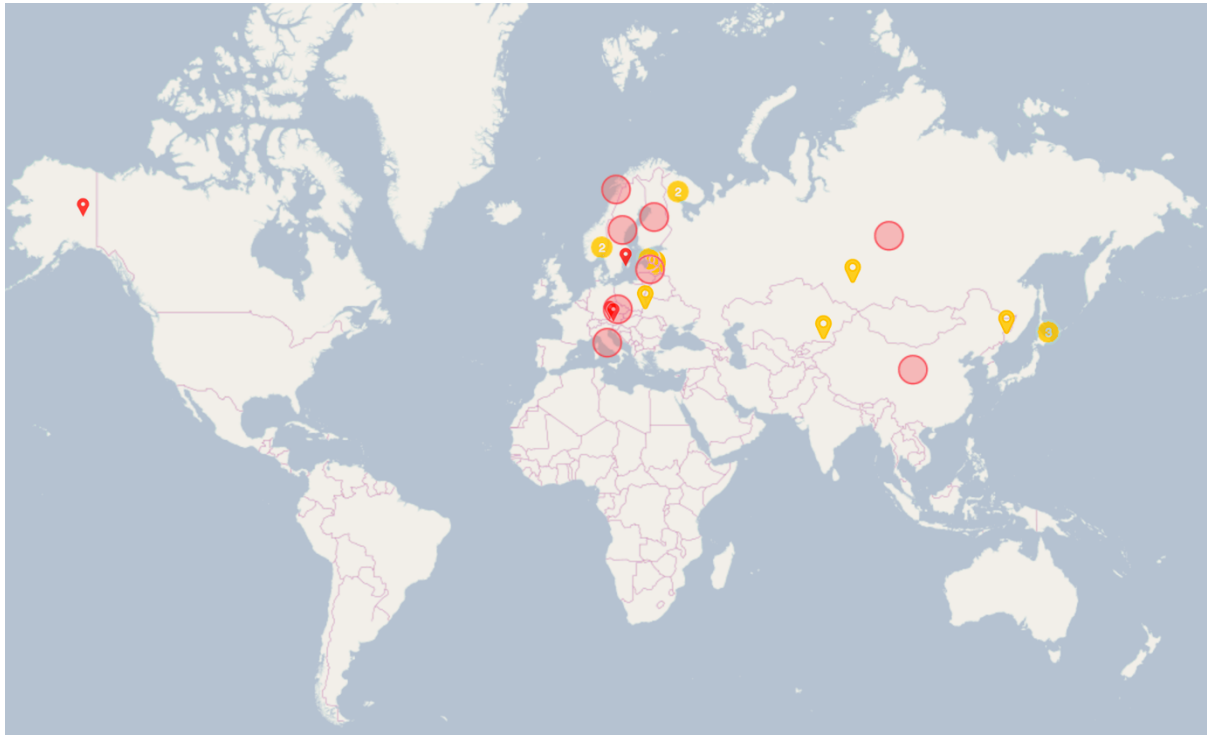
**Joonis 11.** *P. griseopergamaceae* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestuseta andmebaasikirjed (19), punasega DNA järjestusega kirjed (19). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



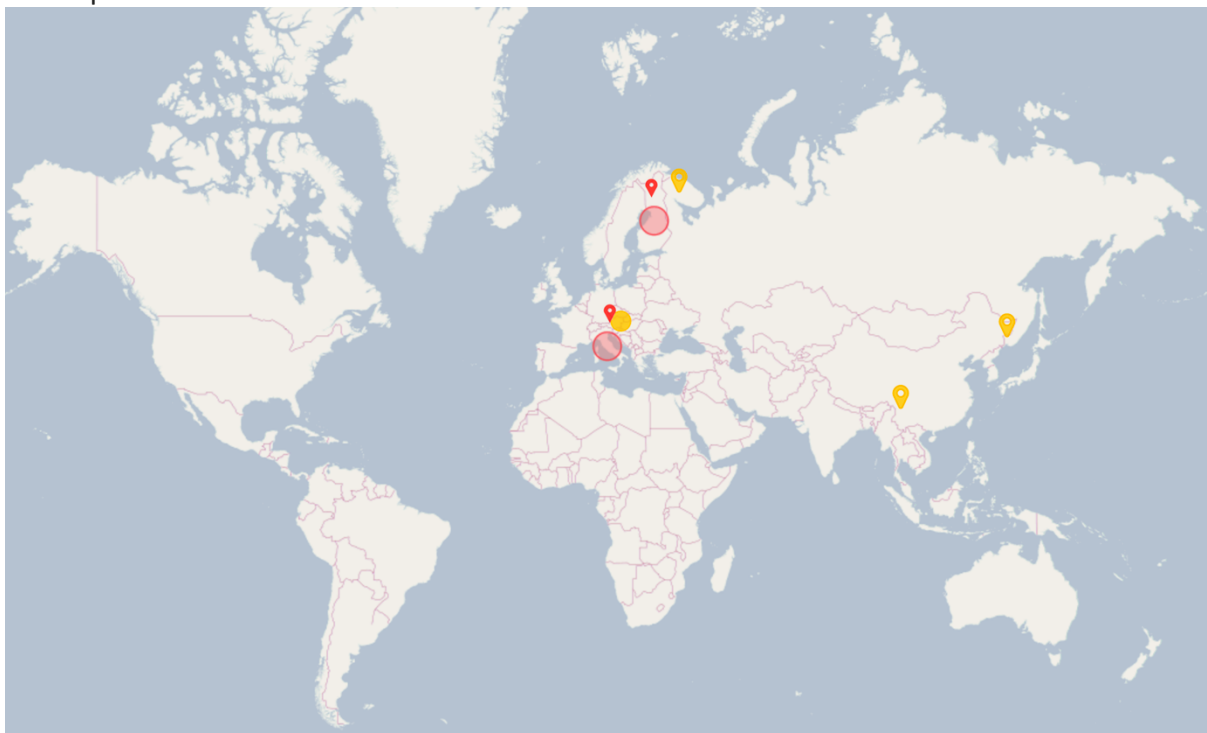
**Joonis 13.** *P. humicola* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestuseeta andmebaasikirjed (20), punasega DNA järjestusega kirjed (11). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda.



