TARTU ÜLIKOOL
1632
UNIVERSITAS TARTUENSIS

K. EICHWALD, A. KALDA, E. KUKK, V. MASING,
E. PARMASTO, H. TRASS

BOTAANIKA

ÕPIK KÕRGEMATELE KOOLIDELE

II OSA

SÜSTEMAATIKA

KOOSTANUD A. KALDA

KIRJASTUS „VALGUS" • TALLINN 1970

R. Soorem

58
B 75

Kaane kujundanud G. Pant

Eesti NSV Kõrgema ja Kesk-erihariduse Ministeeriumi poolt lubatud kasutada õpikuna Eesti NSV kõrgemates koolides.

582 : 001.4

Учебник состоит из следующих частей: введение в систематику растений, систематика низших и высших растений. В первой части дан исторический обзор систематики растений как науки и рассмотрены общие вопросы систематики растений. Вторая часть посвящена филогенетической системе растительного мира по отдельным систематическим единицам. При характеристике семейств и родов приводятся описания важнейших их представителей с учетом хозяйственного значения и возможностей использования.

Специальная глава посвящена систематике и происхождению низших форм органической эволюции — неклеточных (вирусов) и первичноядерных (бактерий).

Учебник предназначен для студентов Тартуского государственного университета и Эстонской сельскохозяйственной академии. Может быть использован учителями биологии средних школ и широким кругом любителей природы.

2
TARTU ÜLIKOOL
RAAMATUKOGU
194188

2 — 10 — 5
26 — 70

EESSÕNA

Käesolev kõrgemate koolide botaanikaõpiku II osa annab taimeriigist süstemaatilise ülevaate vastavalt kõrgemates koolides kehtivatele botaanika programmidele, kusjuures peale üldkursuse on arvestatud ka süstemaatika erikursuste nõudeid.

Et elusa looduse süstemaatiline käsitlus algab botaanika üldkursusega, on käesolevas õpikus antud esmalt lühike süstemaatiline ülevaade elu primitiivsematest vormidest — viirustest ja bakteritest, kuigi neid ei saa taimedeks lugeda. Viiruste ja bakterite olulisemaid iseärasusi tuleb aga siiski tunda algelisemate vetikate ja seente kujunemise mõistmiseks. Samuti on seente paigutamine taimeriiki ainult ajaloolis-metoodiline traditsioon ja nende käsitlemine botaanika kursuses tavakohane. Seetõttu ei käsitleta käesolevas õpikus heterogeenset «alamate taimede» rühma tervikliku rühmitusena.

Üksikute taimerühmade spetsiifikast ja erinevast uurituse tasemest on tingitud ka materjali käsitluse erinevused õpikus. Iga rühma juures pööratakse põgusalt tähelepanu ka antud rühma uurimise ajaloole ja kaasaegse süstemaatika ja fülogeenia olulisematele probleemidele. Süstemaatika üldküsimuste käsitlemisel on arvestatud eeskätt kõrgemaid taimi kui kõige paremini uuritud taimerühma. Esindajate valikul on määravaks nii nende teoreetiline tähtsus vastava süstemaatilise ühiku iseloomustamisel ja evolutsiooni selgitamisel kui ka praktiline külg, nende põllu- ja metsamajanduslik, tööstuslik, farmakoloogiline ja esteetiline tähtsus. Seejuures on peetud silmas, et taimesüstemaatika õpik ei asenda taimemäärajat.

Koostamisel on lähtutud õpiku I osas läbiviidud põhimõtetest. Iga peatüki järel esitatakse soovitatav ja enam-vähem kättesaadav kirjandus. Terminite ja taimenimede osas on arvestatud LUS-i botaanikasektsiooni ja terminoloogiakomisjoni soovitusi, näiteks kasutada seltside nimetamisel lõppu -laadsed (varem -lised). Terminite kirjutusviisis ei ole muudatusi tehtud, välja arvatud üksikud uuendused (epiderm epidermise asemel, arill arilluse asemel jne.). Taksonite nimetamisel on järgitud viimasel ajal kasuta-

tud nomenklatuurse tüübi printsiipi, kusjuures traditsioonilised nimetused on antud sulgudes.

Töö jagunes autorite vahel järgmiselt: «Sissejuhatus» — A. Kalda, «Orgaanilise evolutsiooni alamad astmed» (kusjuures bakterite osa koostamisel oli aluseks EPA dotsendi J. Klaari käsikiri) — V. Masing, «Vetikad» — E. Kukk, «Seened» — E. Parmasto, «Samblikud» — H. Trass, «Sammal- ja sõnajalgtaimed» — A. Kalda, «Paljasseemnetaimed» — K. Eichwald, «Katteseemnetaimed» — K. Eichwald, A. Kalda, E. Kukk, V. Masing.

Paljude kasulike näpunäidete ja asjalike märkuste eest üksikute peatükkide või kogu õpiku käsikirja retsenseerimisel on autorid tänulikud ENSV TA ZBI botaanikasektori teaduslikele töötajatele eesotsas sektori juhataja L. Laasimeri ja M. Kasega, TRÜ õppejõududele H. Kallakule, V. Tohverile ja L. Viilebergile ning ELVTUI teaduslikule töötajale E. Aaverile, EMMTUI teaduslikule töötajale V. Lastingule, ENSV TA Eksperimentaalbioloogia Instituudi töötajaile B. Nurmistele, A.-P. Silverele, A. Tiitsule ning kolleegidele TRÜ taimesüstemaatika ja geobotaanika kateedrist.

Koostaja

SISUKORD

EESSÕNA 5
SISSEJUHATUS (A. Kalda) 17
Taimesüstemaatika ülesanded, seos teiste teadusharudega . . . 19
Süstemaatika ajaloost 20
Fülogeneetilise taimesüstemaatika meetodid 22
Süstemaatika ühikud 25
Liik 25
Liigisisesed ühikud 27
Liigist kõrgemad ühikud 28
Süstemaatika ühikute nimetamisviis ehk nomenklatuur 30
Kirjandus 32
ORGAANILISE EVOLUTSIOONI ALAMAD ASTMED (V. Masing) . . 33
ESMASED ORGANISMID 35
Organismide põhitunnuste tekkimine 35
Rakustruktuuride kujunemine 36
VIIRUSED JA RIKETSIAD 38
Viiruste ehitus ja kemism 38
Viiruste suhted bakterite ja teiste organismidega 42
Viiruste olemus ja päritolu 44
Viiruste nimetamisviisid ja süsteem 45
RNH-viirused — *Ribovira* 46
Selts *Gymnovirales* 46
Selts *Togavirales* 46
Selts *Rhabdovirales* 47
Selts *Sagovirales* 47
DNH-viirused — *Deoxyvira* 47
Selts *Haplovirales* 47
Selts *Peplovirales* 47
Selts *Chitovirales* 47
Selts *Urovirales* 47
Riketsiad — *Rickettsiae* 47
BAKTERID EHK PISIKUD 48
Suurus ja kuju 48
Raku ehitus ja liikumine 49
Elutsükkel ja paljunemine 51
Bakterite suhted kõrgemate taimedega 53
Süstemaatika iseärasused 54
Selts otsviburilised — *Pseudomonadales* 55
Selts niitbakterilised — *Chlamydobacteriales* 56
Selts hüüfbakterilised — *Hyphomicrobiales* 57
Selts pärisbakterilised — *Eubacteriales* 57
Selts kiirikulised — *Actinomycetales* 59
Selts algtuumalised — *Caryophanales* 60
Selts kulgniidilised — *Beggiatoales* 60
Selts limabakterilised — *Myxobacteriales* 61
Selts keeritsbakterilised (spiroheedilised) — *Spirochaetales* . . . 61
Selts paljasbakterilised — *Mycoplasmatales* 62
Bakterioloogia ajaloost 63

Kirjandus 64
SEENED — *MYCOTA* (E. Parmasto) 67
Vegetatiivse keha ehitus 68
Paljunemine 69
Eluviis ja toitumine 72
Seente arv ja tähtsus looduses 73
Seente tähtsus inimtegevusele 73
Seente klassifitseerimise alused 74
Mükoloogia ajaloost 74
HÕIMKOND LIMASEENED — *MYXOBIONTA* 75
Klass ebalimaseened — *Acrasiomycetes* 76
Klass vesilimaseened — *Hydromyxomycetes* 77
Klass limaseened — *Myxomycetes* 78
Klass nuuterseened — *Plasmodiophoromycetes* 80
HÕIMKOND VETIKSEENED — *PHYCOMYCOTA* 82
ALAMHÕIMKOND ÜRGSEENED — *MASTIGOMYCOTINA* 82
Klass tagaviburseened — *Chytridiomycetes* 83
Selts ürgseenelaadsed — *Chytridiales* 84
Selts *Blastocladiales* 87
Selts *Monoblepharidales* 87
Klass esiviburseened — *Hyphochytridiomycetes* 89
Klass munaseened — *Oomycetes* 89
Selts lageniidialaadsed — *Lagenidiales* 90
Selts vesihallikulaadsed — *Saprolegniales* 90
Selts lülihallikulaadsed — *Leptomitales* 93
Selts ebajahukastelaadsed — *Peronosporales* 93
ALAMHÕIMKOND *ZYGOMYCOTINA* 96
Klass seigseened — *Zygomycetes* 97
Selts nutthallikulaadsed — *Mucorales* 97
Selts putukahallikulaadsed — *Entomophthorales* 100
Selts *Zoopagales* 102
Klass juusseened — *Trichomycetes* 102
Selts *Eccriniales* 103
HÕIMKOND KOTTSEENED — *ASCOMYCOTA* 103
Klass väliskottseened — *Hemiascomycetes* 107
Selts pärmiseenelaadsed — *Endomycetales* 107
Selts luudikulaadsed — *Taphrinales* 110
Klass põimiskottseened — *Plectomycetes* 112
Selts eurootsialaadsed — *Eurotiales* 112
Selts jahukastelaadsed — *Erysiphales* 118
Klass tungalseened — *Pyrenomycetes* 121
Selts keraskottseenelaadsed — *Sphaeriales* 121
Selts *Pyrenulales* 125
Selts helekottseenelaadsed — *Hypocreales* 125
Selts tungalteralaadsed — *Clavicipitales* 127
Klass ketasseened — *Discomycetes* 129
Selts mustkettalaadsed — *Phacidiales* 129
Selts tiksikulaadsed — *Helotiales* 133
Selts *Lecanorales* 135
Selts liudikulaadsed — *Pezizales* 135
Selts trühvlilaadsed — *Tuberales* 138
Klass sitikaseened — *Laboulbeniomycetes* 139
Klass kamberseened — *Loculoascomycetes* 140
Selts *Myriangiales* 141
Selts *Dothideales* 141
Selts tahmkattelaadsed — *Capnodiales* 141
Selts *Pleosporales* 143

HÕIMKOND KANDSEENED — *BASIDIOMYCOTA* 143
Klass lavaseened — *Hymenomycetes* 146
Selts torikulaadsed — *Aphyllophorales* 147
Sugukond mädikulised (*Coniophoraceae*) 151
Sugukond harikulised (*Clavariaceae*) 152
Sugukond kukeseenelised (*Cantharellaceae*) 153
Sugukond torikulised (*Poriaceae* ehk *Polyporaceae*) . . . 154
Sugukond pässikulised (*Hymenochaetaceae*) 156
Selts lehikulaadsed — *Agaricales* 157
Sugukond puravikulised (*Boletaceae*) 159
Sugukond pilvikulised (*Russulaceae*) 160
Selts üdikulaadsed — *Tremellales* 162
Klass puguseened — *Gasteromycetes* 163
Selts tanuseenelaadsed — *Phallales* 165
Selts maamügaralaadsed — *Hymenogasterales* 165
Selts *Podaxales* 165
Selts murumunalaadsed — *Lycoperdales* 165
Selts murukeralaadsed — *Sclerodematales* 165
Selts vakkseenelaadsed — *Nidulariales* 166
Klass tüsiskandseened — *Teliosporae* (*Hemibasidiomycetes*) 166
Selts kõrvtarrikulaadsed — *Auriculariales* 167
Selts nõgiliselaadsed — *Ustilaginales* 169
Selts roosteliselaadsed — *Uredinales* 171
Rühm teisseened — *Deuteromycetes* (*Fungi Imperfecti*) 178
Teisselts täpikulaadsed — *Sphaeropsidales* 180
Teisselts lavikulaadsed — *Melanconiales* 181
Teisselts hallikulaadsed — *Moniliales* (*Hyphomycetes*) 182
Teisselts mütseelilaadsed — *Agonomycetales* (*Mycelia sterilia*) . . 187
Seente fülogenees 187
Kirjandus 189
VETIKAD — ***ALGAE*** (E. Kukk) 193
Ehitustüübid 193
Algoloogia ajaloost 197
HÕIMKOND SINIVETIKTAIMED — *CYANOPHYTA* 198
Klass algsinivetikad — *Chroococcophyceae* 202
Klass tõlvsinivetikad — *Chamaesiphonophyceae* 202
Klass lagusinivetikad — *Hormogonophyceae* 202
Selts *Stigonematales* 204
Selts *Mastigocladales* 204
Selts *Nostocales* 204
Selts *Oscillatoriales* 204
HÕIMKOND KOLDVETIKTAIMED — *CHRYSOPHYTA* 205
Klass *Rhizochrysidophyceae* 207
Klass *Chrysomonadophyceae* 208
Klass *Chrysocapsophyceae* 208
HÕIMKOND RÄNIVETIKTAIMED — *BACILLARIOPHYTA* (*DIATOMEAE*) 209
Klass ketasränivetikad — *Centricae* 214
Klass sulgränivetikad — *Pennatae* 214
HÕIMKOND ERIVIBURVETIKTAIMED — *XANTHOPHYTA* (*HETEROCONATAE*) 215
Klass *Rhizochloridophyceae* 218
Klass *Heterochloridophyceae* 218
Klass *Heterococcophyceae* 218
Klass *Heterotrichophyceae* 219
Klass *Heterosiphonophyceae* 219
HÕIMKOND SILMVIBURVETIKTAIMED — *EUGLENOPHYTA* . . 219
Klass Euglenophyceae 221

HÕIMKOND ROHEVETIKTAIMED — *CHLOROPHYTA* 223
ALAMHÕIMKOND PÄRISROHEVETIKAD — *EUCHLOROPHYTINA* . 225
Klass viburrohevetikad — *Volvophyceae* 226
Klass ripsrohevetikad — *Tetrasporophyceae* 229
Klass algrohevetikad — *Protococcophyceae* 230
Klass niitrohevetikad — *Ulotrichophyceae* 235
Selts *Ulotrichales* 235
Selts *Chaetophorales* 237
Selts *Oedogoniales* 237
Klass mõikrohevetikad — *Siphonophyceae* 240
Klass karerohevetikad — *Siphonocladophyceae* 241
ALAMHÕIMKOND IKKESVETIKAD — *CONJUGATOPHYTINA* . . 243
Klass *Saccodermophyceae* 244
Selts *Mesotaeniales* 244
Selts *Zygnemales* 244
Klass *Placodermophyceae* 245
Selts *Desmidiales* 245
Rohevetikate fülogenees 248
ERIHÕIMKOND LIITVETIKTAIMED — *GLAUCOPHYTA* 249
HÕIMKOND MÄNDVETIKTAIMED — *CHAROPHYTA* 249
Klass *Charophyceae* 252
HÕIMKOND RUSKVETIKTAIMED — *PYRROPHYTA* 253
ALAMHÕIMKOND KRÜPTOMONAADID — *CRYPTOPHYTINA* . . 255
ALAMHÕIMKOND VAGUVIBURVETIKAD — *DINOPHYTINA* . . 255
Klass *Peridiniophyceae* 255
HÕIMKOND PRUUNVETIKTAIMED — *PHAEOPHYTA* 258
Klass *Phaeosporophyceae* 260
Selts *Ectocarpales* 260
Selts *Sphacelariales* 261
Selts *Cutleriales* 261
Selts *Dictyotales* 263
Selts lehtadrulaadsed — *Laminariales* 263
Klass *Cyclosporophyceae* 265
Selts *Fucales* 265
HÕIMKOND PUNAVETIKTAIMED — *RHODOPHYTA* 266
Klass *Bangiophyceae* 270
Klass *Florideophyceae* 271
Vetikate fülogenees 273
Kirjandus 275
ERIHÕIMKOND SAMBLIKUD — *LICHENOMYCOTA* (*LICHENES*) (H. Trass) 276
Asend süsteemis 276
Vetikas ja seen samblikus (fükobiont ja mükobiont) 277
Vetika ja seene suhted samblikus 279
Samblike ehitus 280
Paljunemine 285
Samblikuained 292
Klass vetiksamblikud — *Phycolichenes* 293
Klass kottsamblikud — *Ascolichenes* 293
Selts kirmesamblikulaadsed — *Verrucariales* 293
Selts luulissamblikulaadsed — *Pyrenulales* 294
Selts jalgsamblikulaadsed — *Caliciales* 294
Selts sinisamblikulaadsed — *Cyanophilales* 294
Sugukond limasamblikulised (*Collemaceae*) 294
Sugukond kopsusamblikulised (*Stictaceae*) 294
Sugukond kilpsamblikulised (*Peltigeraceae*) 295
Selts näsasamblikulaadsed — *Lecideales* 295

Sugukond näsasamblikulised (*Lecideaceae*) 295
Sugukond põdrasamblikulised (*Cladoniaceae*) 295
Selts liudsamblikulaadsed — *Lecanorales* 296
Sugukond kõrvsamblikulised (*Umbilicariaceae*) 296
Sugukond lumisamblikulised (*Pertusariaceae*) 297
Sugukond liudsamblikulised (*Lecanoraceae*) 297
Sugukond lapiksamblikulised (*Parmeliaceae*) 297
Sugukond habesamblikulised ehk puuhabemelised (*Usneaceae*) . 298
Selts kuldsamblikulaadsed — *Caloplacales* 298
Sugukond kuldsamblikulised (*Caloplacaceae*) 298
Sugukond kollasamblikulised (*Teloschistaceae*) 298
Sugukond rosettsamblikulised (*Physciaceae*) 299
Klass kandsamblikud — *Basidiolichenes* 299
Klass teissamblikud — *Deuterolichenes* 299
Samblike fülogenees 299
Kirjandus 299
KÕRGEMAD TAIMED — *CORMOPHYTA* (A. Kalda) 303
HÕIMKOND SAMMALTAIMED — *BRYOPHYTA* 303
Brüoloogia ajaloost 304
Klass kõdersamblad — *Anthocerotopsida* 305
Selts kõdersamblalaadsed — *Anthocerotales* 306
Klass maksasamblad — *Hepaticopsida* 307
Selts kerakupralaadsed — *Sphaerocarpales* 308
Selts helvikulaadsed — *Marchantiales* 309
Selts metsgeerialaadsed — *Metzgeriales* 313
Selts lihttanukalaadsed — *Haplomitriales* 315
Selts lehtmaksasamblalaadsed — *Jungermanniales* 316
Klass lehtsamblad — *Bryopsida* 319
Selts turbasamblalaadsed — *Sphagnales* 319
Selts lõhiskupralaadsed — *Andreaeales* 324
Alamklass pärislehtsamblad — *Bryidae* 325
Selts *Tetraphidales* 336
Selts hiidkupralaadsed — *Buxbaumiales* 336
Selts karusamblalaadsed — *Polytrichales* 336
Selts rahnikulaadsed — *Grimmiales* 336
Selts hellikulaadsed — *Funariales* 338
Selts pungsamblalaadsed — *Bryales* 338
Selts tiivikulaadsed — *Fissidentales* 338
Selts kaksikhambalaadsed — *Dicranales* 339
Selts õhikulaadsed — *Neckerales* 339
Selts ulmikulaadsed — *Hypnales* 340
Sammaltaimede fülogenees 341
HÕIMKOND SÕNAJALGTAIMED — *PTERIDOPHYTA* (A. Kalda) . . 344
Klass ürgraikad — *Psilophytopsida* 348
Selts ürgraikalaadsed — *Psilophytales* 349
Klass raagraikad — *Psilotopsida* 352
Selts raagraikalaadsed — *Psilotales* 352
Klass pärisraikad — *Lycopsida* 354
Selts ogalehikulaadsed — *Baragwanathiales* 355
Selts ürgsoomuspuulaadsed — *Protolepidodendrales* 356
Selts kollalaadsed — *Lycopodiales* 357
Selts selaginellilaadsed — *Selaginellales* 362
Selts soomuspuulaadsed — *Lepidodendrales* 365
Selts lahnarohulaadsed — *Isoëtales* 369
Klass kidad — *Sphenopsida* 371
Selts ürgkidalaadsed — *Hyeniales* 372
Selts talblehikulaadsed — *Sphenophyllales* 374
Selts kalamiidilaadsed — *Calamitales* 374
Selts osjalaadsed — *Equisetales* 377

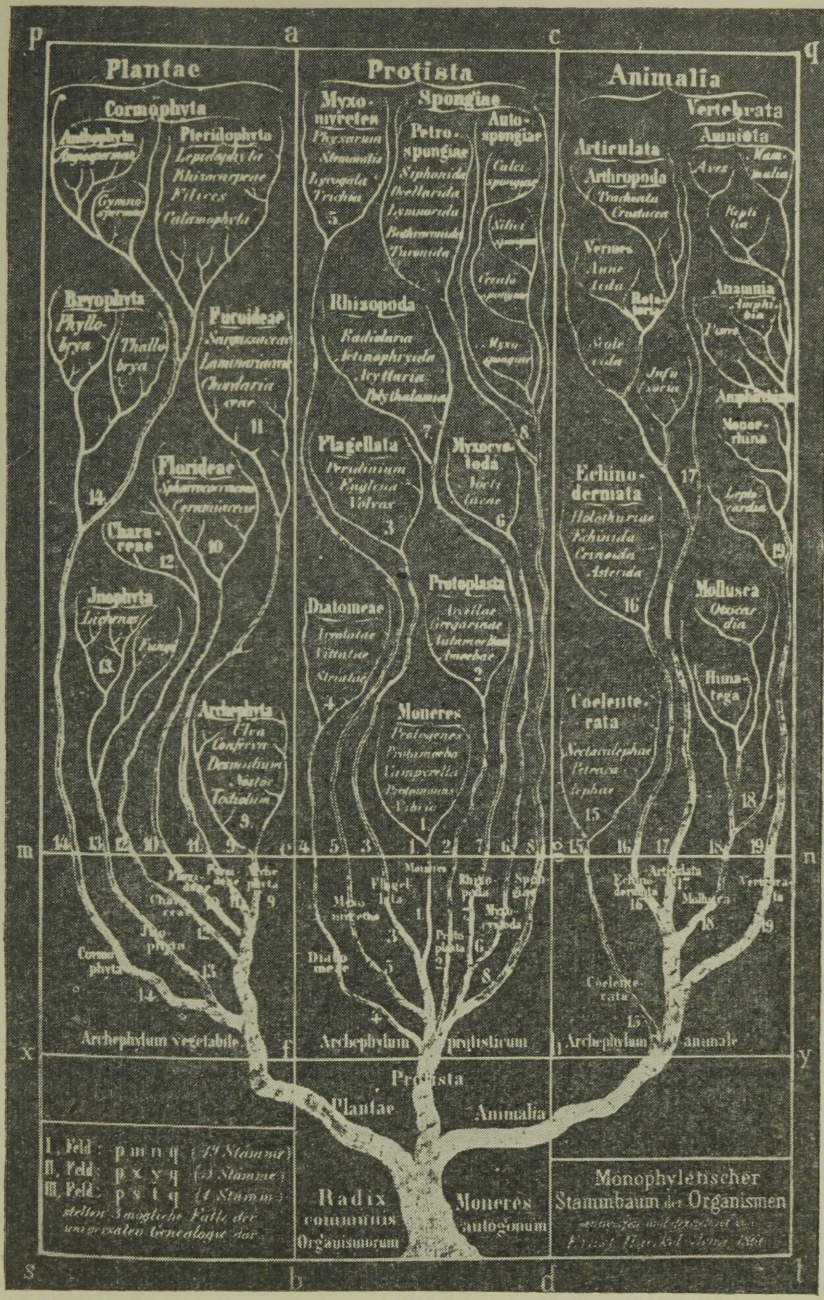
Klass keerdlehikud — *Pteropsida* 380
Alamklass esikeerdlehikud — *Primofilices* 381
Selts algsõnajalalaadsed — *Protopteridales* 381
Selts *Cladoxylales* 384
Selts seigsõnajalalaadsed — *Zygopteridales* 385
Selts ürgsõnajalalaadsed — *Archaeopteridales* 386
Alamklass ebakeerdlehikud — *Eufilices* (*Eusporangiatae*) 386
Selts maokeelelaadsed — *Ophioglossales* 388
Selts marattialaadsed — *Marattiales* 390
Alamklass päriskeerdlehikud — *Leptofilices* (*Leptosporangiatae*) . . . 391
Selts pärissõnajalalaadsed — *Filicales* 392
Sugukond osmundalised (*Osmundaceae*) 394
Sugukond lõhissõnajalalised (*Schizaeaceae*) 396
Sugukond gleiheenialised (*Gleicheniaceae*) 397
Sugukond nahksõnajalalised (*Hymenophyllaceae*) 397
Sugukond diksoonialised (*Dicksoniaceae*) 399
Sugukond kilpjalalised (*Pteridaceae*) 399
Sugukond sõnajalalised (*Aspidiaceae*) 401
Sugukond raunjalalised (*Aspleniaceae*) 403
Sugukond imaralised (*Polypodiaceae*) 403
Selts marsiilealaadsed — *Marsileales* 405
Selts salviinialaadsed — *Salviniales* 406
Sõnajalgtaimede fülogenees 411
HÕIMKOND PALJASSEEMNETAIMED — *GYMNOSPERMAE* (K. Eichwald) 411
Klass palmlehikud — *Cycadopsida* 412
Selts seemnesõnajalalaadsed — *Cycadofilicales* (*Pteridospermae*) . 413
Selts keitoonialaadsed — *Caytoniales* 416
Selts palmlehikulaadsed — *Cycadales* 416
Selts ürgpalmlehikulaadsed (bennetiidilaadsed) — *Bennettitales* . . 421
Klass okaspuud — *Coniferopsida* 423
Selts ihnlehikulaadsed — *Cordaitales* 423
Selts hõlmikpuulaadsed — *Ginkgoales* 423
Selts okaspuulaadsed — *Goniferales* 426
Sugukond araukaarialised (*Araucariaceae*) 431
Sugukond kivijugapuulised (*Podocarpaceae*) 432
Sugukond jugapuulised (*Taxaceae*) 433
Sugukond männilised (*Pinaceae*) 435
Sugukond sooküpressilised (*Taxodiaceae*) 441
Sugukond küpressilised (*Cupressaceae*) 445
Klass ebaokaspuud — *Chlamydospermatopsida* 448
Selts efedralaadsed — *Ephedrales* 448
Selts vastaklehikulaadsed — *Gnetales* 450
Selts velvitšialaadsed — *Welwitschiales* 452
Paljasseemnetaimede fülogenees 454
HÕIMKOND KATTESEEMNETAIMED (ÕISTAIMED) — *ANGIOSPERMAE* (*ANTHOPHYTA*) (A. Kalda) 454
Klass kaheidulehelised — *Dicotyledoneae* 458
Selts magnoolialaadsed — *Magnoliales* (A. Kalda) 459
Sugukond magnoolialised (*Magnoliaceae*) 460
Sugukond *Winteraceae* 461
Sugukond annoonalised (*Annonaceae*) 461
Sugukond muskaadilised (*Myristicaceae*) 462
Sugukond väändikulised (*Schizandraceae*) 462
Sugukond aniisipuulised (*Illiciaceae*) 463
Sugukond loorberilised (*Lauraceae*) 463
Sugukond kukerpuulised (*Berberidaceae*) 463

Selts tulikalaadsed — *Ranunculales* (A. Kalda) 465
Sugukond tulikalised (*Ranunculaceae*) 466
Selts vesiroosilaadsed — *Nymphaeales* (A. Kalda) 469
Sugukond vesiroosilised (*Nymphaeaceae*) 470
Sugukond kardheinalised (*Ceratophyllaceae*) 471
Selts tobiväädilaadsed — *Aristolochiales* (V. Masing) 471
Sugukond tobiväädilised (*Aristolochiaceae*) 471
Sugukond raitlillelised (*Rafflesiaceae*) 472
Selts dilleenialaadsed — *Dilleniales* (A. Kalda) 473
Sugukond dilleenialised (*Dilleniaceae*) 473
Sugukond pojengilised (*Paeoniaceae*) 473
Selts pipralaadsed — *Piperales* (V. Masing) 473
Sugukond *Saururaceae* 473
Sugukond pipralised (*Piperaceae*) 473
Selts nõiapähklilaadsed — *Hamamelidales* (V. Masing) 475
Sugukond nõiapähklilised (*Hamamelidaceae*) 475
Sugukond plaatanilised (*Platanaceae*) 475
Selts roosilaadsed — *Rosales* (K. Eichwald) 475
Sugukond roosõielised (*Rosaceae*) 475
Sugukond paksulehelised (*Crassulaceae*) 484
Sugukond kivirikulised (*Saxifragaceae*) 486
Sugukond huulheinalised (*Droseraceae*) 488
Selts oalaadsed (kaunviljalised) — *Fabales* (*Leguminosales*) (V. Masing) 489
Sugukond mimoosilised (*Mimosaceae*) 490
Sugukond tsesalpiinialised (*Caesalpiniaceae*) 491
Sugukond liblikõielised (*Fabaceae, Papilionaceae*) 492
Selts mürdilaadsed — *Myrtales* (V. Masing) 497
Sugukond kukesabalised (*Lythraceae*) 497
Sugukond mürdilised (*Myrtaceae*) 497
Sugukond pajulillelised (*Onagraceae, Oenotheraceae*) . . . 498
Sugukond näsiniinelised (*Thymelaeaceae*) 499
Sugukond hõbepuulised (*Elaeagnaceae*) 499
Sugukond granaadipuulised (*Punicaceae*) 499
Sugukond *Lecythidaceae* 499
Sugukond *Combretaceae* 499
Sugukond *Melastomataceae* 499
Sugukond *Sonneratiaceae* 499
Sugukond *Rhizophoraceae* 499
Sugukond vesipähklilised (*Trapaceae*) 500
Sugukond kuuskheinalised (*Hippuridaceae*) 500
Sugukond vesikuuselised (*Halorrhagaceae*) 500
Selts ruudilaadsed — *Rutales* (V. Masing) 501
Sugukond ruudilised (*Rutaceae*) 504
Sugukond *Burseraceae* 504
Sugukond *Meliaceae* 504
Sugukond vahulillelised (*Polygalaceae*) 504
Sugukond anakardilised (*Anacardiaceae*) 504
Sugukond vahtralised (*Aceraceae*) 504
Sugukond hobukastanilised (*Hippocastanaceae*) 505
Sugukond seebipuulised (*Sapindaceae*) 505
Selts kikkapuulaadsed — *Celastrales* (V. Masing) 505
Sugukond astelpõõsalised (*Aquifoliaceae*) 505
Sugukond kikkapuulised (*Celastraceae*) 506
Selts türnpuulaadsed — *Rhamnales* (V. Masing) 507
Sugukond türnpuulised (*Rhamnaceae*) 507
Sugukond viinapuulised (*Vitaceae*) 508
Selts araalialaadsed — *Araliales* (*Umbelliflorae*) (V. Masing) . . 510

Sugukond araalialised (*Araliaceae*) 510
Sugukond kontpuulised (*Cornaceae*) 511
Sugukond sarikalised (*Apiaceae, Umbelliferae*) 513
Selts madaralaadsed — *Rubiales* (V. Masing) 517
Sugukond madaralised (*Rubiaceae*) 517
Sugukond kuslapuulised (*Caprifoliaceae*) 519
Sugukond palderjanilised (*Valerianaceae*) 520
Sugukond uniohakalised (*Dipsacaceae*) 520
Selts kassinaerilaadsed — *Malvales* (V. Masing) 522
Sugukond kassinaerilised (*Malvaceae*) 522
Sugukond pärnalised (*Tiliaceae*) 524
Sugukond villapuulised (*Bombacaceae*) 525
Sugukond sterkuulialised ehk haisupuulised (*Sterculiaceae*) . 526
Selts kurerehalaadsed — *Geraniales* (V. Masing) 526
Sugukond linalised (*Linaceae*) 526
Sugukond jänesekapsalised (*Oxalidaceae*) 528
Sugukond kurerehalised (*Geraniaceae*) 528
Sugukond mungalillelised (*Tropaeolaceae*) 528
Sugukond lemmaltsalised (*Balsaminaceae*) 528
Sugukond punapuulised (*Erythroxylaceae*) 530
Sugukond seiglehelised (*Zygophyllaceae*) 530
Selts piimalillelaadsed — *Euphorbiales* (V. Masing) 530
Sugukond piimalillelised (*Euphorbiaceae*) 530
Sugukond pukspuulised (*Buxaceae*) 533
Selts ligustrilaadsed — *Ligustrales (Oleales)* (V. Masing) . . . 533
Sugukond õlipuulised (*Oleaceae*) 533
Selts emajuurelaadsed — *Gentianales* (E. Kukk) 535
Sugukond emajuurelised (*Gentianaceae*) 535
Sugukond koerakoolulised (*Apocynaceae*) 537
Sugukond *Loganiaceae* 537
Sugukond angervarrelised (*Asclepiadaceae*) 538
Selts iminõgeselaadsed — *Lamiales* (V. Masing) 539
Sugukond kassitapulised (*Convolvulaceae*) 540
Sugukond võrmilised (*Cuscutaceae*) 540
Sugukond siniladvalised (*Polemoniaceae*) 541
Sugukond vesilehelised (*Hydrophyllaceae*) 541
Sugukond karelehelised (*Boraginaceae*) 541
Sugukond huulõielised (*Lamiaceae, Labiatae*) 542
Sugukond raudürdilised (*Verbenaceae*) 545
Selts mailaselaadsed — *Scrophulariales* (V. Masing) 545
Sugukond maavitsalised (*Solanaceae*) 545
Sugukond mailaselised (*Scrophulariaceae*) 549
Sugukond vesihernelised (*Lentibulariaceae*) 552
Sugukond soomukalised (*Orobanchaceae*) 553
Sugukond gesneerialised (*Gesneriaceae*) 553
Sugukond bignoonialised (*Bignoniaceae*) 553
Sugukond seesamilised (*Pedaliaceae*) 553
Sugukond akantuselised (*Acanthaceae*) 554
Selts teelehelaadsed — *Plantaginales* (V. Masing) 554
Sugukond teelehelised (*Plantaginaceae*) 554
Selts magunalaadsed — *Papaverales* (*Rhoeadales*) (A. Kalda) . . 554
Sugukond magunalised (*Papaveraceae*) 554
Sugukond kapparilised (*Capparaceae*) 558
Sugukond ristõielised (*Brassicaceae, Cruciferae*) 558
Sugukond reseedalised (*Resedaceae*) 563
Selts sarratseenialaadsed — *Sarraceniales* (V. Masing) 564
Sugukond sarratseenialised (*Sarraceniaceae*) 564
Sugukond kanntaimelised (*Nepenthaceae*) 564

Selts kuldkannilaadsed — *Cistales* (V. Masing) 565
Sugukond kuldkannilised (*Cistaceae*) 565
Sugukond kannikeselised (*Violaceae*) 566
Sugukond õisiklehelised (*Flacourtiaceae*) 566
Sugukond kannatuslillelised (*Passifloraceae*) 567
Sugukond melonipuulised (*Caricaceae*) 567
Sugukond begoonialised (*Begoniaceae*) 567
Sugukond vesipipralised (*Elatinaceae*) 567
Sugukond tamariskilised (*Tamaricaceae*) 567
Selts kõrvitsalaadsed — *Cucurbitales* (V. Masing) 568
Sugukond kõrvitsalised (*Cucurbitaceae*) 568
Selts kellukalaadsed — *Campanulales* (V. Masing) 570
Sugukond kellukalised (*Campanulaceae*) 571
Sugukond lobeelialised (*Lobeliaceae*) 572
Selts astrilaadsed — *Asterales* (V. Masing) 572
Sugukond korvõielised (*Asteraceae, Compositae*) 572
Selts naistepunalaadsed — *Cuttiferales* (V. Masing) 581
Sugukond teepõõsalised (*Theaceae*) 581
Sugukond naistepunalised (*Clusiaceae, Cuttiferae*) 582
Sugukond kaksiktiibviljalised (*Dipterocarpaceae*) 582
Sugukond aktiniidialised (*Actinidiaceae*) 582
Selts kanarbikulaadsed — *Ericales* (V. Masing) 582
Sugukond uibulehelised (*Pyrolaceae*) 582
Sugukond kanarbikulised (*Ericaceae*) 583
Sugukond epakriselised (*Epacridaceae*) 586
Sugukond kukemarjalised (*Empetraceae*) 586
Selts linalehikulaadsed — *Santalales* (V. Masing) 586
Sugukond linalehikulised (*Santalaceae*) 586
Sugukond võõrikulised (*Loranthaceae*) 587
Sugukond *Balanophoraceae* 587
Selts prootealaadsed — *Proteales* (V. Masing) 587
Sugukond prootealised (*Proteaceae*) 587
Selts nelgilaadsed — *Caryophyllales* (*Centrospermae*) (E. Kukk) 587
Sugukond maltsalised (*Chenopodiaceae*) 588
Sugukond rebasheinalised (*Amaranthaceae*) 591
Sugukond kivilehelised (*Aizoaceae*) 591
Sugukond kermeslillelised (*Phytolaccaceae*) 592
Sugukond imelillelised (*Nyctaginaceae*) 592
Sugukond portulakilised (*Portulacaceae*) 592
Sugukond kaktuselised (*Cactaceae*) 592
Sugukond nelgilised (*Caryophyllaceae*) 595
Selts nurmenukulaadsed — *Primulales* (E. Kukk) 598
Sugukond nurmenukulised (*Primulaceae*) 599
Selts tinajuurelaadsed — *Plumbaginales* (V. Masing) 600
Sugukond tinajuurelised (*Plumbaginaceae*) 600
Selts eebenipuulaadsed — *Ebenales* (*Diospyrales*) (V. Masing) . . 600
Sugukond *Sapotaceae* 600
Sugukond *Ebenaceae* 601
Sugukond *Styracaceae* 601
Selts tatralaadsed — *Polygonales* (V. Masing) 601
Sugukond tatralised (*Polygonaceae*) 601
Selts nõgeselaadsed — *Urticales* (V. Masing) 603
Sugukond mooruselised (*Moraceae*) 603
Sugukond kanepilised (*Cannabaceae*) 605
Sugukond nõgeselised (*Urticaceae*) 607
Sugukond jalakalised (*Ulmaceae*) 607
Selts pöögilaadsed — *Fagales* (V. Masing) 607
Sugukond kaselised (*Betulaceae*) 609

Sugukond pöögilised (*Fagaceae*) 611
Selts pähklipuulaadsed — *Juglandales* (V. Masing) 614
Selts porsalaadsed — *Myricales* (V. Masing) 615
Selts pajulaadsed — *Salicales* (V. Masing) 616
Selts kasuariinilaadsed — *Casuarinales* (V. Masing) 618
Klass üheidulehelised — *Monocotyledoneae* (A. Kalda) 620
Selts konnarohulaadsed — *Alismales* (*Helobiae*) (E. Kukk) . . . 621
Sugukond konnarohulised (*Alismaceae*) 622
Sugukond kilbukalised (*Hydrocharitaceae*) 622
Sugukond penikeelelised (*Potamogetonaceae*) 622
Sugukond meriheinalised (*Zosteraceae*) 624
Sugukond luigelillelised (*Butomaceae*) 624
Sugukond rabakalised (*Juncaginaceae*) 624
Selts liilialaadsed — *Liliales* (*Liliiflorae*) (V. Masing) 625
Sugukond liilialised (*Liliaceae*) 625
Sugukond agaavilised (*Agavaceae*) 628
Sugukond amarüllilised (*Amaryllidaceae*) 628
Sugukond võhumõõgalised (*Iridaceae*) 630
Sugukond loalised (*Juncaceae*) 631
Selts ingverilaadsed — *Zingiberales* (V. Masing) 631
Sugukond banaanilised (*Musaceae*) 631
Sugukond ingverilised (*Zingiberaceae*) 632
Sugukond kannalised (*Cannaceae*) 633
Sugukond marantalised (*Marantaceae*) 633
Selts orhideelaadsed — *Orchidales* (*Gynandrae, Microspermae*) (E. Kukk) 633
Sugukond käpalised ehk orhideelised (*Orchidaceae*) 633
Selts lõikheinalaadsed — *Cyperales* (K. Eichwald) 636
Sugukond lõikheinalised (*Cyperaceae*) 636
Selts kommeliinilaadsed — *Commelinales* (V. Masing) 640
Sugukond bromeelialised (*Bromeliaceae*) 640
Sugukond kommeliinilised (*Commelinaceae*) 641
Sugukond restiolised (*Restionaceae*) 641
Sugukond eriokaulonilised (*Eriocaulaceae*) 641
Selts kõrreliselaadsed — *Poales* (*Graminales*) (K. Eichwald) . . 642
Sugukond kõrrelised (*Poaceae, Gramineae*) 642
Selts võhalaadsed — *Arales* (*Spadiciflorae*) (E. Kukk) 659
Sugukond palmilised (*Arecaceae, Palmaceae*) 660
Sugukond võhalised (*Araceae*) 664
Sugukond lemlelised (*Lemnaceae*) 666
Selts pandanilaadsed — *Pandanales* (E. Kukk) 666
Sugukond pandanilised (*Pandanaceae*) 666
Sugukond jõgitakjalised (*Sparganiaceae*) 666
Sugukond hundinuialised (*Typhaceae*) 667
Kõrgemate taimede fülogenees (V. Masing) 668
Fülogeenia 668
Fülogeneesi mehhanismist 669
Evolutsiooni suundadest 673
Sugulustunnused ja astmetunnused 677
Tunnuste koosesinemine (korrelatsioon) ja eriastmelisus (heterobatmia) 681
Fülogeneetiliste ridade puuduvad lülid 682
Fülogeneesi graafiline kujutamine 684
Katteseemnetaimede fülogeneetilised süsteemid (A. Kalda) 686
Kirjandus 698
Lisa. Juhiseid ladinakeelsete nimede kirjutamise, hääldamise ja moodustamise kohta 700
Register 706



SISSEJUHATUS

TAIMESÜSTEMAATIKA ÜLESANDED, SEOS TEISTE TEADUSHARUDEGA

Taimesüstemaatika on teadus, mis uurib taimorganisme nende süstematiseerimise eesmärgil loomulikeks, arengulooliselt põhjendatud ühikuteks — taksoniteks. Teaduslikult põhjendatud fülogeneetiline süsteem peegeldab seega taimeriigi evolutsiooni.

Kaasaegse taimesüstemaatika põhiliseks ülesandeks on taimeriigi tohutu mitmekesisuse uurimine ja selle kujunemise ning arengusuhete kindlakstegemine. Selle ülesande lahendamiseks peab taimesüstemaatika selgitama paljusid teoreetilisi probleeme, millest tähtsamad on liigi, sellest väiksemate ja suuremate ühikute tekkimise ja nende piiritlemise küsimus, taimeriigi evolutsiooni tegurite ja suundade probleem, tunnuste ja tunnuste kombinatsioonide diagnostilise väärtuse küsimused jne. Koos paleobotaanika jt. aladega püüab taimesüstemaatika selgitada taimede tekkimist ja päritolu. Teoreetiliste ülesannete kõrval on taimesüstemaatikal täita mitmeid praktilisi ülesandeid. Praktilistel aladel, kus on tegemist taimedega, nagu taimekasvatuses, rohumaaviljeluses, aianduses, farmakoloogias, metsamajanduses jm., pole taimsete objektide (või taimsete ressursside) kasutamine ilma nende süstemaatilist kuuluvust selgitamata mõeldav.

Üheks ulatuslikuks, suurel määral praktilise tähtsusega ülesandeks süstemaatikutel on floora inventeerimine — üldiste ja regionaalsete floristiliste ülevaadete (floorade) ning üksikute taimerühmade süstemaatiliste ülevaadete (monograafiate) koostamine. Nõukogude Liidus on lõpetatud maailma kapitaalseima floristilise teose, monumentaalse 30-köitelise «NSVL floora» koostamine. Peale selle on valminud floorad mitmete teiste piirkondade kohta, nagu näiteks «Valgevene NSV floora», «Lääne-Siberi floora», «Aserbaidžaani floora», «Gruusia floora». Pooleli on veel «Eesti NSV floora» koostamine (seni ilmunud I, II, III, IV, VII ja X köide). Selliste üldiste teoste koostamisel selguvad paljud lahendamist vajavad probleemid.

Tulevikus langeb süstemaatika-alases uurimistöös pearõhk eelkõige uurimismeetodite täiustamisele, mitmekesisemate meetodite

kasutamisele, sest kaasajal ei ole süstemaatika enam ainult kirjeldav teadus. Oma uurimistöös on taimesüstemaatika tihedalt seotud teiste (laiemas mõttes) botaaniliste teadusaladega, tsütoloogiaga, taimebiokeemiaga, embrüoloogiaga, taimeanatoomia ja -morfoloogiaga, ökoloogiaga, geneetikaga, biogeograafiaga jt. Süstemaatika kasutab kõigi teiste teadusalade poolt kogutud andmeid, kõrvutab, võrdleb, summeerib ja üldistab neid ning loob korra (süsteemi) teataval organiseerituse tasemel (populatsiooni ja liigi tasemel). Teised teadusalad kasutavad oma uurimistöös aga juba süstematiseeritud objekte. Taimesüstemaatikat peetakse teisi botaanilisi teadusalasid üldistavaks distsipliiniks. Nõukogude Liidu tuntud taimesüstemaatik-fülogeneetik A. L. Tahtadžjan (Takhtajan) kirjutas 1965. a., et «süstemaatika pole... mitte ainult botaanika vundament, vaid kõigi taimeteaduste kroon».

Süstemaatika ajaloost

Süstemaatika ajaloo esimene, nn. utilitaarne periood langeb kokku botaanika kujunemise algusega, mida on käsitletud Botaanika I osas (vt. lk. 36—37). Sel ajal oli põhieesmärgiks kirjeldada ja rühmitada taimi praktilisest seisukohast (kahjulikkusest ja kasulikkusest) lähtudes.

Keskaeg ei lisanud süstemaatikasse, nagu teistessegi loodusteaduse harudesse, midagi uut juurde, pigem vastupidi — vajusid unustusse antiikajagi teadmised. Alles renessansiajal, loodusteaduste taassünni perioodil, pannakse alus teaduslikule taimesüstemaatikale. Teadusliku taimesüstemaatika alguseks loetakse itaalia teadlase A. Caesalpino (1519—1603) teose «De plantis libri XVI» (16 raamatut taimedest) ilmumist 1583. a. Caesalpino jagas taimed kahte rühma: 1) puud ja põõsad, 2) poolpõõsad ja rohttaimed, ning koondas kõik taimed viljade ehituse alusel 15 klassi. Viimasesse klassi paigutas ta samblad, osjad, sõnajalad ja seened, pidades neid vahelülideks teiste taimede ja eluta looduse vahel. Mõned tema klassidest olid üsna loomulikud; näiteks sisaldas 10. klass kõiki tollal tuntud korvõielisi, 11. klass aga mailaselisi ja huulõielisi.

Järgmise poolteise sajandi jooksul püüti järjest suurenevat botaanilist materjali mitmeti süstematiseerida, kuid kõik selle perioodi süsteemid olid kunstlikud, põhinedes ühel või mõnel üksikul tunnusel (näiteks õiekrooni või viljade kujul). Seetõttu nimetatakse perioodi alates XVI sajandist kuni XVIII sajandi lõpuni ka kunstlike süsteemide perioodiks. Selle perioodi täiuslikumaks süsteemiks oli rootsi teadlase Karl Linné (Carolus Linnaeus, 1707—1778) nn. seksuaalsüsteem. Klassifitseerimise aluseks võttis ta tolmukate ja emakate arvu ning nende esinemisviisi. Klasse nimetas Linné tolmukate arvu järgi *Monandria* (ühetolmukalised), *Diandria* (kahetolmukalised) jne. Esimest korda avaldas Linné oma süsteemi 1732. a. töös «Flora Lapponica». Aastal 1735 avaldas ta taimede, loomade ja mineraalide süsteemi tabeli kujul töös «Systema Naturae». Selles süsteemis jaotas ta taimeriigi 24 klassiks, millest 23 klassi sisaldasid õistaimi, viimane, nn. *Cryptogamia* rühm, aga eostaimi. Siia rühma sattusid peale taimede ka nendega sarnased loomorganismid, nagu käsnad, korallid. Linné süsteem oli praktiliselt hästi kasutatav ja ülevaatlik. Sellise süsteemi järele oli kujunenud tolleks ajaks tungiv vajadus. Linné oli ise teadlik oma süsteemi kunstlikkusest ning tema eesmärgiks oli luua loomulik süsteem, «mille loomisel peab süstemaatik hoolega selgitama neid spetsiaalseid tunnuseid, mis loodus andis neile ja mitte teistele taimedele», nagu ta ise kirjutas.

Samaaegselt Linnéga rõhutas prantsuse botaanik Michel Adanson (1727—1806) paljude tunnuste koosarvestamise vajadust süsteemi loomisel. Aga tema vaated ei leidnud laialdasemat kõlapinda.

Loomuliku süsteemi loomisele püüdlesid ka Linné kaasaegsed prantslased Jussieu'd. Trianoni aia juhataja B. de Jussieu (1699—1777) koostas süsteemi, mille hiljem avaldas tema vennapoeg A. L. de Jussieu (1748—1836). Selles süsteemis jagati taimeriik idulehtede esinemise või puudumise alusel kolmeks rühmaks: 1) *Acotyledones* (idulehtedeta taimed), 2) *Monocotyledones* (ühe idulehega taimed) ja 3) *Dicotyledones* (kahe idulehega taimed). Esimesse rühma koondati kuus sugukonda eostaimi (*Fungi*, *Algae*, *Hepaticae*, *Musci*, *Filices* ja ekslikult ka kõrvuti mändvetikatega silmapaistmatute õitega õistaimed nagu näkirohud, kuuskheinad).

Sageli peetakse Jussieu'sid nn. morfoloogiliste süsteemide rajajaiks taimesüstemaatikas. Tegelikult pole alust vastandada Linné seksuaalsüsteemi teistele morfoloogilistele süsteemidele, kuivõrd kõik need süsteemid on oma olemuselt kunstlikud ja põhinevad morfoloogilistel tunnustel. Tolleaegse teaduse tase ei võimaldanud veel asuda tõeliselt loomulike süsteemide loomisele, sest puudus õige arusaamine taimede sugulusest. See arusaamine sai kujuneda alles sajand hiljem, seoses evolutsiooni-ideede levimise ja nende võidulepääsuga.

Sammuks edasi süstemaatika arengus oli XIX sajandi alguse ühe suurima botaaniku A. P. De Candolle'i (1778—1841) süsteem ning loomulike ühikute piiritlemise teoreetilised alused, mille järgi süstemaatika peab tuginema taimeorgani ehituse põhiplaani väljendavatele tunnustele, mitte aga organi talitluse ja kohastumise tagajärjel tekkinud tunnustele. Oma süsteemi ülesehitamisel lähtus De Candolle muude tunnuste kõrval anatoomilistest iseärasustest. Ta jagas taimeriigi kaheks osaks: I — *Vasculares* (juhtsoontega taimed) ja II — *Cellulares* (juhtsoonteta, ainult rakkudest koosnevad taimed). Esimesse rühma on paigutatud õistaimed, okaspuud ja üheiduleheliste rühma ekslikult ka sooneostaimed, teise aga lehtedega eostaimed (samblad) ning lehtedeta taimed (samblikud, puudel parasiteerivad seened, pärisseened ja vetikad).

XIX sajandi algust võib taimesüstemaatikas pidada fülogeneetilisi süsteeme ettevalmistavaks perioodiks. Selle perioodi tippsaavutuseks peetakse Berliini ülikooli professori A. W. Eichleri (1839—1887) ülevaatlikku süsteemi, mida pidevalt täiendades kasutati pikka aega kuni fülogeneetiliste süsteemide maksvusele pääsemiseni. Toetudes oma eelkäijatele, jagas ka Eichler taimeriigi kahte suurde rühma *Cryptogamae* (eostaimed) ja *Phanerogamae* (õistaimed). Kõrgemate taimede osas on eraldatud tänapäeva hõimkondadele vastavad rühmad, mida autor nimetab osakondadeks, ning klassid. Suuremaid erinevusi tänapäeva süsteemidega võrreldes on alamate taimede osas. Selle põhjuseks oli seente ja vetikate hoopis madalam uurituse tase, võrreldes katteseemnetaimedega.

Fülogeneetiliste süsteemide loomine oli võimalik alles pärast Ch. Darwini evolutsiooniteooria ilmumist, mis andis õige ettekujutuse orgaanilise maailma arengu seaduspärasustest. Fülogeneetilised süsteemid erinevad varasematest kahe olulise tunnuse poolest: 1) süstemaatiliste ühikute eraldamise aluseks on taimede sugulus (s. t. sugulust väljendavad tunnused), mitte aga morfoloogiline sarnasus, 2) süsteem peab peegeldama taimeriigi evolutsiooni. Tuntuimad ja laialdasemalt kasutatavate taimeriigi fülogeneetiliste süsteemide loojad olid Berliini ülikooli professor A. Engler (1844—1930) ja Viini ülikooli professor R. v. Wettstein (1862—1931). Engler jagas kogu taimeriigi neljateistkümnesse hõimkonda (osakonda), kuna Wettstein, käsitledes hõimkondi laiapiirilisemalt, ainult üheksasse. Need süsteemid on ühel või teisel määral mõju avaldanud taimeriigi süsteemide edasisele kujunemisele. Nende süsteemide loomise ajaks oli ka eostaimede uurimine suuri edusamme teinud, kuid ometi jäi see maha õistaimedest.

Engleri nime kannab tänini järjest uute täiendustega väljaantav üldine süstemaatiline ülevaade taimeriigist (A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien), mille viimane, 12. väljaanne ilmus 1954—1964.

Käesolevas õpikus antakse ülevaade üksikute taimerühmade uuritusest ja süstemaatikast vastavate rühmade käsitlemisel.

FÜLOGENEETILISE TAIMESÜSTEMAATIKA MEETODID

Kaasaegse taimesüstemaatika meetodid võib jaotada kolme suurde rühma: 1) bioloogilised, s. o. meetodid, mis uurivad taimorganisme endid; 2) topoloogilised — meetodid, millega uuritakse keskkonda, kus taimed kasvavad, ning ala, kus nad levivad; 3) abimeetodid, mis aitavad suurendada eelmiste rakendamisel saadud tulemuste täpsust ja objektiivsust; siia kuuluvad mitmesugused biomeetrilised (matemaatilised) meetodid, nagu näiteks variatsioonstatistika, korrelatsiooniarvutus jmt.

Bioloogilised meetodid on järgmised.

Võrdlev-morfoloogiline (eksomorfoloogiline) meetod seisneb vegetatiivsete ja generatiivsete taimeorganite välistunnuste uurimises ja omavahelises võrdlemises. Morfoloogilist meetodit kasutati juba süstemaatika algpäevil. Ainult morfoloogilist meetodit rakendades saab küll selgitada taimede omavahelist sarnasust, jääb aga selgitamata sarnasuse põhjus. Grupeerides teatavate morfoloogiliste tunnuste poolest sarnased taimed rühmadesse, saamegi morfoloogilise süsteemi. Fülogeneetiline süstemaatika püüab selgitada morfoloogiliste tunnuste sarnasuse põhjust — kas on tegemist konvergentsiga või peegeldab sarnasus geneetilist sugulust. Olenevalt sellest, missuguste taimeorganite võrdleva morfoloogilise uurimisega tegeldakse, räägime morfoloogiliste meetodite raames karpoloogilisest meetodist (viljade ehituse uurimine ja võrdlemine), teratoloogilisest meetodist (taimel esinevate väärarendite uurimine ja võrdlemine) jt.

Võrdlev-anatoomiline (endomorfoloogiline) meetod on lähedane võrdlev-morfoloogilisele meetodile, kuid siin toetutakse anatoomiliste tunnuste sarnasusele. Taimede anatoomilised tunnused on välistunnustega võrreldes vähem varieeruvad. Sageli aitavad anatoomilised iseärasused, nagu näiteks juhtkimpude, epidermi ja õhulõhede ehitus, eristada kõrgemaid süstemaatilisi ühikuid (ühe- ja kaheiduleheliste klass). Eeterlike õlide mahutite ehituse alusel eristatakse näiteks sarikaliste alamsugukondi. Ka sammalde süstemaatika põhineb paljudel juhtudel võrdlev-anatoomilise meetodi rakendamisel. Anatoomilist meetodit hakati süstemaatikas edukalt rakendama pärast mikroskoobi kasutuselevõtmist.

