

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

PUIDUSEENTE VILJAKEHADE INTERPRETEERIMISE VÕIMALUSED
LOODUSKAITSES

Bioloogia ja elustiku kaitse eriala
Bakalaureuse töö (12 EAP)
Kaisa Triin Tomak

Juhendaja: Kadri Runnel

Tartu 2020

Puiduseente viljakehade interpreteerimise võimalused looduskaitstes

Bakalaureusetöö eesmärgiks oli kirjeldada erinevaid puiduseente viljakehade teket mõjutavaid aspekte ja selgitada, mida näitavad erinevate seente viljakehad looduskaitse kontekstis. Töös antakse ülevaade erinevatest väliskeskkonna ja kasvusubstraadiga seotud teguritest, mis mõjutavad viljakeha teket. Kirjeldatakse ka kolme elustrateegiat, et mõista millal ja miks seened viljakehi loovad. Töös selgus, et kuigi viljakeha esinemine näitab alati seeneliigi kohalolu, ei viita see kõigi puiduseente puhul elupaiga kauakestvale sobivusele.

Märksõnad: Bioloogiline mitmekesisus, puiduseente viljakehad, keskkonnamõjud, seente elustrateegiad, indikaatorliigid, looduskaitse

CERCS teadusalad: B230 Mikrobioloogia, bakterioloogia, viroloogia, mükoloogia

Interpreting the fruit bodies of wood fungi in the context of conservation management

The aim of the bachelor thesis was to describe different aspects in fruit body formation of wood fungi and explain how to interpret the occurrence of different fungal fruit bodies in the context of nature conservation. The study gives an overview of different growth substrate and environment related factors that have an effect on fruit body formation; and describes three different life-strategies of wood fungi that also affect when and why different species form fruit bodies. The study revealed that even though fruitbodies always show the presence of viable fungal mycelium, they do not always refer to long lasting suitable habitat for wood fungi.

Keywords: biodiversity, fruitbodies of wood-fungi, environmental effects, life strategies of fungi, indicator species, nature conservation

CERCS research fields: B230 Microbiology, bacteriology, virology, mycology

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Keskkonnatingimuste mõju seente viljakehade moodustumisele.....	7
1.1 Valgus ja temperatuur	7
1.2 Lämmastik ja süsinik.....	9
1.3 Niiskus ja pH	9
1.4 Substraadi piir ja CO ₂	10
1.5 Aastaaegade mõju.....	11
2. Seente eluviisi strateegiad	13
2.1 R-strateegia	13
2.2 S-strateegia.....	14
2.3 C-strateegia	14
3. Seente viljakehad ja looduskaitse	17
3.1 Looduskaitsega seotud puiduseened Eestis	17
3.2 Viljakehade tähendus looduskaitstes	18
Kokkuvõte	21
Summary	23
Tänuavaldused	25
Kasutatud allikad	26

Sissejuhatus

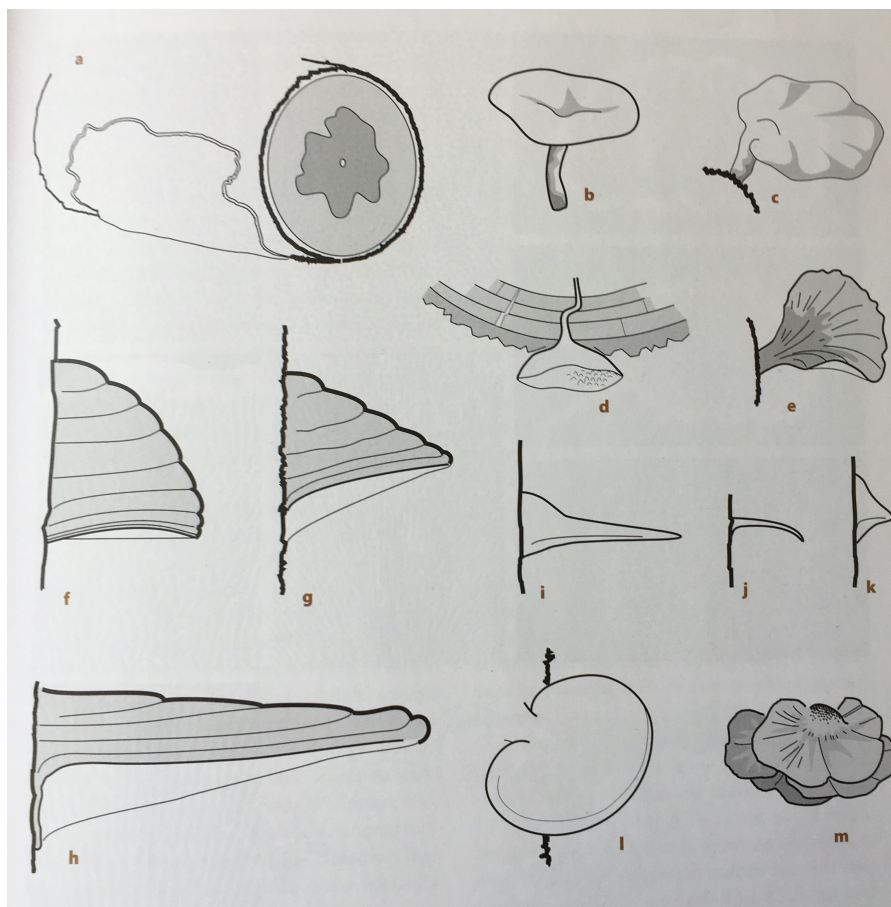
Tänapäeva üks suurimaid looduskaitse probleeme on elustiku hävimine. Suur osa maismaaelustikust elab metsades, seetõttu on inimese põhjustatud metsade kadumine ja vaesumine üheks suureks liikide väljasuremise põhjuseks (Noss, 1999). Viimase 300 aastaga on Maal kadunud umbes 7 miljonit km² metsa (Foley *et al.*, 2005). Aastatel 1990-2015 hävis 2,40 miljonit km² ehk 6% kogu maailma looduslikest metsadest (Keenan *et al.*, 2015). Ka põlismetsa asendamine majandusmetsaga toob kaasa mitmete liikide elukeskkonna hävitamisega. Selle põhjuseks on, et majandamisega muutub metsa struktuur: näiteks majandusmetsades põlismetsadest oluliselt vähem kõdupuitu. Hävitades põlismetsadest 90% surnud puitu, kaob samaaegselt ka 50% seal elavatest liikidest (Lonsdale *et al.*, 2007).

Üks rühm organisme, mida põlismetsade ülesharimise ja majandusmetsadega asendamine ohustab, on puiduseened (Junninen & Komonen, 2010). Puiduseentena käsitletakse siinses töös kand- ja kottsseeni (seened hõimkondadest *Basidiomycota* ja *Ascomycota*), mille viljakehade loomine on seotud elus puude või kõdupuiduga. Viljakeha on seene nähtav osa, mis kasvab mütseelist (seeneniidistikust). Enamus puiduseeni on puidulagundajad, st seened mille mütseel elab puitsubstraadi (elus puu või kõdupuidu) sees, kuid mis oma viljakehad loovad puitsubstraadi pinnale.

Puiduseente liigirikkus on kõige suurem looduslikes metsades, kus on tagatud erinevate kõdupuidusubstraatide esinemine, näiteks erinevate puuliikide surnult seisvad ja lamatüved, ning kõdupuidu järjepidevus. Erinevad puiduseened on kohandanud erinevatele kõdupuidu omadustele. Kõdupuidu omadustest peetakse seentele oluliseks näiteks suurust, kõdunemise astet, kokkupuute protsenti maapinnaga, puidukoore ja oksade olemasolu (Junninen & Komonen, 2010; Norden *et al.*, 2013; Ruokolainen *et al.*, 2018). Kõdu mängib olulist rolli liigirikkuses, sest on igas lagunemise staadiumis elupaigaks erinevatele liikidele. Puiduseente hulgas tuntakse ökoloogiliselt ja taksonoomiliselt kõige paremini torikseeni, ning on tuvastatud, et see puiduseente rühm on metsade majandamisele väga tundlik (Niemelä, 2008; Abrego *et al.*, 2017; Ruokolainen *et al.*, 2018).