**Joonis 14.** *P. larsenii* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestuseeta andmebaasikirjed (6), punasega DNA järjestusega kirjed (2). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



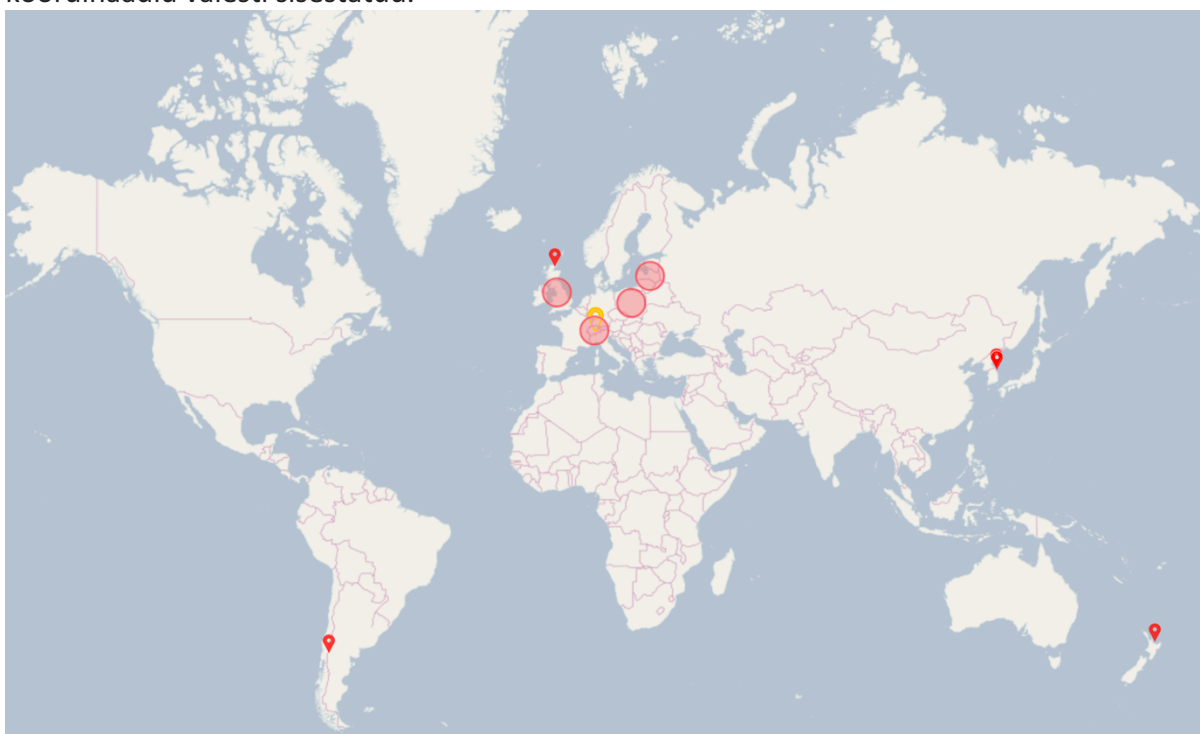
**Joonis 15.** *P. mucidula* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestusega andmebaasikirjed (53), punasega DNA järjestusega kirjed (25). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