Võrdlev-anatoomiliseks meetodiks on ka palünoloogiline meetod (tolmuterade võrdlev uurimine). Tsütoloogiline (karüoloogiline) meetod põhineb rakutuuma ehituse, eriti kromosoomide arvu ja kuju uurimisel. Tavaliselt on ühel liigil kindel kromosoomide arv ja kuju, kuna perekonna piires see arv võib juba varieeruda. Kuid ka ühe liigi erinevate geograafiliste piirkondade populatsioonidel võib karüotüüp erineda. Sageli ei avaldu tsütoloogilised erinevused morfoloogilistes tunnustes ning morfoloogilise meetodi alusel üheks liigiks peetud rühm võib tegelikult olla tsütoloogiliselt heterogeenne. Tsütoloogilist meetodit on eriti

intensiivselt kasutatud viimase kahe-kolmekümne aasta jooksul, nii et on põhjust kõnelda vastavast süstemaatikasuunast — tsütotaksonoomiast.

Geneetilisteks meetoditeks loetakse hübridoloogilist, ontogeneetilist, embrüoloogilist ja populatsiooni analüüsi meetodit.

Hübridoloogiline meetod tugineb taimede ristamisele. Eksperimentaalne hübriidide saamine võimaldab vastuvaidlematult kindlaks teha teatavate liikide hübriidset teket. Mida lähedasemad sugulussuhted ristatavate isendite vahel valitsevad, seda kergemini nad ristuvad. Liigi (eriti aga populatsiooni) piires toimub ristumine kergesti, eri liikide isendite ristamine on raskem, eri perekondade esindajate ristamine on veelgi raskem ja toimub erandjuhtudel. Kahe eri sugukonna esindajaid ristata on aga osutunud võimatuks. Hübridoloogilist meetodit rakendatakse sageli koos tsütoloogilise meetodiga.

Ontogeneetiline (siia kuulub ka embrüoloogiline) meetod seisneb taimede individuaalse arenemise astmete jälgimises ja omavahelises võrdlemises. Väga tähtsaks osutub sugulusvahekorra selgitamisel sporo- ja gametogeneesi, viljastamisprotsessi, sügoodi arenemise etappide ja idu arenemise sarnasus. Näiteks ristõielistel on oluliseks tunnuseks idu asetus. Väga sageli viitab embrüoloogiline sarnasus sugulusele kõrgemate rühmade vahel (seltsid. klassid).

Biokeemilised meetodid tuginevad sellele, et sugulasrühmades (näiteks liikides, perekondades) toodavad taimed sarnaseid keemilisi ühendeid. Näiteks sisaldavad ristõieliste sugukonda kuuluvad taimed ferment mürosiini, mitmed tubakaliigid sisaldavad nikotiini, piimalillelised sisaldavad kautšukit. Ka sarnaste pigmentide esinemine viitab sugulusele eri ühikute vahel. Mõne keemilise ühendi esinemine teatavas liigis lubab oletada selle esinemist ka teises, lähedases liigis. Seetõttu on biokeemilisel meetodil ka praktiline tähtsus.

Biokeemiliste meetodite rühma loetakse ka füsioloogilise immuunsuse ja serodiagnostiline meetod. Neist esimene tugineb taimede võimele vastu panna mitmesugustele seente, bakterite või viiruste poolt tekitatud haigustele. Eri liikidel ja liigisisestel rühmitustel on erinev immuunsuse aste. Osutub, et immuunsus on genotüübi (pärilik) tunnus, mida saab kasutada taimede sugulussuhete selgitamisel. Lähedased rühmad reageerivad haigusetekitajatele ühteviisi. Parasiiti võib süstemaatikas kasutada nagu reaktiivi. Serodiagnostiline meetod põhineb pretsipitatsioonireaktsioonil. Näiteks on kindlaks tehtud, et merisea või küüliku veri, mis annab pretsipitatsioonireaktsiooni hiireherneste perekonna liikide kudedest võetud lahusega, ei kutsu herne ja oaga kuigi tugevat reaktsiooni esile. Serodiagnostilist meetodit kasutades lõi C. Mez 1925.—1926. a. oma kõrgemate taimede süsteemi, mille

väärtuslikumaks osaks on paljude sugukondade sugulussuhete kindlakstegemine.

Topoloogilisi meetodeid kasutatakse tavaliselt koos bioloogiliste meetoditega.

Ökoloogilise meetodi abil antakse taimeliigile ökoloogiline iseloomustus. Koos morfoloogilise ja anatoomilise meetodi ning geneetiliste meetoditega saab ökoloogilise meetodi abil selgitada kasvukohast tingitud iseärasusi.

Fütotsönoloogiline meetod. Iga liik kasvab teatavates taimekooslustes, näiteks kanarbik rabades, raba- ja nõmmemetsades. Võrreldes ühe ja sama liigi populatsioone mitmetes kooslustes, selgitame nende erinevused. Taimeliikide uurimine fütotsönoloogilisest aspektist aitab selgitada liigisisest varieeruvust ja lahendada liigi populatsioonilise struktuuri probleemi.

Geograafiline meetod tugineb liigi levila (areaali) uurimisele. Oma levilat laiendades satuvad taimed uutesse tingimustesse, millega kohastudes tekivad ka uued tunnused. Nii võib ühest põhiliigist mitu uut geograafilist teisendit (alamliiki) kujuneda. Areaal peegeldab liigi vanust. Kunagi ammu tekkinud liikide areaalid asetsevad üksteisest kaugel, vahevormid nende vahel võivad olla välja surnud. Nooremate, hiljem kujunenud liikide areaalid asetsevad lähestikku, kuid enamasti ei kata üksteist.

Sageli nimetatakse eraldi veel paleobotaanilist meetodit, mille all mõeldakse väljasurnud kivististe uurimist taimeriigi fülogeneesi selgitamiseks. Fülogeneetiline taimesüstemaatika klassifitseerib väljasurnud taimi koos kaasajal elavatega, paigutades nad kõik ühte süsteemi. Seetõttu rakendatakse ka väljasurnud taimede omavahelise suguluse ja neid kaasaegsete vormidega siduva suguluse selgitamiseks samu fülogeneetilise süstemaatika meetodeid.

Harilikult kasutatakse süstemaatilises uurimistöös korraga mitut meetodit või meetodite kompleksi, mis võimaldab uuritavatest objektidest mitmekülgseid andmeid saada. Olenevalt vajadustest nihkuvad esiplaanile kord ühed, kord teised meetodid. Nii on näiteks käesoleval ajal eriti intensiivistunud tsütoloogilise meetodi, samuti geneetiliste ja biokeemiliste meetodite kasutamine.

Vastavalt selle või teise meetodi eeliskasutamisele on tänapäeva taimesüstemaatikas välja kujunenud mitu suunda. Üks neist on kemotaksonoomia, mille ülesandeks on mitmesuguseid biokeemilisi meetodeid (kromatograafiat, molekulaar-elektroskoopiat) kasutades selgitada seost taimede keemiliste omaduste ja nende taksonoomilise kuuluvuse vahel, uurida keemilist muutlikkust teatava ühiku (liigi) piires. On püütud luua isegi ainult biokeemilistel tunnustel põhinevat süsteemi.

Biosüstemaatiline (geneetiline) suund uurib liigi tekke dünaamikat ja geneetilist mehhanismi, et selgitada geneetilistel

alustel põhinevaid objektiivseid süstemaatikaühikuid, mis võimaldaksid luua geneetilist süsteemi. Tuntuimateks biosüstemaatika teoreetikuteks on ameerika teadlased E. Mayr, G. Stebbins, A. Löve.

Statistiliste meetodite rakendamine süstemaatilises uurimistöös on viinud nn. numbrilise süstemaatika kujunemisele. Eesmärgiks on mingi teise süstemaatikameetodi abil kogutud, usaldatavaid andmeid pakkuva materjali matemaatiline läbitöötamine, et leida objektiivseid taksonoomiliste ühikute eraldamise kriteeriume. Sellega seoses on suurenenud kunstlike süsteemide osatähtsus uuel tasemel. Peegeldades mõne tunnuse evolutsiooni või tunnuste korrelatsioone, võivad need süsteemid fülogeneetilise süsteemi edasiarendamisel kasulikud olla.

SÜSTEMAATIKA ÜHIKUD

Liik. Süstematiseerimisel ühendatakse organismid teatavate kindlate tunnuste alusel rühmadeks. Neid eristatavaid rühmi nimetatakse taksonoomilisteks ühikuteks ehk taksoniteks (*taxon*, mitmuses *taxa*; varem nimetati neid ka mestideks).

Süstemaatika põhiühikuks on liik (*species*). Tavaliselt loetakse ühte liiki kuuluvaks taimeisendeid, mis on kõigi süstemaatikatunnuste poolest ühesugused ja ei erine omavahel rohkem kui ühe vanematepaari järglased. Süstemaatika tunnuseid aga mõistetakse taimeriigi eri rühmade piiritlemisel erinevalt ning seetõttu on raske leida sellist liigi määrangut, mis oleks ühteviisi rakendatav kõikide organismide rühmitamisel.

Esimesena esitas liigi definitsiooni, mille järgi liik on mingisuguse ühe taime seemnest tekkinud indiviidide kogum, J. Ray XVII sajandi lõpul. Süstemaatikaühikuna võttis liigi kasutusele Karl Linné, kes kirjeldas, eristas ja nimetas liike, kuid ei andnud konkreetset liigi määrangut. Liike on Linné arvates nii palju, kui palju on loonud «kõigevägevam»; vastavalt paljunemise seadusele tekitasid nad uusi, kuid ikka endasarnaseid vorme. Oma elu lõpul hakkas Linné selles kahtlema ja oletas, et uusi liike võib juurde tekkida olemasolevate liikide hübridiseerimise teel, perekondade arv aga ei muutu.

Liikide eristamisel sai peamiseks kriteeriumiks nende morfoloogiline sarnasus. Seda perioodi liigi käsitluses võib nimetada morfoloogiliseks perioodiks. Praktilises süstemaatikas määratleti liiki kui kõikide oluliste tunnuste poolest sarnaste isendite kogu. Mida lugeda oluliseks, mida mitte, jäi uurija vaistu ja kogemuste otsustada. Nii jagasidki mõned autorid seni ühe liigina käsitletud taksoni väikeste pärilike tunnuste põhjal mitmeks ühikuks. Näiteks jagas prantsuse botaanik A. Jordan varakevadiku (*Erophila verna* ehk *Draba verna*) 200 pisiliigiks, mis tema arvates olidki tõelised liigid. Selliseid pisiliike hakati edaspidi nimetama žordanoonideks,

vastandina laiemalt mõistetud liikidele — linneoonidele (Linné nime järgi).

Süstemaatika teooriasse tõi murrangu evolutsiooni-ideede levik. Liiki hakati käsitlema kui dünaamilist nähtust. Liigi dünaamilisust, tema arenemist ja muutlikkust rõhutas Darwini-eelsel perioodil J. B. de Lamarck. Ch. Darwini järgi on liik ajalooline kategooria, s. t. liik tekib, saavutab oma õitsengu ning lõpuks sureb välja. Darwin ise luges liigi piirtunnuseid tinglikeks; liik eksisteerib tegelikkuses mitmete muutuvate ja arenevate teisenditena. Sellega oli antud teoreetiline alus liigi struktuuri uurimiseks.

Uueks etapiks liigi käsitlemisel kujunes nn. ökoloogilis-geograafiline periood, kus süstemaatilistes uurimistöödes hakati rakendama geograafilist meetodit. Esimest korda rõhutas liigi iseloomustamisel ka tema levikut austria botaanik A. Kerner 1869. aastal. See meetod leidis laialdaselt rakendamist ja edasiarendamist paljude silmapaistvate süstemaatikute, nagu A. Bunge, K. Maximoviczi, S. Koržinski, N. Kuznetsovi, V. Komarovi, R. Wettsteini, G. Du Rietzi jt. töödes. Liike hakati käsitlema mitte ainult teatava kindla struktuuri ja funktsiooni tüübina, vaid geograafilise nähtusena.

Igal liigil on looduses kindel levikupiirkond — levila ehk areaal. Uurides liike kogu levila ulatuses, ilmnes, et liigid on varieeruvad. Hakati eristama nn. g e o g r a a f i l i s i r a s s e. Mõned süstemaatikud, nagu tuntud vene ja nõukogude botaanik V. Komarov, pidasid geograafilisi rasse liikideks. Komarovi järgi on liik ühtse hõimueluga seotud ühesuguste indiviidide grupp, mida iseloomustavad teatavad morfoloogilised omadused, füsioloogiliste ja geneetiliste protsesside ühtsus ning vastavate tunnuste pärilik konservatiivsus. Seega oli liik määratletud tunnuste kompleksiga ja areaaliga, kuid endiselt jäi lahtiseks küsimus, mis määrab liikidevahelised objektiivsed piirid.

Liigi geneetilise struktuuri intensiivsemal uurimisel käesoleva sajandi esimesel veerandil selgus, et liik on genotüübilt heterogeenne, koosnedes kohalikest, omavahel ristuvatest isendite rühmadest — p o p u l a t s i o o n i d e s t, mis genotüübilt erinevad teistes ökoloogilistes tingimustes asuvaist populatsioonidest, kuid omavahelise ristumisvõimalikkuse tõttu moodustavad liigi ulatuses ühtse geenide kogumi (genofondi). Vastukaaluks liigi morfoloogilis-geograafilisele käsitlusele kujunes välja nn. b i o s ü s t e m a a t i l i n e liigi käsitlus, mis tugines peamiselt tsütoloogiliste ja geneetiliste meetodite rakendamisele süstemaatikas. Bioloogilise liigi laiemalt tuntud definitsiooni esitas 1940. aastal zooloog E. Mayr: «Liik on tegelikult või potentsiaalselt ristuvate looduslike populatsioonide grupp, mis on reproduktiivselt eraldatud teistest taolistest gruppidest.» Seega on sugulisel teel paljunevad liigid üksteisest eraldatud ristumisbarjääriga. Paraku ei saa ristumisbarjääri kriteeriumi kasutada apomiktiliste liikide kohta, samuti

pole seda võimalik kasutada hübriidsete liikide eristamisel. Seetõttu tuleb taimesüstemaatikas liikide eristamisel arvestada ikkagi peamiselt teatava morfoloogilise erinevuse astet. Morfoloogiline divergents kujuneb tavaliselt välja reproduktiivse isolatsiooni tulemusena, kuid paljudel juhtudel ei peegeldu geneetilised muutused morfoloogias ja vastupidi — morfoloogilised tunnused ei korreleeru geneetiliste muutustega. Missugused morfoloogilised tunnused korreleeruvad teatavate geneetiliste muutustega, pole igakord veel selgitatud. Seni aga kasutatakse praktilises süstemaatikas liikide piiritlemisel morfoloogilis-geograafilist liigi kriteeriumi, s. t. liike eristatakse teatavate morfoloogiliste tunnuste kompleksi alusel. Määramisel kasutatavaid eraldustunnuseid nimetatakse diagnostilisteks tunnusteks. Nende tunnuste võrdlemisele ongi üles ehitatud taimede määramine.

Liigisisesed ühikud. Suhtumisest liigi struktuuri, s. t. tema sisemisse heterogeensusse, sõltub ka liigisiseste ühikute eraldamine. Selles küsimuses on tänapäeval kaks erinevat seisukohta. Üks neist peab liiki suhteliselt homogeenseks rühmituseks, kus pole enam võimalik väiksemaid ühikuid eraldada. Selles nn. liigi monotüüpses käsitluses on liik kõige väiksem taksonoomiline ühik; tema piires saab eristada vaid populatsioone.

Enamik süstemaatikuid on aga nn. liigi polütüüpse käsitluse pooldajad ja peavad liiki heterogeenseks süsteemiks, mis koosneb mitmetest väiksematest rühmadest. Liigi struktuur sõltub väga mitmesugustest teguritest, nagu näiteks organismide kohanemisvõimest, tsütogeneetilistest faktoritest, liigi leviku isoleeritusest, fülogeneetilisest vanusest jne. Fülogeneetiliselt nooremad liigid on suhteliselt homogeensed, samuti võivad seda olla ka fülogeneetiliselt vanad või ka isoleeritud tingimustes levivad liigid.

Liigisiseste ühikute eraldamisel pole kaasajal veel ühtset seisukohta. Peapõhjuseks on ühtse kriteeriumi puudumine ühe või teise allühiku eraldamisel. Klassikalises taksonoomias on liigisisesteks ühikuteks alamliik (*subspecies*), teisend ehk varieteet (*varietas*) ja vorm (*forma*)*.

Alamliigiks peetakse teatavas piirkonnas elavat, geneetiliselt ühtset populatsioonide rühmitust. Liigi evolutsiooni seisukohalt võib alamliik olla tekkivaks liigiks. Ta erineb põhiliigist mõne vähemtähtsa päriliku tunnuse poolest ning omab tavaliselt omaette levilat. Seetõttu nimetatakse alamliiki ka ökoloogilis-geograafiliseks (ehk geograafiliseks) rassiks. Liigi monotüüpse kontseptsiooni pooldajad käsitlevad alamliike liikidena.

Teisendid kujunevad tavaliselt kohastumistena erinevatele ökoloogilistele tingimustele. Paljud autorid (näiteks K. Zavadski)

* Vajaduse korral võib eraldada ka alamteisendi (*subvarietas*) ja alamvormi (*subforma*).

käsitlevad neid ökotüüpidena. Näiteks esineb suurel teelehel (*Plantago major*) mererannikul ja niiskel liivasel pinnal teisend *Plantago major* var. *winteri* — veidi lihakate lehtede ja tõusvate õisikuvartega. Kitsa liigikäsitluse korral peetakse seda iseseisvaks liigiks — *P. winteri*.

Mittepärilike kohanemiste alusel eraldatakse vormid; need on mõne silmapaistva tunnuse poolest erinevad biotüübid. Näiteks omandab vesi-kirburohi (*Polygonum amphibium*) kuival kasvades erineva kuju — lehed muutuvad tugevamaks, vars lühemaks ja jämedamaks. Sellist vormi nimetatakse forma *terrestre*. Vormide kujunemine on individuaalse muutlikkuse nähtuseks, nende rohkus ja mitmekesisus populatsioonis on üheks liigi polümorfsuse astme määrajaks. Sagedased on vormid kultuurtaimedel, näiteks leinavormid puudel, erineva õie värvusega vormid jm.

Heaks erineva liigikäsitluse näiteks on harilik kuusk (*Picea abies*)

Polütüüpse (laia) liigikäsitluse puhul	Monotüüpse (kitsa) liigikäsitluse puhul
1 liik:	3 liiki:
Picea abies (L.) Karst. — harilik kuusk	*Picea abies* (L.) Karst. — harilik kuusk
2 alamliiki: *Picea abies* ssp. *abies* (*europaea*) ssp. *obovata*	*P. obovata* Ldb. — siberi kuusk
1 teisend: *Picea abies* var. *fennica*	*P. fennica* Rgl. — soome kuusk

vormid:
Picea abies f. *viminalis* — vitskuusk
f. *virgata* — ussikuusk
f. *palustre* — sookuusk

Liigist kõrgemad ühikud. Liigid ühendatakse järgmiste astmete taksoniteks teatava kindla sugulust näitava tunnuse või tunnuste kompleksi alusel. Mida madalamal astmel takson asub, seda suurem on siia kuuluvate liikide ühiste tunnuste arv. Näiteks ülase (*Anemone*) perekonna kaks liiki — kollane ja võsaülane — erinevad teineteisest ainult õite värvuse ja kõrglehtede rootsude pikkuse poolest. Tulikaliste (*Ranunculaceae*) sugukonda kuuluvad liigid on morfoloogiliselt niivõrd erinevad, et esimesel pilgul ei paista nende sugulus silmagi. Kõrgemate ühikute puhul jääb neisse kuuluvate liikide ühiste tunnuste arv järjest väiksemaks. Kõrgematele taksonitele on ühisteks fülogeneetiliselt vanemad tunnused organitel, mis on elutingimustest vähe mõjutatud (näiteks emakkonna ehitus, platsentatsioon, tolmutera areng ja ehitus,

seemne ja idu ehitus, juhtkimpude kulg ja ehitus). Sellised tunnused ongi sugukondade, seltside, klasside ja hõimkondade eraldamise aluseks. Iga madalam taksonoomiline ühik sisaldab ka kõrgema tunnuseid. Seega on igal liigil oma liigi-, perekonna-, sugukonna- jne. tunnused (vt. lk. 677).

Nagu liigi puhul, nii eristatakse ka kõrgemate taksonite vahel vajaduse korral allühikuid, näiteks alamhõimkondi, alamklasse jne. Suurte ja polümorfsete rühmade puhul (näiteks kõrreliste sugukonnas) koondatakse lähedased perekonnad sageli triibustesse (*tribus*). Monotüüpse liigikäsitluse korral tekib vajadus pisiliike koondada sektsioonidesse (*sectio*), viimaseid alamperekondadesse. Niimoodi on toimitud näiteks «NSVL flooras».

Järgnev tabel annab ülevaate taimesüstemaatika taksonitest ülenevas järjekorras.

liigisisesed ühikud	vorm teisend ehk varieteet alamliik	*forma* *varietas* *subspecies*
põhiühik	liik	*species*
	alamperekond	*subgenus*
	perekond	*genus*
liigist	alamsugukond	*subfamilia*
	sugukond	*familia*
kõrgemad	alamselts	*subordo*
	selts	*ordo*
ühikud	alamklass	*subclassis*
	klass	*classis*
	alamhõimkond	*subdivisio*
	hõimkond	*divisio*

Kõrgeimaks taksoniks on r i i k (*regnum*). Taimeriik (*regnum vegetabile*) ei ole viimasel ajal kasutusel niivõrd süstemaatika kategooriana kui metoodilis-traditsioonilise ühikuna, mis ühendab mitmeid väga erinevalt evolutsioneerunud suurrühmi. Kui riiki käsitleda tänapäevalgi orgaanilise looduse «jämedaima» evolutsiooniharu tähenduses, tuleks varem taimeriiki ühendatud organismid jaotada vähemalt kolmeks põhirühmaks: kompaktse tuumata organismid, autotroofsed taimed ja primaarselt heterotroofsed taimed. Kui ka viirused lugeda orgaanilisse loodusse kuuluvaks (lk. 44), siis moodustaksid nad eri rühma, mis erineb veelgi suuremal määral kõikidest teistest põhirühmadest. Loomariik traditsioonilises tähenduses kuulub aga tervikuna rakutuuma omavate organismide hulka. Võttes kokku kaasaegse kujutluse orgaanilise looduse suurrühmadest, saame järgmised jaotused:

I. Rakutud (*Acellularia*)
   1. Viirused (*Vira*)
   2. Riketsiad (*Rickettsiae*) jt. lähedased rühmad.

II. Rakulised (*Cellularia*)
   1. Eeltuumsed (*Prokaryota, Eonuclearia*)
      (endise nimega tuumatud ehk lagutaimed)
   2. Päristuumsed ehk tuumalised (*Eukaryota, Nuclearia*)
      a) Taimed (*Planta*) kitsamas tähenduses
      b) Seened (*Mycota, Fungi*)
      c) Loomad (*Animalia*)

SÜSTEMAATIKA ÜHIKUTE NIMETAMISVIIS EHK NOMENKLATUUR

Süstemaatika ühikute nimetamise printsiibid, nomenklatuuri reeglid ja soovitused, mida tuleb uute nimede loomisel ja olemasolevate kasutamisel arvestada, on kokku võetud «Botaanilise nomenklatuuri rahvusvahelises koodeksis», mille viimane venekeelne väljaanne ilmus 1959. a. ja mida aegajalt täiendatakse.

Süstemaatikas on rahvusvaheliselt universaalseks teaduslikuks keeleks ladina keel, mille tõttu kirjeldused ja nimed antakse kõigepealt selles keeles. Taimeliigi teaduslik nimi on kahesõnaline, koosnedes perekonnanimest ja lisandsõnast ehk epiteedist. Peale teadusliku nime on igal liigil olemas täpne kirjeldus ehk diagnoos, mille järgi võib liiki ära tunda, määrata. Uue liigi avastamisel annab autor sellele nime ning koostab ladinakeelse diagnoosi. Liigi nime järele kirjutatakse lühendatult esmakordselt liiki kirjeldanud uurija nimi. Näiteks *Anemone nemorosa* L. nime järel olev täht L (lühend Linné nimest), näitab, et liiki kirjeldas esmakordselt K. Linné. Sageli esineb selliseid juhtumeid, kus üks autor on liigi avastanud ja sellele nime andnud, teine aga selle hiljem ümber nimetanud. Sel puhul jääb esmaskirjeldaja nimi sulgudesse, teise autori nime lühend kirjutatakse selle järele. Näiteks *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. tähendab, et Linné andis liigi diagnoosi, kuid asetas liigi esialgu ühte teise (enelate) perekonda, hiljem kandis Maximovicz selle üle angervaksade hulka.

Esineb ka selliseid juhtumeid, kus üks autor avastab liigi ja annab sellele nime, kuid hiljem täpsustab diagnoosi mõni teine uurija. Seda tähistatakse esimese autori nime lühendile täiendaja nime lühendi lisamisega, näiteks *Primula veris* L. em. Hill (em. on lühend sõnast *emendavit* — täiendas). Seega Hill täiendas ja täpsustas Linné poolt koostatud *Primula veris*'e diagnoosi.

Mõnikord leiame liiginime järel lühenduse *coll.* või *s. str.* Esimene lühend on tuletatud sõnadest *sensu collectivo* ja tähendab, et antud autor käsitleb liiki suuremahulisena, teine lühend

(tuletatud sõnadest *sensu strictiore*), aga vastupidi, viitab liigi kitsapiirilisele käsitlusele.

Hübriide e. värdasid nimetatakse nende vanemate nimede järgi, mis ühendatakse kaldristi (×) abil. Näiteks *Galium mollugo* ja *G. verum* annavad sageli omavahel värra *G. mollugo* L. × *G. verum* L., mida on käsitletud ka iseseisva liigina *Galium* × *ochroleucum* Wolff. (liigi epiteedi ees olev × viitabki hübriidsele päritolule).

Perekonnast kõrgemate taksonite nomenklatuuri aluseks on võetud nn. nomenklatuurne tüüp, milleks on perekonnanimi, millest tuletatakse kõik kõrgemad taksonid. Selliseks perekonnaks valitakse harilikult rühmale iseloomulik või laiemalt levinud perekond, väljasurnud taimede puhul esimesena täielikult kirjeldatud perekond.

Sugukonnanimi moodustatakse tüüpperekonna nimest, lisades viimase tüvele lõppliite *-aceae,* seltsinime tuletamisel lisatakse tüvele lõppliide *-ales.* Klasside nimetamisel pole taimeriigi ulatuses ühtseid reegleid. Näiteks vetikate klasside nimed lõpevad liitega *-phyceae*, seentel liitega *-mycetes*, kõrgematel taimedel tarvitatakse lõppliidet *-opsida* ja *-inae.* (näiteks *Equisetopsida* või *Equisetinae*). Sageli kasutatakse ebareeglipäraseid, kuid üldtuntud ja ammu kasutusele võetud nimesid, nagu *Dicotyledoneae* (kaheidulehelised) ja *Monocotyledoneae* (üheidulehelised). Hõimkonnanimed lõpevad sõnaga *-phyta* (kr. keelest 'taimed').

Tuntud süstemaatikud (A. Tahtadžjan, A. Cronquist, W. Zimmermann) tegid 1966. a. ettepaneku loobuda kõrgemate taimede piires traditsioonilistest nimedest ning lähtuda ainult nomenklatuursest tüübist, kusjuures klassinimedes tuleks kasutada lõppliidet *-atae.* Selle järgi oleksid katteseemnetaimede kõrgemate taksonite nimed järgmised: hõimkond — *Magnoliophyta*, klassid *Magnoliatae* (kaheidulehelised) ja *Liliatae* (üheidulehelised) tüüpperekonnad vastavalt *Magnolia* ja *Lilium.*

Eestikeelses nomenklatuuris on aluseks võetud järgmised printsiibid. Taime liiginimi koosneb samuti kahest sõnast, kusjuures esimesel kohal on liigi epiteet (näiteks kibe tulikas, harilik nurmenukk), mis mõnikord vastavalt õigekirjutusreeglitele kirjutatakse perekonnanimega kokku (ojamõõl). Perekonnanimi esineb ainsuses (tulikas). Sugukonnanimed tuletatakse tüüpperekonna nimele lisatava lõppliite -l i s e d abil (näiteks tulikalised), seltsinimede iseloomulikuks lõppliiteks on -l a a d s e d (tulikalaadsed). Klasside nimetamisel on lähtutud rühma iseloomustavast tunnusest (näiteks okaspuud, kaheidulehelised). Hõimkonnanimed lõpevad alati sõnaga -t a i m e d (sõnajalgtaimed). Esitatud reeglitest on rohkesti kõrvalekaldumisi. Sageli on sugukonna- ja seltsinimedes eelistatud traditsioonilisi nimesid.

Paljudel juhtudel puuduvad taimerühmadel eestikeelsed nimed. Vajaduse järgi luuakse uusi nimesid, kuid meil vähetuntud taimede (eriti alamate taimede) osas ei peeta seda vajalikuks.

Süstemaatilistes töödes leiame sageli ühel ja samal liigil (või mõnel teisel taksonil) mitu nime. Ühte neist, tavaliselt esimesena koos küllaldase diagnoosiga esitatut, loetakse nomenklatuurireeglite kohaselt prioriteedi alusel kehtivaks nimeks, teised samale taksonile varem või hiljem antud nimed on aga sünonüümid. Näiteks nimetas Linné metsmaasikat esimesena 1753. a. töös *Fragaria vesca*'ks, hiljem, 1766. a. nimetas prantsuse botaanik Duchesne sama taime *F. silvestris*'eks, itaalia botaanik Scopoli asetas 1772. a. metsmaasika hoopis marana perekonda — *Potentilla vesca* nime all. Kehtivaks loetakse aga see nimi, mis on avaldatud Linné töös «Species plantarum» 1753. aastal.

Paljud sünonüümid tekivad selle tõttu, et üht ja sama liiki (või muud taksonit) kirjeldavad süstemaatikud eri maades uuesti, omamata seejuures ülevaadet varem tehtud kirjeldustest. Eriti rohkesti tekkis sünonüüme ajal, mil teadlaste vahel puudusid tihedad sidemed ning teadusliku informatsiooni levik oli aeglane. Kaasajal on kehtestatud rahvusvahelised reeglid uute liikide esmakordsel kirjeldamisel, kusjuures kehtivateks loetakse ainult laialt levivates botaanilistes töödes avaldatud nimed koos kirjeldustega ja ümbernimetamised, juhul kui varasemad nimed enam kehtivatele nõuetele ei vasta.

KIRJANDUS

Rothmaler, W. Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. Jena, 1955.

Vaga, A. Eostaimede süsteemi kujunemiskäik ja praegused probleemid. Tartu, 1946.

Vaga, A. Taimesüstemaatika alused. Tartu, 1948.

Завадский, К. М. Вид и видообразование. Л., 1968.

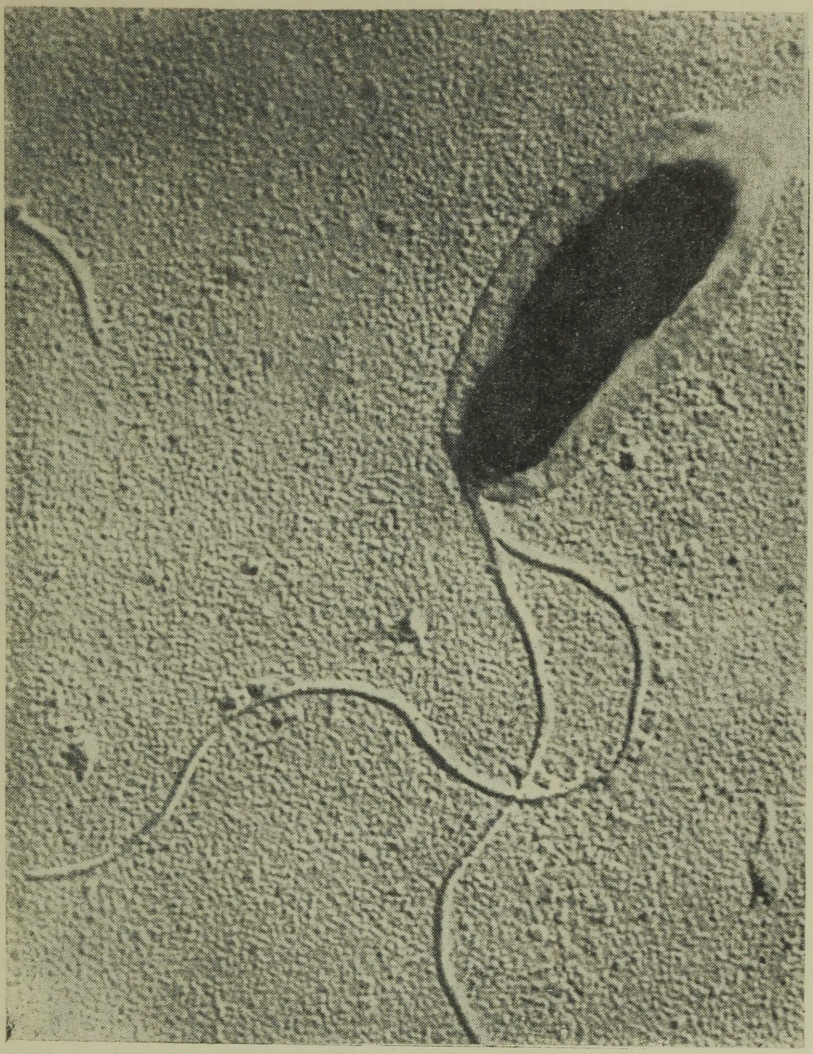
Международный кодекс ботанической номенклатуры. М.—Л., 1959.

Проблема вида в ботанике I. М.—Л., 1958.

Проблемы современной ботаники. I. М.—Л., 1965.

Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967.

Старостин, Б. А. Филогенетика растений и ее развитие. М., 1970.



ORGAANILISE EVOLUTSIOONI ALAMAD ASTMED

ESMASED ORGANISMID

Organismide põhitunnuste tekkimine. Orgaanilise aine tekkimine Maal võis toimuda mitu miljardit aastat tagasi tingimustes, mis märksa erinesid praegustest. Tolleaegses atmosfääris ei olnud vaba hapnikku ega lämmastikku (praegune õhkkonna koostis on kahtlemata elu arenemise tulemus). Maa pinda mõjustas intensiivne ultravioletkiirgus. Biokeemikud on katseliselt kindlaks teinud, missugused võisid olla esmased orgaanilised ühendid, kuidas nad võisid tekkida ja püsida.* Kõik need küsimused puudutavad biokeemilist evolutsiooni, mis pidi eelnenud olema orgaanilisele (organismide) evolutsioonile.

Praegusel ajal on raske kindlaks teha, missugused võisid olla esmased organismid, sest nad ei ole jätnud mingisuguseid elutegevuse jälgi ega ole saanud ka ise fossiilsetena säilida. Nüüd, hoopis erinevates tingimustes, ei saagi neid enam Maal tekkida, ja kui nad teatavais erakordseis tingimustes tekiksidki, siis häviksid nad kiiresti lagundavate mikroobide elutegevuse toimel.

Elu tekkimise teooriad on viimastel aastakümnetel üha täpsemini valgustanud ka esmaste organismide kujunemise probleemi. Oletatavasti olid need membraanide varal eraldunud orgaaniliste ainete tilgad — koatservaadid — anaeroobse ainevahetusega.

Mis puutub esmaste organismide toitumisviisi, siis on püstitatud kahesuguseid hüpoteese. Esmased organismid pidid olema kas autotroofsed, nagu seda on mõned värvusetud bakterid, mis saavad vajaliku energia anorgaaniliste ühendite oksüdeerimisel ja loovad orgaanilist ainet kemosünteesi teel, või nad olid heterotroofsed ja toitusid keskkonnas olemasolevast orgaanilisest ainest, selle lagundamisest energiat saades. Viimane, väga levinud seisukoht eeldab, et ürgookeani soojades madalates rannavetes oli tingimusi rohke orgaanilise aine kujunemiseks. Päris vaieldamatu on, et päikeseenergia abil fotosünteesi teel toituvad autotroofsed organismid said välja kujuneda

* Elu tekkimise probleemi, mis jääb välja käesoleva õpiku raamidest, valgustab kujukalt A. Oparini teos «Elu, selle olemus, tekkimine ja arenemine». Tln. 1964. Uusimaid andmeid ja seisukohti on A. Oparini viimases töös (1966) ja J. Bernali raamatus «Elu tekkimine» (venek. väljaanne 1969).

märksa hiljem, sest nende energeetiline süsteem on küllalt komplitseeritud. Alles eriliste pigmentide tekkimine võimaldas organismidel spektri nähtava osa (valguse) energiat kasutama hakata.

Organismide kõige olulisem iseärasus on reproduktsioonivõime, s. t. võime tekitada uusi endataolisi. Viimaste aastakümnete uurimistööd on näidanud, et selline võime oleneb nukleiinhapetest. Ainult selle ainerühma hiidmolekulidel on omadus talletada ja kahestumisel täpselt edasi anda geneetilist informatsiooni, mida on vaja liigispetsiifiliste valkude ja teiste orgaaniliste ühendite sünteesiks (vt. Botaanika I osa, lk. 62).

Äärmiselt omapärane on ka organismide võime talletada keemilist energiat orgaaniliste ühendite (adenosiinsüsteemi) fosfaatsidemetes (vt. Botaanika I, lk. 80). See keerukas, katalüsaatorite (fermentide) kaudu reguleeritav protsess on erakordselt kõrge kasuteguriga ja võib kulgeda suhteliselt madala temperatuuri ja rõhu juures Maa pinnakihtide tingimustes.

Eelnimetatud keeruka ehitusega orgaaniliste ainete makromolekulid moodustavad organismides väga ökonoomseid ultrastruktuure. Nukleiinhapete tohutult pikad molekulid on kruvitaoliselt keerdunud; neid ümbritsevad keerukad valkude makromolekulid. Valgud koos lipiididega moodustavad piirkihte — membraane, mis eraldavad stabiilse sisekeskkonna ümbritsevate lahuste keskkonnast. Koos organismi moodustavate ainete hulga suurenemisega muutusid üha keerukamaks ka ainevahetuseks vajalikud struktuurid.

Edasi, organismidele on omane arenemisrütm, mis kujuneb kohastumisena keskkonnatingimustega ja avaldub teatavate korduvate elutsüklite kujunemises. Viimastes esineb erinevailmelisi faase, vastavalt kasvu-, paljunemis- või kaitsefunktsioonide ülekaalule.

Kõik need organismide omadused ei tekkinud korraga. Tuleb arvata, et nad kujunesid juhuslike kasulike muutuste liitumisel ja püsimajäämisel niipea, kui tekkis geneetilise informatsiooni talletamise mehhanism selle esialgsel kujul.

Rakustruktuuride kujunemine. Koos üha ulatuslikumat geneetilist informatsiooni talletava nukleiinhappe hulga suurenemisega käis käsikäes seda ümbritseva kolloidsüsteemi suurenemine ja ainevahetuse mitmekesistumine. Esmane rakk oli tilgake protoplasmat, milles tsütoplasma polnud veel karüoplasmast ruumiliselt ja membraani varal eraldatud. Raku suurenemisele pani piiri selle väliskihi (esmase rakumembraani) pinna maksimaalne suurus, mis suutis tagada raku toitumist väliskeskkonnast pidevaks eneseuuendamiseks. Ainevahetuse efektiivsus suurenes, kui väline rakumembraan moodustas sopistisi välja- (kulenditena) ja sissepoole (toitumisel fago- ja pinotsütoosi teel). Plasmasisesed membraanid liigestasid omakorda raku sisemust, tekitades esmaseid organoide ja endoplasmaatilise retiikulumi elemente. Porfüriinitüüpi

pigmentide ladestumine elementaarmembraani lamellidele lõi eeldused klorofüllil põhineva fotosünteetilise aparaadi kujunemiseks. Välisest rakumembraanist välja eritatavatest polüsahhariididest hakkas kujunema veel üks kaitsekiht — rakukest. Üldjoontes selliselt võib kujutleda esmase rakulise organismi teket.

Põhitunnustelt niisugusele arengutasemele on jäänud raku ehitus enamikul baktereist ja sinivetikaist. Bakterite ja sinivetikate sarnasus, mis sundis juba F. Cohni (1854) neid ühendama lagutaimedeks (*Schizophyta*), on vahepeal leidnud uusi põhjendusi ultramikroskoopilisel tasemel. Tuumamaterjal, mida siin nimetatakse nukleaarkehaks või nukleoidiks, koosneb tegelikult hiigelpikast (kuni kahemiljardilise molekulkaaluga) DNH niidist, mis on tõenäoliselt suletud ahelaks keerdunud ja ümbritseb ribonukleoproteiidset telgosa.

Oletus, et nendel organismidel puudub sugulisele paljunemisele vastav uuendusmehhanism, on vaid osaliselt õigeks osutunud. Kompaktse tuuma puudumise tõttu ei ole neil küll tüüpilist tuumajagunemist — karüokineesi, kuid aeg-ajalt toimuv tuumaaine ümberkorraldumine ja selle vahetumine on kaheldamatult olemas, sest teisiti poleks seletatavad hübridisatsiooninähud nendel organismidel. Varem, kui neil organismidel tuumaainet ei saadud eristada, soovitati kasutusele võtta nimetus «tuumatud» (*Anuclearia, Akaryobionta*); praeguste teadmiste tasemel ei oleks selline nimetus päris täpne ja pigem võiks neid nimetada eeltuumseteks (*Prokaryota*) ehk ürgtuumseteks (*Eonuclearia, Archikaryota*), kui tahetakse tuuma iseloomu selle hõimkondade rühma nimes ära märkida.

Elektronmikroskoopia on näidanud nii sinivetikail kui ka bakterei ribosoomide esinemist, kuid mitokondrite ja keerukamate organoidide puudumist. Fotosünteetiline aparaat, kui see esineb, koosneb vähestest lamellidest.

Ka rakukest on osutunud baktereil ja sinivetikail väga sarnaseks. Kolmekihilisele mukopeptiididest kestale kujuneb sageli ümber k a p s e l ehk ümbris limast, millesse võib koguneda mitmesuguseid anorgaanilisi ja orgaanilisi aineid.

Suhteliselt lihtne rakusisene struktuur, väikesed mõõtmed ja kemismi iseärasused on viinud mõningaid teadlasi mõttele käsitleda eeltuumseid mitte kui lihtsamaid rakulisi organisme, vaid kui organoidi tasemel olevaid iseseisvustunud rakufragmente. Selle põhjenduseks tuuakse tõeliste organoidide puudumist, suurt nukleiinhapete sisaldust ja sageli esinevat eluviisi teiste rakkude sees. Peale parasiitsete bakterite on selliseid näiteid võimalik tuua ka sinivetikaist: osa liike esineb sageli rakusiseste sümbiontidena (tsüanellidena) rohevetikais ja isegi alamate loomade kehas. Liitorganismil *Glaucocystis* etendab üks sinivetikas teise organismi, heterotroofse rohevetika sees kromatofoori (plastiidi) osa. Siit tulenebki järeldus käsitleda sinivetikaid kui iseseisvustunud kromatofoore.

Suurel määral traditsioonidest tingituna käsitletakse praegustes süsteemides ja õpikutes baktereid ja sinivetikaid enamasti eraldi hõimkondadena. Tüüpilise fotosünteesi olemasolu sinivetikail ja selle erinev laad vähestel fotosünteetilistel bakteritel on sellise

jaotuse küllaldaseks aluseks. Ka käesolevas õpikus käsitleme neid rühmi eraldi, kusjuures sinivetikad on viidud metoodilistel kaalutlustel autotroofsete alamate taimede käsitluse algusesse. Sellisele vahetegemisele vaatamata ei tohi unustada, et bakteritel ja sinivetikatel on nii palju ühiseid jooni, et on täiesti mõeldav nende käsitlemine koos orgaanilise looduse ühe riigina.

Rakuliste organismidega võrreldes hoopis erinevat teed on kulgenud viiruste ja teiste rakutute evolutsioon. Viiruste pidamine eelrakulisteks organismideks, mida tihti tehakse, on vaieldav.

VIIRUSED JA RIKETSIAD

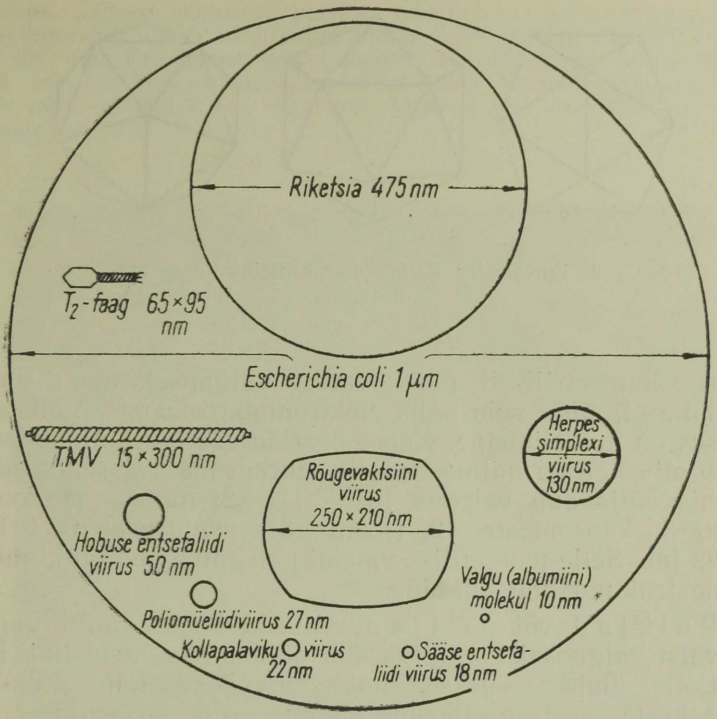
Viiruste ehitus ja kemism. Viirused on makromolekulaarsed bioloogilised objektid orgaanilisele ainele ja organismidele vahepealsel tasemel. Viiruste eluavaldused — ainevahetus ja uute omataoliste taastekitamine (autoreproduktsioon) — on võimalikud ainult bakterite, taimede või loomade elusates rakkudes ja ilmselt raku keemilise energia arvel; söötmetel (vastandina bakteritele) ei saa neid kasvatada. Raku sees ei ole viirus morfoloogiliselt eristatav. Alles raku hävimisel omandavad viirused jällegi iseloomuliku kuju ja mõõtmed. Selliseid viirusisendeid nimetatakse *virioonideks* (varasema nimetusega ka elementaarkehad ehk virospoorid). Kõik andmed viiruste morfoloogia kohta ongi saadud virioonide uurimisel. Virioonid, olles vastupidavad keskkonnateguritele, võimaldavad viirustel säilida mitmesugustes tingimustes, levida ja nakatada uusi organisme. Kõik senituntud viirused toimivad seega nagu obligaatsed rakusisesed parasiidid.

Suuruselt (läbimõõdult) on viirused (virioonid) parajasti vahepealsed suurte orgaaniliste molekulide ja väiksemate bakterite vahel (joonis 1). Väiksemate taimeviiruste läbimõõt (16 nm*) läheneb hemoglobiinimolekuli suurusele pikisuunas (15 nm). Seevastu ületavad ornitoositekitajad või rõugeviirused (läbimõõduga 150×260 nm) suuruselt väikesi pleuropneumooniapisikuid (150 nm). Väikese suuruse tõttu ei ole valgusmikroskoobiga üksikuid virioone näha, küll aga võib näha suuremaid viiruste kogumikke.

Algselt ei tehtud teravat vahet bakteritest ja teistest haigusetekitajatest tingitud haiguste vahel. Alles pärast bakterite tundmaõppimist möödunud sajandi lõpul koondus tähelepanu nähtamatuks jäänud haigusetekitajaile ja algas vaidlus selle üle, kas viimaseid pidada eriti väikesteks organismideks (ultramikroobideks) või lihtsalt mürgiseks orgaaniliseks aineks (*virus*, lad. k. «mürk»).

---

* Vastavalt rahvusvaheliselt kehtestatud mõõtühikute SI süsteemile mikron (tuhandik millimeetrit) on nimetatud ümber *mikromeetriks* (tähis μm) ja millimikron, miljondik millimeetrit, on nimetatud *nanomeetriks* (tähis nm, mitte enam mμ); ka ongströmi (Å) ei soovitata enam pikkusühikuna kasutada, 1 nm=10 Å.



Joonis 1. Viiruste suuruse võrdlus bakteri ja valgumolekuli suurusega.

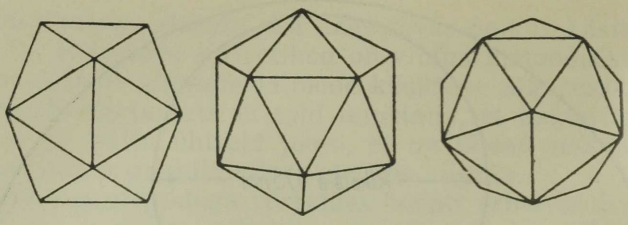
Viiruseteaduse — v i r o l o o g i a pioneeriks peetakse vene taimefüsioloogi D. Ivanovskit, kes 1892. a. tegi kindlaks, et mosaiikhaigusest tabatud tubakalehest väljapressitud vedelik säilitab nakkusvõime erakordselt suurtes lahjendusteski ja filtreerimisel läbi tihedaimate baktereid kinnipidavate filtrite (sellest varasem nimetus — filtreeruvad viirused). Seda katset kordas mõni aasta hiljem hollandi mikrobioloog M. Beijerinck, kes oletas bakterist erineva haigusetekitaja olemasolu.

1935. a. eraldas ameerika teadlane W. M. Stanley tubakamosaiigiviiruse puhtal kujul. Selleks pressis ta välja mahla tervest tonnist haigestunud tubaka lehtedest ja sai sellisel viisil teelusikatäie kristalle, mis osutusid peaaegu puhtaks valkaineks. Selgus, et viirus koosneb põhiliselt valgust. Kaks aastat hiljem (1937) tegid inglased F. Bawden ja N. Pirie kindlaks ka viiruse teise koostisosa — nukleiinhappe, mille esmajärguline tähtsus selgus alles 50-ndail aastail.

Viroloogia kiire areng algas alles meie sajandi keskel, kus elektronmikroskoop ja füüsikalis-keemilised ning biokeemilised uurimistööd võimaldasid esmakordselt valgust heita viiruste ehitusele ja määrata täpselt nende koostist.

Virioonide kuju järgi eristatakse kolm viiruste rühma.

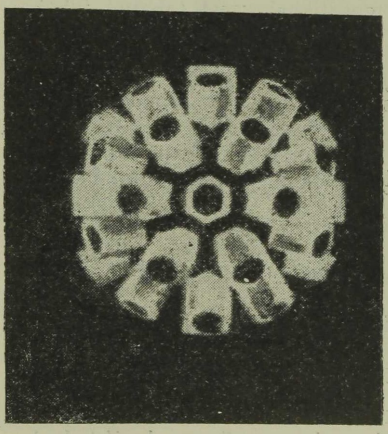
1. I s o d i a m e e t r i l i s e d viirused on korrapärase hulktahuka kujuga. Kõik selle rühma senituntud viiruste virioonid on korrapärase kahekümnetahulise (ikosaeedri) kujuga (joonis 2). See kristallina korrapärane moodustis, nn. k a p s i i d, on omakorda



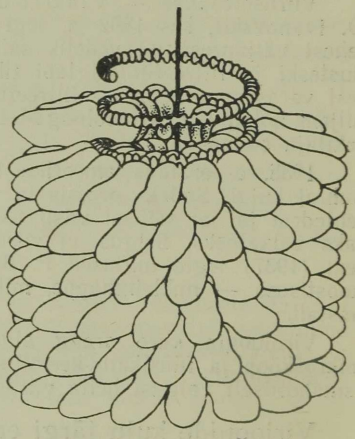
Joonis 2. Ikosaeeder kolme sümmeetriatelje suunas vaadatuna.

ehitatud sümmeetriliselt paiknevatest valguosakestest, kapsomeeridest, mida võib näha elektronmikroskoobis. Valkkapsiidi sisemuses on nukleiinhape. Kapsomeeride arv on minimaalselt 12, see võib olla aga ka mitmekordselt suurem teatava seaduspärasusega, mis väljendub valemis $10(n-1)^2+2$; näiteks polüoomiviirusel $n=3$, kapsomeere 42, (joonis 3); reoviirusel $n=4$, kapsomeere 92 jne. Selle teoreetilise valemi paikapidavust on kinnitanud röntgenostruktuuriline analüüs.

2. Pulkjad või niitjad viirused koosnevad kruvijoonel paiknevaist valguosakestest (ka siin nimetatakse neid tihti kapsomeerideks) ümber keskse nukleiinhappest telje. Vastavalt valguosakeste asetuse tihedusele on need virioonid pulkjad, jäigad (rigiidsed) või niitjad, paindlikud (fleksiiblid).



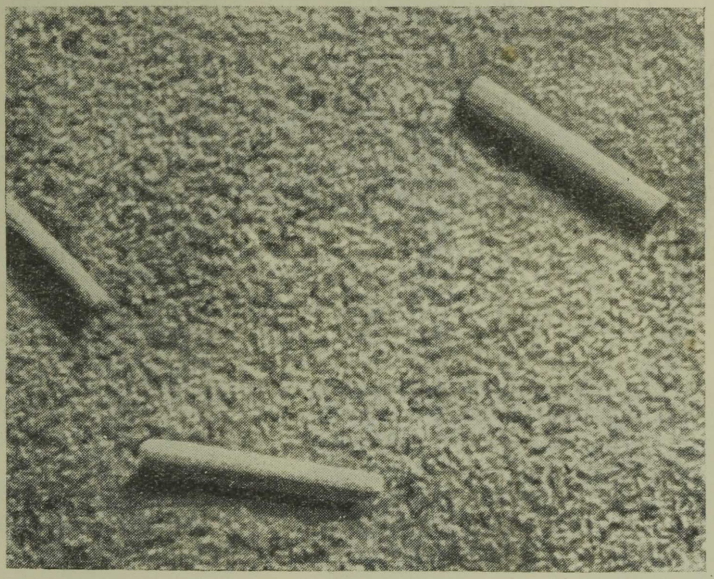
Joonis 3. Polüoomiviiruse ikosaeedrilise viriooni mudel (koosneb 42 kapsomeerist).



Joonis 4. Tubakamosaiigiviiruse ühe osa skeem.

Osa RNH ahelast on kujutatud ilma ümbritsevate kapsomeerideta. (Franklini j.)

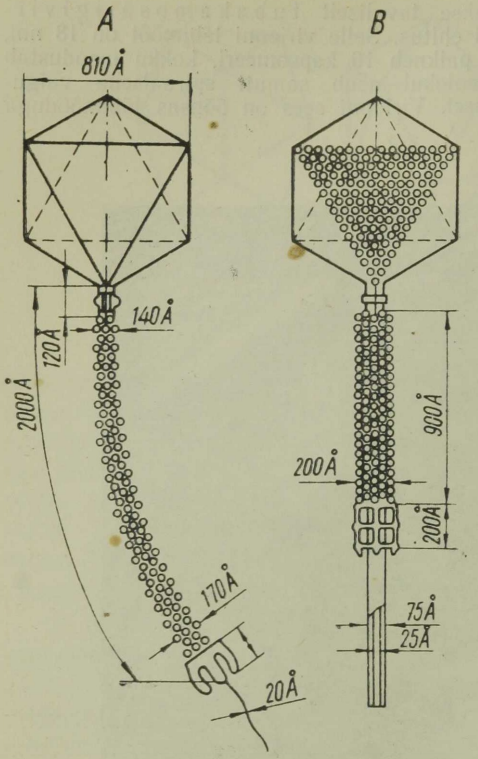
Näitena sellisest ehitusest tuuakse tavaliselt tubakamosaiigiviiruse (lühendatult TMV) hästituntud ehitus. Selle viriooni läbimõõt on 18 nm, pikkus 300 nm. Kruvijoone keerul paikneb 16 kapsomeeri, kokku moodustab see 162 keerdu. Ribonukleiinhappemolekul asub samuti spiraalsena valguosakeste vahel, pinnalt 5 nm sügavusel. Viriooni sees on õõnsus läbimõõduga 4 nm (joonis 4 ja 5).



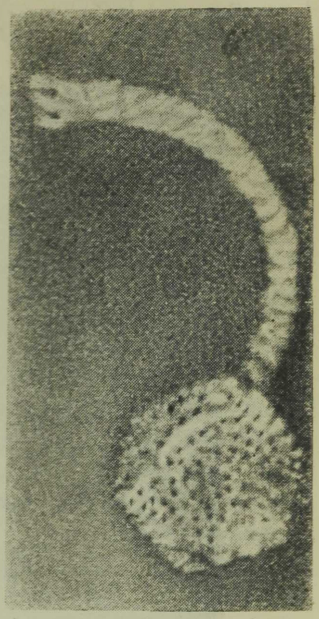
Joonis 5. Tubakamosaiigiviiruse elektronmikrofoto. (Stanley j.)