Senised teadmised puiduseente ökoloogia kohta põhinevad peamiselt viljakehade vaatlustel. Viljakeha on seene nähtav osa, mis kasvab mütseelist (seeneniidistik, mis jääb enamasti substraadi sisse) substraadi pinnale. Viljakeha kasvab, et seen saaks suguliselt paljuneda (Moore *et al.*, 2008). Puiduseente viljakehadel on mitmeid erinevaid kujusid: näiteks

torikseente viljakehad jaotatakse 13 erinevaks tüübiks (Joonis 1). Lisaks sellele, et varieerub viljakeha kuju, võivad puiduseente viljakehad olla nii ühe- kui mitmeaastased. Vananedes viljakeha muutub, seetõttu on vanemad viljakehad suuremad, neile kasvab juurde torukeste kihte, ja kõvemad. Üheaastased viljakehad on üldiselt lihtsama ehitusega (Niemelä, 2008). Puiduseente mütseel on peidus substraadi sees, ning seetõttu on selle seisundit looduses keeruline määratleda. Seetõttu põhinevad teadmised ökoloogiast, ning vastavalt ka puiduseeni puudutavad rakendused looduskaitstes, eelkõige viljakehadel.



Joonis 1. Kübara kuju (Niemelä, 2008)

Käesoleva töö ajendiks on see, et on puiduseente viljakehade tekkeks võib olla mitmeid põhjuseid, mida üksnes vaatluse põhjal ei ole võimalik tuvastada. Tavapäraselt seostatakse viljakehade esinemist seenele sobivate elupaigatingimustega (Kües & Liu, 2000). Viljakehade teke aga võib sõltuda paljudest erinevatest keskkonnatingimustest (Sakamoto, 2018) ja võib olla tingitud muutustest nii substraadis (seene kasvukeskkond, näiteks lamapuud) või väliskeskkonnas (Moore *et al.*, 2008). Lisaks erineb viljakehade teke erinevate

elustrateegiatega seentel (Dix & Webster, 1995). Kõik ajendid viljakehatekkeks ei pruugi olla lihtsustavad sobivatele elutingimustele.

Sellest tulenevalt on käesoleva töö eesmärgiks (1) anda ülevaade puiduseente viljakehade tekkemehhanismidest, ning (2) viljakehade tekke ja elustrateegiate seosest. Töö praktiliseks eesmärgiks on kujundada arusaamine, mida näitavad erinevate seente viljakehade looduskaitse kontekstis.

1. Keskkonnatingimuste mõju seente viljakehade moodustumisele

Selleks, et saaks tekkida viljakeha on esmalt vaja, et substraadis kasvaks mütseel. Mütseel koosneb rakkudest, millel ei ole kindlat määratletust, mis organ või millist funktsioon nad täitma peavad. Ainukesed rakud, mille funktsioon on kindlaks määratud, on meiotsüüdid, mis pärast profaasi on võimelised sporulatsiooniks (Moore *et al.*, 2008). Selleks, et tekiks viljakeha moodustuvad vegetatiivsele mütseelile hüüfipandlad. Hüüfipandla tekkele järgneb primordiumi (viljakeha eelstaadiumi) areng. Primordiumi faasis on rakud juba jagunenud erinevateks kudedeks, mis areneb vastavalt keskkonnatingimuste mõjutusele viljakehaks (Kües & Liu, 2000).

Keskkonnas toimuvad muutused mõjutavad mütseeli rakkude arengut (Moore *et al.*, 2008). Sellise bioloogilise iseärasuse tõttu on tihtipeale näha viljakehade teket, kui on toimunud suured muutused seeni ümbritsevas keskkonnas (Kües & Liu, 2000). Viljakehade tekke tegureid on peamiselt uuritud kultiveeritud seentel, sest looduses on raske tingimusi kontrollida, et näha nende mõju mütseelile, mis üldjuhul asub substraadi sees (Kües & Liu, 2000; Molina *et al.*, 2010). Järgnevates alapeatükkides antakse ülevaade põhilistest viljakehade moodustamisega seotud teguritest.

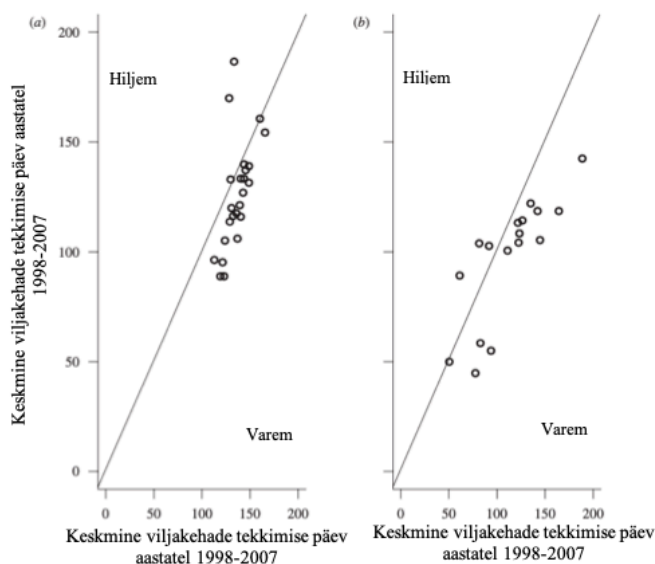
1.1 Valgus ja temperatuur

Valgus ja temperatuur on kaks omavahel seotud keskkonnategurit, mida on erinevates töödes peetud oluliseks seente viljakehade tekke mõjutajateks (Kitamoto *et al.*, 1968; Kües & Liu, 2000; Moore *et al.*, 2008). Temperatuuri muutumisega hakkab seen tootma valke, mis initsieerivad viljakeha teket. Puidu-sametkõrgese (*Flammulina velutipes*) molekulaarsed uuringud tuvastasid, et temperatuuri langemisel ja päevavalguse vähenemisel hakkavad seenehüüfid tootma valke, Pfd3, Pf1, Pf3 ja Pf6, mis omakorda käivitavad hüüfide metabolismi ning sedakaudu initsieerivad viljakeha tekke. Samas selgus, et ehkki valgus on vajalik puidu-sametkõrgese viljakeha arengusk, siis viljakeha tekkimist vaid valguse muutus ei initsieerinud (Sakamoto *et al.*, 2002). Valgus ja temperatuur alustavad hüüfide metabolismi, mille tulemuseks on paljunemise võimeline viljakeha.

Ehkki valguse ja temperatuuri mõju viljakeha moodustumisele on keeruline eristada on torikseene *Polyporus arcularius* näitel tuvastatud, millised on viljakeha tekkeks ja arenguks

vajalikud täpsed valgustingimused. *P. arculariuse* müteelist kasvab viljakeha kindlatel valguslainete pikkustel: ultraviolet valgus 280 nm ja sinine valgus – 520 nm. Tegemist on tavapärase valguslainete pikkusega metsa võra varjus. Sama lainepikkust on vaja hiljem ka seenekübara arenguks (Kitamoto *et al.*, 1968; Moore *et al.*, 2008, Sakamoto, 2018). Temperatuuri osas on teada, et vegetatiivse mütseeli pikenemine, hüüfipannalde teke ja järgnev areng kuni primordiumi tekkimiseni ei vaja kindlat temperatuuri, kuid peab olema tagatud teatud temperatuurivahemik. Viljakeha tekke algatab vähemalt viie kraadine langus (Kües & Liu, 2000).

Ka kliimasoojenemisega kaasnevad pikaajased temperatuurimuutused mõjutavad seente viljakehade loomist. Inglismaal ja Norras on pikaajaliste vaatluste põhjal koondatud info seente viljakehade tekke- ja arengumuutuste kohta viimastel aastakümnetel (Gange *et al.* 2007; Kauserud *et al.*, 2007). Mõlemad tööd leidsid, et temperatuuri tõus kliimamuutuste tõttu on edasi lükanud seente viljakehade tekke sügisel. Inglismaal märgati lisaks, et kliimamuutuste tõttu on kevadeti hakanud viljakehasid looma ka need seened, mis muidu seda ei teinud (Gange *et al.*, 2007). Seened, mis ka muidu kevadeti viljakehasid moodustasid, on temperatuuri tõusu tõttu hakanud seda tegema varem (Joonis 2.) (Kauserud *et al.*, 2010). Norras selgus lisaks, et viljakehade loomise periood on muutunud lühemaks. Seened hakkavad küll viljakehasid looma hiljem, aga lõpetavad samal ajal kui 60 aastat tagasi (Kauserud *et al.*, 2007).