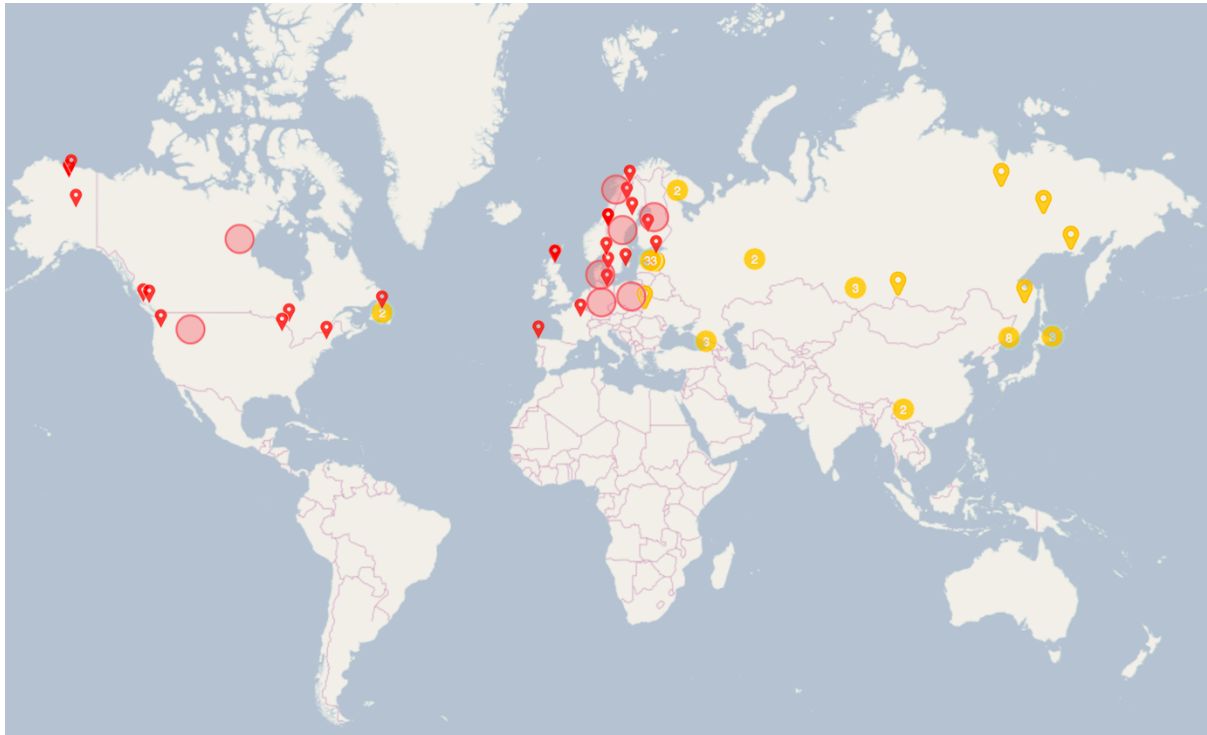
**Joonis 16.** *P. nigra* ehk Tõmmu värdkooriku levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestusega andmebaasikirjed (10), punasega DNA järjestusega kirjed (6). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda.



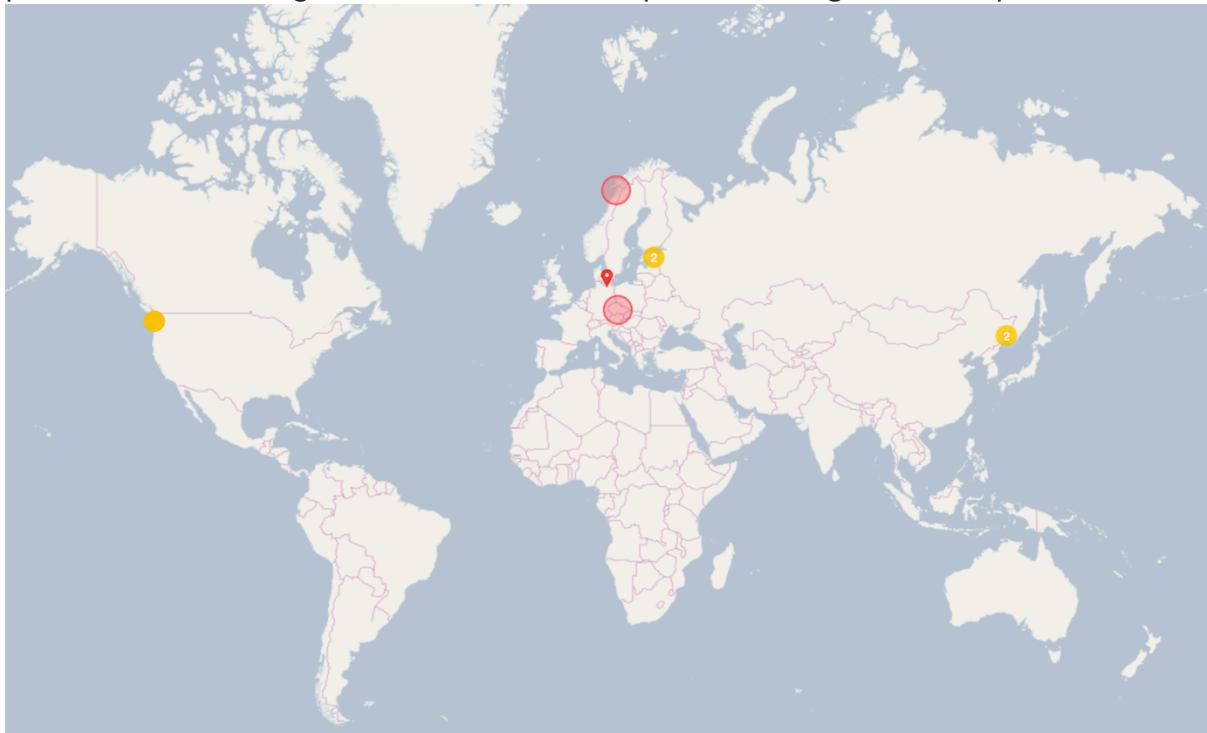
**Joonis 17.** *P. ochraceae* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestusega andmebaasikirjed (1), punasega DNA järjestusega kirjed (1). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Mõlemas andmebaas on esitatud sama eksemplar, kuid tõenäoliselt on koordinaadid valesti sisestatud.