3. Keerukama sümmeetriaga viiruste kuju on piklik, vorstitaoline (ühel maisiviirusel), hantleid meenutav (lindude katku viirus) või veelgi keerukam. Bakteriviirustel (faagidel) koosnevad virioonid isodiameetrilisest (päind) ja pulkjast osast (saband), mille proksimaalses otsas on fibrillid kinnitumiseks bakteriraku kesta külge (joonis 6 ja 7). Kui kinnituskoht rakukestal on vastava fermendiga lahustatud, tõmbub saband kokku ja nukleiinhappemolekul surutakse bakterisse (analoogiliselt süstla mehhanismiga). Valkkapsiid jääb bakteriraku pinnale (joonis 8).

Nagu eelnevast nähtub, on virioonidel vaid kaks obligaatset koostisosa: valkaine ja nukleiinhape — DNH või RNH; mõlemad nukleiinhapped ühes virioonis koos ei esine (erandiks on ornitoositekitaja jmt.). Peale nende võib lisanduda katva ümbrisena (superkapsiidina ehk peplosena) mitmesugusel hulgal lipiide (enamasti seotuna valkudega — lipoproteiididena) ja mukopolüsahhariide (seotuna valkudega — mukoproteiididena).



Joonis 6. Bakteri *Bacillus mycoides* viiruse (bakteriofaagi) ehituse skeem: *A* — intaktne faag, *B* — kokkutõmbunud sabandiga faag.



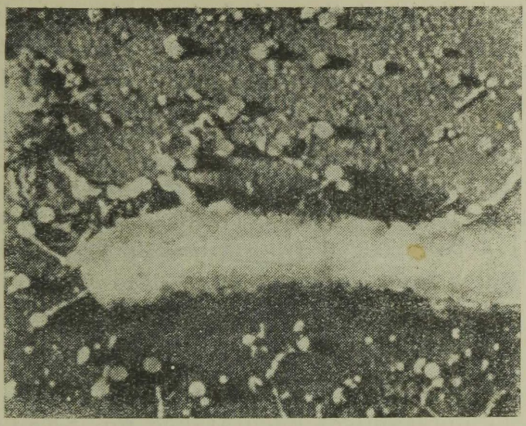
Joonis 7. Bakteriviiruse elektronmikrofoto (300 000 ×). (Tihhanenko, Bespalova j.)

Vastavalt virioonide geomeetriliselt korrapärasele ehitusele võivad nad moodustada suuri, valgusmikroskoobis nähtavaid kristalle (joonis 9). Rohkesti on kirjeldatud ka amorfseid rakusiseseid viirussisaldisi.

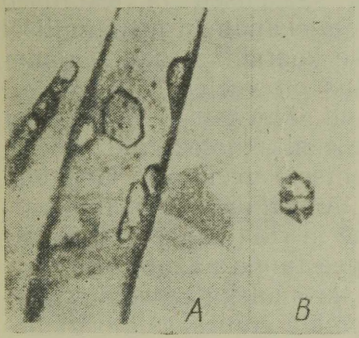
Viiruste suhted bakterite ja teiste organismidega. Kui viirus (täpsemalt viiruslik nukleiinhape) on sattunud vastuvõtlikku rakku, võib viimase elutegevus areneda mitmeti, vastavalt sellele, kas viirus on aktiveerunud olekus (vegetatiivses faasis) või mitte.

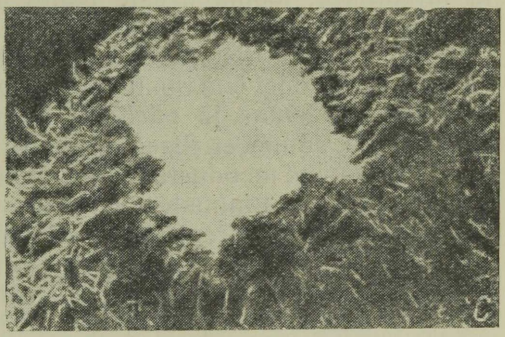
Kõige sagedamini kujuneb viiruse ja raku suhetes tasakaaluseisund: raku elutegevus jätkub, samal ajal aga säilib ka viiruse nukleiinhappes talletatud pärilik informatsioon. Taoline tasakaal on võrreldav kõrgelt arenenud parasiitide ja peremeeste evolutsioonis vastastikuse kohastumise tulemusel stabiliseerunud suhetega.

Kui viirusest nakatunud rakkudes on sünteesiprotsessidele antud liigile mitteomane suund, võivad tekkida mitmesugused füsioloo-



Joonis 8. Soolebakter *Escherichia coli* ümbritsetuna faagidest, mis kinnituvad raku kestale sabandiga (15 000×), (Stanley j.)





Joonis 9. Tubakamosaiigiviiruse kristall lehekarva rakus (*A*), sellest välja prepareerituna (*B*) ja lagunevana (elektronmikrofoto, 11 000×) (*C*). (Steere ja Williamsi j.)

gilised häired, mis avalduvad mitmeti: raku patoloogilistes muutustes või koguni hävimises või (hulkrakseil) kogu organismi haigestumises, mis võib lõppeda surmaga. Viiruse muutumist eluohtlikuks (virulentseks) mõjutab elukeskkond rakus (vastuvõtlikkus, teiste viiruste manulus, kogu organismi füsioloogiline seisund).

Paljudel juhtudel ei avalda viirus aktiivset mõju raku elutegevusele. Selline peitunud (latentne) viirus võib aga teatavatel tingimustel uuesti aktiveeruda. Raskesti kindlakstehtavad latentsed viirused teevad sordiaretuses peaaegu võimatuks viirusevabade vormide valiku.

Viirusi on leitud väga mitmesuguste organismide rakkudes

alates bakteritest (bakteriviirused, bakteriofaagid ehk faagid) ja lõpetades imetajatega, kaasa arvatud inimene. Paremini on tuntud selgroogsete loomade viirused. Viirushaigusi nimetatakse üldise nimega *viroosideks*. Kuna viirus kasutab oma elutegevuses raku enda eluliselt olulisi koostisosi, siis on viiruse tõrje keemiliste ravimitega raskendatud, sest need ohustaksid organismi ennast.

Taimeviiruste poolt esilekutsutud virooside tähtsamateks välisteks sümptoomideks on *nekroosid* (kudede kärbumine rakkude hävimise tõttu), *kloroosid* (kloroplastide arengu häireist tingitud roheliste taimeosade värvituks muutumine) ja mitmesugused *kasvuanomaaliad* (kääbuskasv, lehtede kimardumine, kudede vohamine). Lehtedel väikeste laikudena esinevat kloroosi nimetatakse *mosaiiklaiksuseks* ehk lihtsalt *mosaiigiks*.

Ühel taimel võib korraga esineda ka mitu viirust. Nende diferentseerimisel ja määramisel kasutatakse nn. *testtaimi*, s. o. teatavat liiki või sorti taimi, mis reageerivad iseloomulikul viisil ainult teatavat kindlat liiki viirusele.

Viiruste ülekandjaiks looduses on peamiselt pistmis-imemissuistega putukad: taimeviiruste puhul peamiselt sarnastiivalised ja lutikalised, loomaviiruste puhul eriti sääselised ja lestalised (puugid). Peale selle esineb taimeviiruste ülekandmist mehaanilisel teel (näit. aiatööriistadega) ja ka otsese kontakti kaudu. Loomaviiruste ülekandevõimaluste mitmekesisus on veelgi suurem.

Viiruste olemus ja päritolu. Eelnenud ülevaatest nähtub, et viirused on sümmeetrilised orgaaniliste makromolekulide süsteemid, mis võivad moodustada väga resistentseid struktuure. Organismidele omastest tunnustest on viirustel nukleiinhapete reduplikatsioonil põhinev autoreproduktsioonivõime ja rida kohastumisi ebasoodsate tingimuste ületamiseks, peremeestaime nakatamiseks ja liigi säilitamiseks. Kõrvutades viirusi makromolekulaarsete orgaaniliste ainetega ühelt poolt ja primitiivsemate ainuraksete organismidega teiselt poolt, näeme nii suuri erinevusi, et ilmselt on otstarbekas viirusi käsitleda orgaanilise evolutsiooni iseseisva vaheastmena.

Kauakestev vaidlus selle üle, kas viirust võib lugeda organismiks või mitte, taandub küsimusele, kuidas määratleda organismi ja kas on vaja orgaanilises looduses tõmmata teravat piiri organismi ja sellele organiseerituselt eelneva taseme vahele. Kui määravaks lugeda autoreproduktsiooni (kui enesetaoliste taastekitamist), siis on viirustel orgaanilises looduses iseseisev koht: iseseisvalt nad ei suuda oma pärilikku informatsiooni realiseerida; neid paljundab rakk viiruses oleva programmi alusel. Ka «järglaste» tekitamine on viirustel hoopis erilaadne, võrreldes isegi bakterite ontogeneesiga — uute virioonide moodustamine meenutab pigem montaaži valmisdetailidest — makromolekulidest. Virioon ei kasva ega pooldu; ta võib vaid anda rakule edasi «korralduse» (informatsiooni) omataoliste tootmiseks.

Viiruste tekke ja fülogeneetilise päritolu kohta on loodud mitmesuguseid hüpoteese. Olulisemad neist on järgmised.

1. Viirust võib käsitleda kui primaarselt lihtsaks jäänud vaheastet orgaanilise looduse evolutsioonis; algselt elasid viirused vabade kõrgmolekulaarsete orgaaniliste ainete arvel, hiljem aga asusid parasiteerima rakkudes, kuna kaitsekohastumisena väliskeskkonnaga kujunes elutsüklis vastupidav virioonijärk.

2. Viirust võib vaadelda kui rakust vabanenud kromosoomiosakest, kui nn. «uitavat geeni», mis uuesti teatavasse rakku sattudes võib talitleda pärilikkusühikuna ja seal organiseerida (või desorganiseerida) valkude biosünteesi.

3. Viirust on peetud parasitismi tõttu äärmuseni lihtsustunud mikroobiks, mis on kaotanud evolutsioonis oma rakuplasma ja rakukesta ja säilitanud ainult paljunemismehhanismi koodi tuumaaine näol; parasiitne eluviis on seotud sageli ulatusliku taandarenguga.

Vastavalt sellele, missugune neist hüpoteesidest lugeda kõige vastuvõetavamaks, tulebki viirust pidada kas eelorganismiks (probiondiks), makromolekulaarseks moodustiseks organoidi tasemel või taandarenenud organismiks.

Bioloogil ei ole kahtlust, et ka viirused on läbi teinud pika evolutsiooni, millest aga pole otseseid tõendeid säilinud. Praegused ülimalt spetsialiseerunud viirused ei saa ise olla bakterite ega teiste organismide otsesteks eellasteks, vaid kujutavad endast üht evolutsiooni kõrvalharu rakust lihtsamal organiseerituse tasemel.

Viiruste nimetamisviisid ja süsteem. Vaatamata sellele, kas viirusi lugeda organismide hulka või mitte, on vaja neid nimetada ja klassifitseerida.

Viirusi nimetati algul peamiselt peremeesorganismide või haiguste järgi, lisades vajaduse kohaselt järjenumbri, täht- või arvsümboli (kartuli X-viirus, küülikuviirus III). Osa nimesid on loodud ka teadlaste, levikukoha või mõne muu tunnuse järgi, kasutades sageli lühendeid ja silbikombinatsioone (näiteks papovaviirused, mis tekitavad papilloomi, polüoomi ja vakuoliseerimistõbe).

Viiruste nimede ühtlustamise huvides rahvusvahelises ulatuses on tehtud ettepanek viirusi nimetada peremehe ladinakeelse nime järgi (näiteks *Nicotiana virus* 1 = tubakamosaiigiviirus; *Virus solani* X = kartuli X-viirus) või luua viiruste kohta iseseisev binaarne nomenklatuur (eelmised näited omandaksid siis kuju *Protovirus tabaci* ja *Leptovirus solani*). Kuigi ühtse nomenklatuuri kehtestamine ei ole paljude praktiliste viroloogide poolt poolehoidu leidnud, on Rahvusvahelise Mikrobioloogilise Nomenklatuuri Komitee siiski soovitanud seda rakendada ja uute nimede loomisel loobuda isikunimede ning silbikombinatsioonide kasutamisest.

Esimese täiesti kunstliku viiruste süsteemi andis nende peremeesorganismide alusel F. O. Holmes (1939). Ta ühendas viirused eraldi riiki (*Vira*), milles on kaks suurrühma: taimeviirused (*Phytophagi*) ja loomaviirused (*Zoophagi*); hilisemas ettepanekus ta eraldas esimestest välja bakteriviirused (*Phaginea*).

Pärast seda, kui leiti, et kõigil viirustel on viriooni koostises üks kahest nukleiinhappest (DNH või RNH), võeti nukleiinhape viiruste liigituse aluseks kui palju põhilisem, tõenäoliselt isegi fülogeneetilise tähtsusega kriteerium (F. D. Cooper, 1961). V. Ždanov ja S. Gaidamovitš (1962) tegid ettepaneku viiruseriik jaotada kahte klassi:

1. *Ivanovskya* (viroloogia rajaja nime järgi), kuhu kuuluvad kõik RNH-viirused ja 2. *Jenneria* (rõugete kaitsepookimise avastaja inglise arsti Jenneri nime järgi), kuhu kuuluvad kõik DNH-viirused.

Alljärgneva, rahvusvaheliselt kõige tunnustatuma süsteemi töötasid välja A. Lwoff, R. W. Horne ja P. Tournier (1962). Viirusi käsitletakse orgaanilise looduse iseseisva hõimkonnana, mis jaguneb vastavalt nukleiinhappele kaheks alamhõimkonnaks *Deoxyvira* ja *Ribovira*. Klassideks jaotamine toimub sümmeetriatüübi alusel. Seltside eristamisel on oluline kapsiidi ümbrismembraani — superkapsiidi olemasolu. Sugukondadeks jaotamisel on aluseks kapsomeeride arv ja struktuur. Perekondade eraldustunnuseks on viiruste seroloogilised omadused ja haiguste sümptoomid. Liikidest on fikseeritud nimed ainult vähestele; üldse vajab liigi mõiste viiruste puhul veel täpsustamist.

Allpool on toodud viiruste süsteemi suurühikud ja mõned olulisemad esindajad seltside kaupa.

Viiruste jaotus klassideks ja seltsideks

(Lwoff, Horne ja Tournier, 1962)

Nukl.-hape	Superkapsiid	Sümmeetria tüüp		
		sfääriline (kuubiline)	spiraalne	sfääriline ja spiraalne koos
RNH	puudub	***Ribocubica***	***Ribohelica***	—
	olemas	*Gymnovirales*	*Rhabdovirales*	
		Togavirales	*Sagovirales*	
DNH	puudub	***Deoxycubica***	***Deoxyhelica***	***Deoxybinala***
	olemas	*Haplovirales*	—	—
		Peplovirales	*Chitovirales*	*Urovirales*

RNH-VIIRUSED — *RIBOVIRA*

Seltsi *Gymnovirales* kuuluvad kõige väiksemad, lihtsaima ehitusega sfäärilised viirused. Siin eristatakse kapsomeeride arvu suurenemise järjestuses alljärgnevaid rühmi.

1. Napoviirused, näiteks söödakaalika kollamosaiigi viirus (*Napovirus flavicans*).

2. Pikornaviirused (*piko-* kr. väga väike, *RNA* — ingl. k. RNH) on ulatuslik rühm väga väikesi (17—30 nm) inimese- ja loomaviirusi, mida jaotatakse tavaliselt järgmiselt:

a) Enteroviirused, kuhu kuuluvad poliioviirused (*Poliovirus*) — poliomüeliidi e. lastehalvatuse tekitajad; Coxsackie viirused ja ECHO-viirused (ingl. k. enteric cytopathogenic human orphan) inimese soolest jt.

b) Rinoviirused (*Rhinovirus*) tekitavad inimesel nohu, bronhiiti jt. hingamisteede haigusi.

3. Reoviirused — inimese ja loomade hingamisteede ja seedekulgla viirused, eelmistest suuremad (70—80 nm).

Seltsi *Togavirales* kuuluvad arboviirused, mis kanduvad edasi lülijalgsete kaudu; haigusi aga tekitavad taimedele ja selgroogsetele loomadele. Virioonil on enamasti sfääriline kuju ja superkapsiid, suurus varieeruv. Siia kuuluvad sääskede kaudu edasikantavad viirused, nagu troopilise kollapalaviku ja jaapani entsefaliidi viirus, samuti taigapuugiga leviva kevadsuvise entsefaliidi viirus.

Selts ***Rhabdovirales*** hõlmab spiraalse ehitusega pulkjaid (*Rigidoviridales*, *Bacilliformae*) ja niitjaid (*Flexiviridales*, *Filiformae*) riboviirusi, mis elavad enamikus taimedel. Peale eespool kirjeldatud klassikalise uurimisobjekti — tubakamosaiigiviiruse (TMV), kuuluvad siia veel kapsamosaiigiviirus (*Dolichovirus brassicae*), kartuli X-viirus (*Leptovirus solani* ehk *Aphidophilus tuberosi*), hernemosaiigiviirus (*Mesovirus pisi*) jt.

Seltsi *Sagovirales* kuuluvad müksoviirused ja neile lähedased, suhteliselt keeruka spiraalse ehitusega riboviirused. Nukleoproteiidspiraali ümbritseb lipiidide- ja süsivesikuterohke valkümbris. Viriooni suurus 80—250 nm. Tähtsamad siia kuuluvad viirused jaotatakse rühmadeks:

1) gripiviirused (*Myxovirus*),
2) paragripiviirused (*Paramyxovirus*), kuhu kuulub ka mumpsiviirus ja rida teisi,
3) leetriviirused, koerte katku viirused jt.,
4) marutaudiviirused (*Rabiesvirus*).

Tõenäoliselt tuleb siia liita ka väikesed (60—100 nm) kanadel esinevad leukoosiviirused ja Rousi sarkoomi viirus; viimane kuulub vähitekitajate (kantserogeensete) viiruste hulka.

DNH-VIIRUSED — *DEOXYVIRA*

Selts *Haplovirales* ühendab kõiki lihtsamaid DNH-viirusi; vastavalt kapsomeeride arvule eristatakse:

1) kapsomeere 12 — mikroviirused (*Microvirus*),
2) kapsomeere 42 (või 72, 92?), läbimõõt 30—50 nm — papovaviirused (*Papillomavirus*, *Polyomavirus*),
3) kapsomeere 252, läbimõõt 70—90 nm — adenoviirused (*Adenovirus*) inimesel ja loomadel, osalt kantserogeensed,
4) kapsomeere 812 ja rohkem — vikerviirused (*Iridovirus*) putukatel, näit. sääriksääsel (*Tipula*).

Seltsi *Peplovirales* kuuluvad herpeseviirused (*Herpesvirus*) ja tsütomegaaliaviirused (*Cytomegaliavirus*), suurusega 120—200 nm, 162 kapsomeeriga ja ümbritseva superkapsiidiga. Esinevad inimesel ja paljudel selgroogsetel, kutsudes esile tuulerõugeid jm. haigusi.

Seltsi *Chitovirales* moodustavad rõugeviirused (*Poxvirus*) ja neile sarnased haigusetekitajad inimesel ja loomadel. Need on suurimad viirused, mis on valgusmikroskoobiga nähtavuse piiril. Ka kuju on neil erinev: virioon on ümardunud nurkadega rööptahuka kujuline, mõõtmetega 260 nm, 180 nm ja 150 nm. Keerukas on ka superkapsiidi ehitus, millelt lähtuvad ripsjad hatud. Lähedased on küülikute müksoomi- (müksomatoosi) viirus jmt.

Selts *Urovirales* hõlmab bakteriviirusi, tüüpiliseks esindajaks on eespool kirjeldatud soolebakteri *Escherichia coli* faag, lühidalt *coli*-faag (*Phagovirus coli*).

Lähemalt (elektronmikroskoopiliselt ja seroloogiliselt) tundmaõpitavate viiruste arv suureneb üha. Tuntud viirusevormide arv on viimase aastakümne jooksul tõusnud mõnelt sajalt tuhandeni. Väga tõenäoline on seetõttu ka oluliste täienduste lisandumine ülaltoodud süsteemi (mis on antud 1966. a. seisuga).

RIKETSIAD — *RICKETTSIAE*

Riketsiad on saanud nime avastaja, ameerika arsti H. T. Ricketts'i nime järgi, kes hukkus tüüfuse tekitaja uurimisel. Vastavaid haigusi nimetatakse riketsioosideks — siia kuulub näiteks täide kaudu ülekantav tähniline tüüfus (ülekandja — *Rickettsia prowazekii*). Suurim osa liike on lülijalgsete parasiidid või sümbiondid.

Viirustele lähendab neid obligaatne rakusisene parasiitne eluviis, mis teeb võimatuks söötmel kasvatamise. Olulisemateks erinevusteks on neil aga kahe nukleiinhappe esinemine, täielikum ehitus ja virulentsus kõikides arengufaasides.

Bakterites erinevad nad väikese suuruse (läbimõõt 200—500 nm) ja ainevahetuse erinevuse poolest. Värvuvad graamnegatiivselt.

Kujult on tavalisem eelnimetatud pikkusega kokoidne vorm; selle pooldumisel tekivad hantlikujulised ja pikemad, niitjad vormid. Riketsiate ultrastruktuuri kohta on veel väga vähe teada. Riketsiad on madalate temperatuuride ja kuivamise suhtes resistentsed nagu viirused.

Süsteemides käsitletakse riketsiaid tavaliselt viiruste ja bakterite vahelise rühmana.

Riketsiad kuuluvad uuemais süsteemides koos viirustega rakutute (*Acellularia*) riiki, mida vastandatakse ülejäänud rakuliste organismide (*Cellularia*) riigile. Bakterioloogide poolt kasutatavas Bergey süsteemis on nad paigutatud koos viirustega protofüütide hulka klassina *Microtatobiotes*.

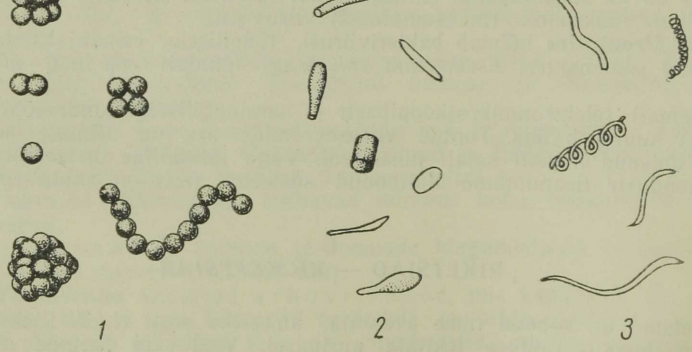
BAKTERID EHK PISIKUD

Suurus ja kuju. Bakterid on kõige väiksemad rakulise ehitusega organismid. Bakterirakud on mikroskoopilise suurusega, väiksemate suurus läheneb optilise lahutusvõime piirile (0,2 μm), või pole valgusmikroskoobis nähtavad (*Asterococcus*). Suurimad bakterid, näit. väävlibakterid, on silmaga nähtavad niidid läbimõõduga kuni 20 μm. Kõige sagedamini on bakteriraku läbimõõt 0,4—0,8 μm × 2—5 μm piklikel ning 1—2 μm kerajatel vormidel.

Raku kuju järgi jaotatakse bakterid järgmiselt (joonis 10):

1) kerajad (sfäärilised) — kokid ehk kerapisikud;
2) pulkjad (silindrilised) — pulkpisikud (ehk nn. kepikesed);
3) spiraalselt keerdunud — keerd- ehk kruvipisikud.

Nende põhivormide edasine jaotus toimub peamiselt pooldumise järel kokkujäävate rakkude arvu ja asetuse järgi. Kui kokid



Joonis 10. Bakterite põhikuju:
1 — kerajas; *2* — pulkjas; *3* — keerdunud.

jäävad pärast pooldumist kokku kahekaupa, nimetatakse neid diplokokkideks ehk kaksikkokkideks, kui neljakaupa, siis tetrakokkideks ehk nelikkokkideks, kaheksakaupa — sartsiinideks ehk kaheksikkokkideks. Kobarjaid kokkide kogumikke nimetatakse stafülokokkideks ehk kobarkokkideks, otsakuti kokkujäävaid kokke aga streptokokkideks ehk ahelkokkideks.

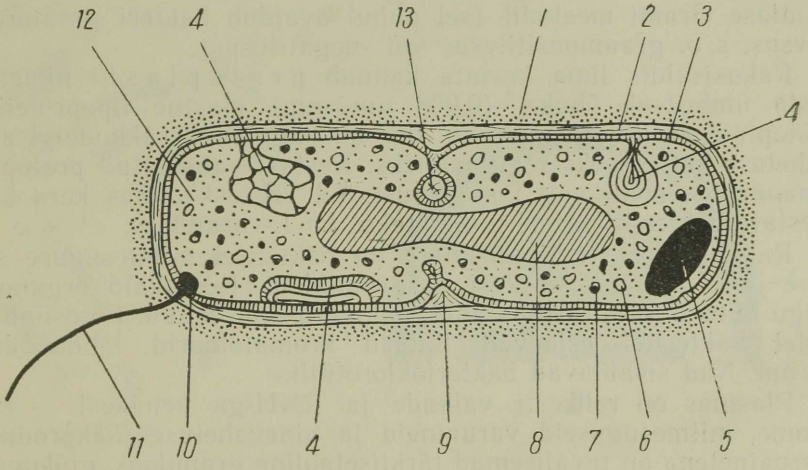
Pulkpisikud võivad samuti ahelaid moodustada. Silinderjate rakkude otsakuti kokkujäämisel kujunevad niitbakteritel pikad rakuread. Bakteri elutsüklis võib pulkjas rakk omandada laiendi, nuiataolise otsa või tekitada lühikesi külgharusid (seenbakteril).

Pikliku keerdunud rakuga kruvipisikud jaotatakse kuju järgi komakujulisteks v i b r i o o n i d e k s (*Vibrio*), nõrgalt keerdunud s p i r i l l i d e k s (*Spirillum*) ja tugevamini keerdunud (mitme keeru ja lookega) s p i r o h e e t i d e k s (*Spirochaeta*).

Bakterite uurimisel kasvatatakse neid mitmesugustel tard- ja vedelsöötmetel, kus nad moodustavad makroskoopilisi kolooniaid. Kolooniate (kultuuri-) tunnused (värvus, pinna ja servajoone iseloom jt.) on olulise diagnostilise tähtsusega.

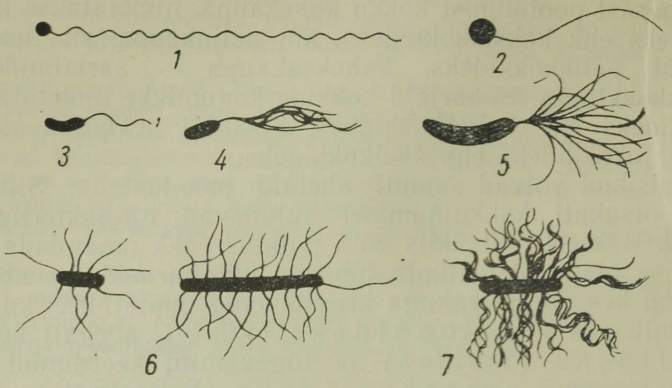
Raku ehitus ja liikumine. Bakterirakku ümbritseb tihti kapsel ehk limaümbris, mille paksus ulatub mikromeetri murdosast raku mitmekordse läbimõõdu paksuseni (joonis 11). Mõningatel liikidel tekib kapsel vaid teatavates tingimustes ja elustaadiumides. Kapsli keemiline koostis (spetsiifilised polüsahhariidid, polüpeptiidid jm.) võib olla oluliseks taksonoomiliseks tunnuseks.

Bakteriraku k e s t on suhteliselt tihe, paksusega 10—60 nm. Jäik kest annab rakule iseloomuliku püsiva kuju, elastne kest



Joonis 11. Bakteriraku ehituse üldistatud skeem:

1 — kapsel; *2* — rakukest; *3* — tsütoplasma membraan; *4* — rakusisesed membraansüsteemid; *5* — prospoor; *6* — pisivakuool; *7* — ribosoom; *8* — tuumapiirkond e. nukleaarkeha; *9* — rakukesta sissesopistis (pooldumise eel); *10* — viburi basaaltera; *11* — vibur; *12* — tsütoplasma põhiaine; *13* — mesosoom (membraanimoodustis kesta sissesopistumisel). (Tohveri j.)



Joonis 12. Viburite kinnitusviis.

Monotrihhaalne: *1* — *Nitrosomonas*; *2* — *Micrococcus grossus*; *3* — *Vibrio comma*. Lofotrihhaalne: *4* — *Pseudomonas cerevisiae*; *5* — *Spirillum volutans*. Holotrihhaalne (peritrihhaalne): *6* — *Bacillus subtilis*; *7* — *Clostridium tetani*.

(spiroheetidel) aga võimaldab kuju muutusi. Kest ei sisalda, nagu taimerakkudel, tselluloosi (erandiks on vaid *Acetobacter xylinum* jmt.), vaid koosneb teistest polüsahhariididest, lipiididest ja aminohapete kompleksidest. Bakteriraku kestal on nii mehaanilise kaitse funktsioon kui ka ainevahetuse jämeda reguleerija osa. Rakukesta kemismi iseärasustel eri bakterirühmades põhineb üks olulisemaid bakterioloogilise diagnostika viise — värvimine taani teadlase Grami meetodil (sel puhul avaldub bakteri graamreaktiivsus, s. o. graampositiivsus või -negatiivsus).

Rakusisaldis ilma kestata kannab p r o t o p l a s t i nimetust. Seda ümbritseb õhuke (0,008 μm=nm) elastne lipoproteiidne tsütoplasmaatiline membraan, mis on nagu taimerakkudelgi ainevahetuse keemiliseks regulaatoriks. Kestast vabastatud protoplast omandab osmootiliselt tasakaalustatud veekeskkonnas kera kuju. Kestata bakterite vorme nimetatakse ka L-vormideks.

Rakuplasmas (tsütoplasmas) on bakteritel mitmesuguse suuruse ja koostisega terakesi — graanuleid. Keerukaid organoide, nagu mitokondrid ja plastiidid, bakteritel pole leitud. Fotosünteetilistel bakteritel esinevad lihtsad kromatofoorid läbimõõduga 40 nm. Nad sisaldavad bakterioklorofülli.

Plasmas on rohkesti valkude ja RNH-ga kehakesi — ribosoome, mitmesuguseid varuaineid ja ainevahetuse jääkprodukte. Varuainetena on tavalisemad tärklisetaoline granuloos, glükogeen, volutiin (fosforirikaste, omapäraselt värvuvate teradena), õlid jm. Väävlibaktereis ladestub teradena väävel. Esineb pisivakuoole.

Tsütoplasma ümbritseb erinevalt värvuvat, kuid ebamääraselt piiritletavat nukleoproteiidset tuumamaterjali, nn. n u k l e a a r -

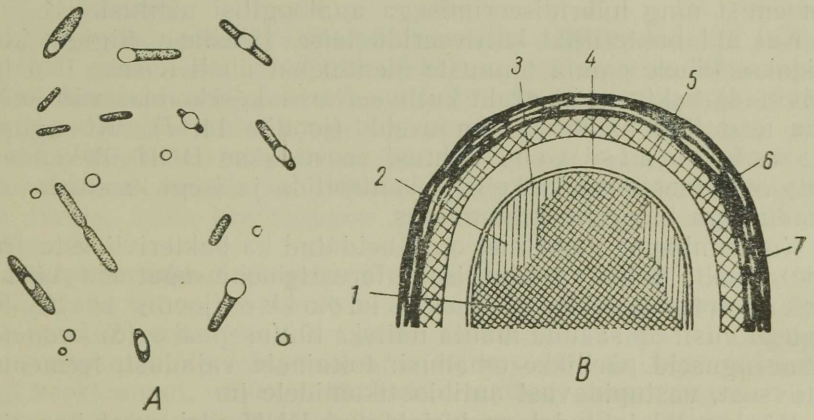
keha, mille struktuuri kohta on tehtud mitmesuguseid oletusi. Praegusajal peetakse kõige tõenäolisemaks suletud rõnga kujulist tuuma-DNH (nn. bakterikromosoomi) ehituse mudelit.

Bakterirakku iseloomustab üldse erakordselt suur nukleiinhapete hulk (10—22% kuivkaalust).

Välismembraani sisepinnal olevatest blefaroplastidest ehk basaalteradest saavad alguse väljaulatuvad viburid. Viburid koosnevad valkfibrillidest, mis on kruvina keerdunud ja võivad teha lainelisi liigutusi. Viburite arv ja kinnitusviis võib olla mitmesugune (joonis 12). Viburid võimaldavad pikliku kujuga baktereil vedelas keskkonnas aktiivselt liikuda. (Kerajad pisikud on enamasti viburiteta.) Limabakteritel esineb limamassi väljatõukamisel avalduv reaktiivliikumine, elastse kestaga baktereil toimub asukohavahetus aga raku siugleva kokkutõmbe teel. Õhukeskkonnas levivad bakterid ainult passiivselt koos tolmuosakeste ja veepiiskadega.

Elutsükkel ja paljunemine. Bakterite elutsüklis võivad vahelduda mitmesuguse kuju ja viburite arvuga faasid. Osal pulkpisikuist, nimelt batsillidel (*Bacillus*) tekib rakus ebasoodsaid tingimusi taluv ovaalne või ümmargune spoor (joonis 13, *A*). Taolisi raku sees tekivaid spoore nimetatakse üldiselt endospoorideks. Spoori moodustumise käigus tiheneb tsütoplasma, veesisaldus langeb ligi poole võrra ja kujuneb algul prospoor, mis vabaneb emaraku kestast. Spooril on tihe kest, mis koosneb mitmest kihist (joonis 13, *B*).

Batsillide spoorid on väga resistentsed. Nad taluvad 100°-list temperatuuri kolme tunni vältel (näiteks *Bacillus subtilis*) ja



Joonis 13. Spoori tekkimine ja ehitus:

A — spoorid mitmesuguses valmimisjärgus. Preparaati metüleensinisega värvides spoorid ei värvu, sest kestad ei lase läbi värvainet; *B* — heinabatsilli (*Bacillus subtilis*) spoori ehituse skeem: *1* — tsütoplasma; *2* — tuumamaterjal; *3* — spoori tsütoplasma membraan; *4* — rakukest; *5* — korteks; *6* — sisetuunika; *7* — välistuunika. (*A* — Frobisheri, *B* — Ryteri j.)

mõned (termofiilsed pisikud) isegi kuuekümnetunnilist keetmist. Kesta läbilaskmatuse tõttu säilivad spoorid isegi 5%-lises karboolhappelahuses kuni 15 päeva ja 1%-lises sublimaadilahuses kuni 2 tundi. Spooride surmamiseks kasutatakse ülekuumendatud veeauru vastavates seadmetes — autoklaavides.

Teistel bakteritel esineb ka muid spooride tüüpe. Näiteks aktinomütseetidel kujunevad rakus rohkearvulised sporangiospoorid või tekivad lülieosed ehk koniidid, mida õpitakse tundma edaspidi (seentel).

Bakterite paljunemine toimub tavaliselt pooldumise teel. Näiteks pulkpisikuil toimub see tsütoplasmaatilise membraani ja seejärel rakukesta sissekasvamise teel risti pikiteljega; tuumamaterjal jaguneb vahepeal pooleks. Tütarrakud võivad kokku jääda, moodustades vaheseintega eraldatud rakkude niite, või toimub nende täielik eraldumine. Seejuures tekivad tavaliselt ühesuguse suurusega rakud (isomorfne pooldumine); vanades kultuurides täheldatakse ka erineva suurusega tütarrakkude eraldumist (heteromorfne pooldumine).

Paljunemise kiirus oleneb keskkonnatingimustest. Kui keskkonnas on küllaldaselt toitaineid, vitamiine ja mikroelemente, aeroobidel ka hapnikku ning temperatuur ja lahuse reaktsioon (pH) on soodus, toimub pooldumine iga 20 kuni 45 minuti järel. Kiire paljunemine pidurdub siiski varsti ainevahetusjääkide kogunemise tõttu keskkonda.

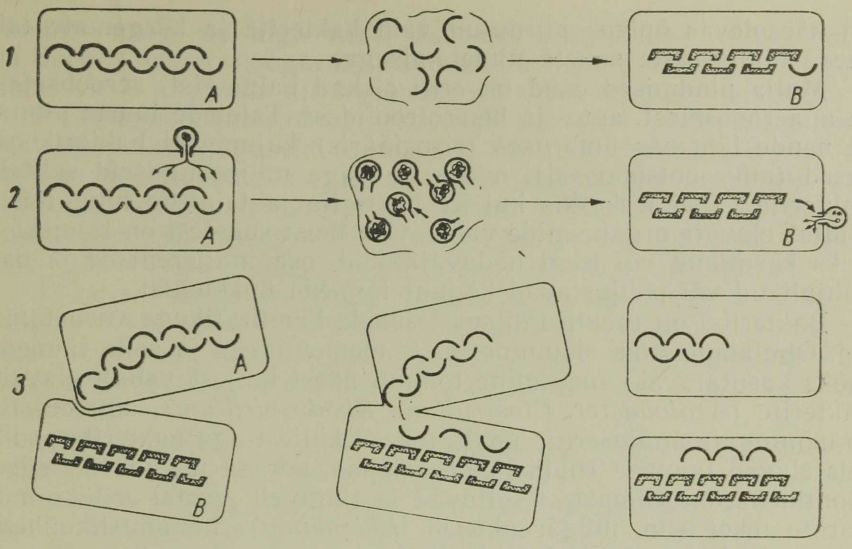
Kahe erisoolise raku liitumist, nagu see on iseloomulik sugulise paljunemise protsessile taimedel ja loomadel, bakteritel ei täheldata. Siiski esineb siingi geneetilise informatsiooni ümberkujunemist tuumamaterjalis ja selle ülekannet, mis tingib uute tunnuste ilmnemist ning hübridiseerimisega analoogilisi nähtusi.

Kui üht bakteriliiki kultiveerida teise lähedase liigiga koos, võidakse tähele panna tunnuste üleminekut ühelt teisele. Üht liiki (hävinud) bakterite ekstrakt kultiveerimise keskkonnas võib mõjutada teist liiki bakterite tunnuseid (joonis 14, *1*). Niisuguseid t r a n s f o r m a t s i o o n i nähtusi seostatakse DNH ülekandega, mida on õnnestunud katseliselt kontrollida ja isegi kasutada uute omadustega bakterite aretamiseks.

Nukleiinhappe ülekannet on täheldatud ka bakteriviiruste (faagide) poolt. Sellist geneetilise informatsiooni muutmist viiruste poolt nimetatakse t r a n s d u k t s i o o n i k s (joonis 14, *2*). Niisugusel viisil on saadud muuta näiteks tüüfusepisiku (*Salmonella*) mitmesuguseid pärilikke omadusi: toitainete vajadust, fermentide aktiivsust, vastupidavust antibiootikumidele jm.

Mõningatel juhtudel on kirjeldatud DNH ülekannet ka erinevate bakterirakkude lühiajalise kontakti (joonis 14, *3*) korral. Seda konjugatsiooniks nimetatavat nähtust tuntakse alles vähe.

Bakterite muutlikkus väljendub paljudes tunnustes: pigmentide moodustamises, spooride tekitamises, rakkude liikuvuses, mitme-



Joonis 14. Geneetilise materjali ülekande viisid bakteritel:
1 — transformatsioon. Raku *A* lagunemisel satub DNH keskkonda, milles elab rakk *B* ning võib tungida selle genoomi. *2* — transduktsioon. Faag põhjustab raku *A* hävimist, tekkinud virioonid, sattudes rakku *B*, kannavad üle ka *A* omadusi. *3* — konjugatsioon. Rakud *A* ja *B* võivad kontakti puhul üle anda geneetilist materjali. (Frobisheri j.)

suguste orgaaniliste ühendite sünteesi võimes jm., olles tingitud nii seesmistest (DNH) kui ka välistest (keskkonna kemism, kiirituse laad) teguritest.

Lühike raku eluiga, kiire põlvkondade vaheldumine ja mitmesugused geneetilise materjali efektiivse mõjutamise võimalused teevad bakterid eriti sobivaiks objektideks mitmesuguste üldbioloogiliste probleemide lahendamisel ja annavad võimalusi uute kasulike bakterivormide loomiseks. Seesama asjaolu võimaldab aga bakterеid aretada ka inimvaenulikes huvides bakterioloogilise sõja tarvis, mille keelustamise poolt võitleb kogu progressiivne inimkond.

Bakterite suhted kõrgemate taimedega. Bakterite resistentsus ja laialdane võime äärmiselt mitmesugustes elutingimustes kohastuda koos toitumisviiside erakordse mitmekesisusega on tinginud nende organismide esinemise kõikjal, kus elu on üldse võimalik. Isegi keskkonnad, milles ei ole mõeldav ühegi teise organismi elu, nagu naftakihid mitme kilomeetri sügavuses maa all või väävelvesinikurohked merepõhjaalad, kuumaveeallikad ja liustikukoopad, on asustatud bakterite poolt.

Kuna bakterite suur osatähtsus looduses ja inimese elus, seoses nende biokeemiliste iseärasustega, leiab käsitlust erikursustes,

on käesolevas õpikus piirdutud vaid bakterite ja kõrgemate taimede olulisemate suhete nimetamisega.

Mulla pindmised osad on eriti rikkad baktereist, aeroobsetest ja anaeroobsetest, auto- ja heterotroofidest. Taimede juurte pinnal ja nende lähemas ümbruses (risosfääris) kujunevad bakterikooslused (mikrobotsönoosid), milles on väga mitmesuguseid suhteid bakterite vahel isekeskis kui ka bakterite ja taimede ning teiste mullas elavate organismide vahel. Osa neist suhetest on taimekasvuks kasulikud või isegi hädavajalikud, osa indiferentsed ja osa kahjulikud või põhjustavad koguni taimede hukkumist.

Bakteritel on tohutu tähtsus taimede lämmastikuga varustamisel. 1) Õhulämmastiku sidumine teiste elementidega ja selle taimede jaoks kasutatavaks muutmine toimub ühest küljest vabalt elavate bakterite (*Azotobacter, Clostridium, Rhodospirillum*), sinivetikate ja mõningate mullaseente poolt, teisest küljest aga bakterite poolt, mis elavad taimede (liblikõielised, lepad, porsad jt.) juurtes sümbiontidena, on viimastest sõltuvad ja tingivad juurtel eriliste mügarate teket (nn. mügarbakterid, *Rhizobium*). 2) Lämmastikuühendite (eriti NH_3) muutmine nitrititeks ja edasi nitraatideks toimub nn. nitrifitseerivate bakterite toimel. Nitritite moodustamine mullas on omane perekondadele *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus* ja *Nitrocystis*, nitritite edasine oksüdeerimine nitraatideks aga peamiselt perekonnale *Nitrobacter*.

3) Vastupidine protsess — lämmastikku sisaldavate ühendite ammoniaagiks muutumine — on denitrifitseerivate ja ammonifitseerivate bakterite (*Thiobacillus denitrificans, Clostridium* jt.) tegevuse tulemus.

4) Bakterite elutegevusega kujunevad mullas ka taimedele kättesaadavad väävli-, fosfori- jt. ühendid. Bakterite ainevahetuse teel tekib taimedele fotosünteesiks vajalik CO_2. 5) Mitmesugused bakterid sünteesivad ka kasvuaineid (auksiine) ja fütohormoone.

Kõrgemad taimed varustavad baktereid omalt poolt nii juureeritistega (orgaanilised happed, pentoosid, fosfatiidid) kui ka oma kõikide surnud osades olevate orgaaniliste ühenditega. Hüdrolüüsivad bakterid lagundavad tselluloosi ja teisi rakkude koostisaineid, muutes need uuesti huumuseks ja toitaineiks taimede järgmistele põlvkondadele.

Osa mullas elavaid saprofüütseid baktereid võib üle minna parasiitsele eluviisile taimedes ja tekitada mitmesuguseid taimehaigusi — b a k t e r i o o s e. Näiteks tekitab *Agrobacterium tumefaciens* taimekudede haiguslikku vohamist.

Süstemaatika iseärasused. Bakterite morfoloogia suhteline lihtsus, paljude tunnuste lai varieerumine kultiveerimisel ja paleontoloogilise materjali peaaegu täielik puudumine on põhjuseks, mis väga raskendavad selle rühma süsteemi väljatöötamist. Kõik senised süsteemid on kunstlikud, olles pigem rakenduslikud määramistabelid, sest aluseid bakterite fülogeneetiliselt põhjendatud

rühmitamiseks on liiga vähe. Tuntuim praktilistest süsteemidest on Bergey bakterioloogia käsiraamatus esitatu (viimane, VII trükk ilmus 1957. a.), mida alljärgnevalt seltside esitamisel on järgitud.

Kaasaegne bakterioloogia kasutab bakterite süstematiseerimisel väga mitmesuguseid tunnuseid. Tähtsamad neist on rakkude kuju ja vastastikune asetus, elutsükli iseärasused (spooride tekitamine), viburite olemasolu ja asetus, kultuuritunnused, graamreaktiivsus, mitmesugused füsioloogilised ja biokeemilised omadused; eriti viimased omandavad järjest suuremat osatähtsust.

Tavalised taksonoomilised ühikud on kasutatavad ka bakterioloogias, kuid nende piiritlemine on seotud mitmesuguste raskustega. Väga tihti kasutatakse siin t ü v e mõistet: tüvi on ühe liigi konkreetne kultuur. Ühest rakust kasvatatud tüve nimetatakse ka k l o o n i k s.

Liigi ja perekonna mõiste on tekitanud bakterioloogias palju vaidlusi. Uuemal ajal on g e n e e t i l i s t e l i i k i d e n a püütud defineerida rühmi, mille piires võib toimuda geneetilise informatsiooni ülekanne. Et ühtlustada liigi käsitlust, säilitatakse teatavate üldtuntud tüüpliikide kultuure kesksetes uurimisasutustes võimalikult muutumatuis tingimustes. Liikide eristamiseks püütakse kasutada biokeemilisi kriteeriume, näit. lämmastikaluste suhet DNH-s.

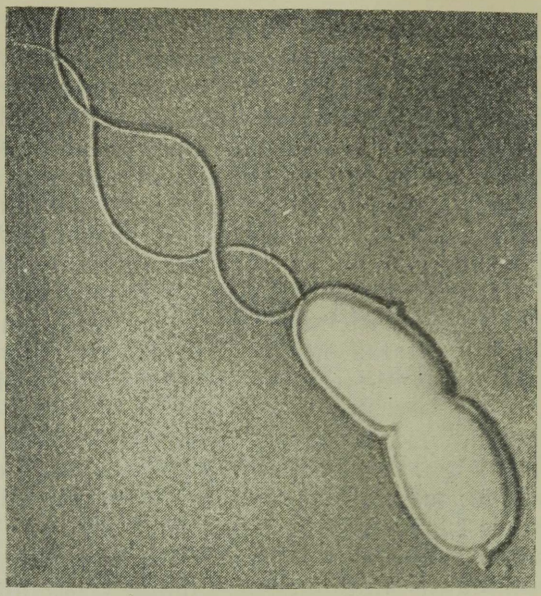
Bakterite teaduslik nimetamisviis allub rahvusvahelistele nomenklatuurireeglitele. Eestikeelne nomenklatuur on peaaegu välja töötamata, sest selle järele ei ole bakterioloogid vajadust tundnud. Tõvestavaid baktereid nimetatakse enamasti haiguste järgi, kusjuures nimed, nagu pisik, kepike ja bakter ei oma täpset süstemaatilist tähendust. Mõiste mikroob või mikroorganism on laiem ja hõlmab peale bakterite ka mikroseeni ja mõningaid teisi mikroskoopilise suurusega organisme.

Selts otsviburilised — *Pseudomonadales*

Graamnegatiivsed pulk- või keerdpisikud, harilikult kahe või kolme otsmise viburiga (joonis 15). Spoore ei tekita (asporogeensed). Jaotatakse kahte rühma: fotosünteetiliste pigmentidega bakterid kuuluvad alamseltsi *Rhodobacteriineae*, fotosünteesivõimeta heterotroofid (suurem osa) aga alamseltsi *Pseudomonadineae*.

Esimesed väärivad botaanikakursuses erilist tähelepanu oma pigmentide poolest, mis lähendavad neid vetikaile (vt. tabel lk. 56).

Teise alamseltsi tähtsamad perekonnad on järgmised: *Nitrosomonas, Nitrobacter, Methanomonas, Thiobacillus, Pseudomonas, Acetobacter, Caulobacter, Siderocapsa, Vibrio, Spirillum.* Neist on inimesele eriti ohtlikud *Pseudomonas aeruginosa* (nn. sinimädakepike) ja *Vibrio* (*Microspira*) *comma* (koolerapisik).



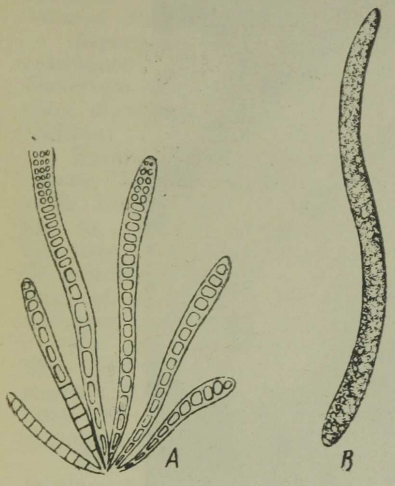
Joonis 15. *Pseudomonas fluorescens* kahe otsmise viburiga (pooldumiseelses faasis). Elektronmikrofoto (11 600×). (Houwinki, Itersoni j.)

Fotosünteetiliste bakterite ülevaade

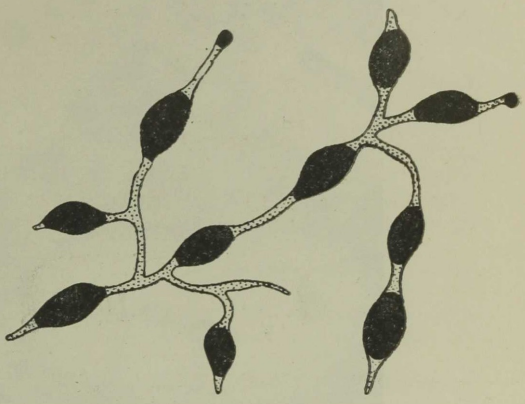
Sugukond	Põhilised fotosünt. pigmendid	Täiendavad pigmendid (karotinoidid)	Ainevahetuse iseloom
Thiorhodaceae (väävel-purpurbakterid)	bakteriokloro-füll	punased, purpursed, pruunid	En. autotroofid, mõned heterotr., oblig. anaeroobid oksüdeerivad H_2S
Athiorhodaceae (väävlita purpurbakterid)	bakteriokloro-füll	purpursed, pruunid	En. heterotroofid, en. anaeroobid
Chlorobacteriaceae (rohelised väävlibakterid)	*Chlorobium*-klorofüll	γ-karotiin	Kõik autotroofid, oblig. anaeroobid, oksüdeerivad H_2S

Selts niitbakterilised — *Chlamydobacteriales*

Sellesse seltsi kuuluvad niitjad, harunemata või ebaharunemisega pisikud, millel on enamasti tugev limaümbris; viimasesse ladestub tihti rauahüdroksiidi. Üksikud rakud on silinderjad. Paljunevad niitide tükeldumise teel või otsast vabanevate spooride varal. Hõljuvad vees, kulgevad tõukelise limaerituse



Joonis 16. Niitjad bakterid:
A — *Crenothrix polyspora* niidid; ühe niidi tipust eralduvad spoorid; *B* — *Beggiatoa* trihhoom.



Joonis 17. Hüüfbakter. Näha otsmise pungumise faase.

teel või kinnituvad substraadile. Esinevad mage-, riim- ja merevees, tihti reovetes, ka veevärgitorudes jm. Rauarohkeis vetes esinevad *Leptothrix ochracea* ja *Crenothrix polyspora* (joonis 16, *A*) jt., moodustades punakaspruune rauaühendeid.

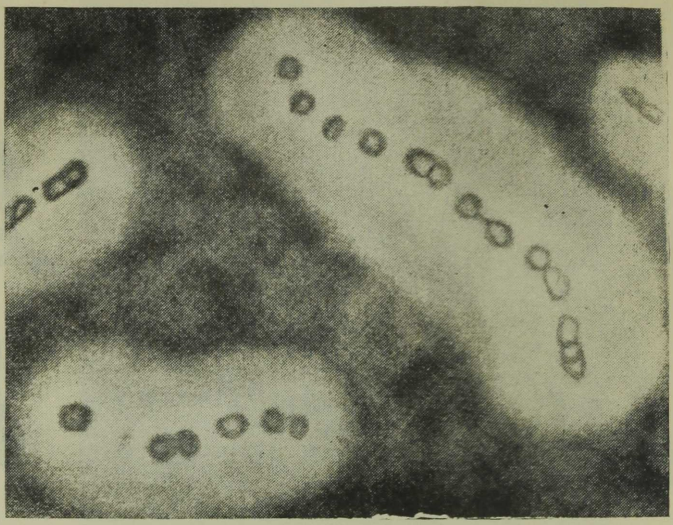
Selts hüüfbakterilised — *Hyphomicrobiales*

Sellesse seltsi kuulub väike arv harunemata või harunevaid niitjaid bakte-reid. Rakud iseloomulike paksenditega (läbimõõdus 0,5—1 μm) ja on omavahel nagu seenniitide (hüüfide) varal seotud ja substraadi külge kinnitatud (joonis 17). Esineb viburitega varustatud vorme. Vastandina teistele bakteritele poolduvad pikisuunas. Enamikus heterotroofid, esinevad mullas ja reovetes, *Rhodomicrobium* on aga fotosünteesiv autotroof.

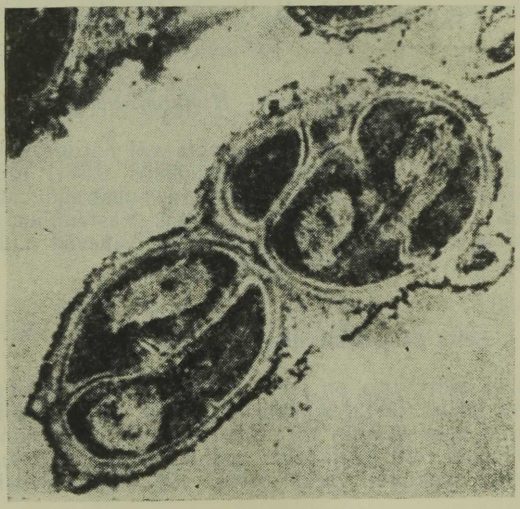
Selts pärisbakterilised — *Eubacteriales*

Keskne liigirohke selts, mis on levinud väga mitmesugustes elukeskkondades. Pulk- või kerapisikud jäiga, suhteliselt tugeva kestaga, mis ei võimalda siuglemist ega harunemist (joonis 18). Liikuvatel vormidel esineb peritrihhaalseid vibureid. Poolduvad risti pikiteljega; pooldunud rakud võivad jääda kokku, eraldatuna vaheseinte (septide) varal (joonis 19). Toitumisviisilt heterotroofid või kemotroofid.

Sporogeensete (endospoore tekitavate) bakterite hulka kuuluvad graampositiivsed pulkpisikud perekondadest *Bacillus* (valdavalt aeroobid) ja *Clostridium* (anaeroobid). Siia kuulub suur hulk olulisi orgaaniliste ainete lagundajaid, näit. ammonifitseerivad *B. mycoides, B. subtilis* (nn. heinabatsill), *B. mesentericus, B. sereus* jt., võihappekäärimist (näit. silos) põhjustav *Clostridium butyricum*, tselluloosi ja pektiini hüdrolüüsijaid jt. Väga ohtlikud patogeensed pisikud on *B. anthracis* (siberi katku), *Clostridium tetani* (kangestus-



Joonis 18. Pneumokokk (*Diplococcus pneumoniae*).
Kaksikkokid liitunud ahelaks, mis kaetud ühise limaümbrisega. Rakukest valge, protoplast tume. Elektronmikrofoto (3750×). (Duguidi j.)



Joonis 19. Tetrakoki siseehitus.
Näha rakukesti, kiulist tuumamaterjali ja teralist tsütoplasmat. Elektronmikrofoto (30 000×). (Peškovi j.)

kramptõve), *C. septicum* (gaasgangreeni) ja *C. botulinum* (botulismi tekitaja). Mitmed *Bacillus*'e liigid produtseerivad antibiootikume (gramitsidiini jt.).

Asporogeensetest graampositiivsetest pulkpisikutest on piimatööstuses suure rakendusliku tähtsusega perekonnad *Lactobacillus, Propionibacterium, Brevibacterium*. Patogeensetest mikroobidest kuuluvad sellesse rühma *Corynebacterium diphteriae* (difteeriapisik) ja *Erysipelothrix insidiosa* (sigade punataudi tekitaja).