Joonis 2. Seente liikide keskmine viljakehade tekkimise muutus päevades aastatel 1960-2007 (a) Norras ja (b) Ühendatud kuningriigis. Punktid diagonaali all tähendavad, et viljakehad loomine toimus aastatel 1988-2007 varem kui aastatel 1960-1969 (Kauserud *et al.*, 2010).

1.2 Lämmastik ja süsinik

Seene hüüfid peavad tarbima ja säilitama piisavalt toitaineid, et tagada seene vegetatiivne kasv ja viljakeha teke. Selleks, et kasvatada viljakeha on vaja mütseelil sobivat toitainete suhet substraadis. Lämmastik (N) ja süsinik (C) on kaks peamist toitaineiks vajalikku keemilist elementi, mida seentel on vaja viljakeha tekkeks ja arenguks (Moore *et al.*, 2008). Puiduseened on kohastunud kasvama keskkonnas kus on vähe lämmastikku, neil võib suhe olla 2000:1. Mitte-puiduseentel see suhe varieerub, kuid lämmastiku osakaal on üldiselt umbes kümme korda suurem, näiteks 200:1 (Dix & Webster, 1995).

Kõige rohkem on viljakehade tekkeks ja arenguks vaja süsinikku. Kontrollitud tingimustes on tehtud kindlaks, et milliseid süsinikuühendeid seened eelistavad. Aseksuaalselt (mittesuguliselt) paljunedes eelistavad seened tavalist suhkrut, kuid viljakehade kasvatamisel eelistatakse oligo- (näiteks sahharoos ja laktoos) ja polüsahhariide (näiteks tärklis, tselluloos) (Hawker, 1939; Hawker, 1947). Tselluloos ja hemitselluloos ja ligniin on kolm komponenti, millest puiduseened katalüüsivad tsellulaasiga, et saada süsinikku taimede polümeeridest (Dix & Webster, 1995).

Ka lämmastik (N) võib viljakeha tekkel ja arengul osutada limiteerivaks faktoriks. Seen peab koguma toitaineid vastavalt kasvatatava viljakeha suurusele. Lisaks viljakeha tootmisele on vajalik mütseelis koguda toitaineid eoste valmimise jaoks. Näiteks jänesevaabikul (*Ganoderma applanatum*) on suured viljakehad (kaal keskmiselt 1kg) ja selleks, et nii suure viljakeha loomiseks vajalik lämmastiku kogus puidust kätte saada, peab mütseel lagundama 14kg puitu (Moore *et al.*, 2008).

1.3 Niiskus ja pH

Niiskus ja pH on kaks füüsilist tegurit, mis mõjutavad seene viljakeha arengut. Õhus olev niiskus võib initsieerida või takistada viljakeha teket (Moore *et al.*, 2008). Enamasti on suur õhuniiskus liikidele hea ja lausa vajalik (Kües & Liu, 2000). Samas võib liigne õhuniiskus takistada osade puiduseente viljakehade teket (Plunkett, 1956). Niiskus substraadis on aga viljakeha tekkeks veel olulisem. Puidu substraatide veesisaldus peab jääma 35-60% vahele ja teistel substraatidel 60-80% vahele (Kües & Liu, 2000). Näiteks puidul pruun- ja valget mädanikku põhjustavad kandseened on väga tundlikud vee mõjutustele (Dix & Webster, 1995).

Samas on ka seeni, mis on kohastunud kuivale keskkonnale: näiteks *Lentinus sajor-caju* on torikseene liik, kes suudab kasvada väga kuivas keskkonnas kuid primordiumi (viljakeha eelstaadiumi) kasvatamiseks on tal sellegi poolest vaja 2.5 MPa niiskust substraadis (Kashangura *et al.*, 2006).

Vee sisaldus õhus ja substraadis muudab ka pinna pH, mis on samuti oluline viljakeha tekkel. Sarnaselt valgusele ja temperatuurile on mütseeli ja viljakeha kasvuks vaja erinevaid pH-tingimusi. Mütseeli kasvu mõjutab pH tase vähem, kuid selleks, et viljakeha kasvaks on vaja, et keskkond oleks kas neutraalne või kergelt happeline (pH 6-7) (Kües & Liu, 2000; Moore *et al.*, 2008).

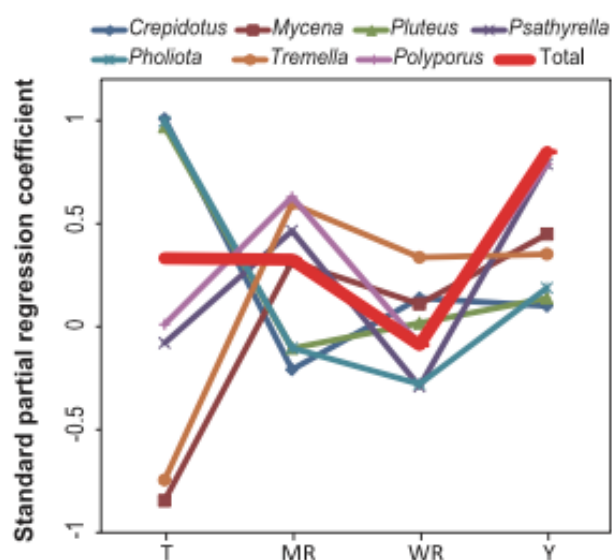
1.4 Substraadi piir ja CO₂

Mütseelile on vajalik substraat, aga kui pind, millel seen kasvab otsa saab, siis peab seen sellelt pinnalt põgenema ja kasvatab selleks viljakeha. Substraadi, näiteks puutüve, lõppedes muutub ka hüüfi ümbritsev keskkond ja selline muutus võib esile kutsuda viljakeha tekke. Üks sellistest muutuvatest faktoritest on süsihappegaas (CO₂) (Kües & Liu, 2000; Moore *et al.*, 2008). Nii on näiteks teada, et lõhislehehiku (*Schizophyllum commune*) hingamise tulemusena on puitsubstraadis, mida see seen asustab, palju süsihappegaasi. Kui seene mütseel jõuab substraadi pinnani ehk n-ö värske õhu kätte, siis CO₂ kogus väheneb ja see initsieerib viljakeha tekke (Moore *et al.*, 2008).

Substraat otsa saamine võib tähendada näiteks vaba puitsubstraadi lõppemist või ka teiste seente poolt hõivamata puu pinna lõppemist. Erinevad puiduseene liigid võitlevad sageli omavahel substraadi pinna domineerimise üle, mille käigus konkurentsemad seened hõivavad pinna, millel mütseel saab kasvada ja koguda toitaineid (Dix & Webster, 1995). Selleks, et seen, kes kaotab substraadi pinda, millele elada, oleks võimeline moodustama viljakeha, sõivad omavahel liituda sama liigi hüüfid, et siis kasvatada põgenemiseks viljakeha (Moore *et al.*, 2008). Substraat saab otsa, aga liigil on võimalus edasi elada.