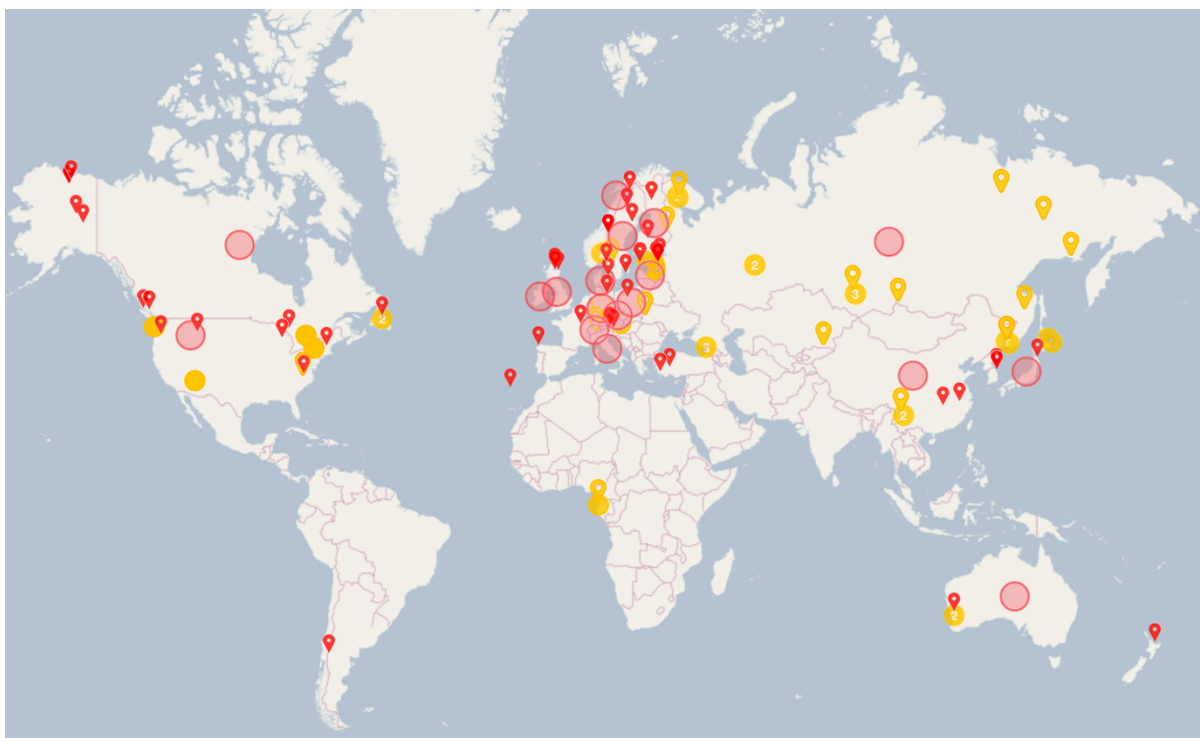
**Joonis 18.** *P. rhizopunctata* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestusega andmebaasikirjed (3), punasega DNA järjestusega kirjed (11). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



**Joonis 19.** *P. tristis* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestusega andmebaasikirjed (181), punasega DNA järjestusega kirjed (64). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



**Joonis 20.** *P. vepallidospora* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestusega andmebaasikirjed (12), punasega DNA järjestusega kirjed (5). Nööpnõel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu.



**Joonis 21.** Perekond *Pseudotomentella* levik. Kollasega on tähistatud DNA järjestuseta andmebaasikirjed (341), punasega DNA järjestusega kirjed (155). Nööpõnel tähistab täpset leiukohta, ring vaatlusala piirkonda. Number ringis tähistab ühe vaatlusala piirkonnast kogutud eksemplaride arvu. Kaardilt on välja jäetud eksemplarid, mille kasvukoha koordinaate ei ole sisestatud, ja eksemplarid, mis ei ole liigini määratud.

Kaardistatud andmeid üldistades võib öelda, et levinuim liik on *P. tristis*. Elupaigana eelistab *Pseudotomentella* Palearktise ja Nearktise biogeograafilisi riikondi, kuid liike on leitud ka kõigist ülejäänud riikondadest, välja arvatud Okeania ja Antarktika riikonnad. On märgata, pea kõik proovid pärinevad põhjapoolkeralt. Samuti on näha, et valdav osa andmebaasi UNITE eksemplare pärineb Euroopast ja Põhja-Ameerikast, andmebaasi Plutof kantud eksemplaride päritolu on mõnevõrra laialdasem.

Proovide koondumine ühte kohta võib olla seotud nii kindla piirkonna rohkema uuritavusega kui nende seente üldise varjatud ja kõrvalisele inimesele raskesti jälgitava eluviisiga.

## Järeldused

*Pseudotomentella* on kasvukoha suhtes nõudlik ektomükoriisne seeneperekond. Ta eelistab kindlat tüüpi elupaiku ning on levinud peamiselt põhjapoolkera boreaalsetes ja parasvöötme metsades. Ektomükoriisse eluviisi tõttu on ta oluline komponent metsa ökosüsteemide toimimises.

Kirjandusallikate ja veebipõhiste seenesüstemaatika andmebaaside põhjal saab järeldada, et *Pseudotomentella* taksonoomia kujunemine on olnud aeganõudva ja keerulise töö tulemus. Tihti ei ole süstematiseerimine õnnestunud, nii on mitmed liigid eraldatud ja uuesti liidetud või viidud teistesse kõrgematesse taksonitesse. Molekulaarsete meetodite arenemine ja üha laialdasem kasutamine on aidanud kaasa seente süstemaatika arengule, sellest on abi olnud ka *Pseudotomentella* eksemplaride ja uute liikide määramisel.