Kerapisikutest — kokkidest — on graampositiivsed perekonnad *Streptococcus, Diplococcus, Micrococcus, Staphylococcus* jt., graamnegatiivsed aga *Neisseria* liigid. Siin on nii kasulikke piimhappebaktereid (*Streptococcus lactis*) kui ka ohtlikke mädatekitajaid (püogeenseid) pisikuid ja muid patogeenseid mikroobe. Tähtsamad esindajad on *Staphylococcus aureus* (kuldkollane kokk), *Streptococcus pyogenes, Diplococcus pneumoniae* (pneumokokk, tekitab pneumooniat, meningiiti, peritoniiti jm., joonis 18); oakujulise rakuga *Neisseria gonorrhoea* (gonokokk) on gonorröa tekitaja.

Ka asporogeensed graamnegatiivsed pulkpisikud on laialdaselt levinud. Siia kuuluvad perekonnad *Escherichia* (näit. tavaline soolepisik *E. coli*), *Salmonella* (tüüfuse ja paratüüfuse tekitaja), *Shigella* (düsenteeria tekitaja), *Brucella* (brutselloosi tekitaja) ja *Pasteurella* (katkupisik). *Erwinia* on ohtlik taimehaiguste tekitaja.

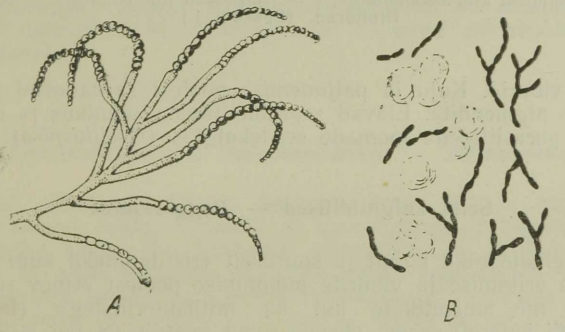
Kasulikest saprobiontidest kuuluvad pärisbakterite hulka eespool käsitletud perekonnad *Azotobacter, Rhizobium* jt.

Selts kiirikulised — *Actinomycetales*

Aktinomütseedid ja neile lähedased harunevate rakuniitidega pisikud on kõige lähedasemad seentele (sellest nende sagedasti kasutatav nimigi — kiirikseened). Neid lähendab seentele pärisharunemine, kiirjas kasv ja koniidide tekitamine (joonis 20). Erinevuseks on aga bakteritele iseloomulik suurus (läbimõõt 1—5 ηm, seega kümme korda väiksem seenehüüfi diameetrist), tuuma iseloom ja sooliste erinevuste puudumine. Värvuvad graampositiivselt. Enamikus saprobiondid; mõned on parasiitsed haigusetekitajad. Valdavalt aeroobid.

Perekond *Streptomyces* on saanud hästi tuntuks võime tõttu produtseerida teisi baktereid hävitavaid aineid — antibiootikume (streptomütsiin, terramütsiin, aureomütsiin jt.) (joonis 20, *A*).

Actinomyces bovis tekitab kariloomadel (harva inimesel) kiirikseentõbe — aktinomükoosi. Anaeroob.



Joonis 20. Kiirikulised:
A — Streptomyces. Otsmiste spooride teke; *B — Mycobacterium tuberculosis.*

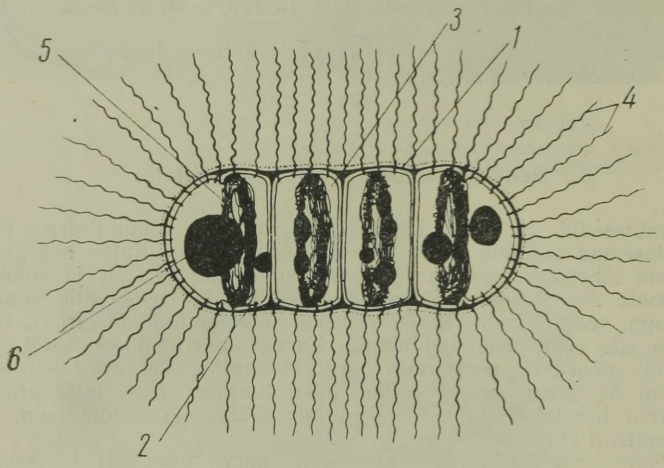
Mycobacterium tuberculosis (nn. tuberkuloosikepike, joonis 20, *B*) ja *M. leprae* (leeprapisik) on haigusetekitajad.

Mõnedes süsteemides nimetatakse seda seltsi ka seenbakterilisteks (*Mycobacteriales*).

Kiirikuliste spooride suur sarnasus kokkidega on viinud mõttele (N. Krassilnikov), et pärisbakterid on kujunenud taandarenenud (harunemisvõime minetanud) aktinomütseetidest.

Selts algtuumalised — *Caryophanales*

Kujult jämedad, ümardunud otstega niidid (trihhoomid) või pulgad, mis on septide varal jaotunud ketasjateks või ruljateks, hästi eristuva nukleoidiga üksikrakkudeks (joonis 21). Paljunemisel jaguneb mitmerakulisteks lülideks (hormogoonideks) või rohkearvulisteks spoorideks. Limaümbris puudub. Esinevad



Joonis. 21. *Caryophanon latum*. Neljarakulise isendi skeem:
1 — rakukest; *2* — tsütoplasmaatiline membraan; *3* — tsütoplasma; *4* — viburid kinetosoomidega; *5* — rõngasjad nukleoidid; *6* — volutiiniterad. (Peškovi j.)

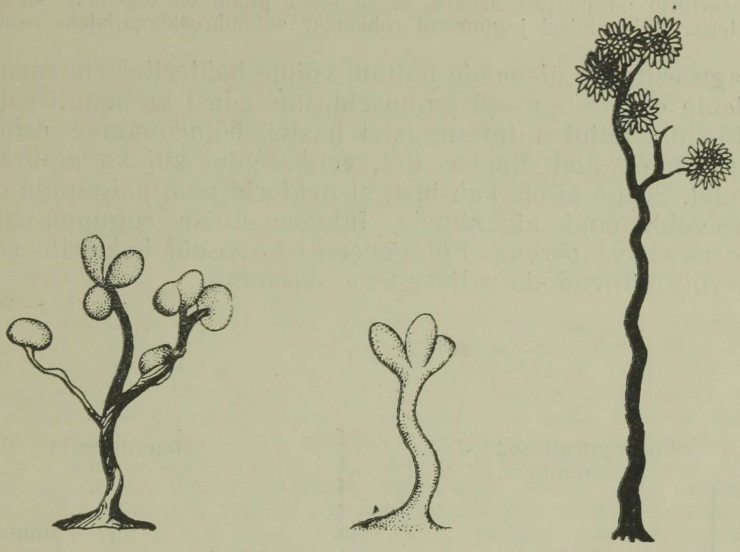
peritrihhaalsed viburid. Kuju ja paljunemise poolest sarnanevad väga sinivetikatega, kuid on pigmendita. Elavad saprobiontidena sõnnikus ja reovetes (*Caryophanon*) või parasiitidena loomade seedekulglas (*Oscillospira*).

Selts kulgniidilised — *Beggiatoales*

Eelmisele seltsile raku kujult ja suuruselt (ristiläbimõõt kuni 45 μm) lähedane, kuid lima eritamise ja viburite puudumise poolest erinev rühm. Trihhoomilt sarnaneb nii sinivetikate kui ka niitbakterilistega (joonis 16, *B*). Kemotroofsed või heterotroofsed, oksüdeerivad väävlit (S või H_2S kujul). Hõljuvad vees või libisevad mööda substraati. Paljunevad rakkude pooldumise ja trihhoomi jagunemise teel. Reovetes esineva tavalise *Beggiatoa* trihhoom sisaldab väävlit; trihhoomi pikkus kuni 2 mm. Allikavetes areneb limapadja abil kinnituv *Thiothrix*.

Selts limabakterilised — *Myxobacteriales*

Seltsi iseloomustab liikuv, pulkjas või käävjas, ilmse nukleoidiga rakk, mis on kaetud elastse kestaga ja paksu limaümbrisega. Moodustavad ühise limamassiga kolooniaid, nn. pseudoplasmoodiume, mis lähendavad neid limaseentele. Kõrgemale arengutasemele viitab ka elutsükkel, milles esineb kõvakestalisi puh-



Joonis 22. Limabakteriliste «viljakehade» tüüpe.

kespoore (mikrotsüste) ja harunevaid, puukujulisi värvilisi «viljakehasid», spoore sisaldavate «tsüstidega» (joonis 22). Limabakterilised on enamikus aeroobsed saprobiondid (*Polyangium*, *Myxococcus*) või toituvad pärisbaktereist; mõned patogeensed kaladele.

Selts keeritsbakterilised (spiroheedilised) — *Spirochaetales*

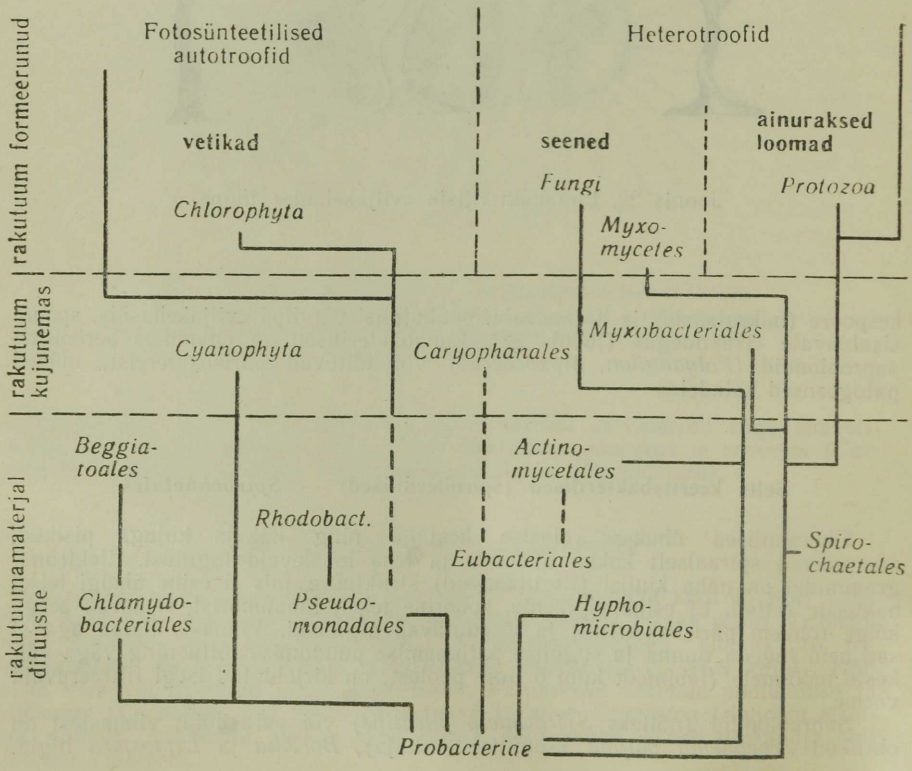
Üherakulised õhukese elastse kestaga ning käävja kujuga pisikud, mis võivad spiraalselt kokku tõmbuda ja teha looklevaid liigutusi. Elektronogrammidel on näha kiulisi (fibrillaarseid) struktuure, mis ei esine ühelgi teisel bakterite seltsil. Ei esine pigmente, spooride teket, limaümbrist, erinevad seega kõige rohkem pärisbakteritest ja meenutavad algloomi. Viimaste hulka aga ei saa neid lugeda tuuma ja sugulise paljunemise puudumise tõttu ning väga väikeste mõõtmete (läbimõõt kuni 6 μm) poolest; on kirjeldatud isegi filtreeruvaid vorme.

Saprobiondid (näiteks *Spirochaeta plicatilis*) või parasiidid; viimastest on ohtlikud *Treponema pallida* (süüfilise tekitaja), *Borellia* ja *Leptospira* liigid.

Selts paljasbakterilised — *Mycoplasmatales*

Väga algeline ja vaieldav rühmitus, millesse kuuluvad rakukestata, mitmesuguselt muutuva kujuga, väga väikesed plasmatombukesed, mida leidub loomade haigestunud organeis ja ka vabalt, lagunevatel orgaanilistel ainetel. Et neist esimesena avastati veiste pleuropneumoonia tekitaja (*Asterococcus mycoides*), kasutataksegi sageli kogu rühma jaoks lühendnimetust PPLO (ingl. k. pleuropneumonia like organisms). Hiljem on mitmesugustel bakteritel saadud nendega sarnaseid rakukestata vorme (protoplaste, mida nimetatakse ka L-vormideks); seetõttu on põhjust arvata, et ka teiste puhul on tegemist lihtsustunud bakteritega. Pajunemisel jagunevad rohketeks submikroskoopilisteks osakesteks.

Nagu esitatud ülevaade näitab, võime bakteritel (laiemas mõttes) leida mitmesuguseid tunnuseid, mis edasi arenenult esinevad täiuslikumal kujul mitmesugustel teistel hõimkondade esindajail — nii sinivetikatel, limaseentel, vetikseentel kui ka ainuraksetel loomadel. Seega ei ole kahtlust, et bakterid võib paigutada orgaanilise evolutsiooni algastmele, fülogeneetilise sugupuu algusse mitme iseseisva tüvena. Fülogeneetilisi seoseid bakterite seltside vahel võib väljendada alljärgneva skeemina.



Bakterite fülogeneetiline süsteem on loomata. Üksikute rühmade fülogeneetilisi vahekordi on uurinud mitmed teadlased. N. Krassilnikovi laialdaselt kasutatavas süsteemis (1949) on bakterid jaotatud nelja erineva päritoluga klassi: *Actinomycetes* (seltsidega *Actinomycetales* ja *Mycobacteriales*), *Eubacteriae* (seltsidega *Eubacteriales*, *Chlamydobacteriales*, *Ferribacteriales*, *Thiobacteriales*), *Myxobacteriae* (*Myxobacteriales*) ja *Spirochaetae* (*Spirochaetales*). NSV Liidu juhtiv bakterioloog A. Imšenetski eristab oma viimases töös (1969) bakterite hõimkonnas ainult kolm klassi: pärisbakterid, limabakterid ja hüüfbakterid.

Bakterioloogia ajaloost

Kuigi bakteriaalsed protsessid nagu veini käärimine, piima hapnemine jt. olid tuntud ürgajalgi ning nähtamatute haigusetekitajate olemasolu oletasid juba mitmed rooma ja araabia arstid, ei saadud baktereid avastada enne vajalike suurendusabinõude leiutamist. Mikroorganismide avastajaks ja bakterite esmaskirjeldajaks sai 1683. a. hollandlane A. Leeuwenhoek, asjaarmastaja-naturalist, kes oli saavutanud läätsede lihvimise alal erakordse virtuoossuse.

Alles mikroskoopia areng järgneval sajandil tegi võimalikuks pisikute teadusliku kirjeldamise. 1786. a. jaotas taanlane O. Müller bakterid kahte perekonda: *Vibrio* (kruvipisikud) ja *Monera* (kera- ja pulkpisikud). Suure arvu mikroobe kirjeldas Chr. G. Ehrenberg (1795—1876), kes võttis siingi kasutusele liigi mõiste ja liikide binaarse nomenklatuuri.

Bakterioloogia ja ühtlasi kogu mikrobioloogia kui iseseisva teaduse rajajaks sai XIX sajandi suurimaid teadlasi Louis Pasteur (1822—1895). Ta tegi kindlaks, et käärimisprotsesse kutsuvad esile spetsiifilised mikroobid. Selgus bakterite osa toiduainete riknemises ja haiguste tekitamisel loomadel ja inimestel. Nende nähtuste põhjustajate avastamise järel leidis Pasteur ka viise kahjulike bakterite hävitamiseks (pastöriseerimine) ning nakkushaiguste vältimiseks ja raviks (vaktsineerimine). Kui selgus, et mikroobid levivad õhus ja kutsuvad sageli esile haavainfektsioone, võttis šoti arst J. Lister kirurgilistel operatsioonidel kasutusele fenooli kui antiseptilise aine (1860). Sajandi tuntumaid bakterioloogе Robert Koch (1843—1910) avastas tuberkuloosipisiku ja kooleravibriooni, tema õpilane G. Gaffky (koos K. Eberthiga) isoleeris tüüfuse tekitaja. 1883—84 avastasid E. Klebs ja F. Löffler difteeriapisiku. 1889. a. leidis S. Kitasato teetanuse ning 1894. a. (koos A. Yersiniga) — katku tekitaja. 1901. a. sai E. Behring esimese Nobeli meditsiinipreemia difteeria ja teetanuse seerumravi väljatöötamise eest. Nii avastati möödunud sajandi lõpul lühikese aja jooksul enamik ohtlikumaid bakteriaalsete haiguste tekitajaid. See sai võimalikuks tänu bakterite kultiveerimise ja isoleerimise meetoditele, mille väljatöötajaiks olid R. Koch (võttis 1881. a. kasutusele puhaskultuurid želatiinsöötmel), S. Vinogradski, M. Beijerinck jt. Vene mikrobioloog S. Vinogradski sai eriti tuntuks kemotroofsete bakterite avastajana ja mügarbakterite füsioloogia uurijana.

XIX sajandi lõpupoole tähtsamaks bakteri-süstemaatikuks oli F. Cohn (1828—1898), kes liigitas bakterid kuju ja suuruse järgi praeguseni kasutatavateks rühmitusteks. Bakterid paigutas ta klassina (laguseened) lagutaimede hõimkonda; viimast iseloomustati tollal rakkude tuumatuse ja seksuaalprotsessi puudumisega.

Sajandivahetusel laienesid kujutlused mikroobide maailmast tunduvalt, eriti seoses bakterite ainevahetuse tohutu mitmekesisuse tundmaõppimisega. Hakkas selguma bakterite osatähtsus taimede elus, mullas, magevetes ja meredes, looduse aineringes üldse.

Praegusajal on bakterioloogia peamised edusammud seotud biokeemiliste uuringutega. Bakteritel tehti esimesena kindlaks nukleiinhapete määrav osa pärilike tunnuste edasiandmisel ja valkude biosünteesis. Pöördelise tähtsusega avastusteks said geneetilise informatsiooni ülekande mehhanismide selgitamine baktereil: transformatsiooni kirjeldas F. Griffith 1928. a., DNH kui transformeeriva aine eraldasid 1944. a. O. T. Avery, C. MacLeod ja M. McCarty; sek-

suaalprotsessiga analoogilise konjugatsiooni tegid kindlaks J. Lederberg ja E. Tatum (1947); transduktsiooni faagide kaudu avastasid 1952. a. N. Zinder ja J. Lederberg. Seoses nende avastustega tõuseb uuele tasemele ka liigiprobleem bakteritel.

KIRJANDUS

Aaver, E. Viirused. Tln., 1961.

Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. 7. ed. Baltimore, 1957.

Oparin, A. Elu, selle loomus, tekkimine ja arenemine. Tln., 1964.

Schussning, B. Handbuch der Protophytenkunde. I. Jena, 1953.

Thimann, K. V. Das Leben der Bakterien. Jena, 1964.

Tohver, V. Teejuhid bioloogiasajandisse. Tln., 1970.

Бернал Джон. Возникновение жизни. М. 1969.

Жданов, В. М., Гайдамович, С. Я. Вирусология. М., 1966.

Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. М.—Л., 1949.

Лебедева М. Н. Микробиология. М. 1969.

Николау, Ш. С. и др. Элементы общей инфрамикробиологии. Бухарест, 1965.

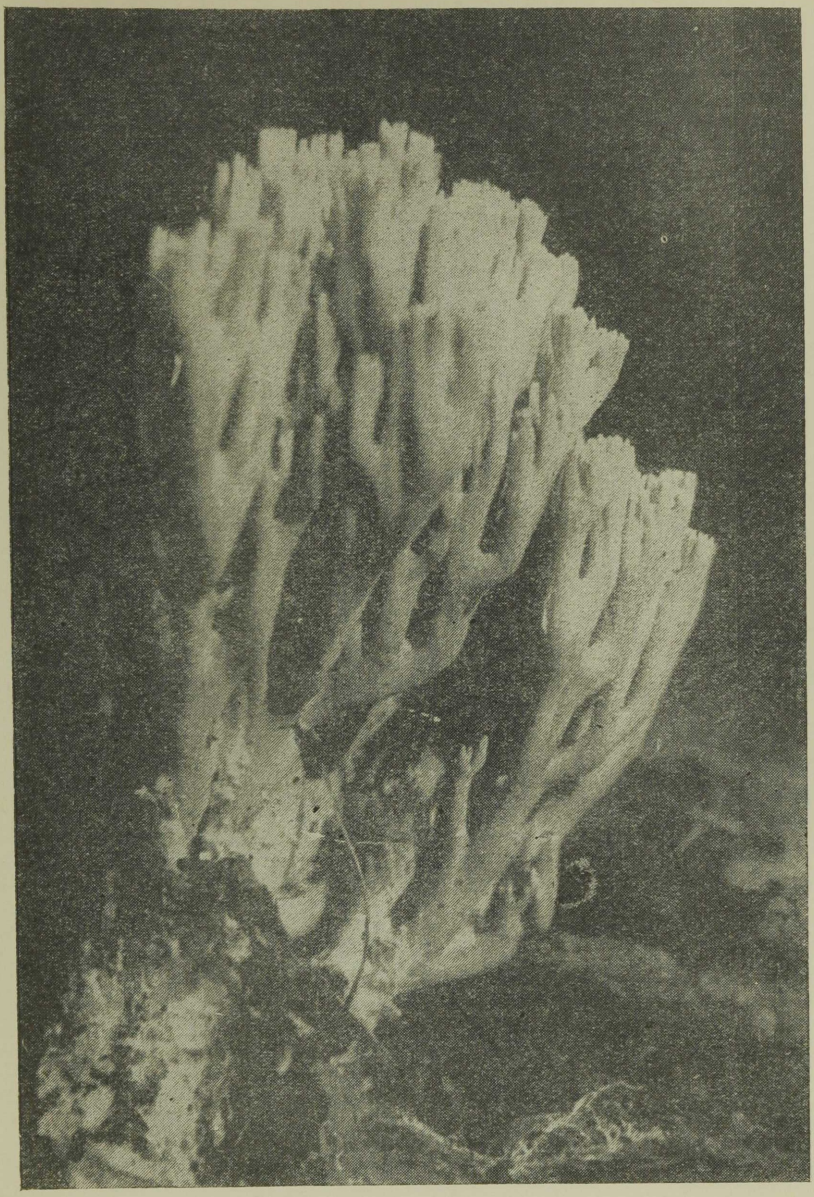
Происхождение предбиологических систем. М., 1966.

Проценко, А. Е. Морфология и классификация фитопатогенных вирусов. М., 1966.

Работнова И. Я. Общая микробиология. М., 1966.

Сухов, К. С. Общая вирусология. М., 1965.

Фробишер, М. Основы микробиологии. М., 1965.



SEENED

SEENED — *MYCOTA*

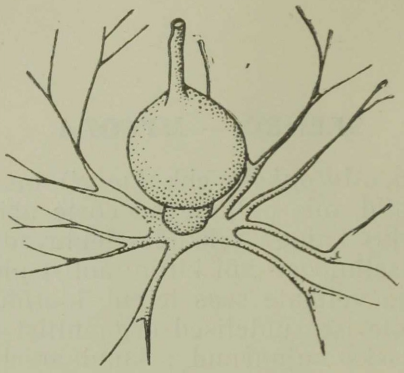
Seened (*Mycota*, *Mycophyta* ehk *Fungi*) on klorofüllita heterotroofsed organismid, mis paljunevad eoste abil ja mille tavaliselt niitja (silinderja) kujuga rakkudes leiduvad tõelised tuumad; rakukest sisaldab tselluloosi- või kitiinitaolist ainet.

Ka õistaimede ja vetikate seas leidub klorofüllita parasiite ja saprobionte, mis pole ise suutelised orgaanilist ainet sünteesima, kuid need on selliseks kujunenud sekundaarselt, nad pärinevad autotroofsetest eellastest. Seente heterotroofsus on p r i m a a r n e. Nende üheks olulisemaks erinevuseks on lämmastikuühendite ainevahetuse tüüp, milles ei osale taimedele iseloomulikud asparagiin ja glutamiin, vaid loomadele omane karbamiid. Erinevalt loomadest pole see aga ainevahetuse jääkprodukt, vaid taimede asparagiiniga analoogiline vaheprodukt.

Arvatakse, et seened, taimed ja loomad (ning tõenäoliselt ka limaseened, kiirikseened ja bakterid) on elusolendite evolutsioonis kujunenud paralleelsete, suhteliselt iseseisvate rühmadena. Seente, taimede ja loomade ühiseiks esivanemaiks tuleb pidada klorofüllita algloomade taolisi eellasi, mille diferentseerumine toimub erineva toitumistüübi kujunemise teel. Vastavalt sellele kujunes ka nende organismirühmade osa looduse aine- ja energiaringes. Sellise seisukoha seente päritolu kohta avaldas vene teadlane Chr. Gobi. Tartu botaanik A. Vaga (1892—1960) ja ameerika teadlane G. W. Martin (1886) näitasid, et see käsitus on kooskõlas ka A. Oparini ja J. D. Bernali üldtuntud vaadetega elu tekkimise kohta maakeral. Koos eluga kujunes ka selle dialektiline vastand — surm. Surnud orgaanilise aine kasutamine toitumiseks on hõlpsam kui orgaanilise aine sünteesimine; osa ürgorganismidest spetsialiseeruski sellele. Parasiitne eluviis, mille füsioloogilis-biokeemilised eeldused nõuavad organismi keerukamat organisatsiooni, kujunes alles hiljem.

Seente iseseisvus ei tähenda nende täielikku isoleeritust taimedest ja loomadest. Madalamal arenemisastmel seisvad seened on üsna ligidased algloomadele ja ka mõnedele ürgsetele heterotroofsetele vetikatele. Teravat piiri pole ka seente ning kiirikseente vahel. Selline sarnasus viitab kõigi elusorganismide ühisele päritolule.

Vegetatiivse keha ehitus. Primitiivsemate seente keha esineb sageli ümara plasmatombuna, mis ainult teataval arenemisastmel on kestaga kaetud. Järgmisel arenemisastmel hargnevad sellest lühikesed rakutuumadeta niiditaolised risoidid (joonis 23).

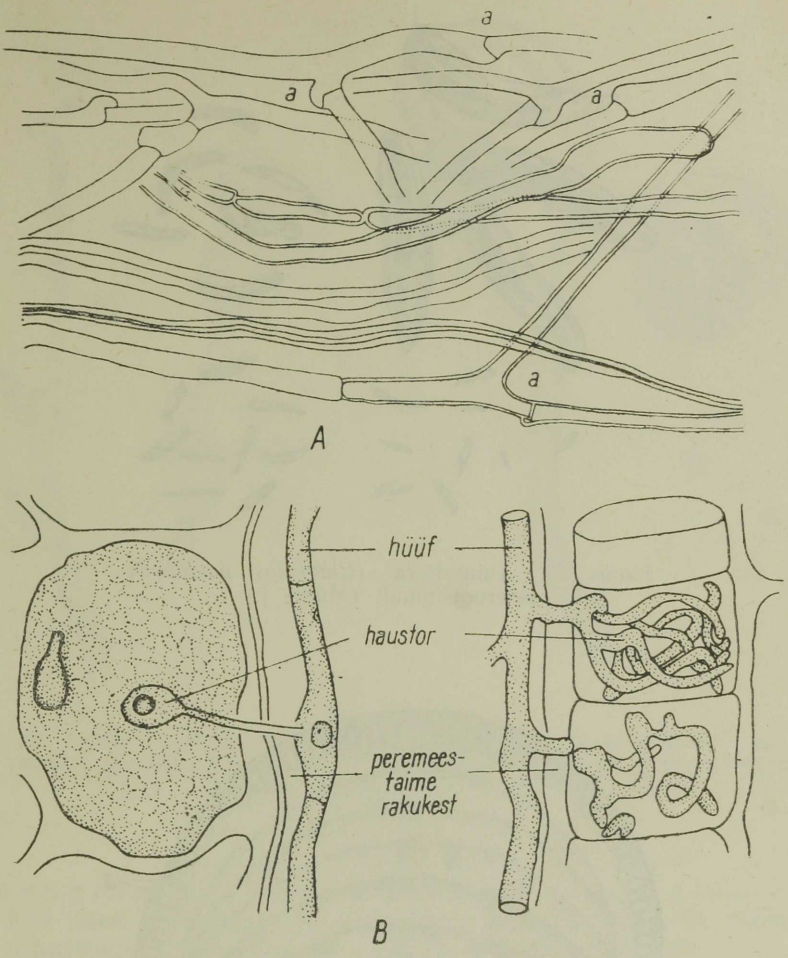


Joonis 23. Risoididega tallus (ürgseen *Diplophlyctis intestina*). (Sparrow' j.)

Suurem osa seeni koosneb pikkadest, suhteliselt peentest hüüfidest ehk seeneniitidest (joonis 24, *A*), mis sageli on harunenud ja moodustavad koos mütseeli ehk seeneniidistiku. Viimane võib olla jagunenud vaheseinte abil rakkudeks või on vaheseinteta, nn. tsönotsüütne. Vastavalt rakutuumade kromosoomide garnituuri iseloomule eristatakse haploidset ja diploidset mütseeli ja vastavat seene arengujärku ehk faasi. Nende faaside (vt. Botaanika I, lk. 85) vaheldumine, ühe või teise ülekaal seene arenemises on tähtsaks süstemaatiliseks tunnuseks. Üldiselt suureneb diploidse faasi ülekaal koos seente evolutsioonilise tasemega.

Seenehüüfil võib olla mitmeid teisendeid. Parasiitseentel esineb sageli peremeestaime rakku tungiv ja seal mõnikord harunev hüüf — haustor ehk imik, mille abil seen võtab endale toitu (joonis 24, *B*).

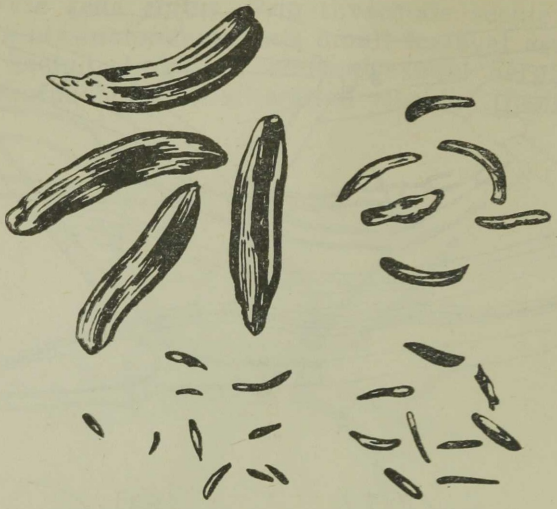
Mütseeli teisendeist on tuntumad risomorfid ehk seenenöörid, paralleelsete hüüfide tugevad kimbud. Nende ülesandeks on toitainete edasijuhtimine, mõnikord ka seene edasikasvamise või säilimise võimaldamine. Sklerootsium ehk seenemügar (joonis 25) on tihe hüüfide põimik, mis on enamasti tumedama kihiga kattunud (näit. tungaltera); selle ülesandeks on seene toiduvarude säilitamine ja ebasoodsa aastaaja üleelamise võimaldamine. Strooma on samuti tihe, sageli padjakujuline



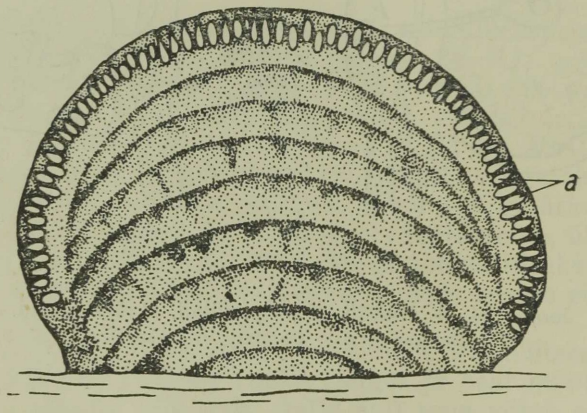
Joonis 24. *A*. Hüüfid: *a* — pandlad. *B*. Haustorid.
(*A* — Domański, *B* — De Bary, Alexopoulose j.)

hüüfide põimik, kuid ta on kandjaks sellel arenevatele paljunemis-organitele või -vahenditele (joonis 26).

Paljunemine. Vegetatiivne paljunemine toimub tavaliselt oiidide, klamüdospooride või blastospooride abil. Oiidid on hüüfi jagunemisel tekkivad ümarad rakud (joonis 27), mis idanemisel annavad uuesti hüüfi. Klamüdospoorid (joonis 27) tekivad hüüfi sees, on paksukestalised, sisaldavad varuaineid ning on tavaliselt ebasoodsate tingimuste üleelamiseks



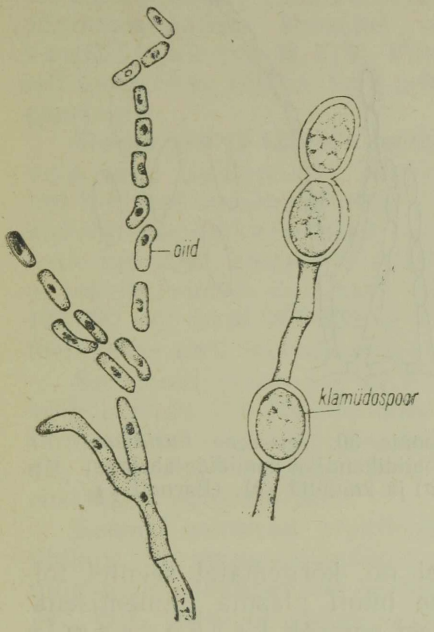
Joonis 25. Tungaltera (*Claviceps purpurea*) sklerootsiumid. (Mühle j.)



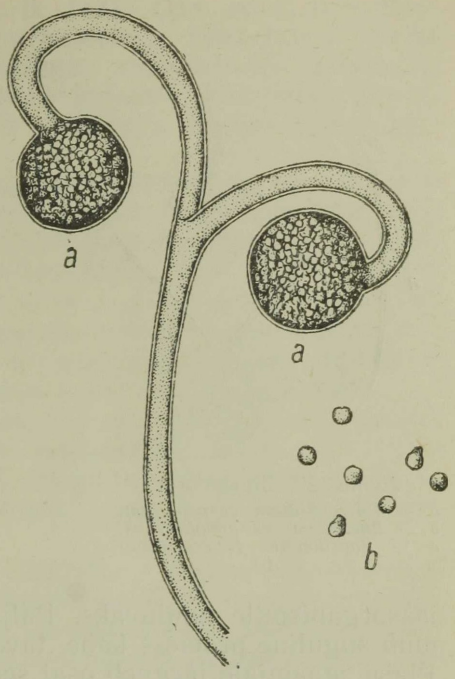
Joonis 26. *Daldinia concentrica* strooma läbilõige:
a — periteetsiumid. (Arxi, Mülleri j.)

määratud puhkeeosed. Blastospoorid (tahvel I) tekivad (lühikeste) ümarate seenerakkude pungumisel (näiteks pärmil).

Sugutu paljunemine, erinevalt vegetatiivsest, toimub erilistes eoslates või spetsialiseerunud hüüfidel valmivate eoste abil. Endogeense (rakusisese) tekkega on enamasti ümarates



Joonis 27. Oiidid ja klamüdospoorid. (Kniepi, Alexopoulose j.)

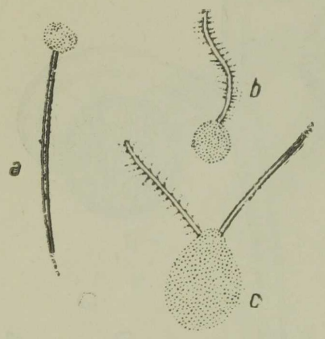


Joonis 28. Sporangiumid (*a*) ja aplanospoorid (*b*) seltsis *Mucorales*. (Novotelnova j.)

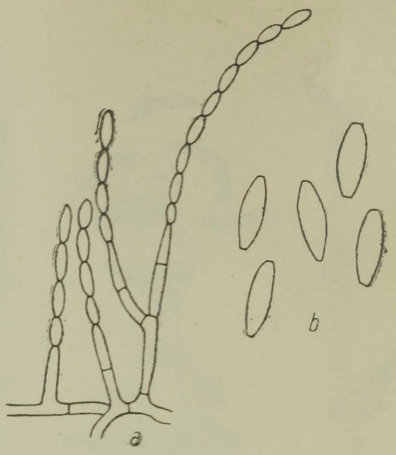
sporangiumides (joonis 28) valmivad sporangiospoorid. Kui need on kestata ja varustatud vees liikumiseks määratud viburitega, kõneldakse zoospooridest ehk rändeostest; nad tekivad zoosporangiumis (joonis 29). Kestaga kaetud, sageli õhuvoolude (tuulte) abil levivaid viburiteta sporangiospoore nimetatakse aplanospooriideks (joonis 28, *b*).

Eksogeenselt, tavaliselt spetsialiseerunud hüüfi tipul valmivaid eoseid nimetatakse koniidideks ehk lülieosteks (joonis 30). Mõnikord ei vabane valmiv koniid kohe koniidikandjalt ja sellel tekib terve ahel koniide. Koniidikandjad on sageli rühmadeks koondunud või arenevad keraja või pirnja kestaga kattunud pükniidi ehk algeosla sees.

Suguline paljunemine avastati seentel suhteliselt hilja, möödunud sajandi lõpus. Selles võib eristada mitut järku. Kõigepealt leiab aset kahe erinevasse sugupoolde kuuluva gameedi, gametangiumi või hüüfi rakuplasmade liitumine — plasmogaamia. Väga sageli on gameedid või gametangiumid üksteisega sarnased ning pole alust ühte neist nimetada emas-, teist



Joonis 29. Zoospoore:
a — *Rhizophidium carpophilum*;
b — *Rhizidiomyces apophysatus*;
c — *Saprolegnia ferax*. (Couchi j.)



Joonis 30. Teisseene *Fusidium* koniidikandjad koniidide ahelaga (*a*) ja koniidid (*b*). (Barnetti j.)

isasorganismile kuuluvaks. Paljudel nn. kõrgematel seentel toimub suguline protsess kahe tavalise hüüfi plasma ühinemisena. Plasmogaamiale järgneb osal seentest peatselt karüogaamia — tuumade ühinemine koos selle diploidseks muutumisega. Kõrgemini arenenud seentel (kott- ja kandseente hõimkonnad) ligistuvad aga eri sugupoolde kuuluvad tuumad kaksiktuumaks ehk dikaarüoniks, mille tuumad jagunevad samaaegselt. Tuumade liitumine, karüogaamia, toimub alles hiljem, sageli vahetult enne sugulise paljunemise (haploidsete) eoste teket. Kott- ja kandseentel valmivad nende eoste moodustajad, askused või basiidid erilises, sageli palja silmagagi märgatavas või isegi üsna suures viljakehas, mis koosneb tihedast hüüfide põimikust.

Sugulise protsessi ja selle tulemusena valmivate eoste erinevused on üksikuis seenerühmades väga suured, mistõttu seda käsitletakse järgnevas süstemaatilises osas.

Eluviis ja toitumine. Enamik seentest on saprobiondid, s. t. toituvad juba surnud taimse või harvem loomse päritoluga ainest. Pinda, millel seen kasvab, nimetatakse substraadiks. Obligaatsed parasiidid on seened, mis toituvad elavate (taime- või looma-) rakkude arvel; surnud orgaanilisel ainel nad areneda ei saa. Fakultatiivsed saprobiondid on sellised parasiidid, mis teataval arenemisastmel või -tingimustes võivad toituda saprobiontidena. Fakultatiivsed parasiidid on tavaliselt saprotroofsed, kuid võivad teatavail juhtudel olla ka parasiitideks (näiteks nõrgestunud taimedel).

Paljud seened on sümbiotroofsed — arenemiseks ja kasvuks peavad nad esinema koos taimedega, mille juurtega nad

moodustavad mükroriisa (vt. lk. 158). Osa seeni mitmetest süstemaatilistest rühmadest on evolutsioonis kohastunud elama sümbioosilaadses kooselus vetikatega, moodustades eriilmelisi samblikke (vt. lk. 276). Viimased ei kujuta endast evolutsiooniliselt terviklikku rühma, vaid erineva päritoluga liitorganismide grupeeringut.

Seente arv ja tähtsus looduses. Seeneliikide koguarvu teatakse vaid väga ligikaudselt. Tõenäoliselt umbes pooled seni kirjeldatud liikidest on sünonüümid (korduvalt kirjeldatud tuntud seened); «häid» liike on kirjeldatud seni umbes 50 000. Igal aastal lisandub neile ligi 2000, kusjuures sellel arvul on tõusutendents. Oletatakse, et tegelik, suures osas veel avastamata liikide koguarv võiks olla 100 000 või isegi 250 000. Eestis on seni leitud umbes 2500 liiki; tõenäoline meil leiduda võivate seente arv on ligikaudu 5000.

Seeneindiviidide arv on äärmiselt suur. Ühes grammis mullas võib leiduda üle 100 000 eose või mütseelifragmendi. Peremeestaime ühte rakku võib nakatada korraga mitukümmend seeneisendit. Linnaõhus on leitud kuni 200 000 (peamiselt hallitusseente) eost ühes kuupmeetris.

Seened esinevad praktiliselt kõikjal — kõigis vegetatsiooniühikuis, nii pinnases, maapinnal kui ka sellel kasvavatel taimedel ning nende lagunevatel jäänustel. Järjest rohkem leitakse loomadel, eriti putukail parasiteerivaid või saprobiontidena kasvavaid liike. Laboratooriumides võib näha seeni juhuslikult kasvamas isegi kange äädikhappe pudelites.

Paljud seened eelistavad suurt õhuniiskust ja sooja kliimat; tunduv osa liike on aga kohastunud ka kuiva või jaheda kliimaga. Evolutsiooniliselt madalamal arenemisastmel seisvad seened elutsevad enamasti veekeskkonnas (peamiselt mage-, aga ka merevees).

Looduses on seentel äärmiselt tähtis osa surnud orgaanilise (peamiselt taimse päritoluga) aine lagundajatena. Tavaliselt võtab sellest osa terve kompleks erinevatesse rühmadesse kuuluvaid seeni (ja ka baktereid), mis soodustavad mullaviljakuse taastumist või suurenemist taimekoosluses. Parasiteerides elavatel taimedel (või loomadel), võtavad seened osa organismidevaheliste arvuliste suhete kujunemise protsessist. Seene elutegevuses vabanenud süsihappegaas rikastab õhku selle taimede toitumiseks hädavajaliku ainega. Mükoriisat moodustavad seened võimaldavad paljude taimede (eriti puude) kasvamist tingimustes, kus see teisiti oleks võimatu. Mitmed taimed (näit. käpalised ja kanarbikulised) ei saa ilma seene manuluseta idanedagi.

Seente tähtsus inimtegevusele. Seente osatähtsus looduses on aluseks ka inimese tegevusele kultuurtaimede kasvatamisel, metsakasvatuses jne. Paljusid seeneliike kasutatakse mitmesuguste ainete tootmiseks (etanool, söödapärm, sidrunhape jt.), bioloogiliselt aktiivsete ainete ja ravimite-antibiootikumide saamisel

(giberelliin, penitsilliin jt.), taimi ja isegi inimest kahjustavate organismide biotõrjes jne. Söödavad seened on väärtuslikuks toiduks; mitmeid seeni kasutatakse arstimite saamiseks.

Samal ajal on seentel ka suur negatiivne osa. Tuhanded liigid põhjustavad inimese, loomade, eriti aga kultuur- või kasulike mittekultuurtaimede haigusi (f ü t o p a t o g e e n s e d seened). USA-s moodustas taimehaiguste tekitatud kahju hiljuti üle 13% taimekasvatussaaduste kogutoodangu väärtusest. Seened põhjustavad tarbepuidu ja puitehitiste mädanemist. Hallitamise tagajärjel riknevad säilitatavad toiduained, samuti riie, nahatooted jne.

Kahjulike seente tõrjeks kasutatakse paljusid vahendeid, eriti fütopatogeensete seente keemilist tõrjet. Perspektiivne on paljude kahjulike seente arvukuse piiramine biotõrje vahenditega.

Seente klassifitseerimise alused. Seente seas eristatakse kolm hõimkonda, mis erinevad mütseeli iseloomu, sugulise protsessi ning haploidse ja diploidse faasi vahekorra poolest. Vetikseente (*Phycomycota*) hõimkonnas on seen hüüfideta või tsönotsüütse (rakuvaheseinteta) mütseeliga. Sugutu paljunemine toimub sageli zoospooride või aplanospooride abil (harvem neist arenenud koniididega). Paljudel seentel on elutsüklis suur osa haploidsel faasil.

Kottseente hõimkonnas (*Ascomycota*) esineb rakuvaheseintega hästi arenenud mütseel. Sugutu paljunemine toimub koniididega. Sugulise protsessi tulemusena tekivad dikaarüonidega hüüfid, millel arenevad askused — endogeensete eoste moodustajad.

Kandseente hõimkond (*Basidiomycota*) erineb eelmisest k o g u seene muutumisega dikaarüonidega hüüfidest koosnevaks. Neil arenevad basiidid, mis moodustavad eksogeenseid spoore.

Lisaks nendele hõimkondadele eristatakse teisseeni (rühm *Deuteromycetes*), millel sugulist protsessi ei tunta.

Peale tõeliste seente käsitletakse allpool ka seentega sarnanevaid organisme — limaseeni (hõimkond *Myxobionta*), mis kogu arengu vältel (peale eoste) on rakukestata.

Mükoloogia ajaloost

Seeni tuntakse juba väga pika aja jooksul, kuid nende kirjeldamine ja tundmaõppimine piirdus kaua ainult makroskoopilise küljega. Erinevalt õistaimedest andis see aga väga vähe seente olemuse mõistmiseks. Alles 1729. a. kasutas itaallane P. A. Micheli (1679—1737) ka mikroskoopi, avastades seejuures seente eosed ja nende idanemise. Temale kuuluvad ka esimesed täielikumad seente kirjeldused. Isegi K. Linné ei arendanud seente süstemaatikat; tema süsteemis moodustasid seened osa 24. klassist (*Cryptogamia*).

Seente «kollektiivseks Linné'ks» olid hollandlane Chr. H. Persoon (1755—1837) ja rootslane E. M. Fries (1794—1878), kes kirjeldasid hulgaliselt uusi liike ja lõid (kumbki iseseisvalt) seniarvestatavad süsteemid (Persoon — 1801, 1822—1828; Fries — 1821—1832).

Murranguks seente uurimisel oli möödunud sajandi teine pool, millal vennad L. R. ja Ch. T. Tulesne'id avastasid pleomorfismi (seene eri arenemisjärkude mitmekesisuse) ja H. A. de Bary (1831—1888) tõestas taimehaiguste infektsioonilise päritolu. De Bary pani aluse ka limaseente uurimisele, selgitas roos-

teliselaadsete elutsükli ja avastas nendel peremeestaimede vahelduse. Sellest algas viljakaks jäänud suund — seente ontogeneesi uurimine. De Bary õpilastest on tuntumad O. Brefeldt (1839—1925), kes seente uurimisel kasutas edukalt nende puhaskultuuride kasvatamist, ja M. Voronin (1838—1903); nemad ja mitmed teised uurisid läbi paljude seente arenemiskäigu.

Selle suuna loomulikuks jätkuks oli seente tsütoloogia, eriti haploidse ja diploidse faasi vaheldumise uurimine. P. A. Dangeard (1862—1947) uuris tuumade liitumist askuses ja basiidis, R. A. Harper aga kottseente tsütoloogilisi probleeme.

Seente sugulise protsessi tundmaõppimisel oli esimeseks suuremaks saavutuseks heterotallismi (erinevate sugupoolte, + ja — tüvede) avastamine seltsi *Mucorales* esindajail A. F. Blakeslee poolt 1904. aastal. Järgnes hulk geneetikaalaseid uurimisi, mis arenevad hoogsalt praegugi ja on võimaldanud luua alused kaasaegsele seente süstemaatikale.

Möödunud sajandi eelviimasel aastakümnel avastasid F. Kamenski ja B. Frank mükoriisa (vt. lk. 158). Aastal 1894 leidis J. Eriksson (1848—1931) spetsialiseerunud vormide esinemise roosteseentel. P. A. Saccardo (1845—1920) koostas suurteose kõigi seeneliikide (umbes 75 000) kirjeldustega, mis ilmus 25 köites aastail 1882—1931. Nii olid käesoleva sajandi algul välja arenenud tähtsamad mükoloogia uurimissuunad.

Viimaste aastakümnete mükoloogilises uurimistöös on tähelepandavam antibiootikumide avastamine (vt. lk. 117), geneetika hoogus arenemine, süstemaatika lausa revolutsiooniline ümbekujundamine (kunstliku süsteemi järkjärguline asendamine fülogeneetilisega) ja elektronmikroskoobi kasutuselevõtt seente ehituse peenstruktuuri uurimisel.

Ka nõukogude mükoloogia on andnud märkimisväärse osa seente uurimisse. Tuntud on L. Kursanovi (1877—1954) ja V. Tranzcheli (1868—1942) tööd roosteliselaadsete uurimisel, N. Naumovi (1888—1959) uurimused nutthallikulaadsete ja A. Bondarzewi (1877—1968) tööd torikuliste süstemaatika alal.

Eesti mükoloogiline uurimine algas möödunud sajandi keskpaigas H. A. Dietrichi (1820—1898) töödega. Lühemat aega (alates 1919) töötas Tartus tuntud mükoloog F. Bucholtz (1872—1924), kes juba eelnevalt Riias oli uurinud Baltimaade mükofloorat. Silmapaistvaid tulemusi Eesti seentefloora uurimisel saavutas E. Lepik (1898; töötas siin 1944. aastani). Praegu töötab mükoloogide rühm Eesti NSV Teaduste Akadeemia ja Tartu Riikliku Ülikooli juures, lisaks mitmed fütopatoloogid teistes asutustes ning arvukalt asjaarmastajaid. Senistele, peamiselt floristilistele, on lisandunud süstemaatika- ja ökoloogia-alased uurimised.

HÕIMKOND LIMASEENED — *MYXOBIONTA*

Limaseente hulka loetakse primitiivsed organismid, mis kogu oma arengu vältel, välja arvatud eostena, on ilma rakukestata. Suurema osa elust on nad amöboidsed, s. t. amööbitaoliselt muutuva kehakujuga ja suutelised väljasopististe — kulendite (pseudopoodide) abil toitu haarama ning edasi liikuma.

Eose idanemisel tekib tavaliselt kestata ühetuumaline zoospoor ehk rändeos, millel on kaks vees liikumist võimaldavat viburit. Hiljem muutub rändeos amööbiks; need võivad ühineda hulgatuumaliseks plasmoodiumiks, mis samuti on suuteline liikuma. Plasmoodium tervikuna areneb hiljem sporangiumiks ehk eoslaks, milles valmivad kestaga kattunud eosed.

Limaseened erinevad tõelistest seentest hüüfide puudumise

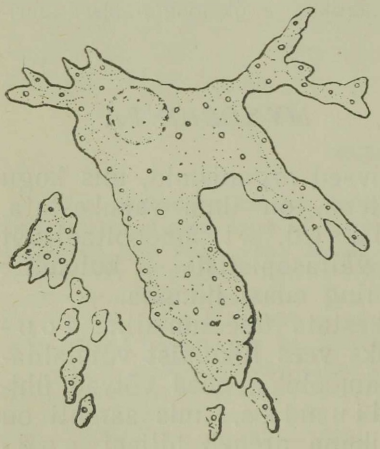
ning plasmoodiumi esinemise poolest. Zooloogid käsitlevad neid sageli ainuraksete hõimkonna (*Protozoa*) juurjalgsete klassi (*Rhizopoda*) alamklassina, mis aga vähemalt enamiku limaseente suhtes on sama väär kui botaanikute harjumus neid taimedena käsitleda. Tegemist on omaette evolutsioonisuunaga, mida on samaväärsena kõrvutatud loomade, taimede, seente ja bakteritega. Koos seentega käsitletakse neid siin peamiselt pedagoogilistel kaalutlustel.

Hõimkonnas eristatakse nelja klassi, millest kahel esimesel tõelist, liitunud plasmaga plasmoodiumi pole (*Acrasiomycetes* ja *Hydromyxomycetes*). Võimalik, et need on tõeliselt loomad (juurjalgsed). Klassis *Myxomycetes* on tegemist peamiselt pinnases kasvavate bakteritest, algloomadest jms. toituvate organismidega; sporangiumid on hästi eristunud, sageli silmatorkavad. Klassi *Plasmodiophoromycetes* liigid on obligaatsed parasiidid, mille sporangium areneb peremeestaimes rakusiseselt (endogeenselt).

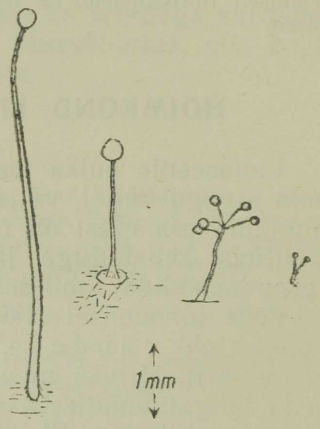
KLASS EBALIMASEENED — *ACRASIOMYCETES*

Klassi kuuluvad organismid, mille väikesest ümarast tselluloosi sisaldava kestaga eosest idaneb amööb. See toitub bakteritest, võib-olla ka muust orgaanilisest ainest, ning paljuneb pooldumise teel. Hiljem ühinevad amööbid samuti liikumisvõimeliseks pseudoplasmoodiumiks (joonis 31), mis teiste limaseente plasmoodiumist erineb ühinenud osade suhtelise iseseisvusega (plasmatombud ei liitu). Sellest areneb hiljem sorokarp — jalaks ning peaks eristunud organ, mille peajas osas tekivad limamassis paiknevad eosed.

Mõnedel liikidel on täheldatud amööbide paarikaupa liitumist. Tuumade ühinemisele järgneb neis peatselt meioos; nii on organism suurema osa oma elust haploidses faasis.



Joonis 31. *Polysphondylium violaceum*'i pseudoplasmoodium. (Olive j.)

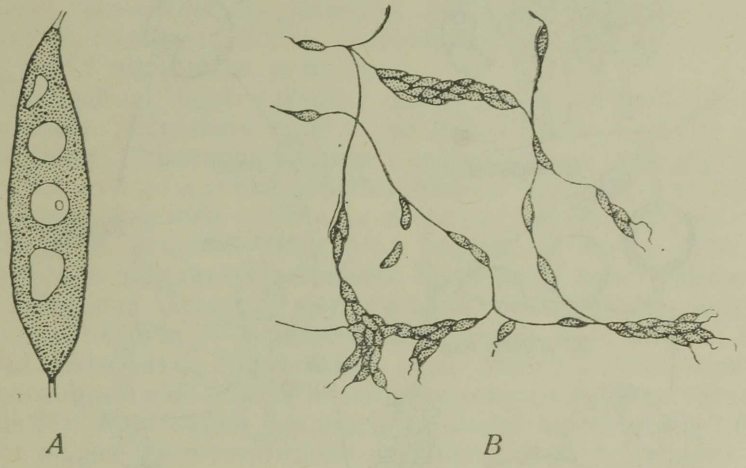


Joonis 32. *Dictyostelium*'i sorokarbid. (Raperi j.)

Ebalimaseened kasvavad kõduneval puidul, sõnnikul, eriti aga metsades lehekõdus. Klassist tuntakse ainult seltsi *Acrasiales*. Siiani on neid leitud veerandsaja liigi ümber, tõenäoline on aga arvukam esinemine. Eestis ei ole ebalimaseeni uuritud, kuid nad on nähtavasti meilgi sagedad mullaasukad (näiteks *Dictyostelium* — vt. joonis 32).

KLASS VESILIMASEENED — *HYDROMYXOMYCETES*

Eespool käsitletud klassiga sarnane väike rühm veekeskkonnas arenevaid organisme. Paremini uuritud seltsi ***Labyrinthulales*** esindajail väljub eosest kaheviburiline zoospoor, mis muutub käävjaks amööbjaks kestata rakuks. Rakud poolduvad mitootiliselt, jäävad tippudest limakiudude abil ühendusse ja moodustavad nii võrkja koloonia. Hiljem see kattub kilega ja areneb sooruseks, milles nähtavasti tekivad eosed.