1.5 Aastaaegade mõju

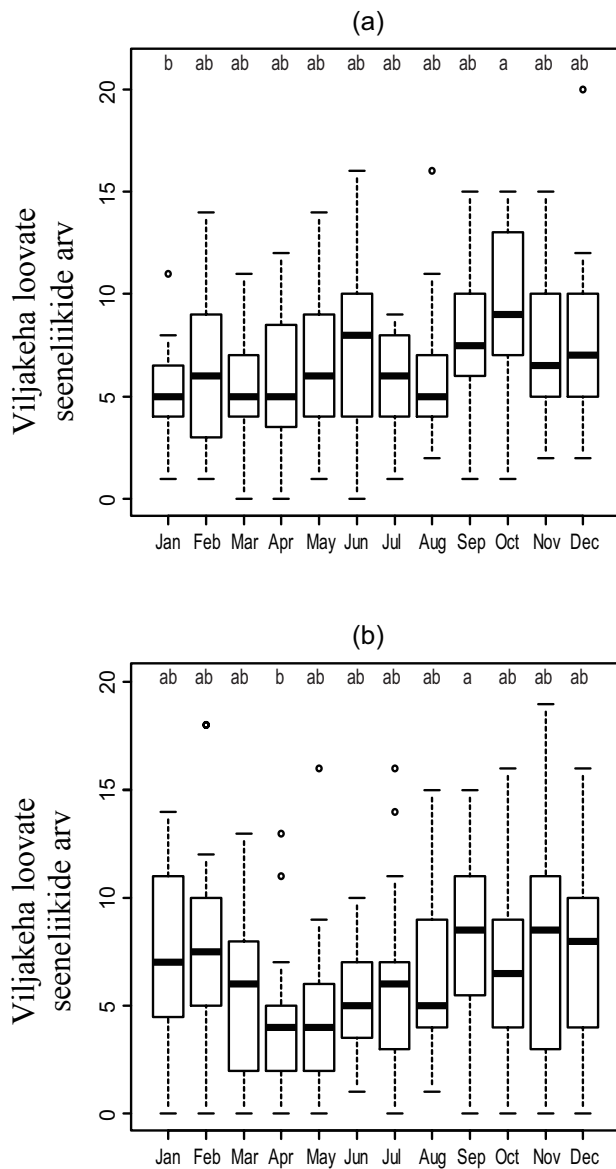
On üldiselt teada, et enamus üheaastase viljakehaga seeni moodustab viljakehasid teatud aastaajal. Viljakehade moodustamise sesoonsus on valgu-, temperatuuri- ja niiskustingimuste koosmõju. Näiteks lükkavad suvised liiga kõrged temperatuurid edasi sügisest seente viljakehade tekkimist (Straatsma *et al.*, 2012). Sademeterohket suve seostatakse sügisese varajase viljakehade tekkimisega ja sooja talve kevadise varajase viljakehade tekkimisega (Kauseraud, *et al.*, 2010). Kuigi puiduseeni mõjutavad aastaajad vähem kui näiteks kõdu-saprootroofe (metsa aluspinda lagundavad seened, ingl. k *litter-decomposers*), varieerub muutlikkus perekonniti. Näiteks on Jaapanis leitud, et puiduseened perekonnast *Tremella* loovad viljakehi augustis rohkem kuivade ilmade puhul, samal ajal kui perekond mütsiku (*Mycena*) liigid loovad augustis kõige rohkem viljakehasid niisketes tingimustes (Joonis 3). Lisaks sellele, et perekonniti ei ole viljakehade loomise ajad samad, märgati erinevusi ka ühe- ja mitmeaastastes viljakehades (Sato *et al.*, 2012).



Joonis 3. Puiduseente suhteline igakuine keskmine viljakehade arv ja puiduseente viljakehade teke vastavalt temperatuurile (T), kuu sademete kogus (MR), nädalane sademete kogus (WR) ja substraadi olemasolu aastad (Y) (Sato *et al.*, 2012).

Sato *et al.* (2012) uuringus vaadeldi eraldi ka ühe- ja mitmeaastaste viljakehadega puiduseeni. Mõlema viljakeha puhul oli ühes kuus viljakehade tekke varieeruvus suur, mistõttu leiti ka iga kuu keskmine viljakehade arv. Üheaastaseid viljakehi tekkis kõige vähem n-ö ekstreemsemate keskkonnatingimuste ajal, siis kui temperatuur oli liiga madal või liiga soe. Mitmeaastaste

viljakehadega puiduseente uusi isendeid leiti külmematel aastaegadel rohkem. Nii mitmeaastaste kui üheaastaste liikide uusi viljakehasid tekkis keskmiselt kõige rohkem sügisel. Seega puiduseente puhul sõltub üheaastaste viljakehadega seente teke aastaajast vähem kui mitmeaastaste viljakehadega puiduseened (Joonis 4).



Joonis 4. Igakuine muutus puiduseente (a) aastaste ja (b) mitmeaastaste liikide viljakehade tekkimises (Sato *et al.*, 2012).

2. Seente eluviisi strateegiad

Üldiselt saab seene viljakeha tekkida vaid siis, kui on olemas elujõuline mütseel (Ovaskainen *et al.*, 2013). Samas on seentel mitmeid erinevaid elustrateegiaid (ingl k *life history strategy*) ja strateegiast sõltuvalt võib erineda ka viljakehade looduskaitseline tähendus. Elustrateegia on liikide pikaajalise evolutsiooni tulemusena tekkinud üldiste kohastumuste kogum, mis määrab liigi ja tema populatsioonide koha ökosüsteemis (Masing, 1992). Liikide defineerimine elustrateegiate kaudu sai alguse taimedest (Pianka, 1970), kuid hiljem on elustrateegiad kohandatud ka seentele.

2.1 R-strateegia

R-strateegia põhiolomuseks on kiirelt võimalikult konkurentide eest põgeneda ja palju järglasi levitada. Seetõttu läbivad r-strateegiat evivad seened kogu elutsükli kiirelt. Peamiselt on tegemist ruderaalsete (lühiealiste ja kiirekasvuliste) seente eluviisiga. Selliste seente mütseel kasvab kiiresti, et saada lühikese ajaga kokku piisav kogus toitaineid viljakeha kasvatamiseks. R-strateegia seente viljakehad on lühiealised, sellised seened võivad viljakeha kasvatada vaid paari tunniga ja läbida elutsükli üksnes paari päevaga (Pough & Boddy, 1988; Dix & Webster, 1995). Sellise strateegiaga seened on mitte võitlevad (ingl k *noncombative*) ja suudavad elada substraadidel, mida on lihtne asustada, mille hiljem võtavad üle domineerivama elustiiliga puiduseened (Pough & Boddy, 1988).

Puiduseentest peetakse r-strateegia esindajaks näiteks väikeste viljakehadega torikseenteliiki tinttümakut (*Postia caesia*). Soomes, kus uuriti võrdlevalt seente viljakehade esinemist lamatüvedel ja mütseeli esinemist puidus, leiti tinttümaku viljakehi 21 uuritud lamatüvelt, kuid mütseeli vaid kolme tüve puidust. Sellest järeldati, et tõenäoliselt viibib seen mütseelina substraadil lühikest aega, mistõttu ei kasva mütseel suureks ja jäi puiduproovides molekulaarsetel meetoditel avastamata. (Ovaskainen *et al.*, 2013).

R-strateegiale omased tunnused on näiteks ka lillal ebanahkisel (*Chondrostereum purpureum*) ja *Cylindrobasidium evolvens*. Mõlemad puiduseened elavad maha langenud pöõgi lamatüvedel. Ruderaalsetele seentele omaselt suudavad ka lilla ebanahkis ja *C. evolvens* asustada lamapuidu kiirelt. Mõlema liigi viljakehasid oli puidul märgata juba kolm kuud pärast

selle maha langemist, kuna nii mütseeli kasvamine kui viljakehade loomine toimus kiirelt. Pärast kaheksandat kuud viljakehi samale lamapuidule enam ei ilmunud. Selline kasvu ja viljakehade loomise muster on iseloomulik r-strateegiale (Pough & Boddy, 1988).

2.2 S-strateegia

S-strateegia põhiolomuseks on taluda ekstreemseid tingimusi, st seda strateegiat evivad seened on suure stressitaluvusega (Dix & Webster, 1995). Seente jaoks defineeritakse stressi kui pidevaid ekstreemseid keskkonnatingimusi, mis takistavad biomassi teket. Stress võib olla tingitud ühest või mitmest asjaolust, näiteks liigne vesi, toitainevasus, liigselt kõrge või madal temperatuur või näiteks fenoolsete ühendites suur kontsentratsioon puitsubstraadil. Puiduseente s-strateegia esindajaks on näiteks liibuva viljakehaga *Phanerochaete chrysosporium*. *P. chrysosporium* on kiire elutsükliga puidulagundaja, kes suudab taluda pidevat kõrget kuumust ning põhjustab valgemädanikku (Dix & Webster, 1995). S-strateegiat omistatakse ka majavammile (*Serpula lacrymans*). Majavamm arvatakse s-strateegia seente hulka, kuna mütseel suudab kasvada kuivas substraadis, kuid samas puudub tal võime konkureerida substraadi pärast teiste seentega (Presley & Schilling, 2017).