Tänapäevaste bioloogiaalaste andmebaaside areng aitab kaasa andmete kasutamise ja süstematiseerimise lihtsustamisele. Varem valdkonnaspetsiifilise liikide määramiste kõrvale on jõuliselt tulnud DNA triipkoodistamine, võimaldades valdkonnaülest koostööd ning teaduse üldisemat arengut. Töö autor soovib kasutada küll morfoloogilisi tunnuseid välitingimustes perekonna määramisel, kuid liigini määramisel on kindlasti abiks molekulaarsed meetodid. Eksemplaride sekveneerimise ja andmete andmepankades avaldamisega aidatakse kaasa ka teiste uurijate molekulaarsetele analüüsidele.

*Pseudotomentella* kui vähe uuritud perekonna taksonoomia, süstemaatika ja biogeograafia vajavad kindlasti lähemat käsitlust tulevaste uurijate poolt. Vaja on koguda rohkem proove ning olemasolevate andmestikku täiendada kogumispaiga ja kasvukohtade andmestikuga nii Eesti kui maailma mastaabis.

## Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärk oli anda eestikeelne ülevaade *Pseudotomentella* morfoloogiast, bioloogiast ja süstemaatikast. Kirjeldatakse *Pseudotomentella* iseloomulikke tunnuseid, elupaika ja eluviisi, samuti selgitatakse ektomükoriisete seente olulisust keskkonnas. Töös selgub, et spetsiaalset ettevalmistust ja mikroskoopilist uurimist nõudev morfoloogiliste tunnuste kasutamine ei pruugi olla kõige kindlam viis liikide süstematiseerimiseks, sest morfoloogial põhineva taksonoomia ajalugu on heitlik. Näidatakse ka arenguid molekulaarses süstemaatikas ning soovitatakse morfoloogilisi tunnuseid kasutada koos molekulaarsete andmetega nii liikide määramisel kui süstematiseerimisel. Lõpuks esitatakse perekonna liikide maailma levikukaardid koos terve perekonna levikukaardiga. Ülevaadetest ja levikukaartidest järeldub, et *Pseudotomentella* levib eelkõige põhjapoolkeral Palearktise ja Neaktise biogeograafilistes riikondades. Samuti tõdetakse, et perekonnast rohkem teada saamiseks tuleb väheseid andmeid võimalusel juurde koguda.

## Summary

The purpose of this publication was to give an overview of the ectomycorrhizal fungal genus *Pseudotomentella*. So far, no information has been published in Estonian and of seven species present in Estonia, only one has been given a name in Estonian. Author described the morphology, biology and taxonomy of the genus. An overview of the ectomycorrhizal traits of genus and a general overview of the importance of ectomycorrhizal symbiosis were given. History of taxonomy was provided while emphasising the difficulties of systematics based on morphological traits and the hidden lifestyle of the genus. An introduction of molecular systematics and DNA barcoding was described with an overview of PlutoF workbench and UNITE database of fungal DNA sequences. Finally, distributional maps of species and genus was provided with a conclusion that the genus prefers boreal and nemoral forests of Palearctic and Nearctic biogeographical regions.

## Kasutatud kirjandus

- Abarenkov, K., Tedersoo, L., Nilsson, R. H., Vellak, K., Saar, I., Veldre, V., ... Kõljalg, U. (2010).** PlutoF—a Web Based Workbench for Ecological and Taxonomic Research, with an Online Implementation for Fungal ITS Sequences. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 6, 189–196. <https://doi.org/10.4137/EBO.S6271>
- Agerer, R. (1994).** Pseudotomentella tristis (Thelephoraceae). An analysis of fruitbody and ectomycorrhiza. *Zeitschrift für Mykologie*, 60(1), 143–158.
- Brundrett, M. C. (2009).** Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil*, 320(1–2), 37–77. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9877-9>
- Bruns, T. D., Szaro, T. M., Gardes, M., Cullings, K. W., Pan, J. J., Taylor, D. L., ... Li, Y. (1998).** A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. *Molecular Ecology*, 7(3), 257–272.
- Burdsall, H. H., & Larsen, M. J. (1974).** Lazulinospora, a New Genus of Corticiaceae, and a Note on Tomentella atrocyanea. *Mycologia*, 66(1), 96. <https://doi.org/10.2307/3758457>
- Christiansen, M. P. (1960).** Danish resupinate fungi. Part II. Homobasidiomycetes. *Dansk botanisk Arkiv*, 19(2), 57–388 pp.
- Cline, E. T., Ammirati, J. F., & Edmonds, R. L. (2005).** Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? *New Phytologist*, 166(3), 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01387.x>
- Corner, E. J. H. (1932).** A Fomes with two systems of hyphae. *Transactions of the British Mycological Society*, 17(1–2), 51–81. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(32\)80026-4](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(32)80026-4)
- Dentinger, B., Gaya, E., O'Brien, H., Suz, L. M., Lachlan, R., Díaz-Valderrama, J. R., ... Aime, M. C. (2016).** Tales from the crypt: genome mining from fungarium specimens improves resolution of the mushroom tree of life. *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(1), 11–32.
- Frank, B. (1885).** Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Baume durch unterirdische. *Pilze. Ber. dt. Bot. Ges.*, 3, 128–145.