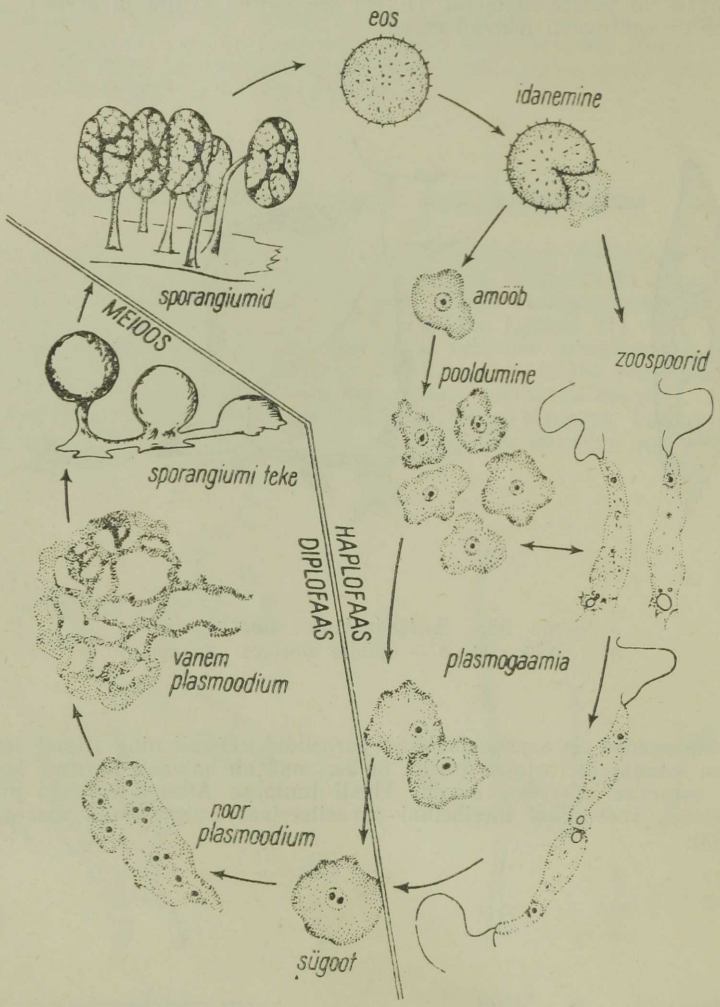
A *B*

Joonis 33. *Labyrinthula macrocystis:*
A — üksik rakk, *B* — võrkjas koloonia (Youngi j.)

Vesilimaseened on saprobiondid ja parasiidid vetikail ning teistel veetaimedel. Klassi esindajaid teatakse tosina ümber; nad on halvasti uuritud, kuid tõenäoliselt esinevad meredes sageli. Hästi tuntakse Atlandi ookeani põhjaosa kaldaligidases vees pikal meriheinal parasiteerivat *Labyrinthula macrocystis*'t (joonis 33).

Klassi esindajaile on iseloomulik kaheviburilise zoospoori ja plasmoodiumi esinemine, samuti eoste levimine tuule abil.

Eose idanemisel (joonis 34) tekib ühetuumaline haploidne kestata zoospoor, mille kitseneval tagaosal on tavaliselt kaks piitsakujulist viburit. Viimased on tugevama toruja välisosaga ja peenema, pisut pikema siseosaga; üks vibureist on pikem, teine lühike, kõrvale pöördunud ja sageli vähe märgatav. Leidub ka ühe vibu-



Joonis 34. Limaseene arenemiskäik. (Koevenigi, Alexopoulose j.)

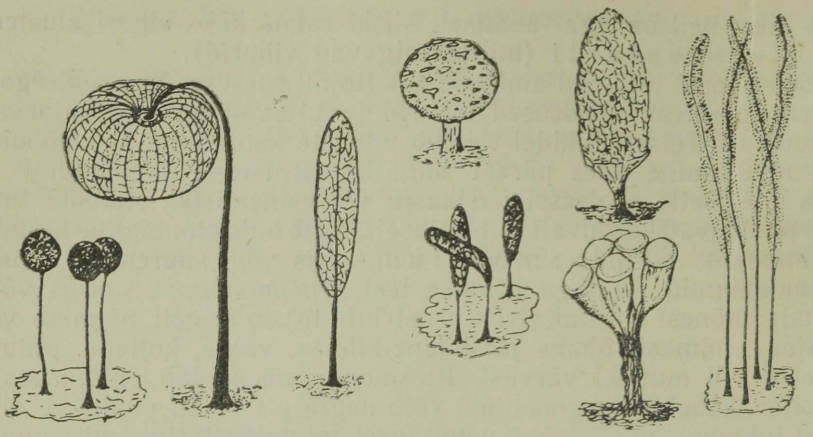
riga liike, neil on aga tavaliselt siiski rakus kaks viburi alustera ehk b l e f a r o p l a s t i (millest algavad viburid).

Zoospoorid toituvad amöboidselt (toidu enesesse haaramisega). Hiljem kaotavad rändeosed viburid ja liituvad paariti; ühinevad ka tuumad. Teistel liikidel toimub viburite kaotamine ja amöboidseks muutumine alles pärast sugulist protsessi; kolmandail ei teata veel selle protsessi üksikasju või esinemistki. Amööbi tuumad poolduvad korduvalt mitootiliselt, tekib hulgatuumaline kestata plasmamass — p l a s m o o d i u m, mis võib suureneda noorte plasmoodiumide endaga liitmise teel. Plasmoodiumi suurus võib ulatuda mõnest millimeetrist meetrini: ta on sageli hõlmine või võrkjas, enamasti õhuke ja limane-kilejas, valge, kollane, pruun, violetne või muudki värvust. Plasmoodiumis leidub pulseeruvaid ja toitevakuoole. Plasmoodium võib aeglaselt (näit. puukoore all) edasi liikuda; täheldatakse negatiivset fototaksist (liikumist pimedamasse), positiivset hüdrotaksist (liikumist suurema niiskuse suunas) ja reotaksist (vastu veevoolu). Liikumiskiirus on tavaliselt 0,1—0,2 mm ümber minutis.

Plasmoodium liigub valmides mulla, puidu või muu substraadi välispinnale (fototaksis muutub positiivseks) ja kujuneb eoseid moodustavaks, tihenenud plasmast kestaga (p e r i i d i g a) kattunud s p o r a n g i u m i k s. Selles toimub tuumade meioos; tuumade ümber koguneb plasma ja arenevad kerajad, sageli värvunud (mustad, pruunid, lillad jne.) haploidsed eosed, mille paks kest sisaldab nähtavasti tselluloosi. Eostemassi hoiab valminud ja juba rebenenud kestaga sporangiumis osal liikidel kobedana k a p i l l i i t s i u m — paksukestaliste niitide hõre põimik. Eosed püsivad ebasoodsais tingimustes kaua idanemisvõimelistena.

Sporangium võib olla äärmiselt mitmesuguse kuju ja värvusega (joonis 35). Meil sageli peamiselt kändudel kasvaval liigil *Fuligo septica* on see mitmesentimeetrise läbimõõduga helepruuni kesta ja tumelilla eostemassiga padjand, kändudel ja sageli ka vanadel aiapostidel kasvavad algul ereroosal, siis oranžil ja lõpuks pruunil väiksemal hundipiimal (*Lycogala epidendron*) aga kerajas. Paljudel liikidel on sporangiumid jala ning keraja või silinderja ülaosaga. Nad võivad olla valged, kollased, lillad, pruunid jne.; sageli kasvavad nad hulgakaupa koos, nagu näiteks tumelillade kuni 2 cm kõrguste sporangiumidega *Stemonitis ferruginea*'l (kasvab puidul, läheb üle ka ligiduses olevatele rohttaimedele). Kapilliitsiumi asemel võib periidist lagunemisel moodustuda võrkjas korvitaoline moodustis (*Dictydium*).

Limaseente seas eristatakse peamiselt sporangiumi ehituse alusel kuni viis seltsi ja umbes pool tuhat liiki; neid peetakse sageli mullal, kõdunenud puidul ja muudel taimejäänustel kasvavateks saprobiontideks, mis sporangiume moodustades võivad kinnituskohana kasutada ka õistaimede alumisi osi või samblaid. Tegelikult toituvad limaseened bakteritest, algloomadest, pärm-



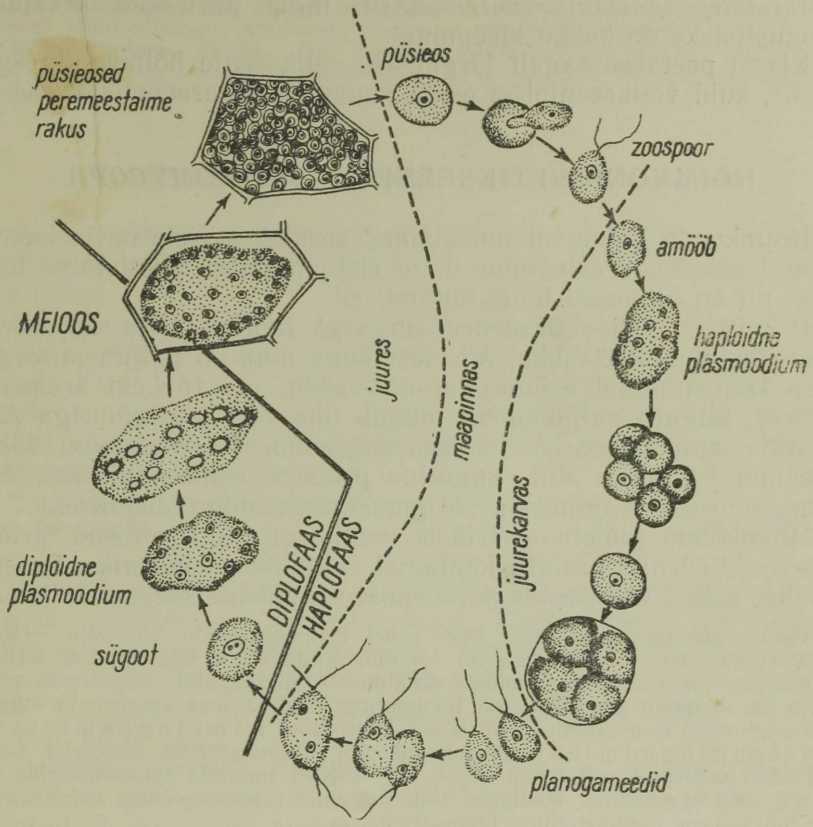
Joonis 35. Limaseente sporangiume. (Wolfide j.)

seentest, seeneeoseist jm. väikestest elusorganismidest (ja nende jäänustest). Eestis tuntakse ligi poolsada liiki, nende arv võiks aga edasiste uurimistega tunduvalt suureneda.

KLASS NUUTERSEENED — *PLASMODIOPHOROMYCETES*

Klassi ainsa seltsi ***Plasmodiophorales*** esindajad on obligatoorsed endoparasiidid (rakusisesed parasiidid), mis levivad zoospooride ja püsieoste abil.

Tuntuimaks esindajaks on M. Voronini avastatud kapsatõusmete haiguse, nn. nuutri tekitaja *Plasmodiophora brassicae* (joonis 36). Seene püsieosed on õhukese tumeda kestaga, mis erinevalt limaseentest sisaldab kitiini. Eos idaneb mullas kahe viburiga amöboidseks zoospooriks, üks vibur on lühem ja täisnurkselt kõrvale pöördunud. Peremeestaime juurekarvale või juure epidermile sattudes kaotab zoospoor viburid ja tungib amööbina raku sisemusse. Tuum hakkab poolduma ning tekib väike haploidne plasmoodium. Viimane jaguneb hiljem tavaliselt ühetuumalisteks õhukesekestalisteks osadeks, mis sarnanevad zoosporangiumideks: igas neist valmib 4—8 ühetuumalist, suhteliselt väikest zoospoori, mis vabanevad väikese ava kaudu ja satuvad peremeestaime rakukesta lagunedes mulda. Järgnevat arenemisprotsessi on küll püütud korduvalt uurida, kuid see pole veel vaieldamatult selge. Nähtavasti käituvad zoospoorid planogameetidena, mis paariti ühinedes moodustavad amöboidse sügoodi. Tungides kapsataime juure rakku, moodustab see diploidse plasmoodiumi. Noored plasmoodiumid ja sügoodid võivad ühineda



Joonis 36. *Plasmodiophora brassicae* arenemiskäik. (Karlingu, Alexopoulose j.)

üheks suuremaks, see võib peremeestaime rakkudes edasi liikuda. Ligidased taimerakud hakkavad vohavalt poolduma, mistõttu juur mügarjalt moondub. Hiljem jagunevad seene tuumad meiootiliselt ning kogu plasmoodiumi sisu jaguneb haploidseteks püsieosteks. Need seene säilimist ebasoodsais tingimustes kindlustavad eosed vabanevad peremeestaime juurte kõdunemisel.

Nuuter on Eestis küllaltki sage kapsaparasiit, mis põhjustab eriti tõusmete närbumist ja kängumist. Ta võib kahjustada ka mitmeid teisi ristõielisi — nii naerist, kaalikat, redist kui ka umbrohte.

Nuuterseened esinevad parasiitidena niisketes kohtades kasvavates maismaataimedes, harvem vees vetikates või seentes.

Klassi umbes 15 liigist tuntakse Eestis veel kartuli-süvikkärna

tekitajat *Spongospora subterranea*'t, mille püsieosed kerajaiks moodustisteks on kokku kleepunud.

Klassi peetakse sageli järgmisse, vetikseente hõimkonda kuuluvaks, kuid vetikseentel ei esine amöboidseid arenemisjärke.

HÕIMKOND VETIKSEENED — *PHYCOMYCOTA*

Hõimkonda kuuluvad nn. alamad seened, millele on iseloomulik küll rakukesta esinemine, kuid ristvaheseinte puudumine hüüfides; nii on viimased hulgatuumalised.

Primitiivsemad vetikseened on veel hüüfideta ja kujutavad algul ühetuumalist rakku, mis tervikuna muutub paljunemisorganiks. Arenenumatel esindajatel on vähem või rohkem arenenud mütseel. Sugutu paljunemine toimub ühe või kahe viburiga zoospooride, aplanospooride või sporangiumidest evolutsiooni vältel arenenud koniidide abil. Suguline protsess esineb liikuvate ehk planogameetide liitumisena või gametangiumide ühinemisena.

Hõimkonna nimetus pärineb teadlastelt, kes pidasid primitiivsemaid seeni klorofülli kaotanud vetikaist pärinevaiks. Praegu loetakse sellist vetikseente põlvnemist vähetõenäoliseks (vt. lk. 67).

Vetikseente seas eristatakse kaks suurt alamhõimkonda. Ürgseened (*Mastigomycotina*) ühendavad mütseelita või mütseeliga seeni, mis sugutult levivad zoospooride või zoosporangiumidest tekkinud koniidide abil. Suguliseks protsessiks on liikuvate gameetide või liikumatute, kuid erineva suuruse ja kujuga gametangiumide sisu liitumine; vastavalt kõneldakse g a m e t o g a a m i a s t või g a m e t a n g i o g a a m i a s t. Alamhõimkonda *Zygomycotina* kuuluvad tavaliselt hästi arenenud mütseeliga liigid, mis levivad sugutult aplanospooride või sporangiumidest tekkinud koniidide abil. Suguline protsess esineb kahe ühesuguse hulktuumse gametangiumi ühinemisena.

ALAMHÕIMKOND ÜRGSEENED — *MASTIGOMYCOTINA*

Hõimkonna kirjelduses toodud iseloomustusele võib lisada, et seene rakukestas leidub kitiini- või tselluloosiligidast ainet. Välja arvatud vähesed kõrgemini arenenud esindajad, on kõigi arengutsüklis vähemalt üks (zoospoorid) või isegi kaks (ka planogameedid) sellist arengujärku, mis esineb viburiga varustatud (liikuva) kestata rakuna.

Alamhõimkonda kuuluvad veekeskkonnas või vähemalt niisketel kasvukohtadel esinevad saprobiondid ja parasiidid. Nad võivad parasiteerida nii vetikatel, teistel seentel, peamiselt väiksematel loomadel kui ka õistaimedel.

Ürgseente hulka kuulub kolm klassi. Esimeses, tagaviburseente (*Chytridiomycetes*) klassis on zoospoorid varustatud ühe, tagumise viburiga, mis koosneb jämedamast torujast välisosast ning pikemast paindlikust piitsataolisest telgosast. Klassis esiviburseened (*Hypochytridiomycetes*) paikneb zoospoori vibur selle eesosas ja on teistsuguse ehitusega: elastsele teljele on kinnitunud rohked

sellega ristised ripsmed. Munasseente klassis (*Oomycetes*) on zoospoor kahe erinevat tüüpi viburiga; kõrgemini arenenud esindajail zoospoore ei tekigi.

Kõigis kolmes klassis võib jälgida paralleelset evolutsiooni vegetatiivse keha (talluse) keerulisemaks muutumise ja sugulise protsessi tüsistumise suunas.

KLASS TAGAVIBURSEENED — *CHYTRIDIOMYCETES*

Iseloomulik on seene elutsüklis liikuva ühe tagumise viburiga varustatud kestata rakuga staadiumi (zoospooride, planogameedi) esinemine.

Primitiivsematel esindajatel pole veel mütseeli; tallus on ühe-rakuline. Järgmisel arenemisastmel esinevad sellel veel vähe arenenud risoidid. Kõrgemal arenemistasemel on liigid, millel esineb rohkem harunenud, kuid tuumadeta risomütseel. Veelgi kõrgemini organiseeritud vormidel esineb juba tõeline hulgatuumaline mütseel.

Sugutu paljunemine toimub zoospooride abil, mis kattuvad hiljem tavaliselt kestaga (entsüsteeruvad), heidavad ära viburi ja idanevad alles pärast puhkeperioodi.

Ka alati veekeskkonnas toimuvas sugulises paljunemises võib jälgida evolutsiooni primitiivsemast tüsilikumani. Kopuleeruda (ühineda) võivad planogameedid ehk planotsüüdid. Isogaamsete planogameetide puhul erinevad need ainult geneetiliselt (sugupoole järgi). Ühinemise tulemusena tekib viburiga planosügoot.

Eelmisest harvemini esinevad anisogaamsed planogameedid — üks gameetidest, mida tingimisi võib pidada emasgameediks, on teisest suurem.

Evolutsiooniliselt veelgi kõrgemal tasemel on liikuva isasgameedi, anterosoidi ühinemine emasgametangiumis, oogoonis valminud liikumatu emasgameediga (munarakuga). Anterosoidid valmivad isasgametangiumis — anteriidis.

Ürgseened on veekeskkonnas (ka pinnases) elavad saprobiondid ning parasiidid taimedel (eriti vetikais). Ligikaudu 350 liigist on Eestis seni leitud ainult mõned: uuritud on meil vaid üksikuid õistaimede parasiite.

Ürgseente seas eristatakse kolm seltsi. Esimeses puudub tõeline mütseel, sageli esineb aga risomütseel (*Chytridiales*). Teistes seltsides on seenel enam või vähem arenenud mütseel. Seltsi *Blastocladiales* esindajail toimub suguline protsess planogameetide ühinemisena, mille järel tekib paksukestaline püsisporangium. Seltsis *Monoblepharidales* on ainult isasgameet liikuv; püsisporangiumi ei teki.

Primitiivsemad liigid on endobiondid, s. t. peremehe raku sees elavad organismid, arenenumad — epibiondid, mille paljunemisorganid tekivad peremeestaime (või selle raku) pinnal. Seen võib olla holokarpne — ümara risoidide ja haustoriteta rakuna, mis tervikuna muutub paljunemisorganiks, või eukarpne — eristunud risoidideks ja ümarateks paljunemisorganiteks. Kui viimaseid areneb risoidisüsteemis ainult üks, kõneleme monotsentrilisest tallusest; harvem on neid mitu ning hajali asuvaid paljunemisorganeid seob risomütseel. Viimasel juhul on tegemist polütsentrilise tallusega.

Seene arenemine algab zoospoori sattumisega substraadile, sellesse tungib kas haustor või risoidide süsteem. Juba varakult areneb seenel rakukest, mis sisaldab kitiini, mõnikord tselluloosi. Esialgne ainus tuum pooldub korduvalt. Jaguneb ka plasma ning tekib zoosporangium paljude ühetuumaliste ühe või mitme poori kaudu vabanevate zoospooridega.

Sugulist paljunemist paljudel liikidel ei tuntagi; teistel arenevad sporangiumilaadses gametangiumis planogameedid, mis hiljem paariti ühinevad; mõnel liigil tekib kahe planogameedi vahel risoid, mida mööda tuum läheb ühest gameedist üle teise.

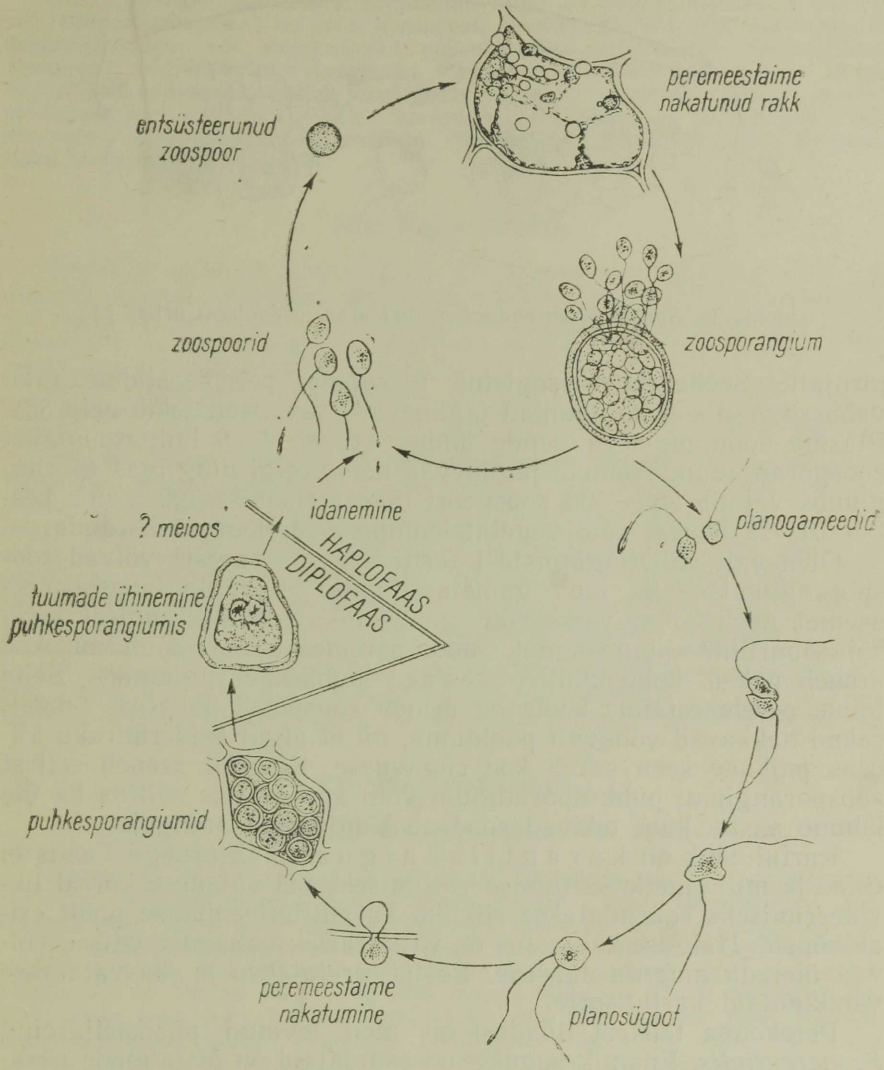
Ürgseenelaadsed on parasiidid kõrgemate taimede juurtes, vartes, ka lehtedel, vetikates, isegi teistes seentes, harvem lülijalgsetes või teistes alamates loomades. Võib-olla veelgi sagedamini on nad saprobiondid taime- ja loomajäänustes. Kokku tuntakse neid üle 300 liigi.

Ürgseenelaadsete arvukaid sugukondi eristatakse peamiselt talluse ehituse, sporangiumide kujunemiskäigu ja ehituse alusel; neis tunnustes täheldatakse väga suurt mitmekesisust.

Sugukonnas ***Olpidiaceae*** on tegemist holokarpsete endobiontidega, mille vegetatiivne rakk muutub ainult üheks zoosporangiumiks. Hästi tuntakse *Olpidium viciae* elukäiku (joonis 37). Zoospoor liibub peremeestaime (hiireherne) juurele, tõmbab sisse oma viburi ja entsüsteerub. Läbi peremeestaime rakukesta tekitatava augu siseneb rakku seene plasma. Ühte rakku võib korraga infitseerida isegi kuni 20 seent. Seeneplasma kattub kestaga ning hakkab kasvama. Tuuma jagunemistega areneb see ümaraks zoosporangiumiks, millest eosed väljuvad toruja, peremeestaime pinnale ulatuva suudme kaudu. Arenemistingimuste halvenedes võivad zoospooride asemel tekkida planogameedid. Nende paarikaupa ühinemisel tekib kahetuumaline kaheviburiline planosügoot, mis nakatab peremeestaime samal viisil nagu zoospoorgi. Tekkiv seenerakk areneb paksuseinaliseks puhkesporangiumiks. Pärast puhkeperioodi (kevadel) tuumad ühinevad; järgneb meioos ja tuumade edasine pooldumine, mille tulemusena valmivad zoospoorid.

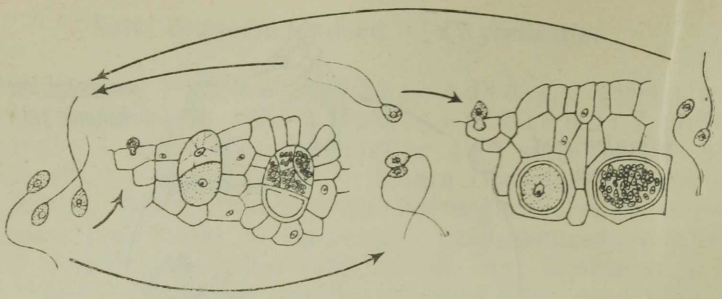
Sugukonna esindajad on parasiitideks õistaimede juurtel, vette langenud õietolmuteradel ja seene-eostel, vetikates jne. Eestis on leitud kapsa-mustjuure (tõusmepõletiku) tekitajat *O. brassicae't*; *O. trifolii* kahjustab ristikuid.

Sugukonna ***Synchytriaceae*** esindajad on samuti holokarpsed endobiondid, kuid nende vegetatiivne rakk areneb otse või väljasopistisena sooruseks — ühise kestaga kaetud mitme zoo-



Joonis 37. *Olpidium viciae* arenemiskäik. (Kusano, Alexopoulose j.)

sporangiumi kogumikuks. Tuntumaks liigiks on kartulivähi tekitaja *Synchytrium endobioticum*, mille zoospoor nakatab kevadel kartuli mugulaid ja stooloneid (joonis 38). Epidermiraku allosas areneb ühetuumaline, kestaga kattuv rakk. Samal ajal toimub vigastatud raku ümber vohav rakkude paljunemine — tekib järkjärgult suurenev v ä h i moodustis. Nakatunud rakk ise suureneb



Joonis 38. *Synchytrium endobioticum*'i arenemiskäik. (Curtise j.)

pirnjalt. Seenerakust sopistub ülespoole, peremeestaime raku vabasse ossa soorus, tuumad jagunevad (tavaliselt tekib neid 32). Plasma koondumisega nende ümber areneb 4—9 hulgatuumalist zoosporangiumi. Tuumad jagunevad neis veelgi ning igas sporangiumis valmib 200—300 zoospoori. See arenemistsükkel, mis kestab 10—12 päeva, võib vegetatsiooniperioodi jooksul korduda.

Olenevalt välistingimustest (eriti vee vähesusest) võivad zoosporangiumis (siis juba gametangiumis) valmida zoospooride asemel neist pisut väiksemad gameedid. Nende liitumisel tekib kaheviburiline planosügoot, mis peremeestaime epidermirakus areneb paksu, kolmekihilise kestaga puhkesporangiumiks. Selle toime peremeestaime koele on erinev zoospoori nakatuse omast: rakud hakkavad vohavalt poolduma, nii et algul epidermiraku allosas paiknev seen satub koe sügavusse. Kevadel areneb sellest zoosporangium; puhkesporangium võib aga mullas säilida ka üle kümne aasta, kuni tekivad soodsad tingimused arenguks.

Kartulivähk on k a r a n t i i n h a i g u s, mida praegu Eestis ei esine ja mille meile sattumise vältimiseks või vajaduse korral likvideerimiseks rakendatakse riikliku karantiiniteenistuse poolt eriabinõusid. Haiguse kahjustus on väga raske; vähimoodustised võivad ületada mugula suuruse. Eestis aretatakse ja kasvatatakse vähikindlaid kartulisorte.

Perekonna teistest liikidest on meil levinud püsikseljarohul *S. mercurialis*. Enamik sugukonna esindajaid on õistaimede parasiidid, mis ikka kutsuvad esile nende kudede ebanormaalset kasvu (vähki ehk vähktõbe).

Sugukonna ***Phlyctidiaceae*** esindajad on eukarpsed monotsentrilised epibiondid. Peremeestaimele sattunud zoospoorist tungivad selle rakku haustor või vähe arenenud risoidid. Peremeestaime pinnale jäävast seeneosast areneb otse või selle väljakasvuna zoosporangium.

Sugukonna esindajad kasvavad enamasti vees mitmesugustel substraatidel. *Rhizophidium pollinis-pini* areneb vette langenud männi-õietolmuteradel.

Sugukonnas ***Entophlyctaceae*** on tallus endobiontne; peremeestaime rakkudes arenevad risoidid võivad saavutada poolemillimeetrise pikkuse ja olla kuni 10 µm jämedused. Zoosporangium areneb tavaliselt seene ülaosas. *Entophlyctis vaucheriae* parasiteerib nuivetikas (*Vaucheria*).

Järgmise kahe käsitletava sugukonna liigid on polütsentrilised ja eukarpsed. ***Cladochytriaceae***'l on seen harunevate risoididega, mis siin-seal laienevad sporangiumideks või moodustavad paksukestalisi puhkeeoseid. Sporangiumid eralduvad risomütseelist vaheseinaga. ***Physodermataceae***-liigid on algul monotsentrilised epibiondid, millel tõenäoliselt valmivad gameedid; hiljem on seen polütsentriline endobiont, millel arenevad paksukestalised puhkeeosed. Need muutuvad hiljem zoosporangiumideks. Meil esineb ubalehe lehtedel tumedaid laike tekitav *Ph. menyanthis.*

Selts *Blastocladiales*

Erinevalt eelmisest seltsist esineb siin juba tõeline, kuigi veel mitte eriti ulatuslik mütseel tuumadega varustatud risoidilaadsete hüüfidena. Nendes leidub sageli ebatäielikke, nn. e b a v a h e s e i n u. Organism on juba vegetatiivses olukorraski hulgatuumaline; zoospoorides ja gameetides täheldatakse tuuma esiosa ümber ribonukleiinhappest t u u m a m ü t s i.

Seltsi esindajad on peamiselt vee- ja pinnasesaprobiondid; leidub ka putukate parasiite. Paljud esindajad on nii suured, et nad on palja silmaga märgatavad.

Mõned *Allomyces*'e liigid on põlvkondade vaheldusega, näit. *A. arbuscula.* Haploidse, gameete moodustava g a m e t o t a l l u s e harudel tekivad valkjad emasgametangiumid ja pisut väiksemad oranžid isasgametangiumid. Neis valminud gameetide paariti ühinemisel tekib planosügoot, mis peagi kaotab viburid ja milles toimub tuumade karüogaamne ühinemine. Planosügoot idaneb erinevaks, nn. s p o r o t a l l u s e k s, mis väliselt sarnasest gametotallusest erineb diploidsusega ja sellega, et ta harudel arenevad õhukesekestalised zoosporangiumid ning paksukestalised puhkesporangiumid. Esimestes valmivad zoospoorid annavad idanedes uuesti sporotalluse; puhkesporangiumidest vabanevad pärast enamasti 2- kuni 8-nädalast puhkeperioodi ja tuuma meiootilist jagunemist haploidsed zoospoorid. Nendest areneb uus põlvkond — gametotallus. Sugulist protsessi ei esine (või ei tunta) kaugeltki kõigil sugukonna esindajail.

Selts *Monoblepharidales*

Iseloomulik on suguline protsess oogaamiana (vt. eespool) ning hüüfide plasma vakuoolirikkus.

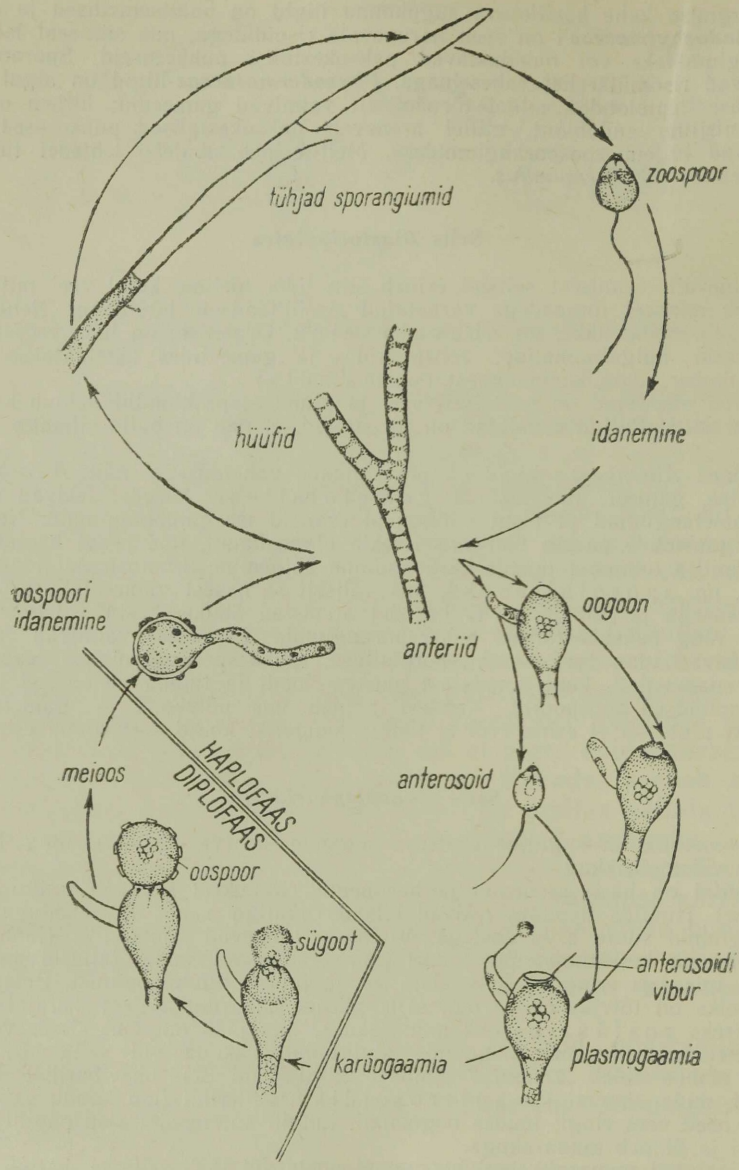
Hüüfid on hästi arenenud ja harunenud. Rakukest sisaldab tselluloositaolist ainet. Hüüfide tippudes tekivad kitsad (hüüfiga sama läbimõõduga) zoosporangiumid suure arvu eostega. Viimased idanevad mütseeliks (joonis 39).

Kõrgema keskkonnatemperatuuri juures arenevad samal tallusel gametangiumid, mis aga erinevad seni teiste seente juures tundmaõpituist. Emasgametangiumiks on tõlvjas o o g o o n; selle plasma ümardub hiljem kerajaks ühetuumaliseks o o s f ä ä r i k s ehk munarakuks, mis jääb oogooni sisse. Väiksem isasgametangium areneb oogoonile kinnitunud rakuna või selle all; selles a n t e r i i d i s tekib 4 kuni 7 (mõnel liigil kuni 32) üheviburilist kestata gameeti, mida nimetatakse a n t e r o s o i d i k s. Anteriidi tipu kaudu vabanedes ujuvad need vees ringi; jõudes oogoonini, tungib anterosoidi sisu papilli kaudu oogooni ja ühineb munarakuga.

Viljastatud munarakk kerkib oogooni peale või jääb sellesse, kattub paksu kestaga ja muutub o o s p o o r i k s. Edasine areng toimub tavaliselt alles pärast puhkeperioodi. Oospoor idaneb hüüfiks, kusjuures esimene tuuma jagunemine on meiootiline.

Kirjeldatud sugulise protsessi tüüpi nimetatakse o o g a a m i a k s. Oospoor võib mõnikord areneda ka ilma eelneva viljastamiseta, p a r t e n o g e n e e t i l i s e l t.

Selline elukäik on iseloomulik sugukonna ***Monoblepharidaceae*** esindajatele. Sugukonnas ***Gonapodyaceae*** sugulist protsessi ei tunta ja nende asend seente süsteemis on ebaselge.

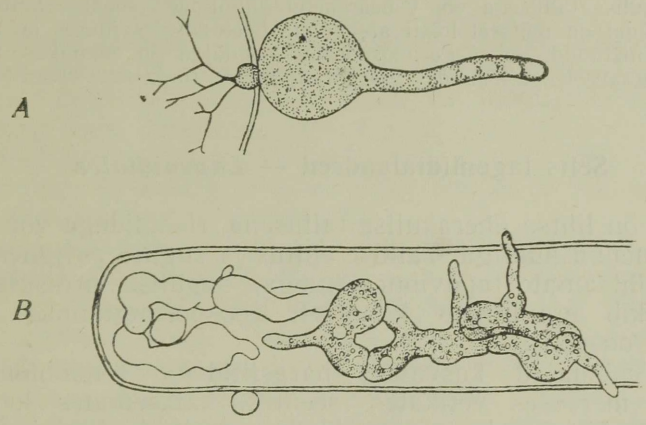


Joonis 39. *Monoblepharis polymorpha* arenemiskäik. (Sparrow', Alexopoulose j.)

Seltsi esindajad kasvavad peamiselt puhtas vees saprobiontidena sinna langenud viljadel, okastel, käbidel jne. Vähestest liikidest on tuntum *Monoblepharis polymorpha*, mida koos veel kahe sama perekonna liigiga on leitud ka Leningradi oblastist.

KLASS ESIVIBURSEENED — *HYPHOCHYTRIDIOMYCETES*

Erinevalt ürgseente klassist on esiviburseentel liikuv kestata rakk ühe esiosas paikneva viburiga. Ka viburi ehitus on erinev: uuritud liikidel koosneb ta elastsest teljest ja arvukaist, sellega ristisuunas kinnitunud ripsmetest. Esiviburseened on ürgseentega evolutsiooniliselt paralleelne rühm, milles samuti võime leida holokarpseid endobionte, mille tallus hiljem muutub zoosporangiumiks, eukarpseid monotsentrilisi ning ka polütsentrilisi vorme. Põlvkondade vaheldust ei tunta, zoospoor areneb idanedes taas talluseks. Sugulist paljunemist tuntakse ainult perekonnas *Ressia* (holokarpsed endobiondid, kuuluvad sugukonda ***Anisolpidiaceae***).



Joonis 40. *Rhizidiomyces apophysatus* (*A*). Sporangium ja risoidid. *Lagenidium rabenhorstii* (*B*) zoosporangiumideks jagunenud tallus vetikarakus. (*A* — Sparrow', *B* — Zopfi j.)

Klassi kuulub ainult üks selts ***Hyphochytriales*** ja 6—7 sugukonda, kokku umbes poolesaja liigiga. Eestis neid uuritud-leitud pole. Esiviburseened kasvavad vees (ka meredes) parasiitidena vetikates ja seentes või saprobiontidena taime- ja loomajäänustel. Tuntumaks liigiks on ka Leningradi oblastis leitud *Rhizidiomyces apophysatus*, eukarpse monotsentrilise tallusega liik, mille ainsal risoididega rakul areneb üks zoosporangium (joonis 40, *A*). See liik parasiteerib veeseentes (*Saprolegniaceae*), nuivetikas (*Vaucheria*) jm.

KLASS MUNASSEENED — *OOMYCETES*

Munaseente zoospoor on kahe viburiga; neist tahapoole suunatu on sellise ehitusega nagu tagaviburseentel, ettepoole suunatu on aga esiviburseente-tüüpi. Kõrgemini arenenud esindajatel ei esinegi sageli zoospoore: need seened levivad tervena äralange-

vate ja ühe eosena funktsioneerivate zoosporangiumide abil. Rakukestas leidub tavaliselt tselluloosi.

Selles ürgseente kolmandas paralleelses arenemisrühmas võib samuti kui kahes käsitletuski jälgida evolutsiooni holokarpsetest endobiontidest hästi arenenud mütseeliga ja keerukama sugulise protsessiga eukarpsete esindajateni. Enamasti esineb oogoon ühe või mitme oosfääriga.

Klassi esindajate seas leidub nii saprobionte kui ka spetsialiseerunud obligaatseid parasiite. Paljud esindajad on kohastunud eluks maismaatingimustes.

Eristatavast neljast seltsist on esimeses (*Lagenidiales*) holokarpsed, enamasti üherakulise tallusega või vähearenenud hüüfidega seened. Seltsi *Saprolegniales* liikidel on mütseel hästi arenenud; *Leptomitales* juures on see pikalüliliselt soonistunud. Seltsi *Peronosporales* esindajad on enamikus maismaataimede obligaatsed parasiidid; zoosporangiumid funktsioneerivad tavaliselt eostena.

Selts lageniidialaadsed — *Lagenidiales*

Seened on lihtsa üherakulise tallusena, risoididega või harvem pisut harunenud hüüfiga. Talluse ehitus ja sugutu paljunemine on sarnased lihtsamate tagaviburseentega, sugulise protsessi tulemusena tekib aga hiljem tavaliselt zoosporangiumiks muutuv püsieos — oospoor.

Seltsi esindajad kasvavad parasiitidena (endobiontidena) mage- või merevees vetikates, seentes, väiksemates loomades, erandina ka õistaimede juurtes. Umbes poolsada liiki jagunevad viie sugukonna vahel, mille esindajaid pole Eestis veel uuritud ega leitud.

Neist ***Olpidiopsidaceae*** on sugukonnaga *Olpidiaceae* (vt. lk. 84) paralleelne rühm, mis erineb zoospooride ehituselt. Kogu üherakuline tallus muutub hiljem sporangiumiks või gametangiumiks. Sugulise protsessi puhul läheb ühe gametangiumi sisu üle teise; areneb oospoor ja sellest hiljem zoosporangium. Tuntumaks liigiks on samasse klassi kuuluvas seenes *Saprolegnia* parasiteeriv *Olpidiopsis saprolegniae.*

Sugukonnas ***Lagenidiaceae*** jaguneb ebaühtlase jämedusega hüüf hiljem vaheseintega osadeks, mis muutuvad sporangiumideks või gametangiumideks. Sugulist protsessi tuntakse vaid vähestel liikidel. Gametangiumid on kas võrdse suurusega või saab eristada anteriidi ja oogooni. Anteriidi sisu tungib läbi tekkiva ava oogooni, kus tuumad ühinevad ja tekib oospoor, mis võib hiljem areneda zoosporangiumiks. Anteriid ja oogoon tekivad sama hüüfi kõrvutistel rakkudel (homotallism) või eri tallustel (heterotallism). Tuntumaks liigiks on *Lagenidium rabenhorstii* (joonis 40, *B*).

Selts vesihallikulaadsed — *Saprolegniales*

Mütseel on hästi arenenud ja substraadisiseses osas tavaliselt rohkelt harunenud; viimasest ulatub substraadi pinnale tagasihoidlikumalt harunenud osa, mis moodustab paljunemisorganeid. Hüüfid on vaheseinteta (viimased tekivad ainult mütseeli vigas-

tunud osa või paljunemisorganite eraldamiseks), sageli suure läbimõõduga (30—120 μm). Seente seas kõige jämedam hüüf on täheldatud *Achlya oblongata*'l — 270 μm!

Vegetatiivne paljunemine toimub klamüdospooride abil, millena seen võib üle elada ebasoodsa aastaaja (meil talve). Peamiseks levimisvahendiks on aga silinderjas või tõlvjas sporangiumis sugutul paljunemisel valminud zoospoorid, mis on tavaliselt pirnja kujuga ning kahe eesotsas asuva ettepoole suunatud viburiga. Rändeosed vabanevad sporangiumi tipu lagunemisel või külgmise ava kaudu (joonis 41). Tühjenenud zoosporangiumi seest, hüüfi tipust võib areneda uus sporangium.

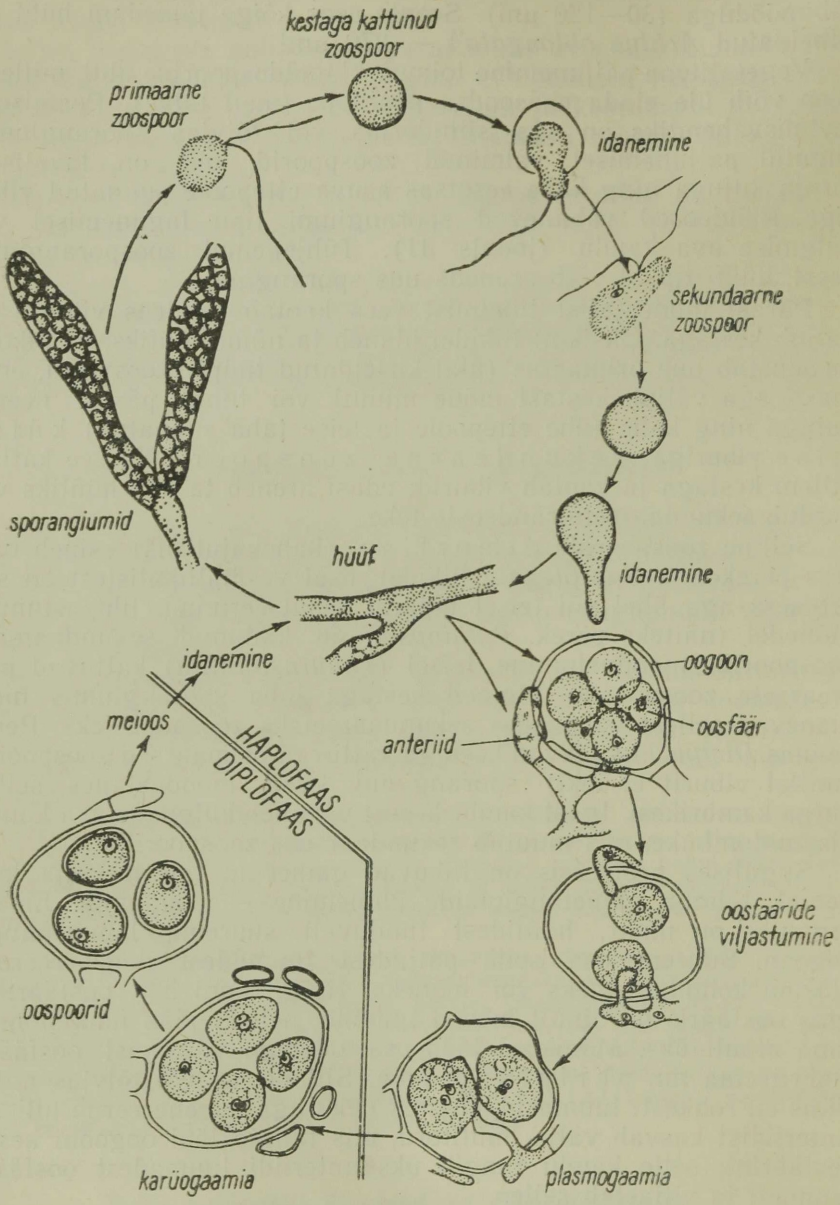
Pärast mõneajalist liikumist vees kaotab rändeos viburid ja kattub kestaga. Üksikuil liikidel idaneb ta nüüd hüüfiks, mõnikord moodustab uue primaarse (ülal kirjeldatud tüüpi) zoospoori, enamasti aga väljub kestast mõne minuti või tunni pärast neerja kujuga ning kahe (ühe ettepoole ja teise taha suunatud) *külgmise* viburiga *sekundaarne zoospoor*. Ka see kattub hiljem kestaga ja kaotab viburid; edasi areneb ta kas hüüfiks või kordub sekundaarsete rändeoste teke.

Selline zoospooride *dimorfism* (kahekujulisus) esineb näiteks perekonna *Saprolegnia* liikidel; osal vesihallikulistest on see protsess aga ühel või teisel määral redutseerunud, lihtsustunud. Mõnedel (näiteks perek. *Pythiopsis*) on kadunud sekundaarsete zoospooride moodustumine, teisel (*Thaurastotheca*) kattuvad primaarsete zoospooride algmed kestaga juba sporangiumis ning idanevad sellest vabanedes sekundaarseteks zoospoorideks. Perekonnas *Dictyuchus* jäävad kestaga kattuvad primaarsed zoospoorid (millel viburit ei teki) sporangiumi sisse, moodustades selles hulga kambrikesi. Igast kambrikesest vabaneb külgmise ava kaudu plasmatombuke, mis muutub sekundaarseks zoospooriks.

Sugulises protsessis on liikuvad gameedid täiesti välja langenud, toimub gametangiumide ühinemine — oogaamia. Emasorganiks on ümar, hüüfidest tunduvalt suurema läbimõõduga oogoon. Suurem osa selle paljudest tuumadest degenereerub; plasma koondub üheks või mõneks (isegi kuni 50) oosfääriks. Igas oosfääris on ainult mõned tuumad, neistki jääb funktsioneerima ainult üks. Mõnikord jääb osa oogooni plasmast oosfääre ümbritsema nn. *periplasmana*. Silinderjas või tõlvjas anteriidis on rohkesti tuumasid, enamik neist aga degenereerub hiljem. Anteriidist kasvab välja hüüfitoru, mis tungib läbi oogooni kesta oosfäärini; selle kaudu tungib üks anteriidi tuumadest oosfääri tuumani ja viljastab selle.

Suurem osa vesihallikulaadseid on homotallistlikud — oogoon ja anteriid kujunevad samal eksemplaril. Anteriid tekib oogooni alusel, kõrvalharul või mütseeli kaugemas osas. Üksikutel liikidel esineb heterotallism.

Viljastunud oosfäärist areneb paksu kahekihilise kestaga oo-



Joonis 41. *Saprolegnia* arenemiskäik. (Smithi, Alexopoulose j.)

spoor. Pärast tavaliselt mitmekuulist puhkeperioodi idaneb see hüüfiks või lühikesel seeneniidil asuvaks zoosporangiumiks. Tõenäoliselt toimub idanemise algul meioos. Paljudel liikidel võib oospoor areneda partenogeneetiliselt; teistel sõltub anteriidi teke või puudumine seene toitumis- ja temperatuuritingimustest.

Vesihallikulaadsed vajavad arenguks rohkelt vett; suurem osa liike kasvab niiskes mullas, eelistades kindlaid mullatüüpe. Teisi võib arvukalt leida mage-, harvem merevees (soolasisaldusega kuni 2,8%), kus nad on saprobiontideks taime-, harvem loomajäänustel. Üksikud liigid kahjustavad parasiitidena kalamarja, kalu, vähke jne., mõned on vetikate või kõrgemate taimede juurte parasiidid (näit. tekitab *Aphanomyces cochlioides* kapsa ja suhkrupeedi tõusmepõletikku). Saprobiondid arenevad peaaegu kogu aasta vältel, eriti aga kevadel ja sügisel, kui vee temperatuur pole kuigi kõrge. Mõnedel liikidel on täheldatud kemotropismi — näit. kasvab *Saprolegnia ferax*'i mütseel valkude hüdrolüüsiproduktide suurema kontsentratsiooni poole.

Seltsi esindajaid tuntakse umbes 200 liiki; Eestis on nad jäänud seni peaaegu uurimata. Lätis tuntakse 35 liigi ümber.

Suure perekonna *Saprolegnia* liikidest esineb *S. monoica* vette langenud surnud sipelgail, sääskedel jne., võib parasiteerida ka mitmesugustel põhjustel nõrgestunud kaladel ja vähkidel. *S. parasitica* parasiteerib veeloomadel, eriti kaladel kogu Euroopas (ka Lätis). *Aphanomyces astaci* kahjustab peamiselt jõevähki (vähikatk).

Selts lülihallikulaadsed — *Leptomitales*

Eelmisele seltsile ligidane seenerühm, mille mütseel koosneb peenematest (enamasti 10—20 μm läbimõõduga) lülistunud-nöördunud hüüfidest. Esinevad nii primaarsed kui ka sekundaarsed zoospoorid. Oogoonis areneb peaaegu alati ainult üks, periplasmaga ümbritsemata oosfäär.

Kõik seltsi liigid on saprobiondid enamasti taimse päritoluga substraadil. Reostunud vetes (jõgedes, kraavides, tiikides) on levinud *Leptomitus lacteus*, mis moodustab hästi märgatavaid valkjaid mütseelitompe.

Selts ebajahukastelaadsed — *Peronosporales*

Hüüfid on suhteliselt väikese läbimõõduga; substraadisisene ja -väline osa pole nii tugevasti erinevad kui vesihallikulaadsetel. Seltsi kuulub nii saprobionte kui ka parasiite; viimastel on mütseel sageli intertsellulaarselt (rakkudevaheliselt) peremeestaime kudedes; selle rakkudesse tungivad primitiivsed või harunenud haustorid.

Peamiseks paljunemisvahendiks on enam või vähem spetsialiseerunud hüüfide tippudes tekkivad, enamasti ümarad rakud, mis

pärast vabanemist levivad tuule abil. Need on tervikuna vabanevad zoosporangiumid. Paljudel liikidel idanevad need vette sattudes sporangiumidena, millest vabanevad juba sekundaarsed zoospoorid (vrd. lk. 91). Teistel liikidel (või samal liigil teiste kasvutingimuste puhul) idaneb sporangium tervikuna nagu üksik eos; sellist sporangiumi nimetatakse koniidiks ehk lülieoseks, kandvat hüüfi aga koniidikandjaks. Tuleb meeles pidada, et koniidid esinevad paljudel seentel (eriti kott-, kand- ja teisseentel), oma päritolult võivad nad aga olla eri rühmades erinevad. Ebajahukastelistel võib jälgida nende evolutsioonilist kujunemist sporangiumidest.

Suguline protsess meenutab vesihallikulaadsete juures kirjeldatut. Enamasti areneb oogoonis ainult üks oosfäär, mida ümbritseb periplasma.

Ebajahukastelaadseid tuntakse üle poole tuhande liigi; need ühendatakse kolme sugukonda. Neis võib jälgida seentele üldiselt iseloomulikku evolutsiooni saprotroofselt eluviisilt veekeskkonnas obligaatse parasitismini, spetsialiseerumiseni kindlatele peremeestaimedele ja kohastumiseni maismaatingimustega.

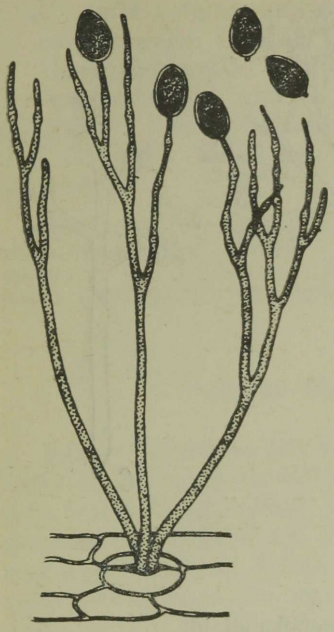
Sugukonnas ***Pythiaceae*** leidub nii saprobionte kui ka parasiite, mis elunevad vees ja ka maismaal. Koniidikandjad on tavaliselt harilike hüüfide sarnased.

Liikidest on Eestis leitud vaid mõned. Tuntuim on kartuli-lehemädaniku tekitaja *Phytophthora infestans* — fakultatiivne parasiit, mis võib kasvada ka surnud taimeosadel ja mullas. Ta areneb kõigil kartuli ja tomati maapealsetel osadel, aga ka kartuli mugulail. Intertsellulaarsest mütseelist tungivad peremeestaime rakkudesse haustorid. Seen paljuneb lehe allkülje õhulõhedest väljakasvavatel, monopodiaalselt harunenud kandjatel arenevate koniidide või zoosporangiumide abil (joonis 42). Koniidikandjaid võib märgata varahommikul õrna valkja kirmena lehe mustade laikude (seenest surmatud leheosa) piiril. Kui õhutemperatuur on alla 15°, arenevad zoosporangiumid, kõrgemal temperatuuril aga koniidid. Inkubatsiooniperiood (aeg nakkuse momendist haigusnähtude ilmnemiseni) on 4—11 päeva, optimaalne temperatuur seene arenemiseks 12—13°. Jahedal ja niiskel hilissuvel levib haigus kiiresti ühelt taimelt teisele.

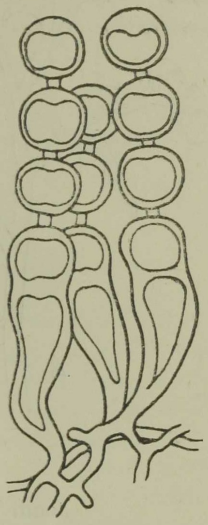
Sugulist paljunemist esineb looduses harva. Oospoorid arenevad tavaliselt partenogeneetiliselt. Seen talvitub peamiselt mütseelina kartulimugulates.

Kartuli-lehemädanik on pärit Ameerikast; Euroopas tekitab ta suuremaid kahjustusi alates 1845. aastast. Eestis esineb haigus massiliselt, eriti niiskema ja raske pinnase puhul, vähendades vabariigi kartulisaaki 10—15% võrra. Haiguskindlaid sorte on vähe («Olev», «Talvik» jt.). Nakatunud mugulad muutuvad vastuvõtlikuks ka teistele mädanikele. Tõrjeks kasutatakse vaskvitrioli ja lubjapiima lahust — bordoo vedelikku, mis on tõhus ka paljude teiste seenhaiguste vastu.