S-strateegia võib esineda koos teiste strateegiatega. Üksnes s-strateegiaga seened elavad väga ekstreemsetes tingimustes, näiteks väga kõrgetes, madalates ja fluktrueerivates temperatuurides (Dix & Webster, 1995). S-strateegia võib olla iseloomulik ka teise strateegiana mitmetele seentele. S-strateegiaga seentel võib esineda kombinatsioonis nii r- kui ka c-strateegiale iseloomulikke tunnustega. Näiteks on elusatel lehtpuudel leitud mitmete puiduseente soikeseisundis mütseeli, mis hakkab kasvama ja viljakehasid tekitama kui tingimused muutuvad soodsaks (nt puu vananedes või surres). Seega vastab selliste seente ökoloogia elusa puu ebasoodsates kasvutingimustes s-strateegiale, kuid puu vanades või surres käivitub mütseeli r-või c-strateegia omadused (Pough & Boddy, 1988).

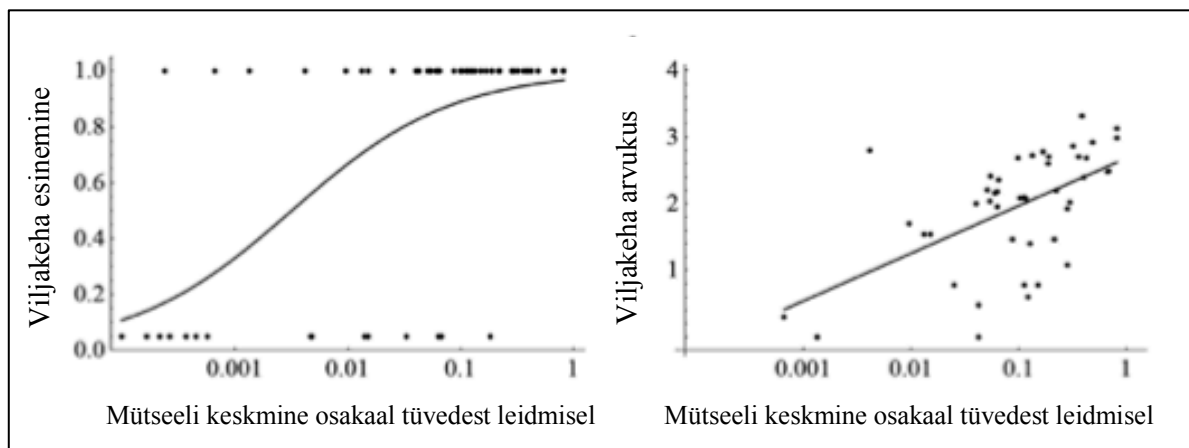
2.3 C-strateegia

C-strateegiat iseloomustavad konkurentse (ingl k *combative*) eluviisiga seened, kes peavad viljakeha loomiseks saavutama substraadil dominantsuse. C-strateegiaga seente elutsükleid on

erinevaid, kuid neid kõiki iseloomustab võitlus substraadi dominantsuse saavutamiseks. Mütseeli elustrateegia on konkurentse eluviisiga seentel sarnane, kuid seente peiteperioodi pikkus enne viljakeha teket erineb. C-strateegiat kasutavad peamiselt just puiduseened, kes tõrjuvad substraadilt ruderaalse eluviisiga või nõrgema võitlusvõimega seened (Pough & Boddy, 1988; Dix & Webster, 1995).

C-strateegiaga seente viljakehad võivad olla ühe- või mitmeaastased (Pough & Boddy, 1988). Üheaastaste viljakehadega c-strateegiat kasutavad liigid näiteks on kasepehik (*Lenzites betula*), kes dominantsuse saavutamiseks võib oma hüüfis põimida teiste seente, näiteks libliktaeliku (*Trametes versicolor*) hüüfide ümber, et siis hiljem neist läbi tungida (Dix & Webster, 1995). Kasepehiku elustrateegia demonstreerib ühte c-strateegiaga seente viljakehade tekkimise võimalust.

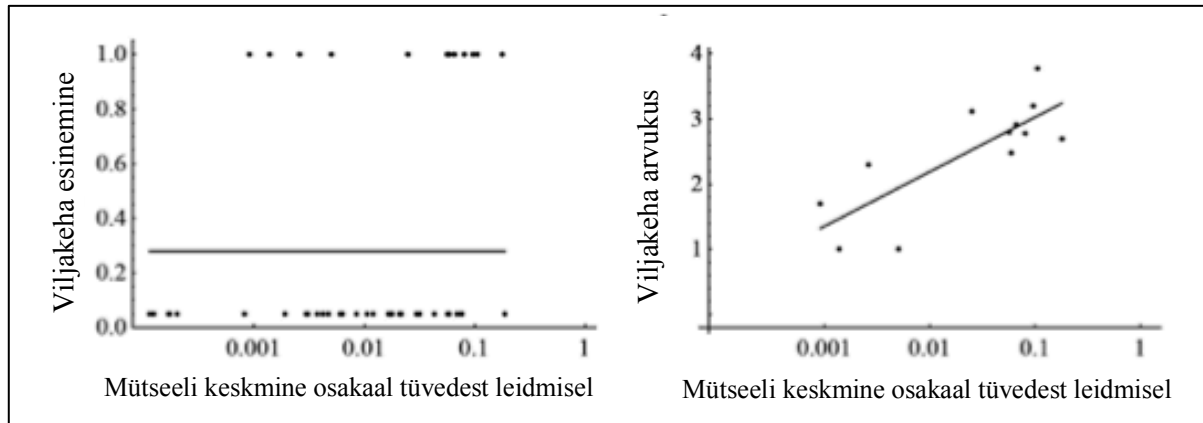
Mitmeaastastele c-strateegia esindajatele on omane pikk peiteperiood, st pikk periood, mille vältel mütseel asustab puitsubstraati, kuid seen veel viljakeha ei moodusta. Üheks sellise elustrateegiaga puiduseeneks peetakse näiteks kännupessi (*Fomitopsis pinicola*). Kännupessi mütseel kasvab enne viljakehade tekkimist pikalt substraadis, et saavutada dominantsus (Joonis 5) (Ovaskainen et al., 2013). Mütseeli rohkus substraadis määrab hiljem ka viljakehade rohkuse ja mõõtmed.



Joonis 5. Kännupessi (*Fomitopsis pinicola*) viljakehade esinemise ja mütseeli suuruse seosed (Ovaskainen et al., 2013).

Teiseks näiteks mitmeaastastest puiduseentest, kes kasutab c-strateegiat, on peetud joontaelikut (*Phellinus nigrolimitatus*). Ka sellel liigil on pikk peiteperiood, kuid erinevalt kännupessi elustrateegiast ei pea joontaelik saavutama dominantsust, et tekiks viljakehad (Joonis 6).

Joontaeliku viljakehade teke sõltubki peamiselt mütseeli peiteperioodi pikkusest. Samas mõjutab joontaeliku mütseeli dominantsus substraadis siiski viljakeha suurust ja püsivust substraadil. Sellistest avastustest järeldati, et mitmeaastaste viljakehadega liigid vajavad rohkem substraati ja seetõttu hõivavad enamus pinnast, millel elavad. Selline elustrateegiaga on mitmetel ohustatud seeneliikidel (Ovaskainen *et al.*, 2013).



Joonis 6. Joontaeliku (*Phellinus nigrolimitatus*) viljakeha esinemise ja mütseeli suuruse seos (Ovaskainen *et al.*, 2013).

3. Seente viljakehad ja looduskaitse

3.1 Looduskaitsega seotud puiduseened Eestis

Puiduseened on looduskaitsega seotud kahel erineval moel. Esiteks vajavad mitmed liigid ise kaitset. Näiteks on Eestis 12 riikliku kaitse all olevat puiduseen (I ja II kaitsekategooriana kaitse alla võetavate liikide loetelu, 2004; III kaitsekategooria liikide kaitse alla võtmine, 2004). Eesti looduskaistes jagatakse liigid kolme looduskaitse kategooriasse ja looduskaitse all olevaid liike kaitstakse, kas üksikobjektina või alaga, näiteks kaitsealad või püsielupaigad (LKS §4). Igas looduskaitse kategoorias on 4 puiduseene liiki. Lisaks kasutatakse looduskaitstes puiduseeni ka indikaatorliikidena, mis viitavad leiupaiga ökoloogilisele seisundile. Näiteks kasutatakse Eestis puiduseeni vääriselupaikade indikaatoritena, st liikidena, mille abil tuvastatakse väärtuslikke metsaelupaikasid majandusmetsas (Andressoni *et al.*, 2016). Eeldatakse, et indikaatorliigid näitavad haruldaste ja ohustatud elupaigaspetsialistide kohalolu: näiteks haruldane lehtpuupuidul elav mardikas väike-punalamesklane (*Cucujus cinnaberinus*) ja teine mardikaliik männisinlane (*Boros schneideri*) esinevad põlismetsades oma ökoloogiliste seoste tõttu puiduseentega (Horak *et al.*, 2009; Blažytė-Cereškiene, 2011), samas kui mitmete teiste ohustatud liikide kohaolu (nt. Lendorav: *Pteromys volans*) võivad puiduseened ennustada sarnaste elupaigavajaduste tõttu (Hanski, 1998). Vääriselupaiga indikaatorliikide nimekirjas on Eestis kokku 36 puiduseent.