- Frank, B. (1887).** Ueber neue Mycorrhiza-Formen. *Ber Dtsch Bot Ges*, 5, 395–409.
- Fries, E. M. (1818).** Observationes Mycologicae 2. *Observationes Mycologicae* (Kd I–XII, lk 278).
- Fries, E. M. (1832).** Systema Mycologicum. *Systema Mycologicum* (Kd 3, lk 261–524). Moritz, Greifswald.
- Garnica, S., Schön, M. E., Abarenkov, K., Riess, K., Liimatainen, K., Niskanen, T., ... Ammirati, J. F. (2016).** Determining threshold values for barcoding fungi: lessons from *Cortinarius* (Basidiomycota), a highly diverse and widespread ectomycorrhizal genus. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(4), fiw045. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw045>
- Godbold, D. L., Hoosbeek, M. R., Lukac, M., Cotrufo, M. F., Janssens, I. A., Ceulemans, R., ... Peressotti, A. (2006).** Mycorrhizal Hyphal Turnover as a Dominant Process for Carbon Input into Soil Organic Matter. *Plant and Soil*, 281(1–2), 15–24. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-3701-6>
- Godbold, D., Vašutová, M., Wilkinson, A., Edwards-Jonášová, M., Bambrick, M., Smith, A., ... Cudlin, P. (2015).** Elevated Atmospheric CO<sub>2</sub> Affects Ectomycorrhizal Species Abundance and Increases Sporocarp Production under Field Conditions. *Forests*, 6(4), 1256–1273. <https://doi.org/10.3390/f6041256>
- Haug, I., Weiß, M., Homeier, J., Oberwinkler, F., & Kottke, I. (2004).** Russulaceae and Thelephoraceae form ectomycorrhizas with members of the Nyctaginaceae (Caryophyllales) in the tropical mountain rain forest of southern Ecuador. *New Phytologist*, 165(3), 923–936. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01284.x>
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., & deWaard, J. R. (2003).** Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1512), 313–321. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2218>
- Hibbett, D. S., Binder, M., Bischoff, J. F., Blackwell, M., Cannon, P. F., Eriksson, O. E., ... Zhang, N. (2007).** A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research*, 111(5), 509–547. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.03.004>
- Holynski, R. H. (2010).** Taxonomy and the Mediocrity of DNA Barcoding – Some Remarks on Packer et al. 2009: DNA Barcoding and the Mediocrity of Morphology. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 68(1), 143–150.

- Kalamees, K., Randlane, T., Sõmermaa, A.-L., & Toom, M. (2001).** Seente süstemaatika konspekt. Tartu Ülikooli Botaanika ja Ökoloogia Instituut.
- Karsten, P. A. (1881).** Boletinearum et Polyporearum Fennicarum. *Revue mycologique* (Kd yr. 3, lk 22). Toulouse,: Bureaux de la rédaction. Salvestatud <http://www.biodiversitylibrary.org/item/42825>
- Kernaghan, G., Widden, P., Bergeron, Y., Légaré, S., & Paré, D. (2003).** Biotic and abiotic factors affecting ectomycorrhizal diversity in boreal mixed-woods. *Oikos*, 102(3), 497–504.
- Kivlin, S. N., Waring, B. G., Averill, C., & Hawkes, C. V. (2013).** Tradeoffs in microbial carbon allocation may mediate soil carbon storage in future climates. *Frontiers in Microbiology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00261>
- Kõljalg, U. (1996).** Tomentella (Basidiomycota) and related genera in Temperate Eurasia. *Tomentella (Basidiomycota) and related genera in Temperate Eurasia* (lk 41–68). Oslo: Fungiflora.
- Kõljalg, U., Dahlberg, A., Taylor, A. F. S., Larsson, E., Hallenberg, N., Stenlid, J., ... Jonsson, L. (2000).** Diversity and abundance of resupinate theleporoid fungi as ectomycorrhizal symbionts in Swedish boreal forests. *Molecular ecology*, 9(12), 1985–1996.
- Kõljalg, U., & Dunstan, W. A. (2001).** Pseudotomentella Larsenii Sp. Nov. (Thelephorales), A Common Ectomycorrhiza Former In Dry Eucalypt Woodland And Forests Of Western Australia. *Harvard Papers in Botany*, 6(1), 123–129.
- Kõljalg, U., & Larsson, E. (1998).** Pseudotomentella ochracea sp. nov., based on morphological and molecular data. *Folia Cryptogamica Estonica*, 34, 53–56.
- Kõljalg, U., Nilsson, R. H., Abarenkov, K., Tedersoo, L., Taylor, A. F. S., Bahram, M., ... Larsson, K.-H. (2013).** Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Molecular Ecology*, 22(21), 5271–5277. <https://doi.org/10.1111/mec.12481>
- Landeweert, R., Hoffland, E., Finlay, R. D., Kuyper, T. W., & van Breemen, N. (2001).** Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(5), 248–254.
- Larsen, M. J. (1967a).** Tomentella And Related Genera In North America: III. New Species Of Tomentella And Pseudotomentella. *Canadian Journal of Botany*, 45(8), 1297–1307. <https://doi.org/10.1139/b67-137>