Iseloomulik on *Phytophthora infestans*'i toime peremeestaimesse: selle kahjustatud rakud surevad kiirelt ja taim hukkub peagi. See on omane primitiivse-



Joonis 42. *Phytophthora infestans*'i koniidikandjad koniididega. (Franki j.)



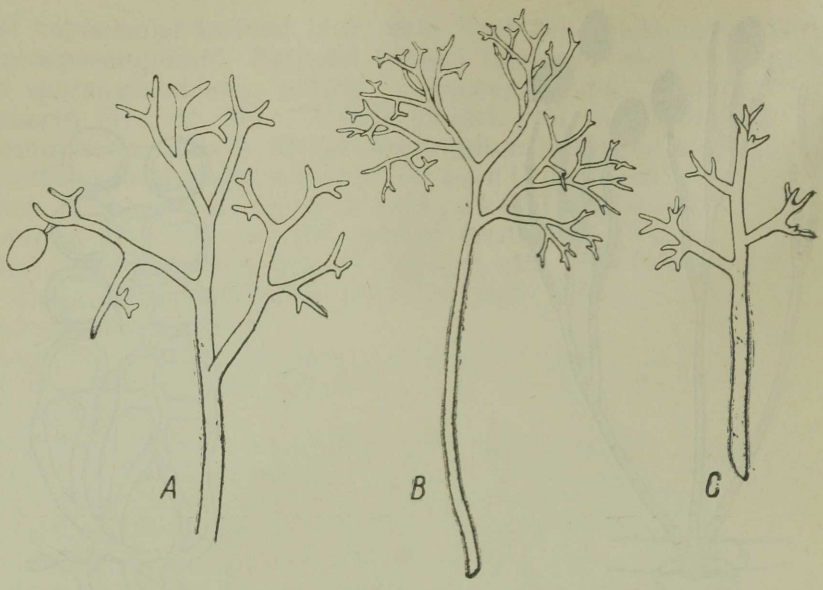
Joonis 43. *Albugo candida* koniidikandjad koniidiahelaga. (Naumovi j.)

tele parasiitidele; kõrgemini arenenud parasiitidel nõrgeneb taim ja hukkub aeglasemalt, mõnikord seen aga algul isegi stimuleerib oma toiduallika, peremeestaime kasvu.

Perekonna *Pythium* paljud liigid on saprobiondid või fakultatiivsed parasiidid. *P. debaryanum* elab saprotroofsena mullas, võib aga kahjustada paljude taimeliikide seemikuid. Ohtlik on ta mõnikord metsapuude seemikutele ning võib põhjustada suhkrupeedi ja mitmete teiste aia- ning põllukultuuride tõusmepõletikku.

Sugukonna ***Albuginaceae*** kolmandiksada liiki on eranditult parasiidid rohtsetel õistaimedel. Koniidikandjad arenevad rühmiti subepidermaalselt (epidermi all); igaüks neist kannab tipus koniidiahelat (joonis 43). Eestis on paljudel ristõielistel, eriti hiirekõrval levinud piimläike tekitaja *Albugo candida*. Koniidid on hulgatuumalised; vette sattudes jaguneb nende sisu ühetuumalisteks zoospoorideks.

Sugukonna **ebajahukastelised** (***Peronosporaceae***) liigid on eranditult obligaatsed parasiidid, mis erinevalt *Pythiaceae*-liikidest ei surma kiirelt peremeestaime. Koniidikandjad on hästi diferentseerunud ja perekondadele iseloomuliku ehitusega (joonis 44); paiknevad nad tavaliselt peremeestaime lehe allküljel. Koniide levitab tuul ning need idanevad enamasti zoosporangiumina, mõnikord aga eosena. Oospoor tekitab idanedes lühikesel hüüfil ühe suure koniidi.



Joonis 44. Ebajahukasteliste koniidikandjaid:
A — Pseudoperonospora; B — Peronospora; C — Plasmopara. (Naumovi j.)

Peronosporaceae liike tuntakse ligi 200; Eestis on leitud 106 liiki 197 peremeestaimel; sageli on nad spetsialiseerunud kindlatele taimeliikidele ja ei ole suutelised nakatama teisi. Seejuures võivad liigid oma teistelt tunnustelt olla vaevu eristatavad.

Seen on märgatav hallika koniidikandjate kirmena, mida nimetatakse (nagu põhjustatud taimehaigustki) ebajahukasteks. Kultuurtaimedest kahjustuvad meil sagedamini kapsas (*Peronospora brassicae* läbi), sibul (*P. destructor*), roosa jt. ristikud (*P. trifolii-hybridi*), lutsern (*P. aestivalis*), spinat ja kurk (*P. effusa*) jt. Lõunapoolsetel aladel on ohtlikuks viinapuu-haiguse tekitajaks *Plasmopara viticola.*

ALAMHÕIMKOND *ZYGOMYCOTINA*

Mütseel on enam-vähem hästi arenenud, vaheseinteta või harvem (*Entomophthorales*) väheste vaheseintega hüüfidest. Rakuseintes leidub kitiini. Liikumisvõimelised rakud (zoospoorid) puuduvad täiesti, sugutu paljunemine toimub tavaliselt tuulega levivate aplanospooride (sporangiospooride) või koniidide abil, mis arenevad koniidikandjatel. Suguline protsess esineb kahe ühesuguse hulgatuumalise gametangiumi ühinemisena (sügogaa-

mia); selle tulemusena areneb sügospoor ehk seigeos, mis on puhkeeoseks. Oosfääri ei esine.

Alamhõimkonda kuuluvad peamiselt maismaatingimustes elavad saprobiondid, aga ka taimede ja loomade või teiste seigseente parasiidid. Siia arvatakse ka hulk seeni, mille sugulist paljunemist ei tunta, kuid mis teiste tunnuste poolest on seigseentega sarnased.

Eristatakse kaht klassi: neist esimeses (*Zygomycetes*) on rakukestas kitiini; esineb sügogaamia. Tingimisi samasse alamhõimkonda paigutatava klassi *Trichomycetes* liikides kitiini ei leidu, seda asendab tselluloos. Suguline protsess toimub tõenäoliselt hüüfi kahe plasmaosa ühinemisena.

KLASS SEIGSEENED — *ZYGOMYCETES*

Klassi kirjeldus vastab üldjoontes alamhõimkonna omale. Suurema osa siia kuuluvatest seentest moodustavad nutthallikulaadsete seltsi (*Mucorales*) kuuluvad seened, mis paljunevad sporangiumides endogeenselt valmivate aplanospooridega; enamikus on nad saprobiondid. Ülejäänud kahes seltsis on tegemist peamiselt selgrootute parasiitidega; sugutu paljunemine toimub koniidide abil. Seltsis *Entomophthorales* paisatakse need koniidikandjalt aktiivselt eemale, seltsis *Zoopagales* vabanevad koniidid passiivselt.

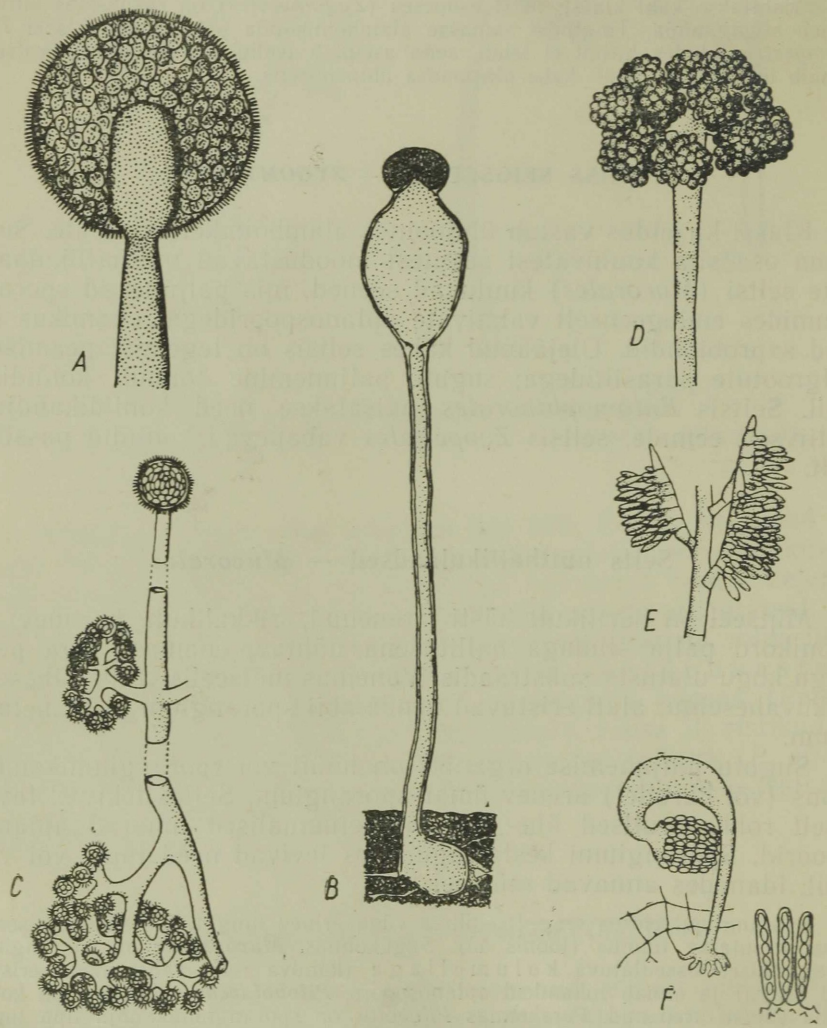
Selts nutthallikulaadsed — *Mucorales*

Mütseel on harilikult hästi arenenud, rikkalikult harunev ja mõnikord palja silmaga hallitusena nähtav, enamasti aga peaaegu kogu ulatuses substraadis. Vanemas mütseelis tekib väheseid rakuvaheseinu; alati eristuvad nende abil sporangium ja gametangium.

Sugutu paljunemise organiks on hüüfi või sporangiumikandja tipus (või harudel) arenev ümar sporangium. Selles tekivad tavaliselt rohkearvulised ühe- või mitmetuumalised ümarad aplanospoorid. Sporangiumi kesta lagunedes levivad need tuule või vee abil, idanedes annavad mütseeli.

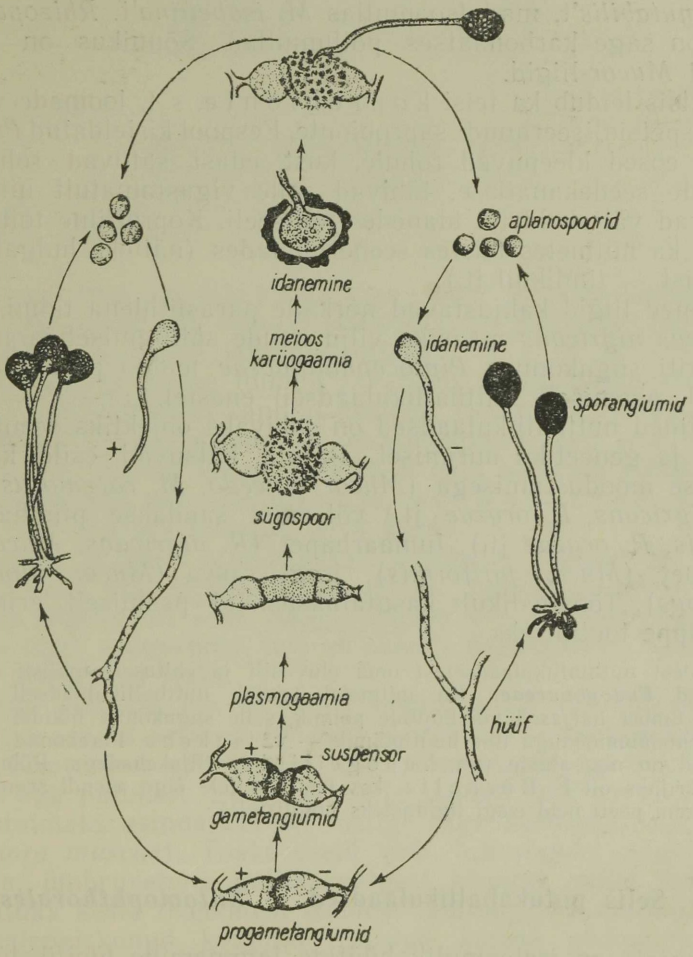
Sporangiumi ehitus on seltsi piires väga erinev ning tähtis süstematiseerimisel kasutatav tunnus (joonis 45). Sugukonnas ***Mucoraceae*** on sporangium ümar, alusel sisseulatuva kolumellaga (kandva raku vaheseinaga eristunud osaga) ja annab tuhandeid aplanospoore. ***Pilobolaceae*** esindajail on kolumella vähem arenenud. Perekonnas *Pilobolus* on sporangiumikandja tipp tugevasti puhetunud. Sporangiumid arenevad *Pilobolus*'el ainult valguse käes ja on fototropismi tõttu tipuga valgusallika poole suunatud. Puhetise tugeva osmootse rõhu abil paisatakse valminud sporangium koos eostega meetri või isegi kahe kõrgusele õhku. Teistes sugukondades võivad esineda väikesed sporangiumid väheste või isegi ainult ühe eosega, nn. sporangioolid. Samal kandjal võib olla nii sporangium kui ka sporangioolid (***Thamnidiaceae***). Sugukonnas

Choanephoraceae paiknevad sporangioolid sporangiumikandja peajalt puhetunud tipul. Üheeoselised sporangioolid ei ole koniididest sageli eristatavad; nad arenevad mõnikord üksikult lühikestel kandjatel haru ühel küljel (***Kickxellaceae***). Eosed võivad silinderjas sporangioolis paikneda ühes reas ja meenutada koniidide ahelat (***Piptocephalidaceae***). Võrreldes sellist koniidide teket eelmises alamhõimkonnas käsitletuga, näeme, et tegemist on küll analoogiliste, kuid mitte homoloogiliste paljunemisorganitega. Koniidid arenevad evolutsioonis nii zoosporangiumidest kui ka sporangiumidest.



Joonis 45. Nutthallikulaadsete sporangiumid.
A — Mucor; B — Pilobolus; C — Thamnidium; D — Choanephora, E — Kickxellaceae; F — Piptocephalidaceae.

Sugulisele paljunemisele eelneb hüüfitippudes või -harudel vaheseinaga eraldunud ühesuguste ning enamasti ka ühesuuruste gametangiumide eristumine (joonis 46). Algne progametangium jaguneb vaheseinaga kandvaks rakuks, nn. suspensoriks, ja gametangiumiks. Kahe gametangiumi ühinemisel kaob nendevaheline sein; ühinevad plasmad ning hiljem paariti ka tuumad. Vastavalt liigile võivad esineda nii homo- kui ka hetero-



Joonis 46. *Rhizopus nigricans*'i arenemiskäik (+ ja — on erinevad sugupooled). (Cutteri, Alexopoulose j.)

tallism. Arenev sügospoor kattub paksu kestaga ja läbib puhkeperioodi. Eelmisega sarnane a s ü g o s p o o r tekib sugulise protsessita (näit. mullas sageli esineval *Zygorrhynchus vuilleminii*'l). Puhkeperioodi alguses või enne eose idanemist toimub tuumade meioos. Idanemisel tekib sügospoorist tavaliselt lühikesel hüüfil sporangium.

Nutthallikulaadseid tuntakse umbes 250 liiki, mis rühmitatakse enam kui 10 sugukonda. Suurem osa on saprobiondid peamiselt taimsel ainel; eriti rohkelt on neid mullas, kust Eestis on leitud mitmeid *Mucor*-liike; rabaturba ülemistes kihtides leidub *Mortierella mutabilis*'t, madalsoomullas *M. isabellina*'t. *Rhizopus nigricans* on sage karbonaatses põllumullas. Sõnnikus on sagedad samuti *Mucor*-liigid.

Seltsis leidub ka teisi k o p r o b i o n t e, s. t. loomade väljaheidetele spetsialiseerunud saprobionte. Eespool kirjeldatud *Pilobolus*-liikide eosed kleepuvad rohule, kust edasi satuvad rohusööjate loomade seedekanalisse, läbivad selle vigastamatult ning moodustavad väljaheidetel idanedes mütseeli. Koprofiilne toitumisviis esineb ka mitmetes teistes seenerühmades (näiteks hulgal lehikulaadseist — tindikuil jt.).

Mõned liigid kahjustavad nõrkade parasiitidena taimi, näiteks *Rhizopus nigricans* maasika vilju nende säilitamisel ja transpordil. Eriti sugukonnas *Piptocephalidaceae* leidub parasiite teistel seentel, peamiselt nutthallikulaadseil enestel.

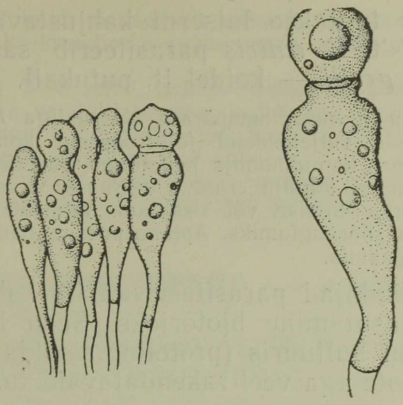
Mitmed nutthallikulaadsed on sobivaks objektiks seente füsioloogia ja geneetika uurimisel. Paljud kutsuvad esile käärimist piirituse moodustumisega (*Mucor mucedo*, *M. racemosus*, *Rhizopus nigricans*, *R. oryzae* jt.) või neist saadakse piimhapet (*R. sinensis*, *R. oryzae* jt.), fumaarhapet (*R. nigricans*, *Mucor*), sidrunhapet (*Mucor piriformis*), isegi rasva (*Mucor*, *Mortierella*, *Rhizopus*). Tööstuslikult kasutatakse neid peamiselt eriti puhta piimhappe tootmiseks.

Teistest nutthallikulaadsetest oma eluviisilt ja ehituselt tublisti erinev on sugukond ***Endogonaceae***. Ka mitmetel teistel nutthallikulaadseil arenevad sügoodi ümber harjased või hüüfide põimik, selle sugukonna liikidel tekib aga kuni 3 cm läbimõõduga tihe hüüfipõimik — v i l j a k e h a. Perekonna *Endogone* esindajad on maa-aluste (nn. h ü p o g e i l i s t e) viljakehadega. Rühma tuntumaks uurijaks oli F. B u c h o l t z, kes leidis sellele õige asendi seente süsteemis (varem peeti neid isegi ligidasteks nõgilistele).

Selts putukahallikulaadsed — *Entomophthorales*

Seentele on iseloomulik hüüfide jagunemine hüüfikehakesteks ja sugutu paljunemine koniididega, eluviisilt on nad peamiselt putukate parasiidid.

Eose idanemisel tekkinud hulgatuumaline vaheseinteta mütseel jaguneb vaheseintega ühe- või mitmetuumalisteks rakkudeks ning



Joonis 47. *Entomophthora muscae* koniidikandjate rühm ja üksik kandja valmiva koniidiga. (Thaxteri j.)

sageli edasi veel hüüfikehakesteks — iseseisvateks rakkudeks, mis omakorda võivad poolduda või punguda. Need osakesed arenevad hiljem koniidikandjaks.

Sugutu paljunemine toimub tavaliselt mitmetuumaliste koniidide abil, mis arenevad kandjal üksikult (joonis 47) ja paisatakse vabanemisel eemale. Koniid on oma olemuselt õieti eoseline sporangiool. Vabanenud koniid, kui ta ei satu sobivale substraadile, võib moodustada uue koniidikandja sekundaarse koniidiga. Nii võib see toimuda 3—4 korda.

Suguline protsess esineb ainult üksikutel liikidel ja seisneb mütseeliosade või -kehakeste liitumises, millele järgneb paksukestalise sügospoori teke. Sageli areneb viimane partenogeneetiliselt — tekib asügospoor, mis on samuti puhkeeoseks. Sügospoori edasist arengut ei teata.

Seltsis tuntakse üle 70 liigi; mõned neist on saprobiondid, mõned parasiidid vetikail (näiteks *Ancylistes* — desmidieede perekonna *Closterium* esindajail) või sõnajalgade gametofüütidel, enamik aga putukail. Eestis on selts jäänud seni uurimata.

Tuntuimaks esindajaks on meilgi sage kärbsehallitus (*Entomophthora muscae*). Toakärbseid võib hilissügisel sageli leida surnuna, ümbritsetuna hallikasvalgest kirmest, mille moodustavad putuka kesta õhematest osadest läbitungivad koniidikandjad ja eemalepaiskunud koniidid. Surnud kärbse abdominaalõõnes tekivad rohkearvulised asügospoorid. Kärbse nakatumine toimub tema karvadesse jäänud koniididega, mille idanemisel tekkiv hüüf tungib läbi kitiinkesta hingamisava putukasse. Seal areneb see vaheseintega mütseeliks, mis hiljem jaguneb hüüfikehakesteks.

Kesk-Euroopas tuntakse lutserni kahjustavatel täidel parasiteerivat *E. aphidis*'t; *E. culicis* parasiteerib sääskedel ja teistel kahetiivalistel, *E. grylli* — koidel jt. putukail.

Saprobiontidest on tuntuim omapärase elutsükliga *Basidiobolus ranarum*, mis moodustab konnade väljaheidetel fototroopseid koniidikandjaid. Koniidid paisatakse valmides koos koniidikandja puhetunud, raketikandjana töötava tipposaga 1—2 cm kaugusele; kandja eraldub seejuures koniidist. Koniide sõõvad põrnikad, neid omakorda konnad või sisalikud. Viimaste seedekanalis areneb koniid väheste eostega sporangiumiks. Aplanospoorid idanevad väljaheiteil. Esineb ka tüüpiline sügogaamia.

Kuna seltsi esindajad parasiteerivad ka kahjurputukail, oleks võimalik nende kasutamine biotõrjeks. Seda hõlbustab mitmete liikide kasvatatavus kultuuris (proteiine sisaldaval söötmel). Vastavad uurimised pole aga veel rakendatavaid tulemusi andnud.

Selts *Zoopagales*

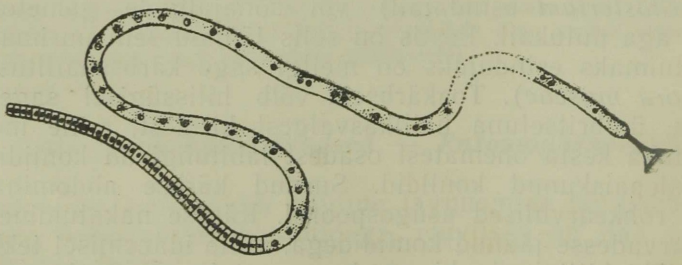
Mütseel pole tavaliselt kuigi ulatuslik; sugutu paljunemine toimub hüüfide külgedel ühekaupa või tipus (mõnikord ahelana) arenevate tõeliste koniididega, mis ei paisku valmides aktiivselt eemale, nagu see eelmise seltsi sporangiumidest pärinevatele koniididele iseloomulik on. Suguline protsess toimub kahe hüüfi ühinemisena, millele järgneb sügospoori teke.

Esindajad kasvavad parasiitidena ja kommensaalidena mulla- ja veeloomades (juurjalgseis, nematoodides, putukate vastseis; vt. ka lk. 185). Alles hiljuti (umbes 30 a. tagasi) avastatud rühmana on ta jäänud veel vähe uurituks.

KLASS JUUSSEENED — *TRICHOMYCETES*

Hüüf on harunemata või vähe harunenud, hulgatuumaline, rakuvaheseinteta, kinnitub oma kettakujuliselt laienenud alusega peremehe, lülijalgse pärasoolele anaalava ligiduses (joonis 48). Hüüfide pikkus võib ulatuda 10 millimeetrini (*Arundinula capitata*); nende sein koosneb tselluloosist, kitiin puudub.

Paljunemisvahendiks on hüüfi tipposas endogeenselt (hüüfisiseselt) valmivad m i k r o s p o o r i d. Need vabanevad hüüfi tippu või külgseina tekkiva ava kaudu; järelikult on nad tekkeviisi poolest sporangiospoorid. Eelmistega sarnased, kuid suuremad m a k r o s p o o r i d erinevad sellega, et muutuvad hiljem neljatuumaliseks.



Joonis 48. *Eccrinoides henneguyi* hüüf. (Léger'. Duboscq'i j.)

Suguline protsess toimub tõenäoliselt sama hüüfi kahe plasmaosa ühinemisel; sügoot kujuneb paksukestaliseks puhkeeoseks, milles on valminult 1, 2 või 4 tuuma.

Klassis eristatakse 3—5 seltsi, millest tuntum on ***Eccriniales***. Seened elavad nii maismaa- kui ka vee-lülijalgsetes (putukates, koorikloomades, hulkjalgsetes, eriti sageli krabides ja tuhatjalgades). Enamik neist pole parasiidid, vaid kommensaalid. Eestis seda klassi uuritud pole.

Vetikseente hulka loetakse juusseened peamiselt rakukesta koostise alusel; mõned autorid peavad neid klorofülli kaotanud vetikaiks.

HÕIMKOND KOTTSEENED — *ASCOMYCOTA*

Kottseened on suur, vähemalt 16 000 liigiga seenerühm, mis välisilmelt ühendab kõige mitmekesisemaid seeni pärmidest suurte kogritsateni ja täpisuurustest taimeparasiitidest maa-aluste trühvliteni. Ühine on neile üks tunnus — sugulise protsessi tulemusena valmib piklik või ümar askus, milles arenevad (tavaliselt kaheksakaupa) haploidsed askospoorid.

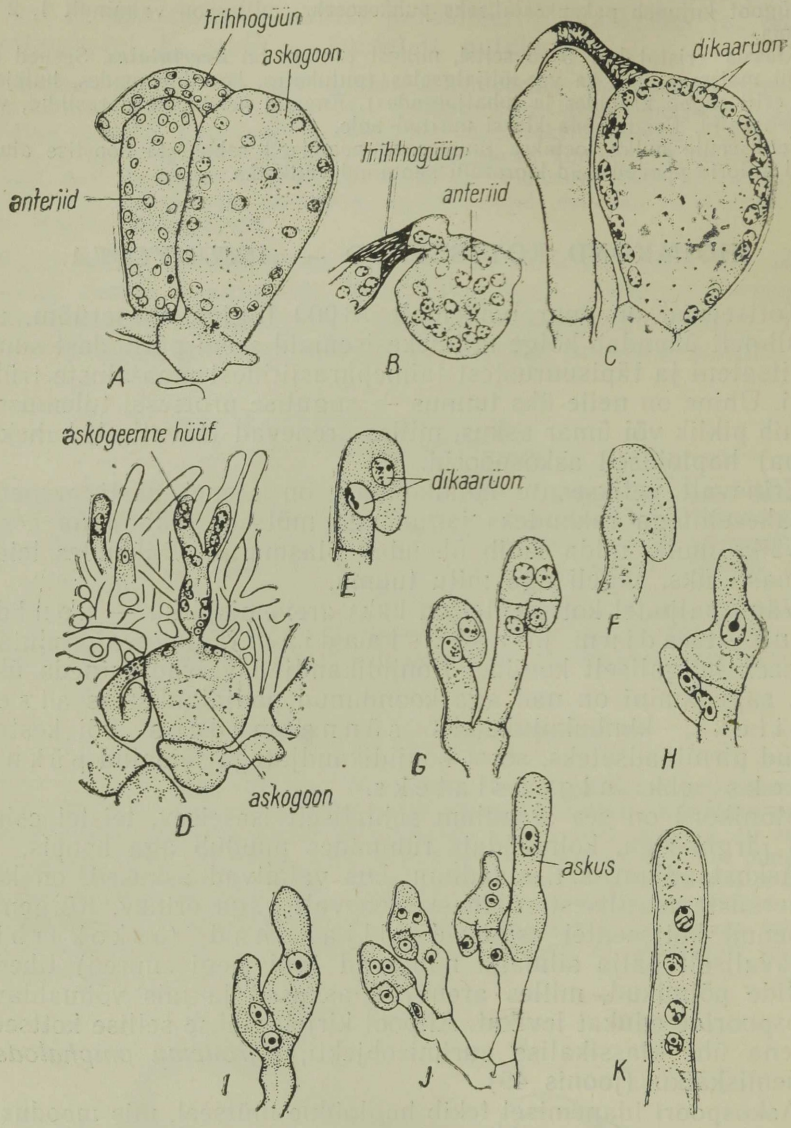
Erinevalt vetikseente hõimkonnast on seenel hästi arenenud ja vaheseintega rakkudeks jagunenud mütseel. Vaheseina keskel on väike mulk, mida läbib ühendav plasmaniit. Rakkudes leidub enamasti üks, sageli aga mitu tuuma.

Väga paljudel kottseentel on kaks arenemisjärku — *konidiaalne staadium* ja *askostaadium*. Esimeses produtseerib seen hulgaliselt koniide. Koniidikandjad võivad esineda üksikult, sagedamini on nad aga koondunud padjataolisteks *atservuliteks*, kimbukujulisteks *sünneemadeks* või kestaga kaetud pirnilaadseteks, seest koniidikandjatega täidetud *püknidideks* ehk *algeoslateks*.

Mõnikord on see staadium suhteliselt iseseisev, teistel esineb koos järgmisega, kolmandais rühmades puudub aga hoopis.

Askostaadium, s. t. staadium, kus valmivad askused, on kottseene süstemaatilisest rühmast olenevalt väga erinev. Kõrgemini arenenud kottseentel esinevad *viljakehad* (*askokarbid*) — tavaliselt palja silmaga nähtavad (või isegi suured) tihedad hüüfide põimikud, milles arenevad askused ja mis võimaldavad askospooride edukat levikut. Allpool kirjeldatakse sellise kottseene näitena ühe klassikalise uurimisobjekti, *Pyronema omphalodes*'e arenemiskäiku (joonis 49).

Askospoori idanemisel tekib haploidne mütseel, mis moodustab algul koniide. Hiljem arenevad mütseelil gametangiumid. Emasgametangiumiks on hulgatuumaline rakk, *askogoon*, mille tipust kasvab lühike kõverdunud, samuti hulgatuumaline rakk — *trihhogüün*. Askogooni aluse rakkudest areneb ka isasgametangium — piklik hulgatuumaline *anteriid*. Trihhogüüni tipp ühineb anteriidi omaga; samal ajal hakkavad esimese tuumad degenereeruma. Anteriidi tuumad tungivad trihhogüüni ja sealt läbi rakuvaheseina tekkiva ava askogooni. Selles toimub anteriidi



Joonis 49. *Pyronema omphalodes*'e suguline protsess:

A — gametangiumid; *B* — plasmogaamia; *C* — tuumade ligistumine dikaarüonideks (?); *D* — askogeensete hüüfide teke; *E* — konks askogeense hüüfi tipus; *F* — mitoos; *G* — askuse emaraku teke; *H* — sügoot; *I* — noor askus; *J* — askogeensete hüüfide harunemine; *K* — askus pärast meioosi. (Clausseni, Alexopoulose j.)

ja askogooni tuumade paaritine ligistumine. Tekib 100—200 dikaarüoni ehk kaksiktuuma. Ligistunud tuumad ei liitu veel, kuid poolduvad üheaegselt, s. t. käituvad teineteisega tihedalt seostunult.

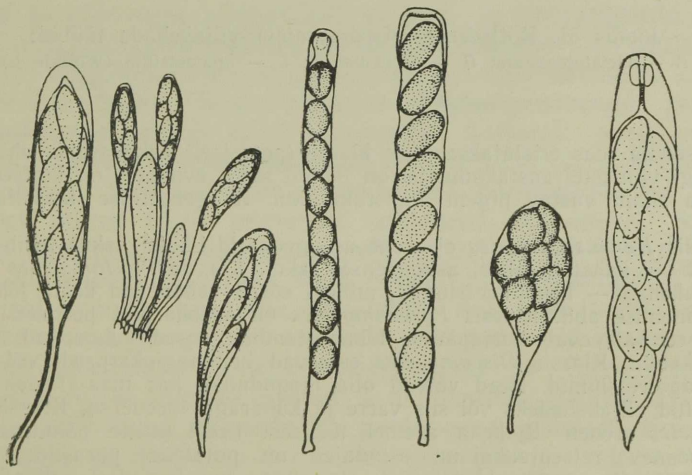
Askogoonist arenevad kaksiktuumalised (s. t. ülalkirjeldatud dikaarüone sisaldavad) askogeensed hüüfid. Samal ajal hakkavad askogeeni aluse rakkudest kasvama haploidsed hüüfid, mis moodustavad liuakujulise askokarbi.

Askogeense hüüfi tipp käändub konksuna tagasi (joonis 49, *E*); dikaarüoni pooldumisel jääb üks tuumapaar käänukohale, mis eraldub vaheseinaga lühikeseks rakuks. Toimub tuumade liitumine — karüogaamia; tekib diploidne sünkaarüon. Rakk pikeneb tõlvjaks või peaaegu silindriliseks askuseks ehk eoskotiks. Askogeense hüüfi tipust võivad moodustuda veel uued askused.

Diploidne tuum jaguneb meiootiliselt, millele järgneb veel kaks mitootilist pooldumist. Nii tekib kaheksa haploidset, üksteise kohal asetsevat tuuma, mis koos nende ümber koonduva plasmaga annavad alguse kaheksale askospoorile ehk kotteosele.

Askused tekivad üksteise kõrval, moodustades koos nende vahel asuvate niitjate haploidsete rakkudega, parafüüsidega, askokarbi ülapinda katva eoslava ehk hümeeniumi (joonis 51, *C*). Askospoorid vabanevad askuse tipu lõhestudes või avanedes ja paisatakse sealt välja.

Kottseentele on iseloomulik diploidse faasi esinemine dikaarüoniliste askogeensete hüüfidena keset haploidsete hüüfide massi (viljakeha põhikudet) ja gametangiumide plasma ühinemise

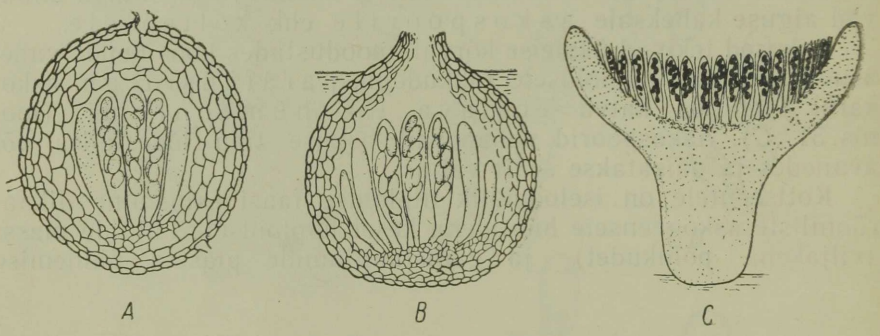


Joonis 50. Askuste ehituse mitmekesisus. (Arxi, Mülleri j.)

(plasmogaamia) ning tuumade lõpliku ühinemise (karüogaamia) ajaline ning ruumiline eraldatus. Sageli eristataksegi diploidses faasis dikaarüonilist ja tõeliselt diploidset faasi.

Kirjeldatud sugulisest protsessist esineb teistel liikidel hulk kõrvalekaldumisi. Mõnedel areneb küll anteriid, kuid see ei funktsioneeri; teistel puudub ta hoopis ja suguline protsess toimub askogooni enese tuumade dikaarüonideks ligistumise teel.

Ka askuse ehitus (joonis 50) võib olla mitmesugune. See võib olla piklik, munajas või isegi peaaegu kerajas, ühe- või kahekihilise kestaga, võib avaneda valminult tipu lõhestumise teel või erilise kaanega. Ka askokarp võib kujult olla väga erinev (joonis 51); kerajas, suletuks jääv kleistoteetsium (ehk kleistokarp), tipmise avaga pirnjas periteetsium või juba kirjeldatud liuakujuline apoteetsium. Primitiivsematel kottseentel ei arenegi askokarpi ja askused tekivad üksikult.



Joonis 51. Kottseente (*Ascomycetes*) viljakehade tüübid:
A — kleistoteetsium; *B* — periteetsium; *C* — apoteetsium (Wolfide j.)

Kottseente seas eristatakse kuus klassi (peamiselt askokarpide ehituse alusel). Kuigi viimastel aastakümnetel on tehtud suuri avastusi, on kottseente süstemaatika siiani vastav pigem kunstliku kui fülogeneetilise klassifikatsiooni nõuetele.

Klassis *Hemiascomycetes* ei arene askogeenseid hüüfe; askus tekib kas otse sügoodist või kahetuumalisel askogeensel rakul. Klassis *Plectomycetes* esinevad juba viljakehad — kleistoteetsiumid, millest eosed vabanevad kesta lõhestumise või mädanemise abil. Klassis *Pyrenomycetes* on askokarbiks periteetsium, milles askused paiknevad korrapärase hümeeniumina; eosed vabanevad viljakeha suudme kaudu. Klassis *Discomycetes* esinevad hemiangiokarpsed või gümnokarpsed apoteetsiumid. Need võivad olla moondunud kas maa-alusteks kerajateks suletud viljakehadeks või siis varre ja kübaraga «seeneks». Klassis *Laboulbeniomycetes* areneb viljakeha asemel tõelisest koest (mitte põimunud hüüfidest) koosnev retseptaakulum; esindajad on putukate parasiidid. Klassis *Loculascomycetes* arenevad askused stroomas, moodustades selles periteetsiumitaolisi kestata süvendeid. Askuse sein, erinevalt eelmistest klassidest, on kahekihiline.

Väliskottseeni peetakse paljude mükoloogide poolt kõige primitiivsemateks kottseenteks. Teised (näit. E. A. Bessey) loevad neid äärmiselt redutseerunud ehitusega (maksimaalselt lihtsustunud) organismideks ja asetavad kottseente süsteemis kõige lõppu. Iseloomulik on teistele kottseentele omaste askogeensete hüüfide puudumine; askus areneb otse sügoodist (selts *Endomycetales*) või kahetuumalisel askogeensel rakul (*Taphrinales*).

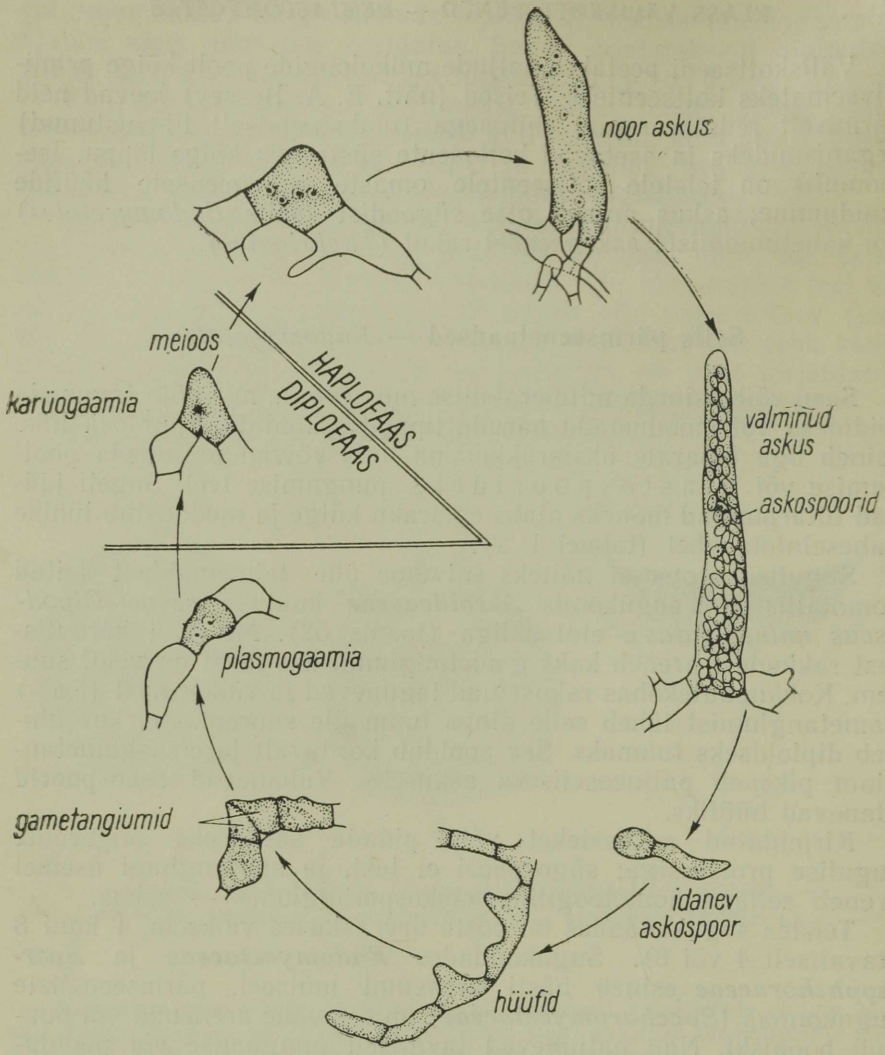
Selts pärmseenelaadsed — *Endomycetales*

Seen võib esineda mitmerakulise mütseelina, mis võib jaguneda oidideks või moodustada harude tippudes koniide. Suur osa liike esineb aga ümarate üksikrakkudena, mis võivad paljuneda pooldumise või blastospooridеks pungumise teel. Sageli jäävad tütarpungad mõneks ajaks emaraku külge ja moodustub lühike vaheseinteta ahel (tahvel I, *2*).

Sugulise protsessi näiteks tutvume ühe taimemahlast leitud homotallistliku, sugukonda ***Ascoideaceae*** kuuluva seene *Dipodascus uninucleatus*'e elutsükliga (joonis 52). Mütseeli kõrvutistest rakkudest areneb kaks gametangiumi, üks neist on veidi suurem. Kokkupuutekohas rakuseinad lagunevad ja väiksemast (isas-) gametangiumist läheb selle ainus tuum üle suuremasse, kus ühineb diploidseks tuumaks. See pooldub korduvalt ja emasgametangium pikeneb paljueoseliseks askuseks. Vabanevad askospoorid idanevad hüüfiks.

Kirjeldatud askuseteket võib pidada sarnaseks seigseente sugulise protsessiga; sügospoori ei teki, ja sporangiumi asemel areneb sellega homoloogiline «askosporangium» — askus.

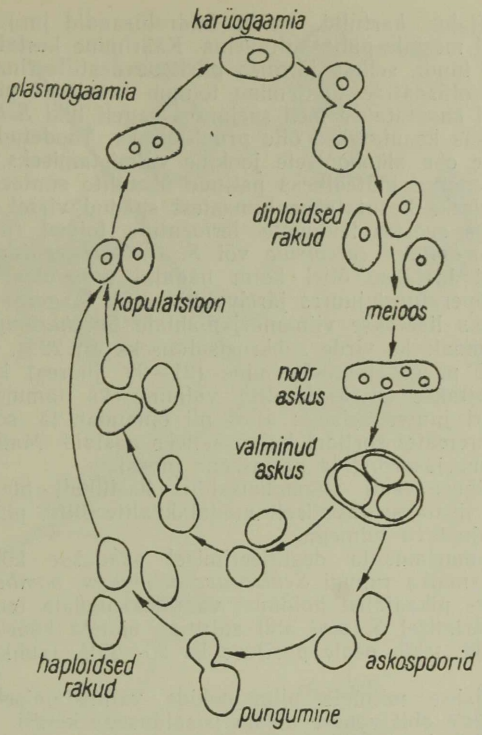
Teistes sugukondades on eoste arv askuses väiksem, 1 kuni 8 (tavaliselt 4 või 8). Sugukondades ***Endomycetaceae*** ja ***Spermophthoraceae*** esineb hästi arenenud mütseel, pärmseeneliste sugukonnas (***Saccharomycetaceae***) on see vähe arenenud või puudub hoopiski. Nad paljunevad tavaliselt pungumise või pooldumise teel, mõnel liigil esinevad mõlemad moodused. Suguline protsess toimub kahe askospoori või kahe raku ühinemisel; kopuleeruda võib isegi tütarrakk seda tekitanud emarakuga. Tuumade ühinemisel areneb diploidne organism, mis võib kohe või alles pärast korduvat pungumist askuseks muutuda. Nii on see näiteks õllepärmil (*Saccharomyces carlsbergensis*) ja leivapärmil (*S. cerevisiae*), mille askuses areneb 4 askospoori (joonis 53). Sama liigi askused võivad areneda ka partenogeneetiliselt. Eri liikidel on haploidse ja diploidse faasi suhteline pikkus erinev. *S. ludwigii*'l kopuleeruvad askospoorid, mõnedel liikidel toimub askospooride paaritine ühinemine juba askuses. Kõik need erisused



Joonis 52. *Dipodascus uninucleatus*'e arenemiskäik. (Biggsi, Alexopoulose j.)

on jälgitavad mitte ainult eri liikidel, vaid mõnikord ka sama liigi eri tüvedel või nende kasvatamisel erinevates keskkonnatingimustes.

Teataval hulgal pärmseenelaadsete seltsi loetavaist seentest ei tuntagi sugulist paljunemist. Tõenäoliselt kuuluvad siia nii evolutsioonis sugulise protsessi kaotanud liigid, pärmseeneliste sugukonna liikide mutandid kui ka võib-olla hoopis teistest seene-



Joonis 53. *Saccharomyces cerevisiae* arenemiskäik. Guillermondi, Alexopoulose j.)

rühmadest (*Mucorales*, *Ustilaginales*, teised kottseened jne.) pärinevad organismid, mida seob omavahel ainult sarnane eluviis ja välisilme. Mitmed sellised nn. asporogeensed pärmid põhjustavad käärimist, mükoose (seenhaigusi) inimestel ja loomadel jne. Lähemalt tutvutakse nendega mikrobioloogia kursuses.

Pärmseenelaadsed on enamikus saprobiondid suhkrut sisaldaval substraadil (taimemahl jm.) ja ka pinnases; neid tuntakse üle 150 liigi, sageli on aga eri liikidena kirjeldatud ühe liigi (eriti *Saccharomyces cerevisiae*) rasse ja mutante.

Pärmseenelaadsetel on suur rakenduslik tähtsus nende kasutamise tõttu käärimisprotsessis. Alkoholkäärimisel on saadusteks etanool (C_2H_5OH) ja süsihappegaas. Viimase tõttu kasutatakse *Saccharomyces cerevisiae*'t leivapärmina taigna kergitamiseks.

Kuigi piiritust võib käärimise teel saada mitmete seente abil (mis kuuluvad seltsidesse *Mucorales*, *Eurotiales*, *Moniliales* jt.), kasutatakse selleks tavaliselt mitmeid ülalmärgitud liigi tüvesid (rasse). Lähteaineks sobivad glükoosi, fruktoosi, maltoosi, sahharoosi või kergelt nendeks hüdrolüüsuvat ainet sisal-

davad toorained (jahu, kartulid, puidu hüdrolüsaadid jm.). Pärm lisatakse neist aineist saadud meskile puhaskultuurina. Käärimine kestab tööstuslikes tingimustes umbes 50 tundi, sellele järgneb piirituse destilleerimine. Puidujäätmetest saadavate hüdrolüsaatide töötlemine toimub tavaliselt pideva protsessina. *S. cerevisiae* asemel kasutatakse meil seejuures sageli liiki *Schizosaccharomyces pombe*, mida Aafrikas kasutatakse õlle pruulimiseks. Toodetud piiritusest kasutatakse ainult väike osa alkohoolsete jookide valmistamiseks, suurem osa on keemiatööstuses hinnatud lähteaineks paljude ühendite sünteesimisel.

Õlle valmistamiseks kasutatakse linnastest saadud virret, milles tärklis on suhkurdunud terades enestes leiduvate fermentide toimel (nende idanemisel). Tarvitatakse *Saccharomyces cerevisiae* või *S. carlsbergensis*'e tüvesid. Pärast käärimise lõppemist lastakse õllel kolm nädalat (või olenevalt sordist rohkemgi) madala temperatuuri juures järelvalmida ehk laagerdada.

Veini tegemiseks lisatakse viinamarjamahlale *Saccharomyces vini* kultuuri (tahvel I, *3*). Optimaalseks virde suhkrusisalduseks on 22%. Käärimine kestab 21—32° juures 3—5 päeva; järelkäärimine (21—29° juures) kestab veel 7—11 päeva. Vein filtreeritakse ja asetatakse valmimiseks tammepuust vaatidesse madala temperatuuri juures seisma; alles nii omandab ta sordile spetsiifilise maigu ja lõhna. Parematel sortidel kulub selleks aastaid. Maik oleneb mõistagi ka kasutatud viinamarjasordist ja pärmseene tüvest.

Käärimisel ei tõuse veini alkoholisisaldus harilikult üle 15%. Odavatele kangetele veinidele lisatakse tavaliselt madalakvaliteedilist piiritust ja need on seetõttu tervist kahjustava toimega.

Käärinud viinamarjamahla destilleerimisel saadakse konjakit, suhkruroo puhul — rummi (jamaika rummi *Schizosaccharomyces pombe* abil). Ka need vajavad valmimiseks pikaajalist hoidmist vaatides madala temperatuuri juures.

Kui suhkru käärimisel *S. vini* abil sulfitiga siduda käärimise vaheprodukt äädikhappe aldehüüd, tekib peale piirituse ka 20—25% (suhkru kaalust) glütseriini.

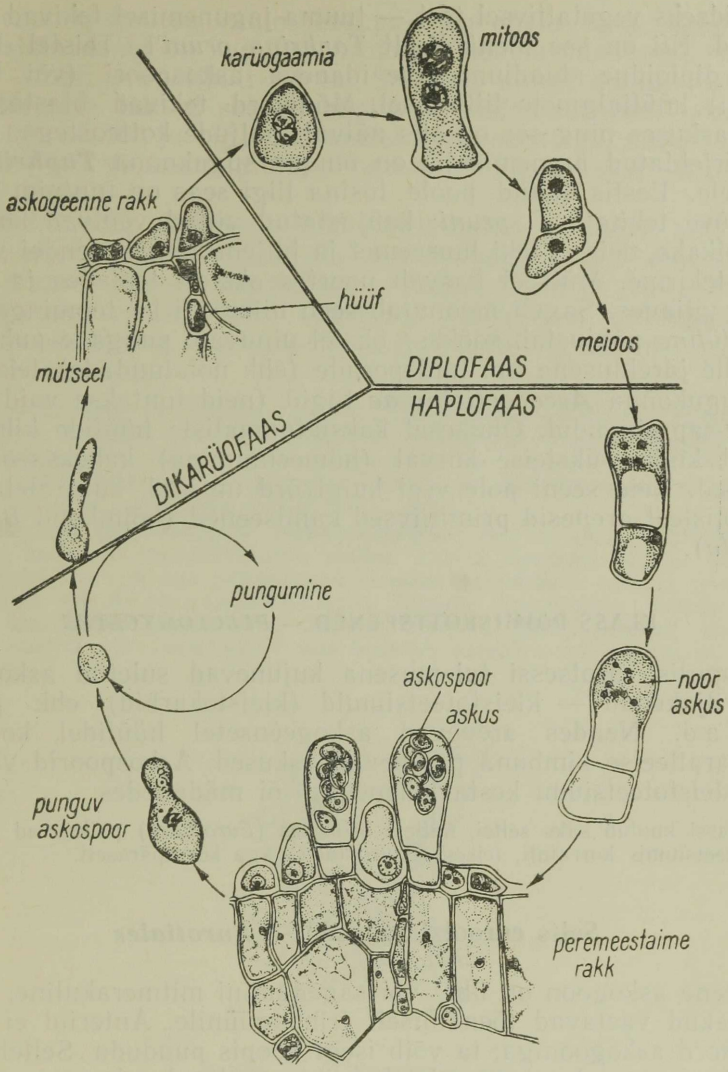
Pärme kasutatakse mitmete piimajookide valmistamiseks. Nii saadakse *Saccharomyces lactis*'e abil vähese alkoholisisaldusega kefiiri.

Et pärm sisaldab kuni 50% valke, kasvatatakse valgurikka söödapärmi valmistamiseks peamiselt *Torulopsis utilis*'t. Tooraineks on harilikult tselluloosi- ja paberitööstuse tootmisjäätmed, mis sisaldavad umbes 1,5—2% suhkrut; toitekeskkonda lisatakse ammooniumisooli ja fosfaate. Suhkrust saadakse kuiva pärmi umbes 53—64%. Lisaks valkudele sisaldab pärm ka rohkesti vitamiine, eriti ergosteriini (D-provitamiini); seetõttu kasutatakse pärmi ka meditsiinis.

Eriti Balti liiduvabariikides on tuntud kompleksorganism, mida kasvatatakse nõrgal suhkrulahusel hapuka joogi saamiseks (nn. teeseen või hiina seen). Selle moodustavad bakter *Bacterium xylinum* ja *Torulopsis*-tüüpi pärmseen. Jook, mis sisaldab süsihappegaasi, äädikhapet ja pisut alkoholi, pole ei tervist kahjustav ega seda oluliselt parandav.

Selts luudikulaadsed — *Taphrinales*

Hästi arenenud mütseeliga parasiidid ja vähesed saprobiondid. Enamasti põhjustavad nad peremeestaime kudede hüpertroofiat (puhetisi lehtedel, viljade moondumist, tuulepesasid puudel). Peamiselt intertsellulaarselt areneval haustoriteta kaksiktuumalistel hüüfidel arenevad taime kutiikula all katkendliku kihina lühikesed askogeensed rakud. Nendes toimub dikaarüoni liitumine sünkaarüoniks. Diploidne tuum jaguneb; üks neist läheb ülespoole pikeneva raku ülaossa, mis eraldub alumisest vaheseinaga ja



Joonis 54. *Taphrina deformans*'i arenemiskäik. (Martini, Alexopoulose j.)

areneb askuseks (joonis 54). Tuum pooldub siin korduvalt ja tekib 8 askospoori. Paksenenud kestaga askogeense raku tuum ja kogu selle elussisaldis hääbuvad.

Vabanevad askospoorid moodustavad blastospoore. Need võivad veel korduvalt uusi blastospoore anda või idanevad kohe peremeestaimele sattudes haploidseks mütseeliks. See muutub hiljem

diploidseks vegetatiivsel teel — tuuma jagunemisel tekivad dikaarüonid. Nii on see tõenäoliselt *Taphrina pruni*'l. Teistel liikidel tekib diploidne staadium kahe idaneva askospoori (või blastospoori) hüüfialgmete liitumisel. Mõnikord tekivad blastospoorid juba askuses ning see on siis näivalt paljude kotteostega.

Kirjeldatud arenemisviis on omane sugukonna ***Taphrinaceae*** liikidele. Eestis leitud poole tosina liigi seas on tuntuim ploomi kott-tõve tekitaja *T. pruni*; kahjustatud viljad venivad kotilaadselt pikaks, neis ei teki luuseemet ja hiljem areneb nendel valkjas askustekirme. Mütseel kasvab noortes okstes, lehtedes ja arenevates viljades. Sageli moonutab seen niimoodi ka toominga vilju. *T. betulina* põhjustab sookase okstel uinuvate pungade puhkemist ja selle järeldusena nn. tuulepesade (ehk nõialuudade) teket.

Sugukonna ***Ascocorticiaceae*** liigid (neid tuntakse vaid 2) on puidu-saprobiondid. Õhukesel kaksiktuumaliste hüüfide kihil arenevad kihina üksteise kõrval (hümeeniumina) kaheksaeoselised askused. Neid seeni pole veel kuigivõrd uuritud, kuid oletatakse, et taolistest arenesid primitiivsed kandseened (hõimkond *Basidiomycota*).

KLASS PÕIMISKOTTSEENED — *PLECTOMYCETES*

Sugulise protsessi tulemusena kujunevad suletud askokarbid ehk viljakehad — kleistoteetsiumid (kleistokarbid) ehk peiteoslad. Nendes arenevad askogeensetel hüüfidel korratult või paralleelse kimbuna paiknevad askused. Askospoorid vabanevad kleistoteetsiumi kesta lõhenedes või mädanedes.

Klassi kuulub kaks seltsi, millest esimeses (*Eurotiales*) paiknevad askused kleistoteetsiumis korratult, teises (*Erysiphales*) aga korrapäraselt.

Selts eurootsialaadsed — *Eurotiales*

Seene askogoon on ühe- või sagedamini mitmerakuline, tipmised rakud vastavad tõenäoliselt trihhogüünile. Anteriid ei ühine mõnikord askogooniga, ta võib isegi hoopis puududa. Sellele vaatamata arenevad askogoonist kaksiktuumalised askogeensed hüüfid, mille tipul tekib üks või mitu askust enamasti nelja askospooriga. Askogoonide aluselt harunevad hüüfid, mis tihedalt põimudes moodustavad mõnekümne µm kuni paari sentimeetri suuruse kleistoteetsiumi. Selle väline koorkiht, nn. korteks ümbritseb õhukesekestalistest hüüfidest sisuosa, milles askused on askogeensete hüüfide ebavõrdse pikkuse tõttu läbisegi asetunud. Hiljem sisuhüüfid ja askuste kestad hävivad ning viljakeha alles pärastpoole lagunevat kesta täidavad vabanevad askospoorid.