Eelnevatest peatükkidest selgus, et viljakehade moodustamise seosed keskkonnatingimustega ja elustrateegiad on sageli erinevad ühe ja mitmeaastase viljakehaga puiduseentel ning ka eluspuu-patogeenidel ning kõdupuitu asustavatel seentel. Seetõttu on asjakohane anda ülevaade kuidas looduskaitsega seotud torikseened jaotuvad nende kategooriate vahel. 12 Eestis riikliku kaitse all olevast puiduseenest on 11 üheaastase viljakehaga, mitmeaastane viljakeha on vaid roosakal tammenäätsul (*Haploporus tuberculosus*) (Niemeleä, 2008). Ka indikaatorliikidena kasutatavatest puiduseentest on enamusel üheaastased viljakehad: 19 liigil. Mitmeaastase viljakehaga indikaator seeneliike 14 ja eraldi tasub välja tuua ka eluspuu patogeenid, 11 liiki. Seega on põhjust arvata, et nende seente viljakehade teke põhineb erinevatel elustrateegiatel ja ka keskkonnategurid mõjutavad neid erinevalt.

Ehkki kaitstavate liikide ja indikaatorliikide elustrateegia määratlemine eeldaks enamikul juhtudest täiendavaid uuringuid, võib eelnevas peatükis esitatud info põhjal arvata, et nende liikide hulgas on Eestis esindatud nii c-, r-, s-strateegiad kui erinevate strateegiate

kombinatsioonid. Mitmeaastased viljakehad on iseloomulikud s- ja c-strateegiaga seentele. Neid strateegiaid saab omavahel eristada vastavalt substraadile, s-strateegiaga seened elusal ja c-strateegiaga seened surnud puul. Mitmeaastaste viljakehadega c-strateegiaga seened on näiteks roostepruun taelik (*Phellinus ferruginosus*) ja joontaelik, samas perekonnas haavatuletaelikul (*Phellinus populicola*) ja kuusetaelikul (*Phellinus chrysoloma*) on samuti mitmeaastased viljakehad, kuid nende viljakehad tekivad elusale puidule, mistõttu võiksid nad kuuluda s-strateegiaga puiduseente hulka (Niemelä, 2008). Keerulisem on arvata, milline elustrateegia on üheaastaste viljakehadega kaitstavatel- ja indikaatorliikidel. Seda seetõttu, et üheaastase viljakehaga seened võivad kasutada nii c-, s- kui r-strateegiat. R-strateegiaga üheaastaseid puiduseentele viljakehi näeb lühikest aega üldiselt äsja surnud puidul, selle strateegia esindajaks võiks Eesti kaitstavatest ja indikaatorliikidest pidada näiteks lillatümakut (*Leptoporus mollis*). C-strateegiaga seente viljakehad võivad samuti olla aastased, kuid nende seentele on iseloomulik ka hea konkurentsivõime, seega üheaastase viljakehaga seeni, mis tekivad lamapuidule pärast teisi seeni on tõenäoliselt c-strateegiaga. Näiteks taiga-poenpoorik (*Skeletocutis odora*), mis moodustab üheaastaseid viljakehasid keskmiselt lagununud või juba hilises lagustaadiumis substraadile, kus on ka teisi c-strateegiaga seeni, näiteks roosa pess (*Fomitopsis rosea*). Seega võib arvata, et selle liigi mütseel suudab konkureerida teiste liikidega ning kuulub vastavalt c-strateegiaga seente alla (Otto, 2011).

3.2 Viljakehade tähendus looduskaitstes

Eelnevates peatükkides selgus, et seente viljakehade loomine ei saa toimuda enne kui mütseelil on substraadis piisav kogus toitaineid, niiskust ja substraati katvust. Isegi kui need tingimused on täidetud, on seejärel vaja sobilikke tingimusi väliskeskkonnas (Moore *et al.*, 2008; Halbwach *et al.*, 2016). Viljakeha tekke hetke ja eluiga mõjutab oluliselt ka seene elustrateegia. Mida tähendab siis looduskaitseotsuste kontekstis erineva elustrateegia ja erinevate viljakehatüüpidega seente viljakehade esinemine või puudumine?

Indikaatorliikidena tunduvad kõige sobivamad mitmeaastaste viljakehadega puiduseened ning samuti on kõige lihtsam planeerida selliste seente kaitset. Mitmeaastase viljakeha esinemisel võib kindel olla, et tegemist on elupaigaga, mis on vähemalt mõnda aega seenele sobinud, mistõttu substraadis sees olev mütseel on seal hõivanud piisava ruumi, et sellise viljakeha loomist toetada. Mütseeli suurust substraadi sees saab hinnata viljakeha suuruse, eluea või

viljakehade rohkuse põhjal. Juhul kui mitmeaastase viljakehaga seen elab kõdupuidul, võib enamasti arvata, et seenel on c-elustrateegia, ning viljakeha indikeerib konkurentsivõimelist mütseeli. Samas kui mitmeaastane viljakeha kasvab elusal puul, võib arvata et seenel on s-elustrateegiaga, ning et mütseel on elujõuline kuna on suutnud viljakeha loomiseks piisavalt puitu lagundada vaatamata stressirohkele elukeskkonnale. Tuleb siiski tähele panna, et juhul kui eluspuu patogeeni mitmeaastane viljakeha esineb surnud puidul ei tähenda see alati mütseeli edasist head seisundit ega pikaajaliselt sobivat elupaika.

Ehkki mitmeaastase viljakehaga c- ja s-strateegia seente esinemine on looduskaitstes suhteliselt lihtsalt interpreteeritav (positiivne) signaal looduskaitstes, tuleb arvesse võtta ka nendele strateegiatele iseloomulikku mütseeli pikka peiteperioodi. Seetõttu ei tähenda kummagi strateegia puhul viljakeha puudumine looduses tingimata seene puudumist. Seetõttu aitaks pika peiteperioodiga puiduseente looduskaitset paremini korraldada molekulaarsed uuringud, kus tuvastatakse seene esinemist mütseelina. Sellised uuringud ja paralleelsed viljakehade vaatlused võimaldaksid koostada prognoosimudeleid, mis aitaksid ennustada seente olemasolu substraadis ja viljakehade teket (Ovaskainen *et al.*, 2013; Abrego *et al.*, 2017). Näiteks on soovitatud pikaajalist uuringut põlismetsas, mis võimaldaks jälgida seente hierarhia muutumist substraadis, ennustada liikide reageerimist neid ümbritsevale keskkonnale ja populatsioonide muutust ajas (Abrego *et al.*, 2017).