- Larsen, M. J. (1967b).** Tomentella and related genera in North America V. New North American records of tomentelloid fungi. *Mycopathologia et mycologia applicata*, 32(1), 37–67.
- Larsen, M. J. (1968a).** A New Species of Pseudotomentella from North America. *Mycologia*, 60(3), 547. <https://doi.org/10.2307/3757421>
- Larsen, M. J. (1968b).** Tomentelloid fungi of North America. *Technical Publication No. 93* (lk 4–35). State University College of Forestry at Syracuse University.
- Larsen, M. J. (1971a).** Notes on Tomentelloid Fungi III. New Species of Pseudotomentella. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 98(1), 38. <https://doi.org/10.2307/2483496>
- Larsen, M. J. (1971b).** The genus Pseudotomentella (Basidiomycetes, Thelephoraceae s. str.). *Nova Hedwigia* (Kd 22, lk 613–615). Schweizerbart science publishers.
- Larsen, M. J. (1974).** Some Notes on Pseudotomentella. *Mycologia*, 66(1), 165. <https://doi.org/10.2307/3758465>
- Larsen, M. J. (1983).** Notes on Tomentelloid Fungi V. Additional New Species of Pseudotomentella. *Mycologia*, 75(3), 556. <https://doi.org/10.2307/3792699>
- LePage, B., Currah, R., Stockey, R., & Rothwell, G. (1997).** Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene. *American Journal of Botany*, 84(3), 410–410.
- Lilleskov, E. A., Hobbie, E. A., & Horton, T. R. (2011).** Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology*, 4(2), 174–183. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.09.008>
- Marschner, H., & Dell, B. (1994).** Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 159(1), 89–102. <https://doi.org/10.1007/BF00000098>
- Martin, F., Kohler, A., Murat, C., Veneault-Fourrey, C., & Hibbett, D. S. (2016).** Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, 14(12), 760–773. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.149>
- Martini, E. C., & Hentic, R. (2003).** Pseudotomentella rhizopunctata sp. nov., une nouvelle espèce de champignon Tomentelloide chlamydosporée. *Bull. Soc. Mycol. Fr*, 119(1–2), 19–29.
- McNeill, J., & International Association for Plant Taxonomy (Toim). (2012).** *International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne code): adopted by the*

*Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011.*  
Königstein, Germany: Koeltz Scientific Books.

- Meyer, A., Grote, R., Polle, A., & Butterbach-Bahl, K. (2010).** Simulating mycorrhiza contribution to forest C- and N cycling-the MYCOFON model. *Plant and Soil*, 327(1–2), 493–517. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0017-y>
- Nehls, U., Grunze, N., Willmann, M., Reich, M., & Küster, H. (2007).** Sugar for my honey: Carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. *Phytochemistry*, 68(1), 82–91. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.09.024>
- Packer, L., Gibbs, J., Sheffield, C., & Hanner, R. (2009).** DNA barcoding and the mediocrity of morphology. *Molecular Ecology Resources*, 9, 42–50. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02631.x>
- Parks, N. (2017).** *Fungal Morphology & Anatomy: Mycology Primer & Reference guide*. S.l.: LULU.COM.
- Patouillard, N. (1887).** Les Hyménomycètes d'Europe. *Les Hyménomycètes d'Europe* (lk 154). Paul Klincksieck, Paris.
- Peay, K. G., Kennedy, P. G., Davies, S. J., Tan, S., & Bruns, T. D. (2010).** Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New Phytologist*, 185(2), 529–542. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03075.x>
- Pena, R., Lang, C., Lohaus, G., Boch, S., Schall, P., Schöning, I., ... Polle, A. (2017).** Phylogenetic and functional traits of ectomycorrhizal assemblages in top soil from different biogeographic regions and forest types. *Mycorrhiza*, 27(3), 233–245. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0742-z>
- Redhead, S. A., & Norvell, L. L. (2013).** Report of the Nomenclature Committee for Fungi 19: official repositories for fungal names. *Taxon*, 62(1), 173–174.
- Rogers, D. P. (1939).** The Genus *Hypochnus* and Fries's „Observationes“. *Mycologia*, 31(3), 297. <https://doi.org/10.2307/3754524>
- Sanger, F., Nicklen, S., & Coulson, A. R. (1977).** DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 74(12), 5463–5467.

- Schoch, C. L., Robbertse, B., Robert, V., Vu, D., Cardinali, G., Irinyi, L., ... Federhen, S. (2014).** Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for Fungi. *Database*, 2014(0), bau061-bau061. <https://doi.org/10.1093/database/bau061>
- Schoch, C. L., Seifert, K. A., Huhndorf, S., Robert, V., Spouge, J. L., Levesque, C. A., ... Schindel, D. (2012).** Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(16), 6241–6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Schüßler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001).** A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution\*\* Dedicated to Manfred Kluge (Technische Universität Darmstadt) on the occasion of his retirement. *Mycological research*, 105(12), 1413–1421.
- Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrold, D. D., Durall, D. M., & Molina, R. (1997).** Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388(6642), 579–582.
- Smith, J. E., McKay, D., Niwa, C. G., Thies, W. G., Brenner, G., & Spatafora, J. W. (2004).** Short-term effects of seasonal prescribed burning on the ectomycorrhizal fungal community and fine root biomass in ponderosa pine stands in the Blue Mountains of Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(12), 2477–2491. <https://doi.org/10.1139/x04-124>
- Svrček, M. (1958).** Contribution to the taxonomy of the resupinate Thelephoraceous Fungi. *Ceská Mykologie*. 12(2):66-77, 12(2), 66–77.
- Svrček, M. (1960).** Tomentelloideae Čechoslovakiae. *Sydowia, Annales Mycologici* (Kd 14, lk 172–179). F. Berger. Salvestatud <https://books.google.ee/books?id=aNwHAQAIAAJ>
- Taylor, A. F., & Alexander, I. A. N. (2005).** The ectomycorrhizal symbiosis: life in the real world. *Mycologist*, 19(3), 102–112.
- Taylor, A. F., Martin, F., & Read, D. J. (2000).** Fungal Diversity in Ectomycorrhizal Communities of Norway Spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and Beech (*Fagus sylvatica* L.) Along North-South Transects in Europe. E.-D. Schulze (Toim), *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems* (Kd 142, lk 343–365). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-57219-7\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-57219-7_16)