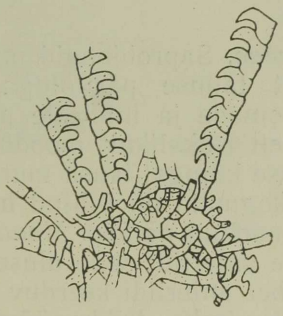
Eurootsialaadsed levivad peamiselt rohkearvuliste koniidide abil. Koniidid arenevad koniidikandjal või selle harudel enamasti

ahelatena, kusjuures vanim eos paikneb ahela tipus. Suur hulk eurootsialaadseid on sugulise protsessi hoopis minetanud või see esineb ainult erandlikult harva. Sellised, ainult konidiaalse arenemisjärguna tuntud seened kuuluvad süstemaatiliselt teisseente hulka (vt. lk. 103 ja 178). Sarnasuse tõttu seentega, mille sugulist arengujärku (askostaadiumi) tuntakse, käsitletakse neid aga allpool koos.

Seltsi kuulub mõnisada liiki (kirjeldatud on neid küll mitu tuhat), mis on enamasti mulla-saprobiondid; leidub aga ka taimede, inimese ja loomade parasiite. Paljud liigid on olulised mulla bioloogilistes protsessides, mõnedest toodetakse antibiootikume (näit. penitsilliini). Eestis pole seltsi liigilist koosseisu veel küllaldaselt uuritud.

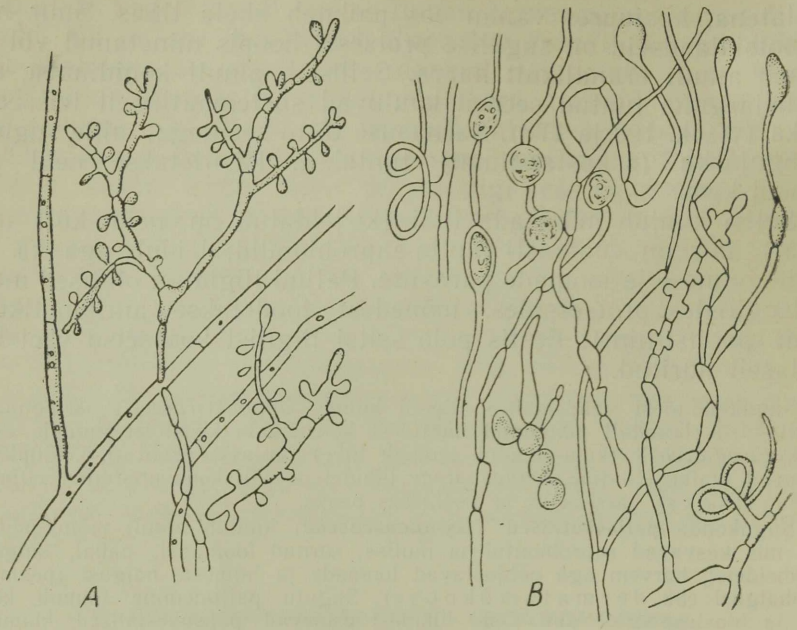
Sugukondadest vaadeldakse allpool kolme. *Gymnoascaceae*'t iseloomustab primitiivsete, hõredalt põimunud hüüfidest koosnevate kleistoteetsiumide esinemine. *Eurotiaceae*'l (kuhu kuulub enamik liike) on askokarbid n.-ö. tüüpilised, vastavad ülalkirjeldatule. *Onygenaceae* liikidel on viljakeha eristunud viljatuks (steriilseks) varreosaks ja fertiilseks peaks.

Sugukonda **paljaskotilised** (***Gymnoascaceae***) kuulub ainult mõnikümmend liiki, mis kasvavad saprobiontidena mullas, surnud loomadel, nahal, sulgedel, väljaheidetel, harvem aga põhjustavad loomade ja inimeste haigusi (peamiselt nahahaigusi ehk dermatomükoose). Sugutu paljunemine toimub koniidide ja blastospooride abil. Osal liikidest esinevad paksukestalised klamüdospoorid, samuti püsimütseel, mis koosneb omapärastest haakjatest rakkudest (joonis 55). Askokarbid on väikesed, harva kuni 2 mm läbimõõdus ja koosnevad hõredast korteksita hüüfide põimikust, milles asuvad korratult ümarad või pirnjad askused. Leidub nii homo- kui ka heterotallistlikke liike. Mullas leitakse sageli *Pseudogymus roseus*'t. *Ctenomyces mentagrophytes* põhjustab kariloomadel, juhuslikult ka inimesel mädaseid põletikke.



Joonis 55. *Ctenomyces serratus*'e püsimütseel. (Eidami j.)

Vegetatiivse mütseeli sarnasuse alusel loetakse siia sugukonda ka mitmeid selliseid dermatomükoose tekitavaid seeni, millel esineb ainult konidiaalne staadium. Tuntumad neist kuuluvad perekondadesse *Trichophyton* ja *Epidermophyton* (joonis 56).

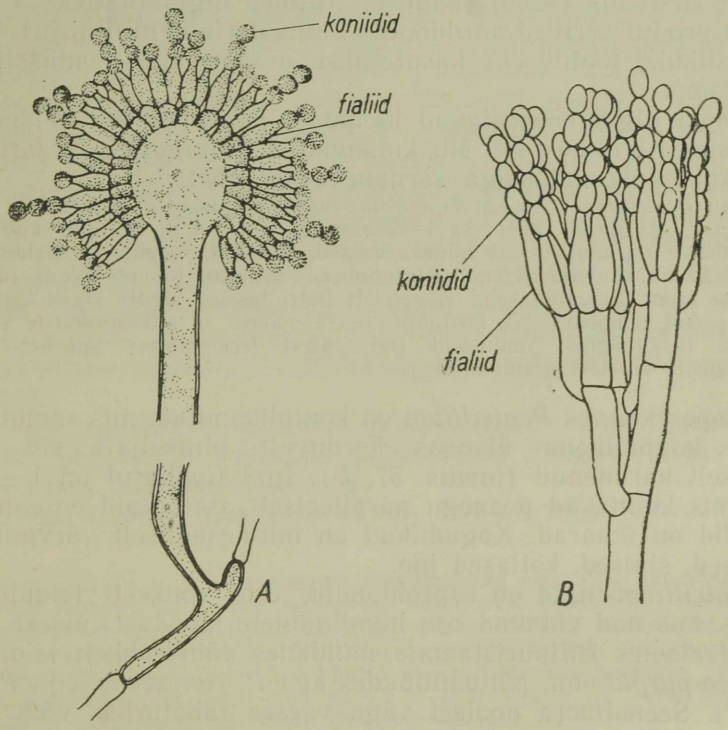


Joonis 56. *Trichophyton* (*A*) ja *Epidermophyton* (*B*). (Kaškini j.)

Sugukond *Eurotiaceae*. Saprobiondid mullas ja mitmesugustel lagunevatel, peamiselt taimse päritoluga ainetel; leidub ka mükoose tekitavaid loomade ja inimeste parasiite. Levimine toimub peamiselt äärmiselt rikkalikult moodustuvate koniidide abil, mis arenevad omapärase kujuga, lausa murusalt kasvavatel koniidikandjatel; viimaste kogumid on tuntud h a l l i t u s e n a. Suguline protsess on hästi uuritud näiteks *Monascus*-liikidel. Mütseelil areneb mitmetuumaline anteriid; selle aluselt kasvab paralleelselt asetunud või veidi ümber anteriidi keerduv askogeenne hüüfiharu, mis peagi jaguneb ülemiseks trihhogüünirakuks ja alumiseks askogooniks. Suguline protsess ja askuste teke toimuvad tüüpilisel viisil (vt. lk. 103). Kleistoteetsiumid on väikesed, palja silmaga vaevu nähtavad. Mõnikord muutuvad viljakeha kesta rakud paksuseinalisteks ja kleistoteetsium sklerootsiumilaadseks. Askused arenevad selles pärast ebasoodsa aastaaja (või tingimuste) möödumist.

Teistel seltsi liikidel on suguline protsess sageli lihtsustunud. Osal neist arenevad küll nii anteriid kui ka oogoon (näit. *Eurotium herbariorum*), kuid askogeensed hüüfid tekivad oogoonist ilma nende ühinemiseta. Osal liikidest arenebki ainult askogoon. Teistel ei teki sedagi ning askogeensete hüüfide teke algab tavaliste hüüfide tippude ühinemisega. Sageli esineb suguline protsess ja kleistoteetsiumide teke ainult erandina, enamik seene-eksemplare jääb konidiaalsesse staadiumi.

Hulk liike on sugulise arenemisjärgu (askostaadiumi) hoopiski kaotanud (või neil pole seda õnnestunud veel leida). Levinud on neist koniidikandjate iseloomuliku kuju järgi hästi äratuntavad teisperekonnad *Aspergillus* ja *Penicillium*. Need nimetused on antud konidiaalsetele arenemisjärkudele, mis kuuluvad süstemaatiliselt teisseente hulka (vt. lk. 178 ja 184). Teisperekondadeks (ja analoogiliselt sellega teissugukondadeks, -seltsideks ja ka -liikideks) nimetatakse neid selleks, et eristada konidiaalsete staadiumide süstematiseerimist tõelistest fülogeneetilise süstemaatika kategooriatest. Sama teisperekond võib ühendada mitme eri perekonna konidiaalseid arenemisjärke. Nii kuuluvad mitmed teisperekonna *Aspergillus* liigid (askustega arenemisjärgu põhjal) perekondadesse *Eurotium*, *Sartorya* ja *Emericella*, *Penicillium*-liigid aga perekondadesse *Carpenteles* ja *Talaromyces*. Suurem osa nende teisperekondade liikidest on aga tuntud ainult konidiaalses arenemisjärgus. Et taolist organismide «kahestumist» esineb ka paljudel teistel kottseentel, ongi juba puhtpraktilistel eesmärkidel otstarbekas sama liigi erinevatele



Joonis 57. Koniidikandjad:
A — Aspergillus; B — Penicillium.

arenemisstaadiumidele anda omaette nimed ja neid ka kahesuguselt klassifitseerida.

Teisperekonna *Aspergillus* koniidikandjad on tipul kerajalt puhetunud; seda osa katavad igakülgselt radiaalselt paiknevad sõrmjad kandjad — f i a l i i d i d, millel arenevad ahelatena paiknevad koniidid (joonis 57, *A*). Need on peaaegu kerajad, karedapinnalise kestaga, algul ühetuumalised, hiljem muutuvad osal liikidest hulgatuumalisteks. Koniidikandjad esinevad enamasti kogumikena.

Rohkelt leidub *Aspergillus*-liike mullas (eriti arvukalt lõunapoolsetel soojematel aladel, aga ka kuni Arktikani), kus nad lagundavad orgaanilisi aineid ja võtavad koos teiste mikroorganismidega osa huumuse moodustamisest. Paljud liigid põhjustavad kõikvõimalike ainete (toiduained, naha- ja tekstiilitooted jne.) riknemist; eriti ohtlikud on nad troopilistel aladel. Mitmete fermentide sisalduse tõttu kasutatakse *Aspergillus*-liike tööstuses — näiteks *A. niger*'it jt. sidrun- ja glükoonhappe tootmiseks, *A. fischeri*'t rasva saamiseks jne. Ida-Aasias on *A. oryzae* laialt kasutusel riisis sisalduva tärklise suhkrustamiseks, mis on esimeseks etapiks riisiviina (sake) saamisel. Mitmed liigid (näiteks *A. fumigatus*) produtseerivad antibiootilisi aineid (fumagilliini jt.), nende tööstuslikuks tootmiseks kasutatakse praegu aga peamiselt teisi organisme.

Mõned liigid põhjustavad loomadel ja ka inimestel haigusi, nn. a s p e r g i l l o o s e. Nii kutsuvad *A. fumigatus, A. flavus* jt. esile kopsutuberkuloosiga sarnanevat haigust.

Nagu *Penicillium*-, nii ka *Aspergillus*-liigid on raskesti määratavad. Olenevalt liigist, aga mitte vähem ka keskkonnatingimustest (eriti selle koostisest) võivad nende kogumikud olla näiteks valged, kollased, rohelised, mustad. Väga varieeruvad on ka mikroskoopilised tunnused. Seetõttu toimub liikide identifitseerimine seene kasvatamisega (tavaliselt Petri tassis) kindla koostisega söötmel ja samal temperatuuril, kusjuures peale makro- ja mikrotunnuste arvestatakse ka füsioloogilisi tunnuseid (erinevatest fermentidest tingitud võimet mitmesuguste ainete lagundamiseks).

Teisperekonnas *Penicillium* on koniidikandjad, mis samuti kasvavad kogumikena ülaosas korduvalt pintseljalt või luuakujuliselt harunenud (joonis 57, *B*). Igal tippharul on 1—4 fialiidi, mis kannavad peaaegu paralleelselt asetsevaid eoseahelaid. Koniidid on ümarad. Kogumikud on mitmesuguselt värvunud — rohelised, sinised, kollased jne.

Penicillium-liigid on saprobiondid, eriti rohkesti leidub neid mullas, kus nad võtavad osa humiinainete moodustamisest. Eesti karbonaatsetes kultuuristamata muldades võib rohkelt leida liiki *P. roseo-purpureum*, põllumuldades aga *P. canescens*'it ja *P. nigricans*'i. Seenefloora poolest väga vaeses rabaturbas võib (selle ülemises kihis) ohtralt leida *P. spinulosum*'it. Kõlvikute kultuuristamisel suureneb tunduvalt *Penicillium*'ide arvukus ja floora liikide arv.

Ka *Penicillium*-liigid põhjustavad produktide hallitamist ja riknemist. Nad kahjustavad ka säilitatavaid köögi- ja puuvilju. *P. italicum* ja *P. digitatum* on tuntud tsitrusviljade kahjustajaid. Laos seisvatel õuntel areneb *P. expansum*. *P. rugulosum* parasiteerib sidrunhappe tootmisel kasutataval *Aspergillus niger*'il.

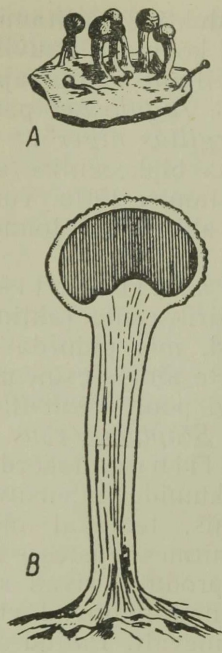
Mitmed liigid leiavad kasutamist oma biokeemilise aktiivsuse ja bioloogiliselt aktiivsete ainete moodustamise tõttu. Tuntud rokfori juustu valmistatakse *P. roquefortii* abil, mille toimel hüdrolüüsuvad piimarasvad.

Eriti olulised on käsitletavad seened antibiootikumide valmistamisel. Nii nimetatakse seente, kiirikseente (aktinomütseetide) ja bakterite poolt tekitatud aineid, mis pidurdavad teiste mikroorganismide ja seente kasvu. Selliste ainete esinemine avastati 1928. a. inglise teadlase A. Flemingi poolt *Penicillium notatum*'i juures, mis oli sattunud bakteri *Staphylococcus aureus*'e kultuuri. 1941. aastal tarvitati penitsilliini esmakordselt raviotstarbel. Sellest peale algas antibiootikumide intensiivne uurimine, tootmine ja kasutamine meditsiinis, teataval määral ka taimehaiguste tõrjes. Ilmnes, et sajad mitmesugustesse seene- ja kiirikseene-rühmadesse kuuluvad liigid produtseerivad antibiootikume, mis on spetsiifilise toimega — nad mõjuvad erinevatele mikroobidele (või nende rühmadele) erinevalt. Paljud avastatud antibiootikumid on jäänud kasutamata, sest nad ei vasta põhinõuetele (inimesele toksilise toime puudumine, püsiva koostise ja kontsentratsiooniga preparaadi saamise võimalus, küllalt lihtne tootmistehnoloogia jm.). Mitmeid antibiootikume, mille keemiline olemus on välja selgitatud, toodetakse praegu juba sünteetiliselt. Sünteesida osatakse ka penitsilliini, kuid seni on *P. notatum*'i ja *P. chrysogenum*'i kasvatamine suurtes fermentaatorites tunduvalt odavam. Toitekeskkonnana kasutatakse maisiekstrakti ja laktoosi lahust, millesse on lisatud ka teisi aineid. Oluline on toodangurohkete tüvede aretamine, milleks sageli kasutatakse mutageenseid tegureid.

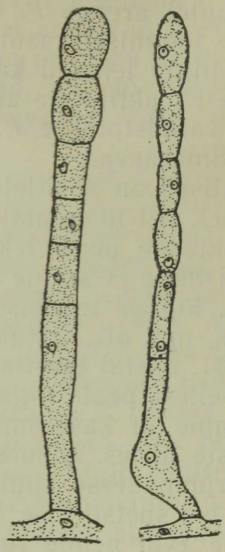
P. nigricans'ist toodetakse griseofulviini, mida kasutatakse mõnede mükooside (seentest põhjustatud haiguste) raviks ja taimekaitses seenhaiguste vastu.

Antibiootikume moodustavad ka paljud teised *Penicillium*'i-liigid.

Vähem kui 10 liigiga sugukonna ***Onygenaceae*** esindajad kasvavad saprobiontidena loomsel, sarvaineid sisaldaval substraadil (kõdunevad sarved, kabjad, suled jne.). Kleistoteetsium on mõne millimeetri kuni sentimeetri suurune ja koosneb jalast ning peajast fertiilsest osast (joonis 58). Askospooride valmides moonduvad askokarbi sisu hüüfid eoseid kohevana hoidvaks põimikuks, mis meenutab kapilliitsiumi (vrd. lk. 79 ja 163). Eestis on veise äravisatud sarvedelt ja hobusekapjadelt leitud *Onygena equina*'t.



Joonis 58. *Onygena equina* kleistoteetsiumid (*A*). (*B* — läbilõige suurendatult). (Engleri, Prantli j.)



Joonis 59. Jahukasteliste (*Erysiphaceae*) koniidikandjad koniidide ahelaga. (Foëxi j.)

Selts jahukastelaadsed — *Erysiphales*

Seltsi ainsasse sugukonda ***Erysiphaceae*** kuuluvad õistaimede obligaatsed ektoparasiidid. Mütseel moodustab lehtede, noorte okste, pungade jne. pinnal palja silmaga vaadates jahusena näiva valge või veidi hallika kirme, mis koosneb mütseelist ja lihtsatest koniidikandjatest. Hüüfidest tungivad peremeestaime epidermirakkudesse haustorid. Ainult mõned liigid on endoparasiidid: nende mütseel laiub taime mesofüllis. Hiljem arenevad mütseelil väikesed tumedad, peaaegu kerajad kleistoteetsiumid.

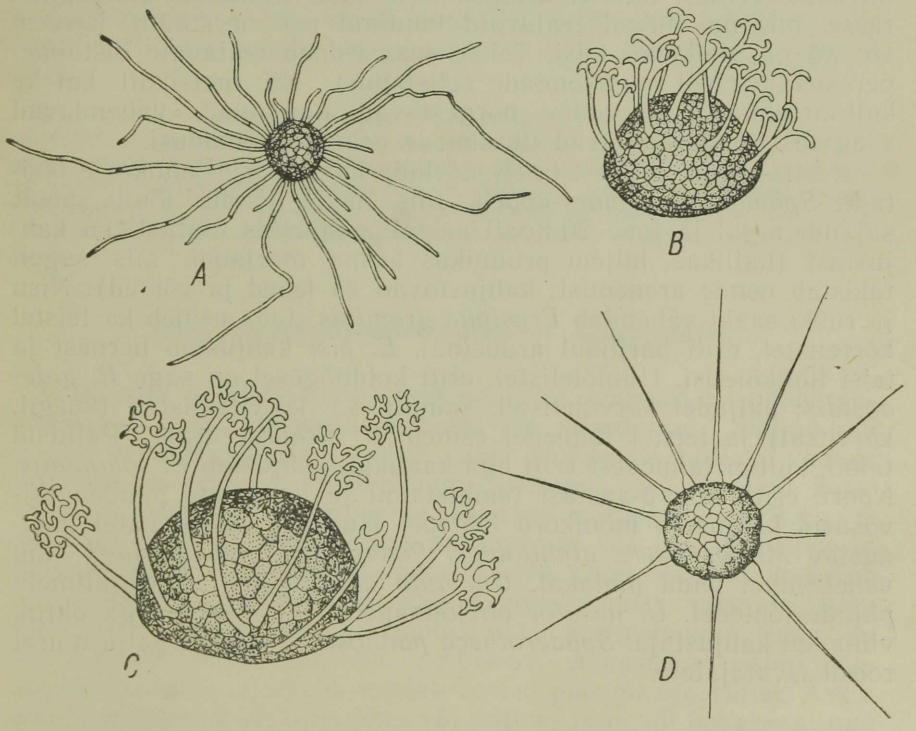
Peremeestaime nakatumisest kuni koniidikandjate moodustumiseni kulub ainult mõni päev. Need on lühikesed või kaunis pikad spetsiaalsed püstised hüüfid, millel arenevad üksteise järel vabanevad üksikud koniidid või sagedamini terve ahel koniide (joonis 59). Viimastest kõige vanem paikneb tipus. Koniidid on ellipsoidsed või siis silinderjad, kuid tavaliselt ümardunud tippudega. Konidiaalses arengujärgus, mis kuulub teisperekonda *Acrosporium*, pole jahukasteliste liikide eristamine võimalik. Üsna palju-

del (eriti introdutseeritud) taimedel ongi meil leitud ainult seda arengujärku.

Koniidid ei vaja idanemiseks suurt õhuniiskust; seen levib kõige massilisemalt just kuivadel suvedel. Ka esinevad nad sagedamini parasvöötme kuivematel aladel. Suhteliselt kergemini nakatuvad hästi arenenud, kuid närtsinud taimed.

Seene naaberhüüfidel arenevad anteriidne ja oogoonne haru, mis võivad teineteise ümber keerduda. Esimene neist diferentseerub üherakuliseks jalaks ja üherakuliseks ühetuumaliseks anteriidiks. Teise tipus areneb ühe- või mitmerakuline askogoon (ilma trihhogüünita). Pärast anteriidi tuuma üleminekut askogooni arenevad askogeensed hüüfid; askused on noores kleistoteetsiumis algul ebaühtlasel kõrgusel, hiljem aga asetsevad enam-vähem ühel tasapinnal, täites peaaegu kogu kestaga ümbritsetud õõnsust. Tuntakse nii homotallistlikke kui ka heterotallistlikke liike.

Askusi areneb kleistoteetsiumis tavaliselt 5—30, perekondades *Podosphaera* ja *Sphaerotheca* aga ainult üks; nad on laiad, sageli äraspidimunaja kujuga. Eoseid areneb askuses tüüpiliselt 8,



Joonis 60. Jahukasteliste kleistoteetsiumid iseloomulike ripikutega. (Blumeri, Golovini j.)

mõnedel liikidel 4 või isegi ainult 2 (*Erysiphe cichoracearum*). Viimasel puhul osa kaheksast tuumast või isegi juba arenema hakanud noored askospoorid degenereeruvad.

Kleistoteetsiumid on enamikul jahukastelistest varustatud korteksi omapäraste väljakasvudega — r i p i k u t e g a, mis paiknevad enamasti ekvatoriaalselt. Need võivad olla hüüfilaadsed (*Erysiphe, Leveillula*), nõeljad ja puhetunud alusega (*Phyllactinia*), keerdunud tipuga (*Uncinula*) või tipus põdrasarvjalt harunenud (*Microsphaera*, joonisel 60 vastavalt *A, D, B, C*). Mõnedel liikidel tõstavad ripikud valminud kleistoteetsiumi mütseelilt lahti, soodustades nii nende levikut; võimalik, et ripikud võimaldavad ka viljakehade zoohooriat.

Kleistoteetsiumid valmivad sügisel; algul on nad heledad, hiljem tumepruunid. Askokarbid talvituvad surnud taimekudedel. Kotteosed valmivad ja vabanevad lõhestuvast viljakehast kevadel. Osa liike võib talvituda ka mütseelina rohelistel lehtedel, võrsetes või pungades.

Jahukastelaadseid tuntakse alla 150 liigi; neist on Eestis leitud 65 liiki 419 peremeestaime liigil (viimaste seas on ka rohkesti introdutseeritud taimi). Mõnedel liikidel tuntakse bioloogilisi rasse, mis nakatavad teatavaid kindlaid peremeestaimi, harvem võivad nakatada ka teisi. Teiste seas esineb teatavate õistaimeperekondade või sugukondade eelistamist. Nii metsikuil kui ka kultuurtaimedel kasvades nõrgestavad nad neid, vähendavad saagikust ja halvendavad ilutaimede dekoratiivomadusi.

Eestis leitud liikidest tuleb märkida karusmarja-jahukaste tekitajat *Sphaerotheca mors-uvae*'t, mis meile jõudis lõuna poolt sajandi algul ja juba 20-ndail aastail põhjustas ulatuslikku kahjustust (hallikas, hiljem pruunikas kirme marjadel, mis sageli takistab nende arenemist; kahjustuvad ka lehed ja võrsed). Nisu ja rukki saaki vähendab *Erysiphe graminis*; teda esineb ka teistel kõrrelistel, eriti harilikul aruheinal. *E. pisi* kahjustab hernest ja teisi liblikõielisi. Huulõielistel, eriti koldnõgesel on sage *E. galeopsidis*; paljudel korvõielistel, samuti ka kõrvitsalistel (kurgil, kõrvitsal) ja teistel taimedel esineb *E. cichoracearum*. Paljusid taimi, kultuurtaimedest eriti aga kaalikat, kahjustab *E. communis*. Noori, eriti kuni 3-aastasi tammetaimi ja vanemate puude vesivõsusid kahjustab mõnikord lehtedel lausalist valget katet moodustav *Microsphaera alphitoides*. *Podosphaera aucupariae*'t võib vahetevahel leida pihlakal, *Uncinula adunca* on sage mitmete pajude lehtedel. *U. necator* on lõunapoolsetel aladel väga ohtlik viinapuu kahjustaja. *Sphaerotheca pannosa* valmistab palju muret roosikasvatajatele.

Sugulise protsessi tulemusena arenevad ümarad, tipus avaga varustatud viljakehad — periteetsiumid ehk sulgeoslad.

Selles arenevad askogeensetel hüüfidel korrapäraselt (paralleelselt) asetsevad askused, mis moodustavad periteetsiumi põhja, aga sageli ka külgi vooderdava hümeeniumi. Periteetsiumi suue on sageli kaelakujuliselt pikenenud või isegi ümarast osast palju kordi pikema kaelaga. Askospoorid vabanevad suudme kaudu. Periteetsiumid paiknevad sageli stroomas — padjakujulises või mingi muu vormiga steriilsete (haploidsete) hüüfide tihedas põimikus.

Varem moodustasid tungalseened kunstliku süsteemi ühiku, kuhu koondati seened ainult ühe tunnuse — periteetsiumi olemasolu järgi. Viimastel aastakümnetel on (eriti tänu rootsi mükoloogi J. A. Nannfeldti töödele) hakatud arvestama olulisemaid tegureid — periteetsiumi ja askuste ehituse üksikasju jm. Et aga enamik liikidest on põhjalikumalt uurimata, on klassi jaotamine seltsideks, eriti aga seltsidesisene (sugukondade, perekondade) süstemaatika veel ebaselge ja põhineb suures osas meelevaldselt valitud tunnustel, s. t. on kunstlik.

Tungalseeni tuntakse üle 6000 liigi; nende seas leidub nii taimeparasiite kui ka saprobionte mitmesugustel substraatidel. Paljudel liikidel esineb suhteliselt iseseisev konidiaalne arenemisjärk.

Alljärgnevalt vaadeldakse klassist kolme seltsi: *Sphaeriales* — millel periteetsiumid ja strooma (kui see esineb) on tumedalt värvunud, nahkja või söelaadse konsistentsiga; *Hypocreales*, millel need on heledavärvuselised ning pehmed (sageli vahajad või lihakad), ja *Clavicipitales*, mille periteetsiumid asuvad samuti kaunis heledas stroomas. Askuste ülaosas on paks mütsitaoline väliskiht, mida läbib pikk poor. Eosed, erinevalt eelmiste seltside esindajatest, on niitjad.

Selts keraskottseenelaadsed — *Sphaeriales*

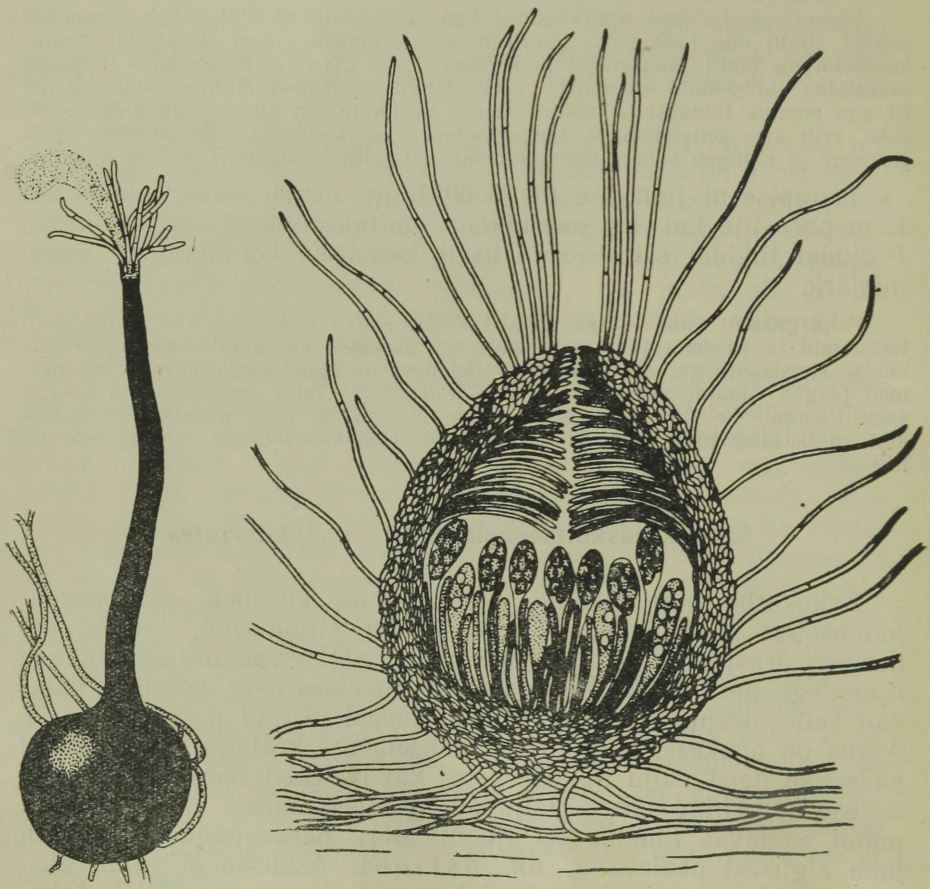
Askokarbi (periteetsiumi) kest on tume, koosneb pseudoparenhüümsetest hüüfirakkudest. Askused on silinderjad, tõlvjad või harvem äraspidimunajad, nende vahel paiknevad niitjad, vabade tippudega parafüüsid. Periteetsiumi ülemises osas (kaelas) katavad selle sisepinda parafüüside-sarnased niitjad perifüüsid. Askus on õhukese, ainult tipus paksenenud kestaga. Askospoorid pääsevad neist välja tipmise poori kaudu. Osal seentest limastub askuse sein ning eosed väljuvad periteetsiumist vihmase ilma puhul paisuvas limamassis (joonis 61); periteetsiumi tipus on juba algusest peale ava, nn. ostiool. Askused ei valmi üheaegselt, mistõttu viljakeha toodab eoseid pikema aja vältel. Askospoorid asetsevad eoskotis ühes või mitmes reas või kobarana; nad võivad olla hüaliinsed või värvunud, ühe-, harvem kahe- või mitmerakulised ning väga erineva ehituse ja kujuga.

Osal liikidest esinevad anteriid ja askogoon, teistel on anteriid oma funktsiooni kaotanud ning dikaarüoni teke toimub askogooni tuumade ligistumisel. Kahe somaatilise raku vahel võib esineda ka suguline protsess. Mõnikord arenevad väikesed spermaatsiumidena funktsioneerivad mikrokoniidid. Suuremal osal liikidest pole sugulise protsessi iseloomu veel uuritud.

Sugutu paljunemine toimub väga mitmesuguste koniidide abil. Selle väga suure seltsi esindajaist on seni Eestis leitud ainult umbes 40 liiki.

Rohkearvulistest sugukondadest käsitletakse allpool ainult osa.

Siugsuudmeliste (***Ophiostomaceae***) sugukonnas on periteetsiumid peene kaelaga, mille pikkus ületab mitmekordselt alumise,



Joonis 61. *Ceratocystis ulmi* periteetsium.
Kaela suudmest väljub limamass askospooridega. (Buismani j.)

Joonis 62. Läbilõige *Chaetomium globosum*'i periteetsiumist (Arxi, Mülleri j.)

keraja osa läbimõõdu (see on umbes 0,1—0,4 mm). Eosed pääsevad sellest välja koos limamassiga. Koniidid arenevad enamasti pintseljate kimpudena asetsevatel kandjatel.

Vähem kui sajast liigist on enamik saprobiondid, vähesed aga taimede h a d r o m ü k o o s e (juhtteede ummistuse tõttu närtsimist ja kuivamist) põhjustavad õistaimede parasiidid.

Jalakasurma tekitaja *Ceratocystis ulmi* (joonis 61), mis Eestisse levis 1930-ndail aastail, põhjustab sageli jalakate kuivamist. Elavatel puudel areneb seene konidiaalne staadium (teisliik *Graphium ulmi*). Periteetsiumid ilmuvad surevale või juba kuivanud puidule. Selline parasiitse konidiaalse järgu ja saprofüütse sugulise staadiumi järgnevus on iseloomulik paljudele kottseentele. Selle seene eoseid levitavad maltsaüraskid.

Paljud *Ceratocystis*'e-liigid põhjustavad okaspuude (meil eriti männi) maltspuidu värvuse muutust, s i n e t u s t. See on tavaline puidurike ehk nn. laohaigus. Seen toitub puidu parenhüümrakkude sisust, jättes terveks rakuseinad; seetõttu ei riku sinetus märgatavalt puidu tehnilisi omadusi. Eestis on määratud liik *C. coerulea*.

Karuskeraliste (***Chaetomiaceae***) sugukonnas on periteetsiumid samuti väikesed, pika kaelaosaga ja ilma stroomata, kuid üleni kaetud ülaosas sageli kähardunud või harunenud harjastega (joonis 62). Askospoorid on tumedad, üherakulised.

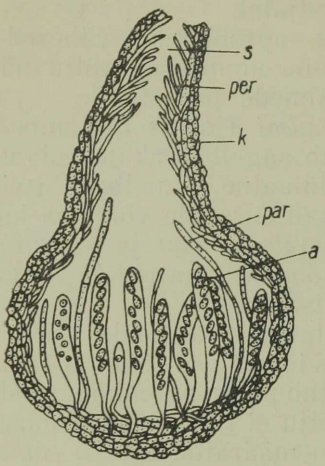
Sugukonda kuulub kolmveerandsada liiki (peamiselt perekonnas *Chaetomium*). Saprobiontidena toituvad nad puidust ja on mullas tähtsad tselluloosilagundajad; kahjustavad ka riideid (eriti troopikas), paberit, raamatuid.

Sugukonnas ***Sordariaceae*** on periteetsiumid seltsile tüüpilise pirnja kujuga (joonis 63). Nad on tumedad, paljad või pehmekarvased. Askused on tõlvjad või silindrilised; parafüüsid on sageli küll olemas, kuid kaovad askuste küpsemise ajaks. Eosed on tumepruunid või mustad, ornamenteeritud pinnaga.

Sordariaceae-liigid on koprotroofsed või saprobiondid kõdunevatel taimejäänustel. Eestis on leitud kõdunenud kändudelt *Lasiosphaeria spermoides*'t. *Neurospora sitophila*, punane leivaseen on tülikas kahjustaja leivatööstuses. Eriti tuntud on sugukonna liigid aga sobiva objektina füsioloogilisteks ja geneetilisteks uurimisteks: neid on hõlpus kasvatada ning nende suguline protsess on väga mitmekesine. Uurimisel on selgunud, et *Sordaria*-liikide valminud askus sirutub tipuga periteetsiumi suudmeni ning paiskab välja kokkukleepunud eosed; seejärel langeb askus kokku ning tema asemele sirutub uus. Tõenäoliselt esineb selline eoste levitamise moodus ka paljudel teistel tungalseentel.

Süsikuliste (***Xylariaceae***) sugukonna mahtu käsitleb peaaegu iga süstemaatik erinevalt. Seentel on tavaliselt hästi arenenud strooma, mis võib olla madala padjakese taoline, paksult koorikjas, kerajas, tõlvjas, põõsasjalt harunenud jne. (joonis 64). Algul arenevad sellel (koniidikandjatel) koniidid, hiljem võib strooma pinnal näha punktidena ostioole — süvenenud periteetsiumide suudmeid. Strooma on väliselt ikka tume, sageli must, kuid heleda (valge) sisuga. Periteetsium on tüüpilise ehitusega; askospoorid on tavaliselt üherakulised, ebasümmeetriliselt ellipsoidsed, mustjad. Askuste vahel leidub rohkesti niitjaid parafüüse. Mõnedel liikidel arenevad viljakehad strooma p i n n a l.

Süsikulised on enamikus saprobiondid puidul, puukoorel, surnud rohttaimede vartel, ka koprobiondid.





Joonis 63. *Sordaria* periteetsium:
s — periteetsiumi suue; *k* — kest; *per* — perfüüsid; *par* — parafüüsid; *a* — askused askospooridega (Gwynne-Vaughani, Barnesi, Gäumanni j.)

Joonis 64. *Cordyceps militaris*'e stroomad. (Tulasne'ide j.)

Sugukonna väga rohkearvulistest liikidest tuntakse Eestis kümne ümber. Silmatorkavamad on puidu-saprofüüdid — kerajate, 2—5 cm läbimõõduga stroomadega süsimust *Daldinia concentrica*, mida sageli võib leida surnud lepa- ja kaseokstel (eriti põlendikel), nuiakujuliste, kuni 8 cm kõrguste stroomadega tõlvsüsik (*Xylaria polymorpha*), põdrasarvjalt harunev *X. hypoxylon* jt.

Musttõveliste (***Diaporthaceae***) sugukonna sageli rohekad periteetsiumid arenevad enam või vähem märgataval stroomal, mis kasvades haarab endasse sageli ka peremeestaime osi. Askused asuvad jalakesel, mis hiljem laguneb; lahtised askused ja askospoorid täidavad valminud viljakeha keraja massina. Askuse tipp on kuppeljas; pärast askuse kesta limastumist ja lagunemist jääb ta eoste sekka püsima. Askospoorid on ellipsoidsed või allantoidsed, hüaliinsed või rohekaspruunid ja üherakulised. Sageli esineb p l e o m o r f i s m: seen võib eri arenemisjärkudes olla erineva ehitusega, esineda suhteliselt iseseisvate vormidena, mille levik võib olla erinev. Nii võib eristada askustega (sugulist) staadiumi ning konidiaalset arenemisjärku (või mõnikord isegi mitut omavahel erinevat konidiaalset staadiumi).

Väga liigirikas sugukond koosneb peamiselt parasiitidest või seentest, mis algul on parasiidid, hilisemas arenemisastmes aga juba surmatud kudede saprobiondid. Meil on sugukond veel vähe uuritud; üks kahjulikumaid liike on musta kõrremurdetõve tekitaja *Gaeumannomyces graminis*, mis põhjustab kõrreliste (eriti nisu, talirukki ja odra) haigestumist. *Glomerella lindemuthianum* on tuntud peamiselt oma konidiaalse staadiumina (vt. lk. 181), *G. cingulata* on õuna-mõrumädaniku tekitaja teisseene *Colletotrichum gloeosporoides*'e suguliseks arenemisjärguks (vt. lk. 181).

Keraskottseenelaadsete järele paigutatakse mõnedes süsteemides veel selts ***Pyrenulales***. Siia kuuluvad eriti sugulise protsessi osas vähe uuritud ja päritolult mitmesugused (mitmete kerakottseenelaadsete sugukondadega seotud) seened, mis koos vetikatega moodustavad luulissamblikulaadsed (vt. lk. 294). Seltsi kuulub üle 2000 liigi.

Selts helekottseenelaadsed — *Hypocreales*

Periteetsiumi sein on hele, koosneb pseudoparenhüümsetest hüüfirakkudest. Askokarbi ehitus sarnaneb keraskottseeneliste juures kirjeldatuga, kuid askokarbi suue on alati lühike. Väga sageli paiknevad nad samuti heledal pehmel (vahajal, lihakal, pehmenahkjal) stroomal või on sellesse süvenenud. Osal liikidest esinevad pseudoparafüüsid — parafüüsilaadsed steriilsed niitjad moodustised, mis kasvavad aga periteetsiumi ülaosast alla, põhjani. Askused on õhukese seinaga; askospoorid on heledad (harva pruunid), ühe-, kahe- või mitmerakulised. Sugutu paljunemine esineb paljudel liikidel; koniidikandjad võivad areneda noorel stroomal. Koniidikandjad tekivad hajusalt, kimpudena või pükniidides. Sugulist protsessi on uuritud ainult vähestel liikidel; üldjoontes on see sarnane keraskottseente juures kirjeldatuga.

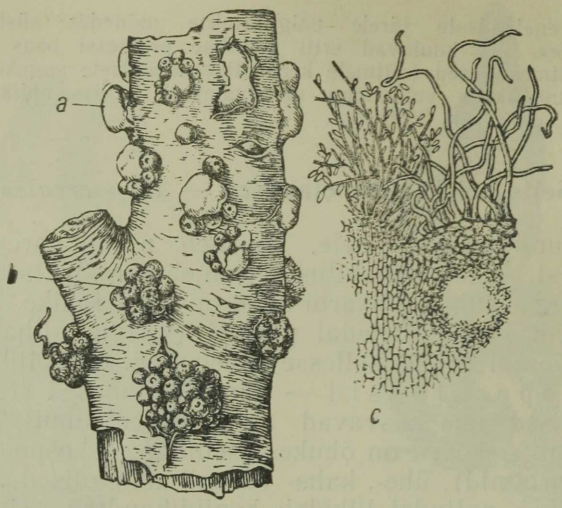
Seltsi kuuluvad liigid on enamikus saprobiondid; küllalt rohkesti leidub ka parasiite (peamiselt õistaimedel, harvem kandseente viljakehadel, üksikud putukatel). Umbes tuhandest tuntud liigist viiakse edasisel uurimisel tõenäoliselt suur osa üle keraskottseenelaadsete seltsi. Eestis on helekottseenelaadseid uuritud veel lünklikult; seni on leitud 22 liiki.

Tavaliselt eristatakse seltsis kaht sugukonda. *Hypocreaceae*-liikidel on periteetsiumid stroomasse süvenenud, eosed tavaliselt kaherakulised. Sugukonnas *Nectriaceae* on periteetsiumid stroома pinnal, sellesse veidi süvenenud või arenevad hoopis stroomata. Eosed on ühe-, kahe- või mitmerakulised. Parasiitsed vormid kuuluvad peamiselt viimasesse sugukonda.

Helekottseeneliste (***Hypocreaceae***) sugukonna esindajate kaherakulised eosed lagunevad juba askuses ning seetõttu on valminud askused 16-eoselised. Eestis võib kõduneval puidul kohati leida määrdunud-rohekaskollast *Hypocrea citrina*'t. Perekonna *Hypomyces* liigid on parasiidid ja saprobiondid lehikuliste ja torikuliste viljakehadel. Stroома esineb neil viltja mütseelipõimikuna, mida nimetatakse subiikulumiks. Eestis on leitud 7 liiki, puravikel esineb näiteks sageli *H. chrysospermus*.

Komuseeneliste (***Nectriaceae***) sugukonnas on askused tavaliselt 8-eoselised, õhukesekestalised. Parafüüse on vähe või nad puuduvad hoopis. Sugukonda kuulub 300 liigi ümber.

Tuntuima, komuseente (*Nectria*) perekonna paremini uuritud esindaja on punane komuseen, *N. cinnabarina*, mis Eestiski sageli kasvab puude ja põõsaste (näit. sõstarde) surnud okstel, harva esineb ka parasiidina. Oksa koore all kujunevad roosakad sporodohhid — polstri- või padjakujulised pseudoparenhüümsed stroomad, mis hiljem koore alt välja tungivad ja oranžpunaseks muutuvad (joonis 65). Algul katavad selle pinda koniidikandjad



Joonis 65. *Nectria cinnabarina* stroomad (*a*) ja periteetsiumid (*b*); *c* — koniidikandjad stroomal. (Tulasne'i j.)

üherakuliste, üksikult tekkivate koniididega. Hiljem arenevad nende asemel periteetsiumid. Askuses on 8 kaherakulist eost, mis annavad idanedes mütseeli. Askuste tekkele eelnevat sugulist protsessi tuntakse halvasti.

Erinevatel komuseene liikidel on konidiaalne arenemisjärk erinev ning kuulub teisseente eri rühmadesse. Nii on viljapuu-seenvähi tekitajal *N. galligena*'l koniidid sirpjad, vaheseintega, *Fusarium*'i-tüüpi (vt. lk. 186). Haigus on meil õunapuudel väga levinud, kahjustab harva ka pirnipuid. Vähihaavad pikenevad tüvel aastas 0,2—3 cm võrra, nõrgestavad puud ja põhjustavad suurte okste murdumist.

Ka paljude teiste komuseeneliste liikide konidiaalne staadium kuulub teisperekonda *Fusarium*. *Calonectria graminicola* vastav arengujärk *F. nivale* on tuntud taliviljade lumiseene põhjustajana (lk. 186). *Gibberella zeae* (teisliik *F. graminearum*) tekitab rukkil, kaeral ja nisul uimastavat punakastet. Nakatunud terad ja nendest saadud jahu on väga mürgised; seda täheldatakse peamiselt Ida-Aasias. Seen esineb ka Eestis, kuid tõenäoliselt ainult konidiaalses arenemisjärgus. Viimasel ajal seen meil mürgistusi põhjustanud pole. *G. fujikuroi*, mis pärineb Kaug-Idast, toodab hormoonitaoliste ainete kompleksi, mida nimetatakse giberelliiniks. Seda saadakse seene kasvatamisel kultuuris ning kasutatakse õistaimede kasvustimulaatorina (eriti aianduses).

Selts tungalteralaadsed — *Clavicipitales*

Ka selles seltsis arenevad periteetsiumid heledas või eredalt värvunud pehmevõitu konsistentsiga stroomas. Mõnikord on periteetsiumi enese sein vähe arenenud (ta on vaid õõnsuseks stroomas), suue on kaunis lühike nagu kõigil tungalseentel, välja arvatud osa keraskottseenelaadseist. Askused on pikad, silindrilised, tipus on neil mütsitaolise paksenenud kestaga osa, mida läbib poor. Parafüüse leidub ainult periteetsiumi seintel, mitte aga selle põhjas askuste vahel. Askospoorid on niitjad, sageli lagunevad nad vabanedes tükikesteks, mis idanevad iseseisvalt. Konidiaalne arenemisjärk esineb paljudel liikidel ja rohkearvuliselt.

Seltsi enam kui sada liiki kuuluvad kõik ühte sugukonda ***Clavicipitaceae***; nad on parasiidid õistaimedel, harvem putukatel või teistel seentel. Eestis on seni leitud 6 liiki.

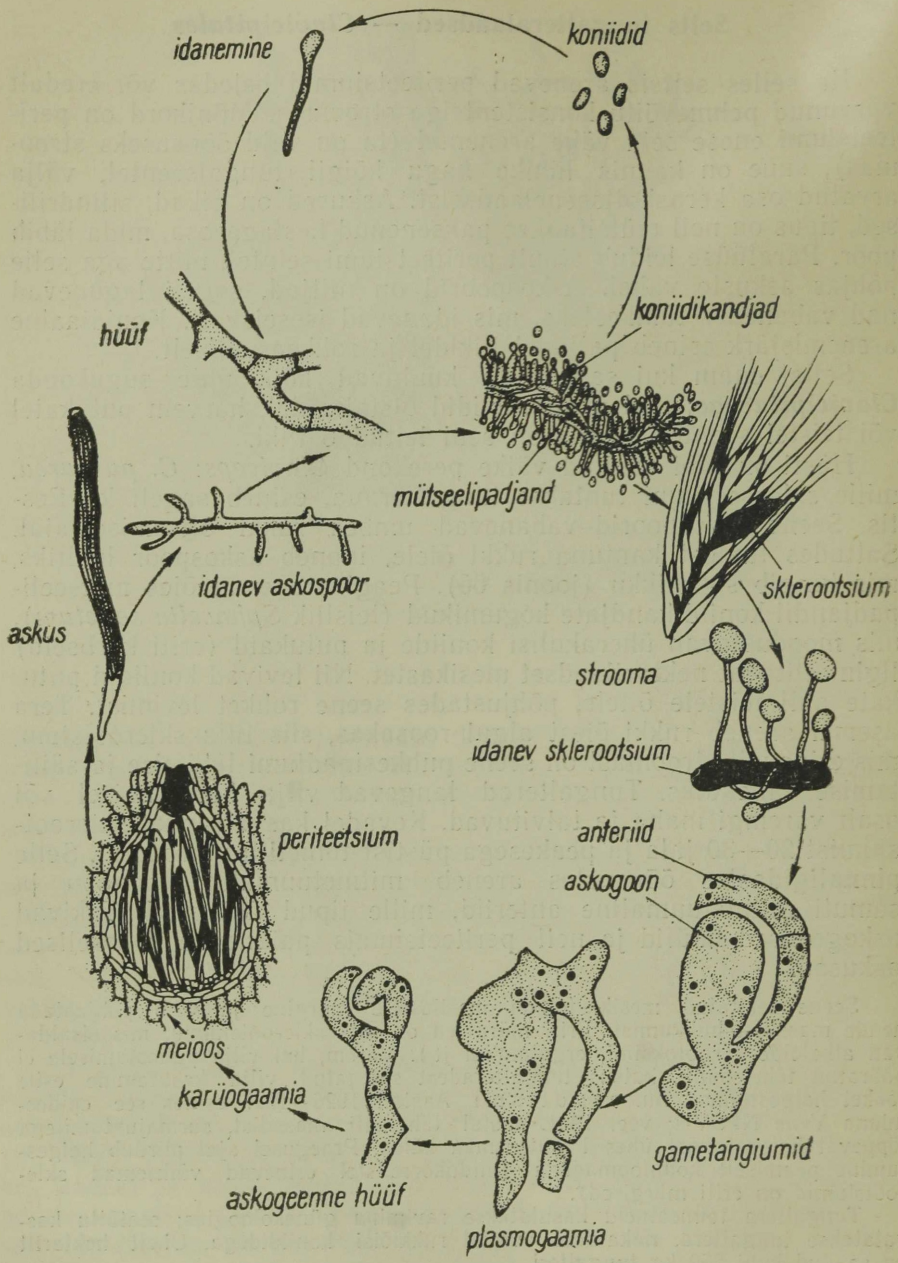
Hästi on läbi uuritud väike perekond *Claviceps*: *C. purpurea*, mille sklerootsiumi tuntakse tungalterana, esineb sageli ka Eestis. Seene askospoorid vabanevad umbes rukki õitsemise ajal. Sattudes tuulest kantuna rukki õiele, idaneb askospoor hüüfiks, mis tungib sigimikku (joonis 66). Peagi arenevad õies mütseelipadjandil koniidikandjate kogumikud (teisliik *Sphacelia segetum*), mis moodustavad üherakulisi koniide ja putukaid (eriti kärbseid) ligimeelitavat nektarilaadset mesikastet. Nii levivad koniidid putukate abil teistele õitele, põhjustades seene rohket levimist. Tera asemel areneb rukki õiest algul roosakas, siis lilla sklerootsium, mis erinevalt stroomast on seene puhkestaadiumi läbimise ja säilitamise vahendiks. Tungalterad langevad vilja koristamisel või osalt varemgi maha ja talvituvad. Kevadel kasvab igast sklerootsiumist 20—30 jala ja peakesega püstist tumelillat stroomat. Selle pinnaligidastes õõnsustes areneb mitmetuumaline oogoon ja samuti mitmetuumaline anteriid, mille tipud ühinevad. Tekivad askogeensed hüüfid ja neil periteetsiumis paiknevad 8-eoselised askused.

Seene tekitatud mesikaste on mesilastele mürgine ja võib põhjustada nende massilist hukkumist. Eriti mürgised on aga sklerootsiumid, mis sisaldavad alkaloide (ergotoksiini, ergotamiini jt.). Varem, kui vilja puhastamisele ei pööratud tähelepanu, kutsus tungalteradest saastatud vilja kasutamine esile rasket haigestumist, nn. e r g o t i s m i. Aastail 1926—1927 esines see epideemiana Vene NFSV-s; veel 1951. aastal täheldati massilist, surmajuhtumitega lõppevat haigestumist ühes Prantsusmaa külas. Praegusel ajal piirdub haigestumine peamiselt koduloomadega (niidukõrrelistel esinevad väiksemad sklerootsiumid on eriti mürgised).

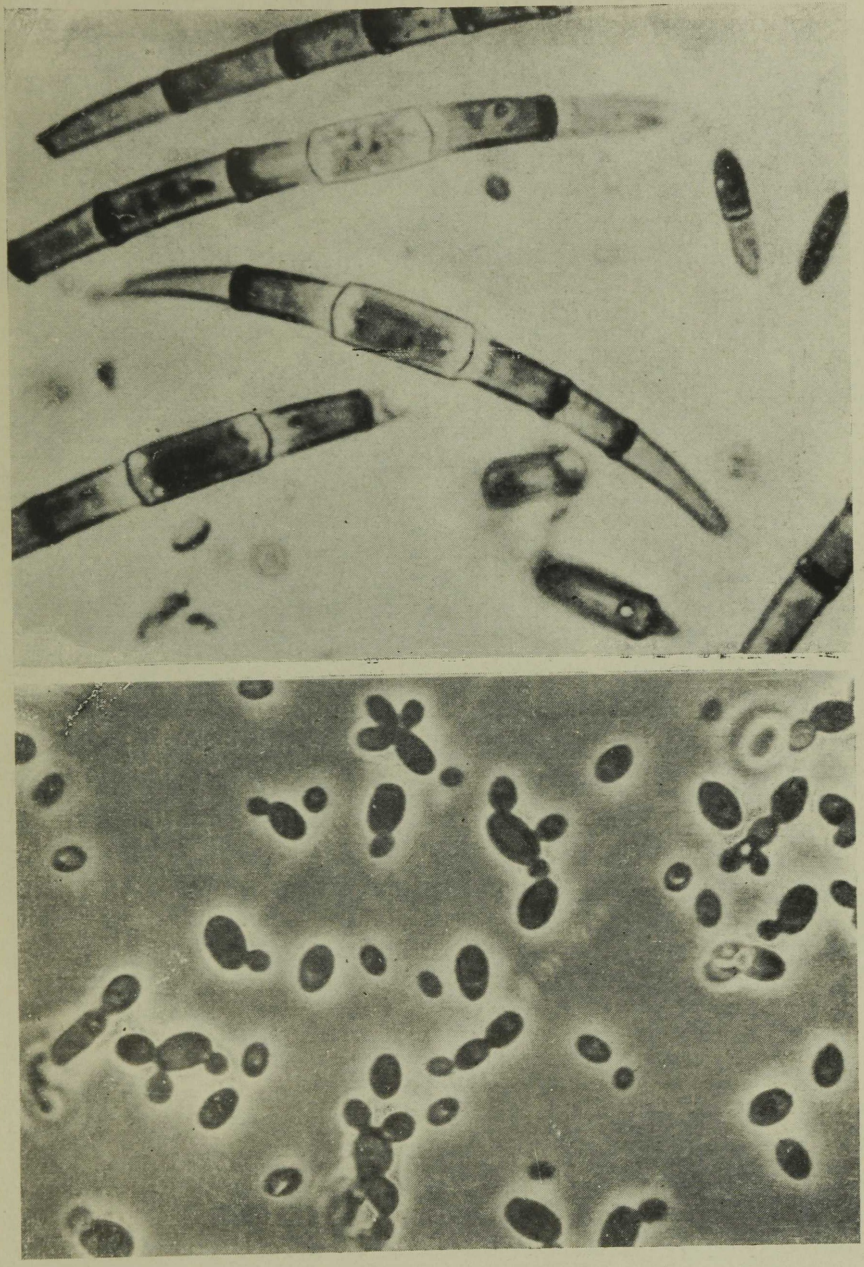
Tungaltera toimeaineid kasutatakse ravimina günekoloogias; seetõttu kasvatatakse tungaltera, nakatades avatud rukkiõisi koniididega. Ühelt hektarilt on saadud kuni 250 kg tungalteri.

Eestis on tungaltera leitud 76 kõrreliseliigil. Kuna paljudel neist on sklerootsium väike, on ekslikult eristatud omaette liik *C. microcephala* (väike tungaltera).