Üheks võimaluseks c-strateegia seente mütseeli olemasolu ja viljakehade tekkimist ennustada on (1) sama liigi viljakehad lähikonna substraatidel või (2) teiste puiduseente viljakehad. (1) Mitmeaastaste seente viljakehaleiud näitavad, et läheduses võib leida ka teisi sama liigi poolt asustatud tüvesid. Valdav osa seeneeoseid kukuvad saja meetri raadiusse viljakehast (Lacey, 1996). See on oluline ka neil c- ja s-strateegiaga seentel, mille mütseelil on pikk peiteperiood, sest juba näha olevate viljakehade põhjal on võimalik eeldada, et mõned sobilikud substraadid lähiümbruses on asustatud sama seeneliigi poolt. (2) Teiste seeneliikide abil võib looduskaitse all oleva liigi viljakeha ennustada „järglassuhete“ puhul, sellised suhteid on ka mitmel Eesti looduskaitstes kasutataval seeneliigil: näiteks kännupessile järgneb roostetorik (*Pycnoporellus flugens*) ja haavataelikule (*Phellinus tremulae*) haavanääts (*Junghuhnia pseudozilingiana*) (Nimeleä *et al.*, 1995). Teades sellisest suhtest saab kasutada osasid r- ja c-strateegiaga seente viljakehasid teiste (st konkurentsemate) c-strateegiaga seentele sobiva substraadi või mütseeli esinemise indikaatorina (Pough & Boddy, 1988). Ka surnud c-strateegiaga puiduseente

viljakehad viitavad substraadi üle võtmisele konkurentsema liigi poolt. Seda fenomeni ei saa aga iga puiduseene puhul kasutada, sest see kehtib vaid teatud liikidel.

R-strateegiaga puiduseente elusa ja surnud viljakeha esinemine on kahtlemata samuti positiivne signaal looduskaitstes, kuid erinevalt s- ja c-strateegiaga seente viljakehadest, ei tähenda see substraadi pikaajalist sobivust mütseelile (Ptk 2.1). Laiemalt tähendavad siiski nii elusad kui surnud r-strateegiaga seente viljakehad, et tegemist on seenele sobiva elukeskkonnaga. Selleks, et tagada r-strateegiaga puiduseente püsimine tuleb hoida elupaika laiemalt kui konkreetne kasvusubstraat ja vajadusel lisada sinna sobilikkus substraati, näiteks majandatavas metsas.

Üheaastaste viljakehade seente puhul peab arvestama lisaks strateegiale ka keskkonnatingimustega. Keskkonna muutused, eriti temperatuuri ja sademete kõikumised, mõjutavad üheaastaste viljakehadega seeni rohkem, sest neil peavad igal aastal olema sobivad tingimused viljakehade loomiseks. Temperatuuri ja niiskuse tugev mõju võib näiteks avalduda pärast liiga kõrge temperatuuriga ja kuiva suve kui viljakehasid ei teki üldse või pärast sooja talve, kui viljakehad võivad tekkida ka kevadel. Seetõttu peaks üheaastaste viljakehadega seente inventuuri plaanides võtma arvesse ka keskkonna tegureid.

Kokkuvõte

Puiduseened on oluline osa metsade elurikkusest, mis on tundlik metsade majandamisele, sest metsade majandamine toob enamasti kaasa puiduseente kasvusubstraadi (vanad elupuud, kõdupuit) vähenemise. Enamus puiduseeni on eospaljunejad, kes peavad paljunemiseks looma viljakeha. Ka enamus teadmisi puiduseente ökoloogiast ja looduskaitse otsuseid põhinevad viljakehadel. Samas võib puiduseente viljakehade tekkeks olla mitmeid põhjuseid, mida üksnes vaatluse põhjal ei ole võimalik tuvastada. Töö eesmärgiks oli uurida, mida näitavad erinevate seente viljakehad looduskaitse kontekstis. Selleks uuriti erinevaid artikleid, mis kirjeldasid laiemalt seente viljakehade teket ja uurimusi, mis keskendusid puiduseente viljakeha tekkemehhanismidele. Kirjanduse põhjal kaardistati erinevad viljakeha teket mõjutavad tegurid.

Viljakehade teke võib sõltuda paljudest erinevatest keskkonnatingimustest, sh võib see olla mõjutatud nii muutustest kasvusubstraadis kui väliskeskkonnas. Selgus, et olulisemateks viljakeha teket mõjutavateks teguriteks substraadis olid toitainete kogus, CO₂ ja niiskus. Väliskeskkonnas oli erinevate tööde põhjal kõige olulisem temperatuur. Lisaks erineb viljakehade teke erinevate elustrateegiatega seentel. R-strateegiaga seened moodustavad viljakeha kiirelt, ilma suurt mütseeli kasvatamata. C-strateegiaga seente viljakehad on ühe- või mitmeaastased, kuid neid eristab r-strateegiast mütseeli püsivus substraadis. S-strateegiaga seente põhiomaduseks on kohandumine ekstreemsetes tingimustega nagu ülikuiv või üliniiske kasvusubstraat või elus puidukude (puiduseenele vaenulik keskkond). Eestis leidub nii riikliku kaitse all olevatest liikides, kui ka indikaatorliikide hulgas kõikide strateegiatega liike.

Viljakeha esinemine näitab alati substraadi asustamist seene poolt. Üldiselt tuleb suurema ja kauem püsiva (mitmeaastase) viljakeha loomiseks seene mütseelil hõivata suur osa substraadist. Seetõttu on mitmeaastaste viljakehade esinemine looduskaitse kontekstis kõige lihtsamini interpreteeritav signaal s- ja c-strateegiaga seente puhul, kuna see näitab alati mütseeli olemasolu substraadis ja ka elupaiga pikaajalist sobivust seenele. Samas tuleb arvestada, et mitmeaastase viljakehaga s- ja c-strateegia seentel on sageli pikk „peiteperiood“, st periood mille vältel mütseel juba asustab substraati, kuid viljakeha veel ei ole tekkinud. Väikeste lühiealiste viljakehadega seente mütseel sageli väike ja lokaalne. Seetõttu ei näita see elupaiga pikaajalist sobivust seenele. Sellegipoolest näitavad ka lühiealised viljakehad elupaiga sobivust liigile laiemalt. Kuna enamus viljakehast levivad eosed ei lendu kaugele, siis

saab olemasolevaid viljakehi, elus või surnud, kasutada indikaatorina lähedal asuvate sobilike substraatide kaitseks. Selleks, et tagada seente puiduseente püsimine ja mitmekesisus Eesti looduses tuleb tagada piisaval hulgal kaitsealuste vanade metsade esinemine ja kõdupuitu majandusmetsas.

Summary

Wood fungi are an important part of forests biodiversity, and are sensitive to forest management because forest management causes reductions in substrata suitable for wood-fungi (old living trees and dead wood). Most wood fungi reproduce by spores, and need to produce fruitbodies to sporulate. Also, most of the knowledge on the ecology of wood fungi ecology and decisions on their conservation are based on fruit bodies. However, there can be many different reasons why wood inhabiting fungi form fruit bodies, and all of these do not necessarily imply to favorable habitat conditions. The aim of this thesis was to determine how to interpret fruit bodies of wood fungi in nature conservation. Scientific studies assessing different environmental factors influencing fruit body formation in wood fungi and fruit body formation of fungi with different life history were studied.

The formation of fruiting bodies is related to several environmental factors, among these are both factors related to the particular growing substrate and the external environment. It turned out that the most important substrate related factors influencing the fruit body formation were the amount of nutrients, CO₂ and moisture. The most important external environmental factor was temperature. In addition, the formation of fruit bodies differs in fungi with different life strategies. Wood fungi using “r-strategy” form the fruiting body rapidly, without growing a large mycelium in the substrate, their fruit bodies are annual. Species using c-strategy have either annual or perennial fruit bodies, in both cases one can assume long-term mycelial persistence in the substrate for such species. The main feature of s-strategy is their adaption to extreme conditions such as extremely dry or humid substrata or growing in living tree tissue (an environment hostile for wood fungi).

The presence of the fruit body always shows the presence of fungal mycelium in the substrate. In general, a large part of the substrate must be occupied by the fungal mycelium in order to create a larger and longer-lasting (perennial) fruit bodies. Therefore, the presence of perennial fruit bodies is the most easily interpreted signal in the context of nature conservation. The presence of perennial fruit bodies of fungi using s-or c-strategy always indicates a long-term suitability of the habitat for the fungus. However, it should be remembered that s- and c-strategy mushrooms with perennial fruit bodies often have a long "latency period", it means the period during which the mycelium already inhabits the substrate but the fruiting body has not yet been formed. Mycelium of “r-strategy” fungi with small short-lived fruit bodies is often

small and local. Therefore, it does not indicate long-term suitability of the habitat for the fungus. However, also short-lived fruit bodies indicate habitat suitability in wider context. Since most spores propagating from the fruit bodies do not fly far, the existing live or dead fruit bodies can be used as indicators for mycelial presence in suitable substrates nearby. In order to ensure the diversity of wood fungi in nature, there should be enough protected old-growth forests and enough dead wood habitats in managed forests.