- Tedersoo, L., Jairus, T., Horton, B. M., Abarenkov, K., Suvi, T., Saar, I., & Kõljalg, U. (2008).** Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytologist*, *180*(2), 479–490. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02561.x>
- Tedersoo, L., Liiv, I., Kivistik, P. A., Anslan, S., Kõljalg, U., & Bahram, M. (2016).** Genomics and metagenomics technologies to recover ribosomal DNA and single-copy genes from old fruit-body and ectomycorrhiza specimens. *MycKeys*, *13*, 1–20. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.13.8140>
- Tedersoo, L., May, T. W., & Smith, M. E. (2010).** Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza*, *20*(4), 217–263. <https://doi.org/10.1007/s00572-009-0274-x>
- Tedersoo, L., Mett, M., Ishida, T. A., & Bahram, M. (2013).** Phylogenetic relationships among host plants explain differences in fungal species richness and community composition in ectomycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, *199*(3), 822–831. <https://doi.org/10.1111/nph.12328>
- Wakefield. (1969).** Tomentelloideae In The British Isles. *Transactions of the British Mycological Society*, *53*(2), 161–206.
- White, T. J., Bruns, T., Lee, S., & Taylor, J. W. (1990).** Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR Protocols: A guide to Methods and Applications – A Laboratory Manual* (lk 315-321). Academic Press.

## Andmebaasid

- eElurikkus - *P. nigra*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://elurikkus.ut.ee/kirjeldus.php?lang=est&id=169760>
- eElurikkus - *Pseudotomentella*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
[http://elurikkus.ut.ee/elr\\_tree.php?tree\\_searchbox\\_latin=Pseudotomentella+%28pe rek.%29&id=128040&lang=est](http://elurikkus.ut.ee/elr_tree.php?tree_searchbox_latin=Pseudotomentella+%28pe rek.%29&id=128040&lang=est)
- IF - *P. umbrina*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.indexfungorum.org/names/NamesRecord.asp?RecordID=337817>
- MB - *L. cyanea*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=68970&Fields=All>
- MB - *P. atrocyanea*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/Biolomics.aspx?Table=Mycobank&Rec=68981&Fields=All>
- MB - *P. flavovirens*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=63274&Fields=All>
- MB - *P. griseopergamacea*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=68512&Fields=All>
- MB - *P. humicola*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=67736&Fields=All>

- MB - *P. mucidula*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=63276&Fields=All>
- MB - *P. nigra*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=63275&Fields=All>
- MB - *P. rhizopunctata*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=115119&Fields=All>
- MB - *P. tristis*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=68786&Fields=All>
- MB - *P. umbrina*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/Biolomics.aspx?Table=Mycobank&Rec=77702&Fields=All>
- MB - *P. vepallidospora*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=67616&Fields=All>
- MB – *T. echinospora*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=68515&Fields=All>
- MB - *T. submollis*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=68984&Fields=All>
- MB - *T. zygoesmoides*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?TableKey=14682616000000067&Rec=68985&Fields=All>
- PlutoF - *Pseudotomentella*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
[https://plutof.ut.ee/#/search?module=specimen&q=pseudotomentella&page\\_size=500&page=1&columns=lm,name,ow,taxon\\_node](https://plutof.ut.ee/#/search?module=specimen&q=pseudotomentella&page_size=500&page=1&columns=lm,name,ow,taxon_node)
- SF - *P. armata*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.speciesfungorum.org/GSD/GSDspecies.asp?RecordID=373566>
- SF - *P. atrofusca*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.speciesfungorum.org/Names/GSDspecies.asp?RecordID=321882>
- SF - *P. larsenii*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.speciesfungorum.org/Names/GSDspecies.asp?RecordID=489224>
- SF – *P. ochracea*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.speciesfungorum.org/Names/GSDspecies.asp?RecordID=445286>
- SF - *P. tenebrosa*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
<http://www.speciesfungorum.org/Names/GSDspecies.asp?RecordID=471083>
- UNITE - *Pseudotomentella*. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017,  
[https://unite.ut.ee/?qresult\\_tree=yes&threshold=5&is\\_singleton=1&taxon\\_name\\_tree=Pseudotomentella%C2%A0%C2%A0%28gen%29&taxon\\_id\\_tree=128040#panel3](https://unite.ut.ee/?qresult_tree=yes&threshold=5&is_singleton=1&taxon_name_tree=Pseudotomentella%C2%A0%C2%A0%28gen%29&taxon_id_tree=128040#panel3)

## **Veebiallikad**

Wikipedia – Eotseen. (s.a.). Vaadatud 10. mai 2017, <https://et.wikipedia.org/wiki/Eotseen>

## Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, \_\_\_\_\_ Märt Kose \_\_\_\_\_,  
(*autori nimi*)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose  
"Seente perekonna *Pseudotomentella* (*Basidiomycota*, *Thelephoraceae*) bioloogia ja  
\_\_\_\_\_ süstemaatika"  
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on \_\_\_\_\_ Prof. Urmas Kõljalg, Ph.D. \_\_\_\_\_,  
(*juhendaja nimi*)

reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **22.05.2017**