Tänuavaldused

Täna südamest oma juhendajat Kadri Runnelit, kelle oskuslik juhendamine, põhjalikud nõuanded ja toetan suhtumine olid töö valmimisel suureks abiks. Täna ka Asko Lõhmust, kes aitas selle tööga alustada.

Kasutatud allikad

Abrego, N., Norberg, A., Ovaskainen, O. 2017. Measuring and predicting the influence of traits on the assembly processes of wood-inhabiting fungi. *Journal of Ecology*. 105:1070-1081.

Blažytė-Čereškienė, L., Karalius, V. 2011. Habitat requirements of the endangered beetle *Boros schneideri*. *Insect Conservation and Diversity*. 5:186-191.

Dix, N.J., Webster, J. 1995. Life strategies of fungi. *Fungal Ecology* (ed. by N.J. Dix). Springer Netherlands.

Foley, J., DeFries, R., Asner, G., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S., Chapin, F., Coe, M., Daily, G., Gibbs, H., Helkowski, J., Holloway, T., Howard, E., Kucharik, C., Monfreda, C., Patz, J., Prentice, I., Ramankutty, N., Snyder, P. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science*. 309:570-574.

Gange, A.C., Gange, E.G., Sparks, T.H., Boddy, L. 2007. Rapid and Recent Changes in Fungal Fruiting Patterns. *Science*. 316:71.

Halbwachs, H., Simmel, J., Bässler, C. 2016. Tales and mysteries of fungal fruiting: How morphological and physiological traits affect a pileate lifestyle. *Fungal Biology Reviews*. 30:36-61.

Hanski, I. K. 1998. Home ranges and habitat use in the declining flying squirrel *Pteromys volans* managed forests. *Wildlife Biology*. 4:33-46.

Hawker, L.E. 1939. The influence of various sources of carbon on the formation of perithecia by *Melanospora destruens* shear in the presence of accessory growth factors. *Annals of Botany*. 3:455-468.

Hawker, L.E. 1947. Further experiments on growth and fruiting of *Melanospora destruens* shear in the presence of various carbohydrates, with special reference to the effects of glucose and sucrose. *Annals of Botany*. 11:245–259.

Horák, J., Vávrová, E., Chobot, K. 2009. Habitat preferences influencing populations, distribution and conservation of the endangered saproxylic beetle *Cucujus cinnaberinus* (Coleoptera: Cucujidae) at the landscape level. *European Journal of Entomology*. 107:81-88.

- Junninen, K., Komonen, A. 2010. Conservation ecology of boreal polypores: A review. *Biological Conservation*. 144:11-20.
- Kashangura, C., Hallsworth, J.E., Mswaka, A.Y. 2006. Phenotypic diversity amongst strains of *Pleurotus sajor-caju*: Implications for cultivation in arid environments. *Mycological Research*. 110:312–317.
- Kauserud, H., Stige, L.C., Vik, J.O., Økland, R. H., Høiland, K., Nils Chr. Stenseth, N.C. 2007. Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105:3811-3814.
- Kauserud, H., Heegaard, E., Semenov, M.A., Boddy, L., Halvorsen, R., Stige, L. C., Sparks, T. H., Gange, A. C., Stenseth, N. C. 2010. Climate change and spring-fruited fungi. *Proceedings of the Royal Society B*. 277:1169-1177.
- Keenan, R.J., Reams, G.A., Achard, F., Freitas, J. V., Grainger, A., Lindquist, E. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*. 352:9-22.
- Kitamoto, Y., Takahashi, M., Kasai, Z. 1968. Light-induced formation of fruit-bodies in a basidiomycete, *Favolus arcularius* (FR.) AMES. *Plant and Cell Physiology*. 9:797–805.
- Kües, U., Liu, Y. 2000. Fruiting body production in basidiomycetes. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 54:141-152.
- Lacey, J. 1996. Spore dispersal – its role in ecology and disease: the British contribution to fungal aerobiology. *Mycological Research*. 100: 641-660.
- Lonsdale, D. Pautasso, M., Holdenrieder, O. 2007. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*. 127:1-22.
- Masing, V. 1992. *Ökoloogialeksikon*. Eesti Entsüklopeediakirjandus. Tallinn. pp 44.
- Molina, R., Horton, T. R., Trappe, J. M., Marcot, B. G. 2011. Addressing uncertainty: How to conserve and manage rare or little-known fungi. *Fungal Ecology*. 4:134-146.

- Moore, D., Gange, A.C., Gange, E.G., Boddy, L. 2008. Fruit Bodies: Their Production and Development in Relation to Environment. *British Mycological Society Symposia Series*. 18:79-102.
- Niemelä, T., Renvall, P., Penttilä, R. 1995. Interactions of fungi at late stages of wood decomposition. *Annales Botanici Fennici*. 32:141-152.
- Niemelä, T. 2008. Torikseened Soomes ja Eestis (ed by E. Parmasto). Eesti Loodusfoto, Tartu.
- Nordeñ, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E., Ovaskainen, O. 2013. Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology*. 101:701-712.
- Noss, R.F. 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management*. 115:135-146.
- Ovaskainen, O., Schigel, D., Ali-Kovero, H., Auvinen, P., Paulin, L., Nordén, B. and Nordén, J. 2013. Combining high-throughput sequencing with fruit body surveys reveals contrasting life-history strategies in fungi. *The ISME journal*. 7:1696 – 1709.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *American Naturalist*. 104:592–597.
- Plunkett, B.E. 1956. The influence of factors of the aeration complex and light upon fruit-body form in pure cultures of an agaric and polypore. *Annals of Botany*. 20:563–586.
- Presley, G. N., Schilling, J. S. 2017. Distinct Growth and Secretome Strategies for Two Taxonomically Divergent Brown Rot Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*. 83: e02987-16.
- Pugh, G. J. F., Boddy, L. 1988. A view of disturbance and life strategies in fungi. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*. 94:3-11
- Ruokolainen, A., Shorohova, E., Penttilä, R., Kotkova, V., Kushnevskaia, H. 2018. A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest. *European Journal of Forest Research*. 137:707-719.

Sakamoto, Y. 2018. Influences of environmental factors on fruiting body induction, development and maturation in mushroom-forming fungi. *Fungal Biology Reviews*. 32:236-248.

Sakamoto, Y., Ando, A., Tamai, Y., Miura, K., Yajima, T. 2002. Protein expressions during fruit body induction of *Flammulina velutipes* under reduced temperature. *Mycological Research*. 106: 222-227.

Sato, H., Morimoto, S., Hattori, T. 2012. A Thirty-Year Survey Reveals That Ecosystem Function of Fungi Predicts Phenology of Mushroom Fruiting. *PLoS One*. 7: e49777.

Straatsma, G., Ayer, F., Egli, S. 2001. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. *Mycological Research*. 105: 515–523.

Kasutatud internetiallikad

Anderssoni, L., Eki, T., Külviku, M., Martverski, R., Palo, A. 2016. Keskkonnaministeeriumi metsaosakond, Eesti. (Kasutatud 19.05.20.).

https://www.envir.ee/sites/default/files/metsa_vaariselupaikade_inventeerimise_metoodika_2_1092017.pdf

Looduskaitse seadus, vastuvõetud (21.04.2004). *Riigi Teataja*. (Kasutatud 11.05.20.).

<https://www.riigiteataja.ee/akt/13342186?leiaKehtiv>

I ja II kaitsekategooriana kaitse alla võetavate liikide loetelu, vastuvõetud (20.05.2004). *Riigi Teataja*. (Kasutatud 18.05.20.). <https://www.riigiteataja.ee/akt/118062014020>

III kaitsekategooria liikide kaitse alla võtmine, vastuvõetud (19.05.2004). *Riigi Teataja*. (Kasutatud 18.05.20.). <https://www.riigiteataja.ee/akt/104072014022>

Otto, P. 2011. Ecology and chorology of 51 selected fungal species. (Kasutatud 19.05.20.). http://www.eccf.eu/Otto_P_draft_ecology_5_4_2011.pdf

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kaisa Triin Tomak

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Puiduseente viljakehade interpreteerimise võimalused looduskaitstes“,

mille juhendaja on Kadri Runnel,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Kaisa Triin Tomak
21.05.2020