Perekonnas *Cordyceps* on stroomad püstised, enamasti tõlv-

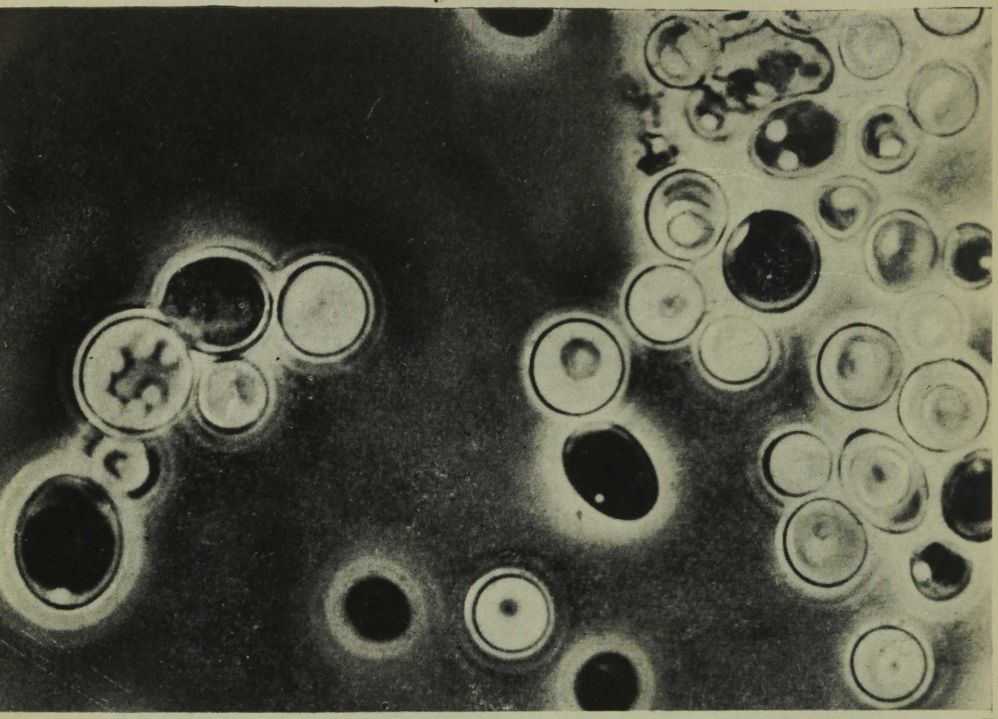


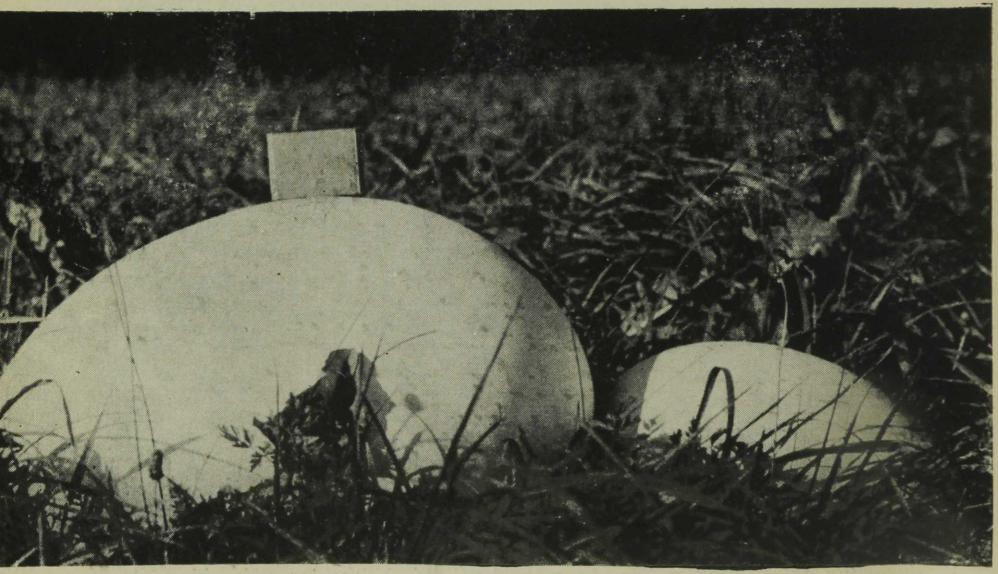
Joonis 66. *Claviceps purpurea* arenemiskäik. (Brefeldi, Alexopoulose j.)



1. *Fusarium lateritium*'i mikro- ja makrokoniidid. Viimastes näha klamüdospooride kujunemine. (V. Lastingu foto.)

2. Blastospooride teke pärmseene (*Saccharomyces*) pungumisel. (V. Lastingu foto.)





3. Veinipärm (*Saccharomyces vini*). (V. Lastingu foto.)
4. *Langermannia gigantea* viljakeha. Võrdluseks tikutoos. (J. Kolgi foto.)

jad. Siia kuulub sadakond peamiselt putukate parasiiti. Eestis leidub näiteks kedristõlvikut (*C. militaris*) ja hirvepähkli (*Elaphomyces*) maasisestel viljakehadel parasiteerivat *C. ophioglossoides*'t.

Niidukõrreliste vartel võib kohati leida seda ümbritsevat valkjat või kahvatupruuni stroomat, milles arenevad oranžid periteetsiumid. See on kõrreliste tõlvtõve tekitaja *Epichloë typhina*, mida meil on leitud 20 kõrrelisel. Konidiaalseks arengujärguks on *Sphacelia typhina*.

KLASS KETASSEENED — *DISCOMYCETES*

Sugulise protsessi tulemusena arenevad tavaliselt liua- või kausikujulised hemiangiokarpsed või gümnokarpsed viljakehad — apoteetsiumid ehk lehtereoslad (joonis 67), milles asub paralleelsete askuste (ning sageli ka parafüüside) kiht — hümeenium ehk eoslava. Selle pinda võib katta parafüüside harunenud tippudest koosnev kiht — epiteetsium. Askuste all olev õhuke tihe hüüfikiht kannab nimetust hüpoteetsium, ülejäänud, suurem osa apoteetsiumist on aga ekstsiipulum.

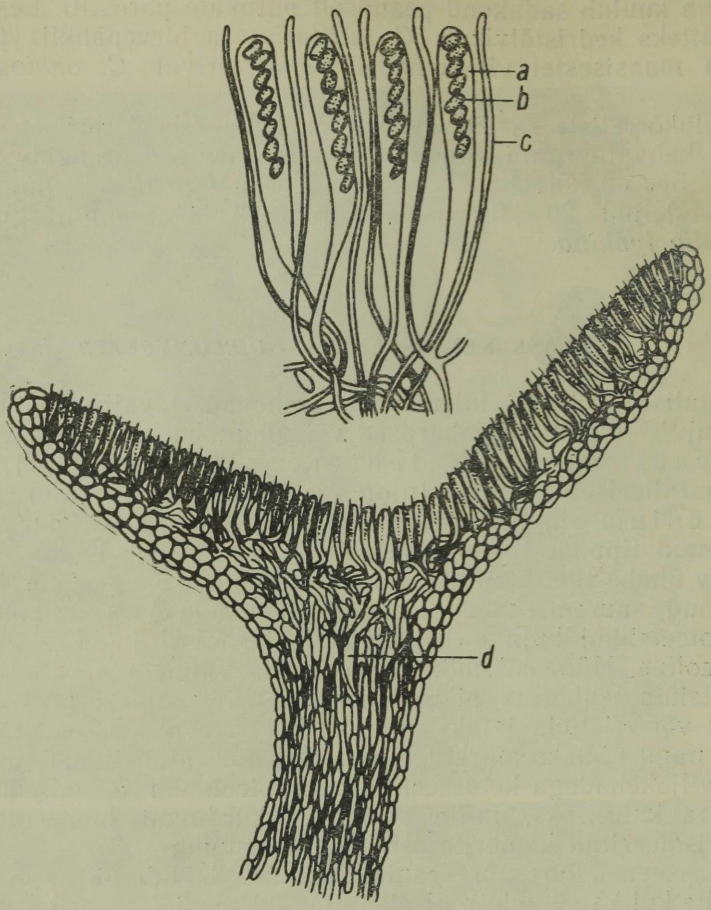
Apoteetsiumi kuju on ainult n.-ö. ideaalsel juhul liudjas või kausitaoline. Hümeeniumiketas võib olla väljapoole kumerdunud; apoteetsium võib olla piklik (pealtvaates süstjas); ta võib olla tõlvjas või eristuda jalaks ning sellel asuvaks kübarataoliseks osaks, nagu näiteks mürklitel ja kogritsatel. Maasiseste (hüpogeiliste) viljakehadega ketasseentel on apoteetsium moondunud suletud kera kujuliseks, mille voltidena kurdunud hümeenium on sageli isoleeritud kambrite seinteks muutunud.

Ketasseened on suur seenterühm, kus leidub nii saprobionte, parasiite kui ka sümbiotroofselt toituvaid seeni (mükoriisamoodustajaid) (vt. lk. 158). Maapealsete ehk epigeiliste ketasseente süstematiseerimisel on aluseks võetud askuste ehitus kui püsivam tunnus, ja mitte väga varieeruva ehitusega askokarbid.

Esimeses kahes seltsis (*Phacidiales* ja *Helotiales*) — neid nimetatakse inoperkulaatseteks ketasseenteks — vabanevad askospoorid askusest selle tipu lõhestumisel tekkiva ringja ava kaudu. Operkulaatsetel ketasseentel (selts *Pezizales*) on askuse tipul eriline kaanekujuline moodustis, nn. operkulum, mille ärapöördumisel paiskuvad eosed askusest välja. Maasisesed kerajate apoteetsiumidega ketasseened kuuluvad seltsi *Tuberales*.

Selts mustkettalaadsed — *Phacidiales*

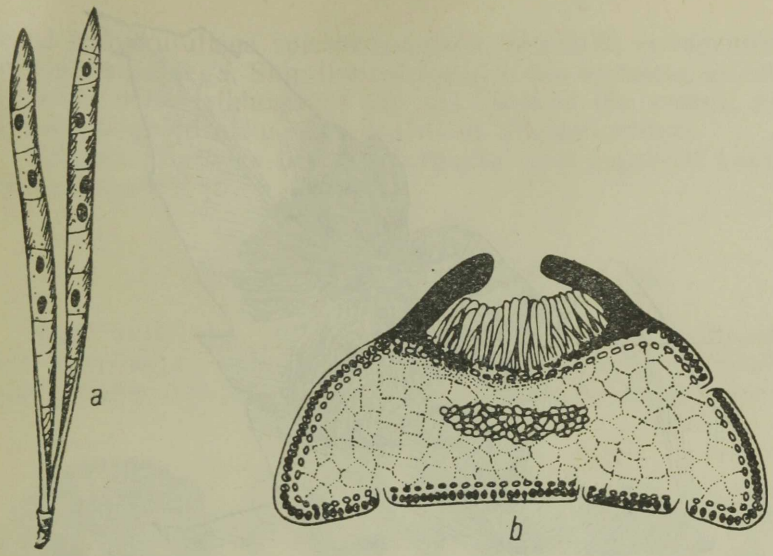
Seltsile on iseloomulik tumeda, sageli musta apoteetsiumistrooma esinemine, mis on peremeestaime või substraadi koesse süvenenud. Sageli on see pikliku, pealt vaadates pikliksüstja



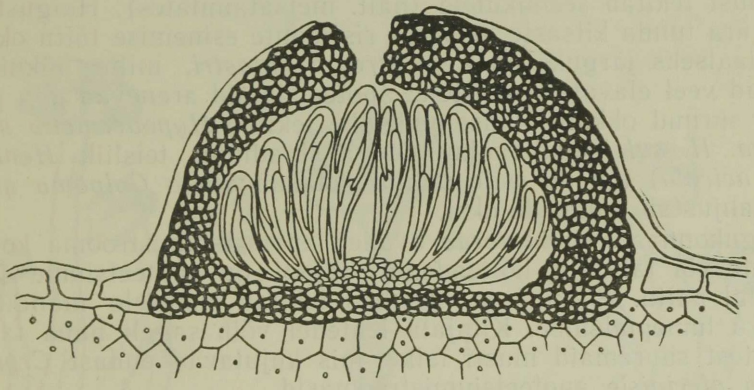
Joonis 67. Apoteetsiumi ehitus:
a — askus; *b* — askospoor; *c* — parafüüs; *d* — ekstsiipulum.

kujuga. Apoteetsiumid paiknevad üksikult või osal perekondadest mitmekaupa apoteetsiumistrooma sees ja avanevad valminult ülemise osa, kattekihi lõhestumisega korrapäratuiks hõlmadeks või ühe pikiprao abil. Apoteetsiumistrooma on subkutikulaarne, intra- või subepidermaalne. Askused on tõlvjad; ühe- või mitmerakulised hüaliinsed või värvunud piklikud või niitjad askospoorid paisatakse askusest välja selle tipu rebenemisel. Paljudel liikidel esineb konidiaalne arenemisjärk, enamasti a t s e r v u l i s s e (vt. lk. 181) koondunud koniidikandjatega.

Liigid on enamikus parasiidid (peamiselt õistaimedel); paljud jätkavad hiljem oma elukäiku saprobiontidena samal substraadil.

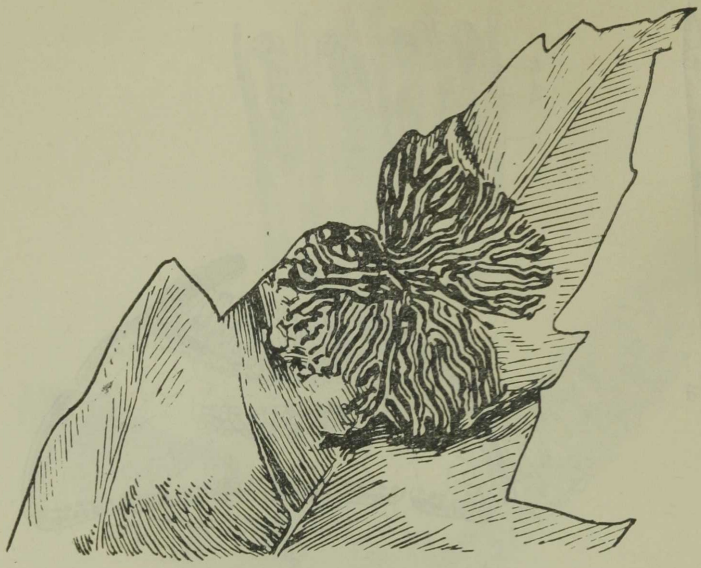


Joonis 68. *Lophodermium pinastri* apoteetsiumistroomad männi okkal (*a*) ja apoteetsiumistrooma läbilõige (*b*).



Joonis 69. Läbilõige *Hypodermella laricis*'e apoteetsiumistroomast. (Arxi, Mülleri j.)

Mõned autorid eristavad seltsis mitut sugukonda. Suurimat neist, ***Hypodermataceae***'t iseloomustab apoteetsiumistrooma piklik kuju; selles areneb sageli ainult üks apoteetsium (joonised 68 ja 69). *Lophodermium pinastri* põhjustab männi-pudetõbe, mis



Joonis 70. *Rhytisma acerinum*'i apoteetsiumistrooma. (Strongi j.)

kahjustab Eestis vist küll iga mändi, kuid märgatavamat kasvupidurdust tekitab seemikutele (näit. metsataimlates). Haigust on kerge ära tunda kitsaste mustade ristjoonte esinemise tõttu okkal. Konidiaalseks järguks on *Leptostroma pinastri*, mille pükniidid ilmuvad veel elavatele okastele; apoteetsiumid arenevad aga peamiselt surnud okkail. Kuuse-pudetõbe tekitab *Hypodermella macrospora. H. sulcigena* (pükniididega staadium: teisliik *Hendersonia acicola*) kutsub esile männi-okkakahvatust. *Colpoma quercina* kahjustab tammede oksi.

Sugukonnas ***Phacidiaceae*** avaneb apoteetsiumistrooma korrapäratute või tähtjate hõlmadega. Sageli on apoteetsiume ühel stroomal palju. *Phacidium infestans* tekitab noortele mändidele ohtlikku lumepudetõbe. Kilpjala lehtedel võib sageli näha taime soorustest suuremaid musti laike, mis kujutavad endast *Cryptomycina pteridis*'e apoteetsiumistroomasid.

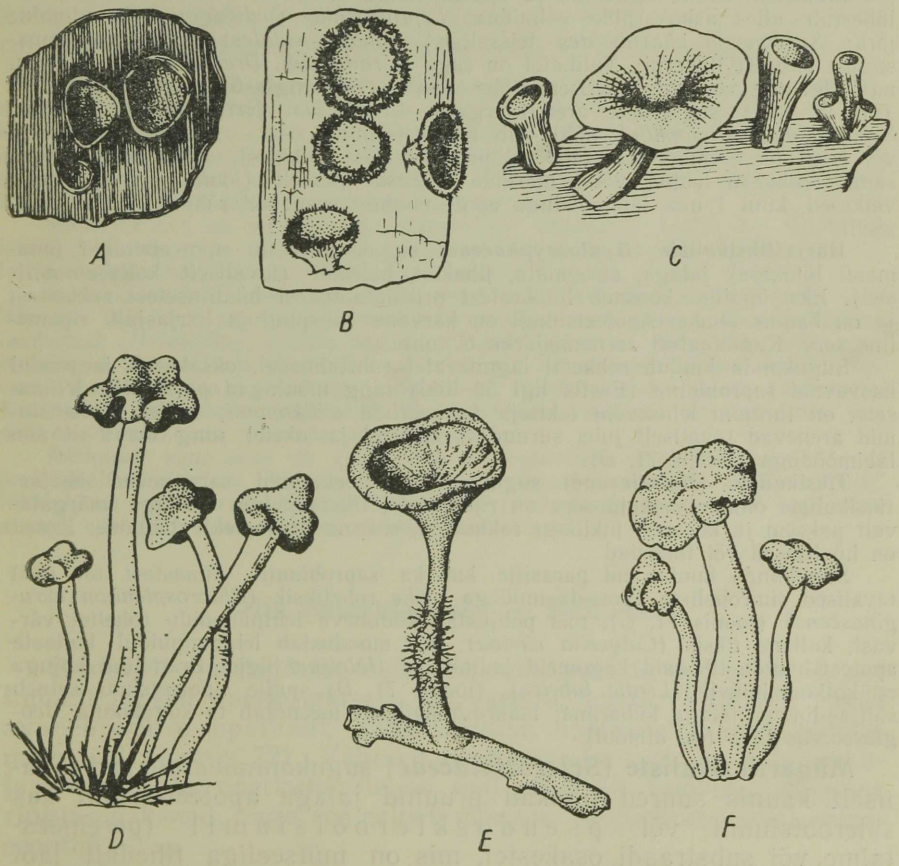
Hästi on uuritud vahtra pigilaiksuse tekitajat, Eestis üsna sagedat *Rhytisma acerinum*'it. Suurel subkutikulaarsel apoteetsiumistroomal hakkavad pärast lehe mahalangemist arenema arvukad, enamasti radikaalselt paiknevad pikad loogelised apoteetsiumid. Kevadel lõhestub strooma iga apoteetsiumi kohale tekkiva pikipraoga (joonis 70). Nõeljad askospoorid nakatavad vahtralehti, tekitades noore strooma. Sellel arenevad spermogoonid ehk pükniidid (teisliik *Melasmia acerina*), millest vabanevad väi-

kesed komakujulised spermaatsiumid; võimalik, et tegemist on ka hoopis koniididega. Sugulise protsessi kohta teatakse, et askogooni paljutuumalise trihhogüüni tuumad lähevad üle samuti paljutuumalisse oogoonirakku, kus paaruvad dikaarüonideks.

Teistest *Rhytisma*-liikidest tuntakse meil pajulehti kahjustavat *Rh. salicinum*'it jt.

Selts tiksikulaadsed — *Helotiales*

Nagu eelminegi selts, kuuluvad tiksikulaadsed inoperkulaatsete ketasseente hulka. Askuse tipp võib olla kahekihiline nagu operkulaatsetelgi ketasseentel. Apoteetsium on väga mitmesuguse



Joonis 71. Tiksikulaadsete (*Helotiales*) viljakehasid:
A — Tapesia fusca; B — Lachnellula willkommii; C — Chlorosplenium aeruginascens; D — Leotia lubrica; E — Sclerotinia tuberosa; F — Cudonia circinans.

kujuga (vt. lk. 135 ja joonis 71), kuid ta ei paikne kunagi apoteetsiumistroomas. Mõnes tiksikuliste rühmas esinevad sklerootsiumid. Seltsi esindajad on nii saprobiondid (mullal, puidul, kõdunevatel taimejäänustel jne.) kui ka parasiidid (peamiselt õistaimedel).

Tiksikulaadsete hulka arvatakse mitmete süstemaatikute poolt sugukond ***Ascocorticiaceae*** (vt. lk. 112); selle rühma seeni ei ole aga veel kuigivõrd uuritud. Teistest sugukondadest võib lühidalt iseloomustada järgmisi.

Sugukonnas **nahktiksikulised** (***Dermataceae***) on apoteetsiumid jalata või alusel veidi ahenenud; mõnikord arenevad nad stroomal või põõsasjalt koos. Nad võivad olla nahkjad, kõhrjad või lihakad, tavaliselt tumedad. Iseloomulik on ekstsiipulumi koosnemine ümarate rakkudega paraplektenhüümist, s. t. enamvähem isodiameetriliste rakkudega ebakoest. Askospoorid on ühe- kuni mitmerakulised, piklikud või nõeljad.

Väga liigirikkast sugukonnast tuntakse Eestis seni peamiselt laialt levinud parasiite. Nii põhjustab *Pseudopeziza trifolii* ristiku ja valge mesika lehtede pruunlaiksust. Seene stroomad ja apoteetsiumid arenevad leheepidermi all, mis lõhestub alles askokarpide valmides. *Leptotrochila medicaginis* (konidiaalne järk: *Sporonema phacidioides* teisseltsist *Sphaeropsidales*) põhjustab samasugust haigust lutsernil. Tulikatel on sage *L. ranunculi*. *Drepanopeziza ribis* on meil levinud sõstra-lehevarisemistõbe tekitava teisliigi *Gloeosporidiella ribis* (vt. lk. 181) suguliseks arengujärguks. *Cenangium ferruginosum* (teisliik: *Sclerophoma pithyophila*) põhjustab männi-tsenangioosi — okaste ja võrsete või isegi terve puu kuivamist. Saprotroofsetest liikidest, mida sugukonnas samuti rohkesti leidub, võiks märkida *Tapesia fusca*'t (joonis 71, *A*), mille väikesed, kuni 1 mm läbimõõduga apoteetsiumid arenevad rühmiti viltjal mütseelil.

Harjastiksikuliste (***Hyaloscyphaceae***) sugukonnas on apoteetsiumid (enamasti lühikese) jalaga, stroomata, lihakad, heledad (tavaliselt kollasetoonilised). Ekstsiipulum koosneb lühikestest prismataolistest hüaliinsetest rakkudest ja on kaunis õhuke. Apoteetsiumil on karvane välispind ja harjasjalt ripsmeline serv. Konidiaalset arenemisjärku ei tunta.

Sugukonda kuulub rohkesti lagunevatel rohttaimedel, oksakestel ja puidul kasvavaid saprobionte (Eestis ligi 50 liiki) ning mõningad parasiidid. Viimaseist on tuntuim lehisevähi tekitaja *Lachnellula willkommii*, mille apoteetsiumid arenevad tavaliselt juba surnud tüveosadel ja okstel ning on 2—4 mm läbimõõduga (joonis 71, *B*).

Tiksikuliste (***Helotiaceae***) sugukonna apoteetsiumid sarnanevad harjastiksikuliste omadega, kuid serv on ripsmeteta. Ekstsiipulum on aga märgatavalt paksem ja koosneb piklikest rakkudest, s. t. on prosoplektenhüümne. Eosed on hüaliinsed või tumedad.

Sugukonda kuulub nii parasiite kui ka saprobionte. Viimastest on meil tavalised siniroheliste apoteetsiumidega väike rohetiksik (*Chlorosplenium aeruginascens*) (joonis 71, *C*), mis põhjustab kõduneva lehtpuupuidu rohelist värvust, kollane tiksik (*Calycella citrina*), mis moodustab lehtpuupuidul kollaste apoteetsiumide tihedaid kogumeid ja mitmed *Helotium*-liigid. Erandliku kujuga on kollane hüüvik (*Leotia lubrica*) (joonis 71, *D*), mille apoteetsium esineb sültjas-limase jalaga kübarana; makroskoopiliselt meenutab ta sugukonna *Geoglossaceae* liike (vt. allpool).

Mügartiksikuliste (***Sclerotiniaceae***) sugukonnas arenevad tavaliselt kaunis suured lihakad pruunid jalaga apoteetsiumid kas sklerootsiumil või pseudosklerootsiumil (peremeestaime või substraadi osakestel, mis on mütseeliga tihedalt läbi põimunud ja moodustavad sklerootsiumilaadse mügara). Askospoorid on ovaalsed või piklikud, hüaliinsed, üherakulised. Sageli esineb konidiaalne arenemisjärk.

Sugukonda kuulub rohkesti parasiite, mis hiljem võivad toituda saprotroofselt, samuti aga tõelisi saprobionte. Suure mügarliudiku *Sclerotinia tuberosa* viljakehad tekivad kevadel kahjustatavate ülaste ligiduses (joonis 71, *E*). Hulk liike kahjustab kultiveeritavaid taimi. *S. sclerotiorum.* põhjustab paljudel kultuuridel valgemädanikku. *Monilinia fructigena* põhjustab puuviljade mädanemist (vt. lk. 184, *Monilia fructigena*), luuviljaliste mädanikku aga *M. cinerea* (vt. lk. 184, *Monilia cinerea*). *Sclerotinia trifoliorum* põhjustab ohtlikku ristikuvähki, mis tabab peamiselt põldristikut; kahjustatud taimed hukkuvad tavaliselt kõik. Sellel liigil on uuritud sugulist protsessi, mis on üsna lihtsustunud: ei arene ei anteriidi ega askogooni, tuumade ligistumine dikaarüoniks toimub tavalistest veidi laiemates harilikes hüüfides apoteetsiumialgme alusel. Huvitav on, et tekkivail askogeensetel hüüfidel võib esineda pandlaid — moodustisi, mis iseloomustavad kandseente hüüfe (vt. lk. 145). *Sclerotinia*-liikidel esinevad askogoon ja mikrokoniidid, mis nähtavasti funktsioneerivad spermaatsiumidena.

Maakeeleliste (***Geoglossaceae***) sugukonna liikide apoteetsiumid on lihakad, suhteliselt suured, tõlvjad või jala ja kübaraga, tavaliselt pruunid. Hümeenium katab kogu viljakeha pinda või ainult ülemist, selgesti piiritletud osa. Eosed on ühe- kuni mitmerakulised, hüaliinsed või pruunid. Kuigi hümeenium näib olevat täiesti avatud, areneb ta mõnedel liikidel siiski algul erilise kumera kattekihi all. Konidiaalset arenemisjärku ei esine.

Maakeeleliised on saprobiondid metsakõdul, laguneval puidul jm. Eestis on leitud väikeste kübarakestega ringikut (*Cudonia circinans*) (joonis 71, *F*), lapiku kujuga harilikku pahtlikut (*Spathularia flavida*) ja veel 8 liiki.

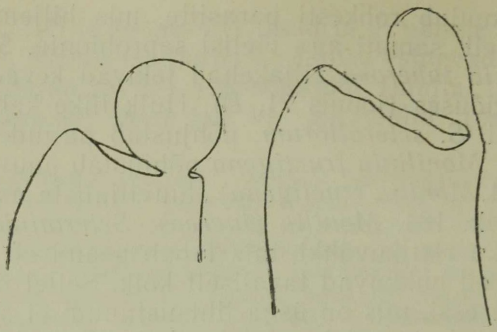
Inoperkulaatsete ketasseente hulka kuulub ka selts ***Lecanorales***, kuhu kuulub suur (või isegi suurim) osa samblikke moodustavaid seeni. Erinevalt tiksikulaadsetest (*Helotiales*), millele nad üsna ligidal seisavad, valmivad nende apoteetsiumid aeglaselt ja püsivad kaua. Askused on paksuseinalised (eriti tipposas), tavaliselt kogu ulatuses amüloidsed (joodi toimel siniseks värvuvad). Konidiaalse paljunemise vahendiks on pükniidides valmivad mikrokoniidid, mis võib-olla funktsioneerivad spermaatsiumidena.

Äärmiselt suur selts on ketasseente süstemaatikas oluliste tunnuste osas praktiliselt täiesti läbi töötamata. Sugulist protsessi on uuritud ainult mõnedel liikidel; on leitud trihhogüüniga askogoone ja spermogoone, mõnel liigil aga areneb askogoon ilma spermaatsiumide osalemiseta.

Selts liudikulaadsed — *Pezizales*

Erinevalt mustkettalaadsete ja tiksikulaadsete seltsist kuuluvad liudikulaadsed operkulaatsete ketasseente hulka. Viimaste askus avaneb erilise aparaadi, kaanekujulise operkulumi lahtikäändumise teel (joonis 72). Vähesed liudikulaadsed on ka suboperkulaatsed: lisaks operkulumile on neil selle all (askuse tipposas) ringjas paksend, nagu see esineb mõnedel inoperkulaatsetel ketasseentel.

Apoteetsiumid on väga mitmesuguse kujuga (joonis 73), nii tüüpiliselt liudjad, vähem kui millimeetrist mõne sentimeetrini läbimõõdus, kui ka üsna suured (üle 10 cm), sageli jalaga, mõni-



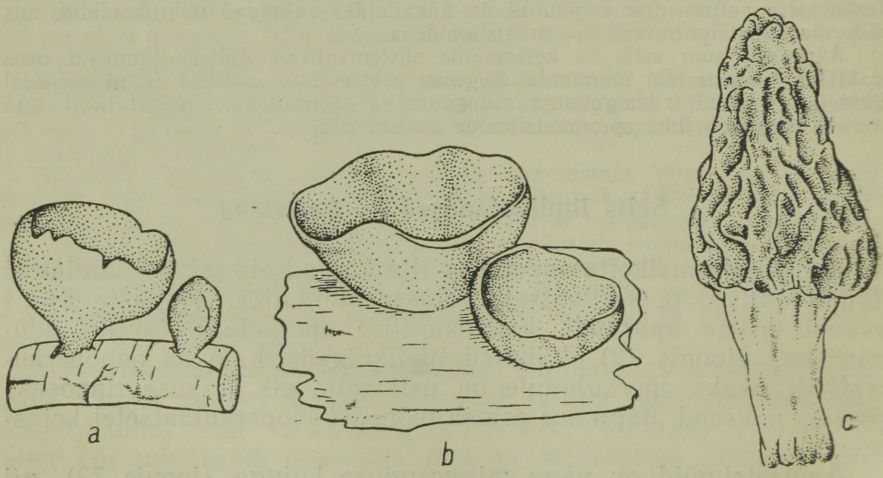
Joonis 72. Operkulaatse askuse tipp.
(Le Gal'i j.)

kord ülaosas kübarataolised. Askused on sagedamini 8 askospooriga, eosed on üherakulised, sageli ornamenteerunud kestaga.

Liudikulaadsed on peaaegu eranditult saprobiondid pinnasel ja kõduneval puidul. Konidiaalset staadiumi on leitud ainult üksikuil liikidel.

Sugukonda *Sarcoscyphaceae* kuuluvad suboperkulaatsed liudikulised, operkulaatsed liudikulised kuuluvad aga sugukonda *Pezizaceae.*

Sugukonnas **karikseenelised** (***Sarcoscyphaceae***) on apoteetsiumid tavaliselt suured, jalaga, eredavärvilise või musta hüneeniumiga. Varakevadel võib Eestis kõdunevatel lepa- ja sarapuuokstel sageli leida verevat karikseent (*Sarcoscypha coccinea*, joonis 73, *a*); taolistel kasvukohtadel leidub pisut hiljem musta hümeeniumiga urnseent (*Urnula craterium*). Väga omapärased on lima-



Joonis 73. Liudikulaadsete (*Peziales*) viljakehasid:
a — Sarcoscypha coccinea; b — Peziza badia; c — Morchella conica. (Naumovi j.)

tünniku (*Sarcosoma globosum*) kuni kümnesentimeetrise läbimõõduga ja peaaegu sama kõrged (paksud) tünjad sültja sisuga mustjaspruunid askokarbid, mis võivad kuival kevadel sellesse varutud veetagavaraga nädalate viisi läbi ajada.

Liudikuliste (***Pezizaceae***) sugukonnas on apoteetsiumide vormimüllus veelgi suurem. Siia kuuluvate seente sugulise protsessiga ning askokarpide moodustumisega tutvusime kottseente üldkirjelduses (lk. 103); sellest esineb eri liikidel mitmeid kõrvalekaldumisi (eriti lihtsustumist), paljud on aga veel uurimata. Liigirikkast sugukonnast on Eestis leitud 85 liiki (eelmisest ainult 5).

Eestist leitud liikidest on väga sage pruun liudik (*Peziza badia*, joonis 73, *b*), mille õhukesed lihakad varretud oliivpruunid apoteetsiumid on kuni 8 cm läbimõõduga; kasvab liivastes metsades. Okasmetsade värskeil põlendikel on sage umbes sama suur, kuid kumerate, ebakorrapäraselt voldiliste-hõlmiste mustpruunide askokarpidega harilik kiivrik (*Rhizina undulata*), mille allküljel on ritsiinid. Liituv tuhaliudik (*Pyronema omphalodes*) on klassikaliseks kottseente tsütoloogia ja arengubioloogia uurimise objektiks (vt. lk. 103); meil võib leida tema 1—2 mm läbimõõduga oranžpunaseid, tihedalt koos kasvavaid apoteetsiume kaunis harva söestunud pinnasel. Ka mitmed teised liudikulised armastavad sellist kasvukohta ja isegi tuleasemeid, kus nende kasvu ei sega taimed ega mikroorganismid (steriliseeritud pinnas).

Paljudest koprotroofsetest liudikulistest on meil sagedam *Ascobolus furfuraceus*, mille apoteetsiumid on kuni 5 mm läbimõõduga, algul rohekad, siis mustjad. Askospoorid on selle perekonna liikidel purpursed, lillad või pruunid, lõpuks mustjad.

Jala ning kübaraga liudikulistest on meil tuntumad mürklid ning kogritsad. Mürklite (*Morchella*) hümeenium paikneb kübara kärjelaadseis nõgudes. Eosed on suured, valminult hulgatuumalised. Seened on saprobiondid, kuid nende askokarpe pole õnnestunud kultuuris üles kasvatada. Liigid on söödavad, neist on Eestis sagedaim kuhikmürkel (*Morchella conica*, joonis 73, *c*). Kogritsate (*Gyromitra*) kübar on ajutaoliselt käärulise pinnaga. Meil kevaditi sageli kasvav ja kogutav kevadkogrits (*G. esculenta*) võib esile kutsuda eluohtlikke mürgistusi; enne toiduks tarvitamist tuleb viljakehasid kaks korda vähemalt 15 minutit kupatada ning iga kord keeduvesi (selles lahustunud mürkainega) ära valada. Mürkaineks on helvellahape; seene mürgisus sõltub nähtavasti kasvutingimustest ja -kiirusest, seene arenguastmest ning ka toiduks pruukija individuaalsest tundlikkusest mürkaine suhtes.

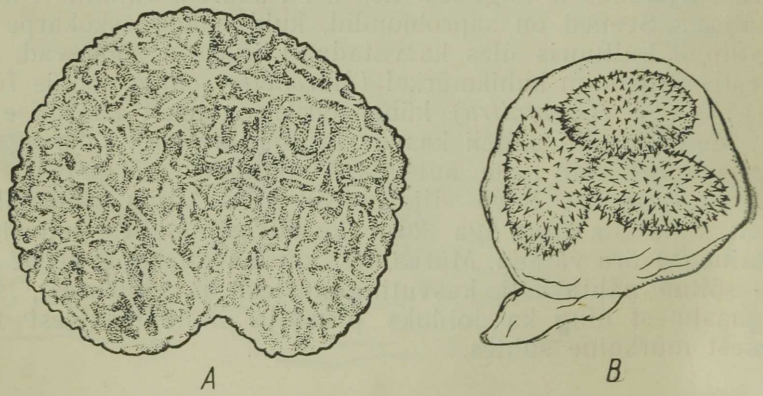
Ainsana kottseentest kuulub trühvlilaadsete selts hüpogeiliste askokarpidega seente hulka. Selline eluviis on põhjustanud ka viljakeha enam-vähem keraja kuju, hümeeniumi omapärase ehituse, eoste vabanemise viisi ja isegi askokarbi katte tugeva periidi näol — tunnused, mis konvergentsi tõttu esinevad ka hoopis teise päritoluga, kandseente hulka kuuluvate puguseente (*Gasteromycetes*) maa-aluste viljakehadega esindajate juures.

Viljakehad on mõne millimeetri kuni 3 (harva 8) cm läbimõõduga, täiskasvanult mugulataolised ja täiesti angiokarpsed (suletud). Askused paiknevad selles pesadena või labürintjate käikudena asetunud hümeeniumina; nad ei ole piklikud, vaid ümarad, tavaliselt kaheksa, sageli aga hoopis väiksema arvu askospooridega. Eosed võivad olla ogalise või ornamenteerunud kestaga. Askuste tekkele eelnevat sugulist protsessi tuntakse vaid vähe ning mõne liigi juures; vähemalt osal liikidel ei esine ei anteriidi ega oogooni. Eosed vabanevad askokarbist alles selle kesta kõdunemisel, sagedamini on vist nende levitajaks viljakehasid söövad loomad (purukad, närilised). Peale kotteoste teisi levimisvahendeid (koniide vm.) ei tunta.

Seltsi kuulub umbes poolteistsada liiki, millest osa on võib-olla mullasaprobiondid, tunduv osa aga mükoriisamoodustajad (eriti tammega, aga ka kase ja männiga).

Trühvliliste (***Tuberaceae***) sugukonnas on noored viljakehaalgmed apoteetsiumilaadsed, avatud ülapinnaga; pinnases suuremaks kasvades koolduvad nad nõgusalt kokku, kusjuures esialgu voldistub ainult parafüüsidest koosnev hümeenium. Täiskasvanud askokarp koosneb läbilõikes kurrulist marmorimustrit moodustavaist heledamaist sise- ja tumedamaist välisveenidest (joonis 74). Esimesed pärinevad hümeeniumialusest hüüfikihist, teised tippudega läbipõimunud parafüüsidest. Askused arenevad sise- ja välisveenide piiril. Olenevalt apoteetsiumiketta kurdumise viisist väljuvad veenide labürintjad käigud askokarbi pinnale ühes (perekond *Genea*) või mitmes kohas (*Balsamia*, *Tuber*).

Tuntumaiks liikideks on t r ü h v l i d *Tuber aestivum* ja *T. melanosporum*; viimast peetakse parimaks söögiseeneks üldse. Trühvleid kogutakse eriti Prantsusmaal hulgaliselt, kasutades dresseeritud koeri ja sigu; need leiavad askokarpe lõhna järgi.



Joonis 74. Trühvli (*Tuber brumale*) viljakeha läbilõige (*A*) ja askus ning askospoorid (*B*). (Fischeri, Tulasne'i j.)

Eestis trühvlilisi veel leitud pole. Nende süstemaatika ja viljakehade arengu üheks tuntumaks uurijaks oli F. Bucholtz.

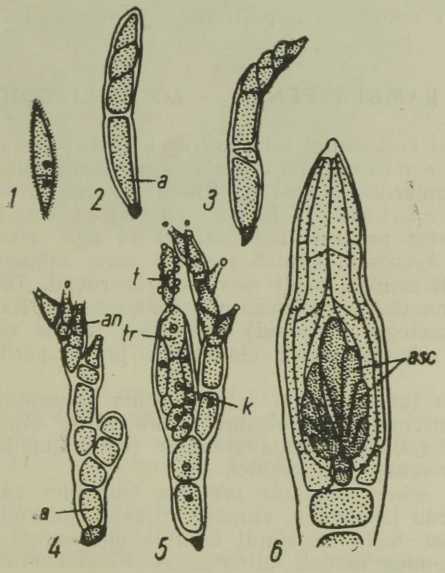
Väikese **hirvepähkliliste** (***Elaphomycetaceae***) sugukonna askused ei moodusta labürintjalt kurdunud hümeeniumi, vaid on rühmitunud pesade või väikeste kambrikestena, mille vahel esinevad radiaalsed veenid. Ümarates askustes valmib igas kaheksa askospoori. Hiljem laguneb askokarbi sisu ja moodustab vabanenud eoste massi. Viljakeha periidi ülemine õhuke kiht laguneb peagi selle pinda katvaks kirmeks või püramiidjateks näsadeks. Hüüfidel on harva leitud pandlaid.

Eestist on teada kaks liiki, millest tavalisem on teraline hirvepähkel (*Elaphomyces granulatus*).

KLASS SITIKASEENED — *LABOULBENIOMYCETES*

Teistest kottseentest tublisti erinevad seened, mis on obligaatseteks, enamasti eskoparasiitideks putukail, eriti mardikail (kõige enam alamsugukonnas *Trechinae*), osalt ka ämblikel. Seen ei ole sageli rohkem kui 0,1 mm kõrgune (harvem 2—3 mm). Mütseeli tavaliselt ei arene; seen kinnitub elavale putukale ja toitub selle kitiinkestast koonilise a l u s r a k u abil. Ainult vähestel sitikaseentel on alusrakk varustatud risoidilaadsete väljakasvudega. Alusrakul areneb r e t s e p t a a k u l u m — suhteliselt vähestest rakkudest moodustis, mis koosneb (erinevalt kõigist teistest seentest) tõelisest koest: rakud jagunevad kõigis kolmes tasapinnas.

Idanedes (joonis 75) annab askospoor alusraku ja ülespoole lühikese niidi — a p p e n d i k s i, mille rakkudest osa muutub anteriidideks. Viimaste niidist kõrvalekalduvatest tippudest väljuvad väikesed ümarad ühetuumalised spermaatsiumid. Samaaegselt anteriididega areneb retseptaakulumi kõrvalharu,



Joonis 75. *Stigmatomyces baeri* arenemiskäik (1—6):

a — alusrakk; *an* — anteriid; *k* — karpogeenne rakk; *tr* — trihhofoor; *t* — trihhogüün; *6* — periteetsium; *asc* — noored askused. (Thaxteri j.)

mis hiljem appendiksi kõrvale surub. Selle keskmine osa areneb arhikarbiks. Hästi uuritud liigil *Stigmatomyces baeri* (kasvab toakärbsel, ka Euroopas) moodustab arhikarbi ülemine rakk trihhogüüni, keskmine trihhofoori, alumine aga on karpogeenne rakk. Arhikarbi ümber tekib teistest rakkudest kest; nii moodustub periteetsium. Karpogeenne rakk viljastub tõenäoliselt läbi trihhogüüni tungiva spermaatsiumiga. Pärast mitmekordset jagunemist areneb karpogeensest rakust neli (teistel liikidel 1—32) askogeenset rakku, mis annavad omakorda igaüks mitu askust (ilma askogeenseid hüüfe moodustamata). Neis on ainult neli (osal liikidel kaheksa) askospoori, mis muutuvad peagi kaherakulisteks. Eeosed väljuvad läbi periteetsiumitipu.

Arhikarp ja anteriidid võivad sitikaseentel esineda eri eksemplaridel — nähtus, mis on kottseente seas üsna haruldane. Retseptaakulum (nii nimetatakse õieti ainult kirjeldatud, periteetsiumi kandvat omapärase ehitusega osa seenest) võib koosneda vaid vähestest rakkudest, teistel on ta hästi arenenud ja võib kanda niitjaid väljakasve. Teisi paljunemisvahendeid peale askospooride ei tunta.

Sitikaseened on enamikus äärmiselt kitsalt spetsialiseerunud. Üks liik võib kasvada teataval putukaliigil või selle ühel sugupoolel või isegi ainult viimase teatavail kehaosadel; mõni teine kitsalt spetsialiseerunud liik võib elada sama putuka teisel kehaosal.

Klassi esindajate kasutamine putukate biotõrjeks vajab veel uurimist, kuid pole kuigi perspektiivne, sest enamasti nad ei põhjusta peremeesputuka haigestumist. Ka pole seni õnnestunud sitikaseeni kunstlikel söötmeil kasvatada.

Klassi esindajaid tuntakse üle poolteise tuhande, nende esinemise suhtes on aga läbi uuritud alles alla ühe protsendi putukaliikidest. Nad on levinud peamiselt troopilistel aladel; viimase aja uurimistega on aga ka Kesk-Euroopas leitud üle 160 liigi. Euroopa tavalisemaid liike *Laboulbenia flagellata* ja *L. pedicellata* on leitud ka Läti Valkas; Eestis pole seda seenteklassi veel üldse uuritud.

Sitikaseente äärmiselt omapärane redutseerunud ehitus (mütseeli puudumine) on nähtavasti sekundaarse päritoluga ja on seotud kohastumisega eluviisiks putukail.

KLASS KAMBERSEENED — *LOCULOASCOMYCETES*

Klassi kuuluvatel kottseentel esinevad askostroomad — stroomad, milles askused ei paikne mitte omaette kestaga periteetsiumis, vaid strooma ligistikku asetsevates kambrites (*loculus*). Kui stroomas on vaid üks kamber, on sellist pseudoteetsiumi (ehk pseudoperiteetsiumi) mõnikord raske eristada tõelisest periteetsiumist. Hästi on aga erinevus märgata nende arenemist jälgides. Askogoon areneb strooma sees; askused tõrjuvad arenedes strooma hüüfid osalt eemale, osalt need resorbeeruvad. Tõelised periteetsiumid arenevad aga strooma (kui see olemas on) õõnsuses. Kamberkottseentel pole ka tõelisi (koos askustega arenevaid) parafüüse; taolise välimusega pseudoparafüüsid ühinevad askusteõõnsuse ülakattega ja on päritolult strooma enese hüüfid.

Teiseks oluliseks tunnuseks on askuste seina kahekihilisus. Väline kest on tugev, mitteveniv, sisemine aga elastne, venib välise kesta avanemisel pikalt välja ning on ilma sellise apikaalaparaadita (operkulumita või ringita) nagu varem käsitletud stroomaga kottseentel.

Askuste tekkele eelnev suguline protsess võib olla väga mitmesugune — võivad esineda anteriid ja oogoon, viimase viljastamine võib toimuda spermaatsiumidega, võib aset leida ka ainult hüüfide ühinemine; leidub apogaamseid liike. Sugutu paljunemine toimub mitmesugust tüüpi koniididega; sageli esineb pleomorfism. Mõnedel rühmadel puuduvad koniidid.

Liigirikkasse klassi kuulub nii saprobionte kui ka parasiite, millest osa on ohtlikud kultuurtaimede kahjustajad. Eestis tuntakse seni vaid väheseid (40 ümber), peamiselt eriti kahjulikke liike.

Klassi kuus seltsi erinevad strooma ehituse, pseudoparafüüside esinemise või puudumise poolest. Allpool vaadeldakse neist nelja.

Selts *Myriangiales*

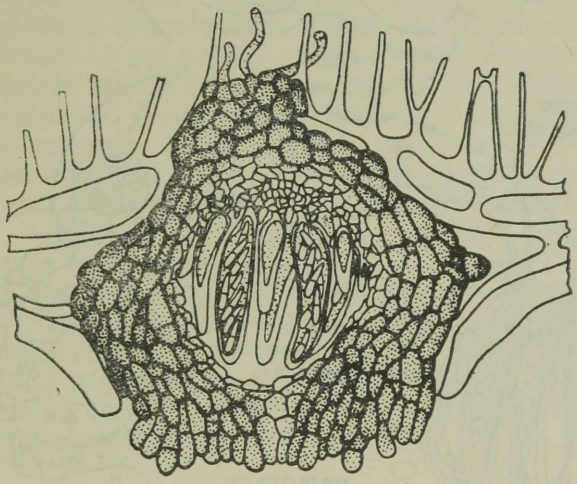
Igas askostrooma kambris areneb ainult üks ümar askus. Kambrid asetsevad stroomas korratult (erinevatel kõrgustel).

Taimede, osalt ka putukate väheuuritud parasiidid, esinevad peamiselt troopikas. Suuremad perekonnad on *Elsinoë* ja *Myriangium*.

Selts *Dothideales*

Askostrooma enam-vähem samal kõrgusel asetsevais kambreis arenevad kimpudena askused; pseudoparafüüse nende vahel pole.

Rohkelt troopilisi, vähem ka parasvöötme liike; peamiselt parasiidid taimelehtedel. *Scirrhia rimosa* põhjustab pilliroo-tahmhallitust. Osa mükolooge loeb sellesse seltsi kuuluvaks enam kui 1000 liigiga perekonna *Mycosphaerella* (joonis 76). Maasikaid tugevasti kahjustava laikpõletiku tekitaja *M. fragariae* koni-

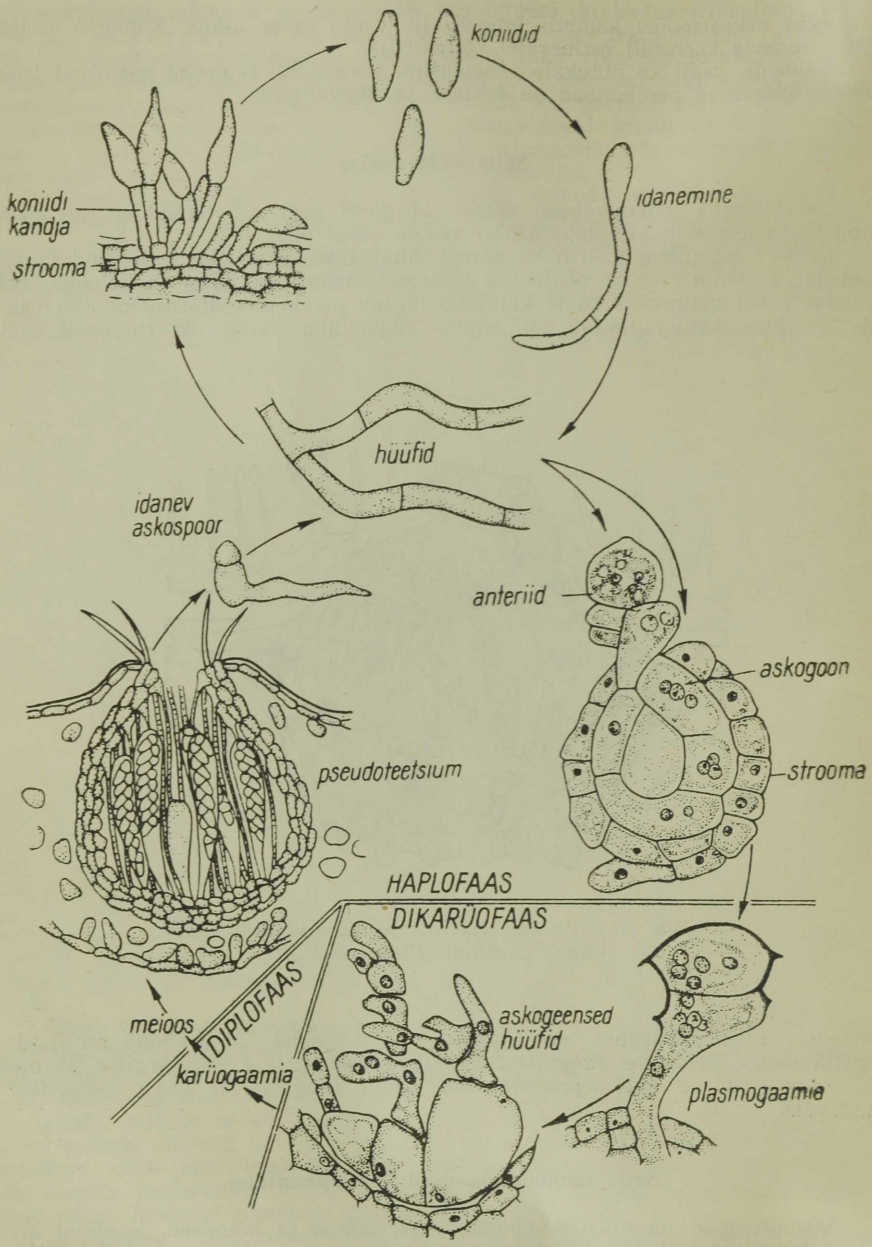


Joonis 76. *Mycosphaerella* pseudoteetsiumi läbilõige. (Suttoni, Pirozynski j.)

diaalseks arenemisjärguks on *Ramularia grevilleana*. *M. killianii* on ristiku musttäpilisuse, teisseene *Polythrincum trifolii* askustega arengujärguks. Mitmed mükoloogid loevad aga *Mycosphaerella* hoopis tungalseente seltsi *Sphaeriales* kuuluvaks.

Selts tahmkattelaadsed — *Capnodiales*

Askostroomad on mustad, enamasti harunenud ja hõlmised. Koniidid arenevad pükniidides. Seltsi liigid kasvavad eriti soojema kliimaga aladel taimelehtedel leiduval mesikastel — putukate eritistel; nii on nad lehtedel epifüütideks. Eestis on leitud paju-tahmkatte tekitajat *Capnodium salicinum*'i (paju, pärna ja mõnede rohttaimede lehtedel). Mõned liigid on muutunud ka parasiitideks.



Joonis 77. *Venturia inaequalis*'e arenemiskäik. (Killiani ja Alexopoulose j.)

Selts *Pleosporales*

Askostroomad arenevad subepidermaalselt või subkutikulaarselt; sageli arenevad neil koniidikandjad, mis tungivad peremeestaime pinnale. Hiljem tekivad ülalt alla kasvavate pseudoparafüüside vahele askused. Askostroomadel esinevad pseudoteetsiumi ava ümber sageli karvad või harjaskarvad. Askospoorid on kahe- või mitmerakulised, ellipsoidsed, algul peaaegu värvusetud, hiljem rohekad või pruunikad.

Seltsi kuulub rohkesti parasiite, millest mitmed kahjustavad kultuurtaimi. Eestis on üheks õunakasvatuse pidurdajaks õunapuu-kärntõve tekitaja *Venturia inaequalis* (konidiaalne arenemisjärk: *Spilocaea pomi*). Seen kahjustab peamiselt lehti ja vilju. Askospoorist nakatumise järel tekib juba mõne päeva möödumisel subkutikulaarne strooma (joonis 77), millele lühikestel koniidikandjatel valmivad üherakulised, hiljem kaherakuliseks muutuvad koniidid. Väliselt on see nähtav sametjate oliivmustjate laikudena. Vihmaga teistele lehtedele sattudes laiendavad koniidid nakkust. Koniidid valmivad pika aja jooksul kevadest sügiseni. Vegetatsiooniperioodi lõpul tekivad peremeestaime koe sees askostroomad ning neis hästi väljakujunenud anteriidid ja mitmerakulised, tipul trihhogüüniga oogoonid. Askospoorid valmivad järgmiseks kevadeks ja vabanevad askuste kogumi kohale askostroomasse tekkiva ava kaudu.

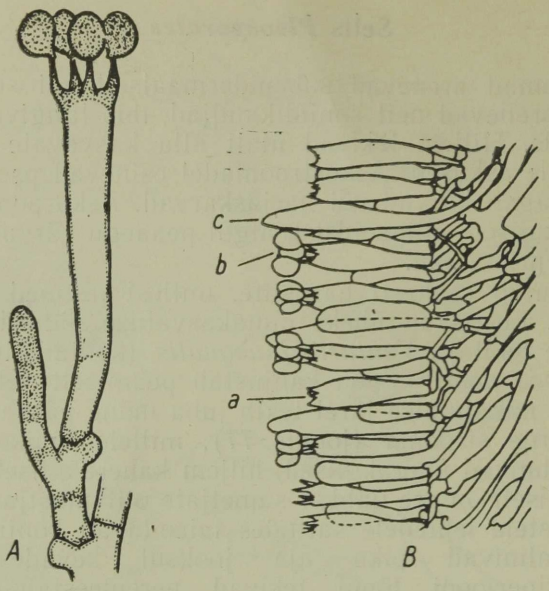
Taoline elukäik ja kahjustus on ka pirnipuu-kärntõve tekitajal *V. pirina*'l (teisliik *Fusicladium pirinum*). *Pleospora herbarum* on paljude rohttaimede kuivamist esile kutsuva teisseene *Stempylium botryosum*'i askostaadiumiks.

Seltsis leidub veel teisigi olulisi taimekahjustajaid, mida käsitletakse fütopatoloogia käsiraamatutes.

HÕIMKOND KANDSEENED — *BASIDIOMYCOTA*

Kandseente välimus on äärmiselt mitmekesine. Siia kuulub hästi arenenud viljakehadega (basidiokarpidega) organisme (näiteks lehikulised, torikulised, murumunad) kui ka viljakehata liike (näit. roostelised) ning palja silmaga peaaegu nähtamatuid parasiite kui ka poolemeetrise läbimõõduga saprobionte. Kõigile on aga ühine sugulise protsessi lõpptulemusena valmivate eoste arenemine eksogeenselt erilistel basiididel ehk eoskandadel.

Basiid (joonis 78) on askusega homoloogiline, kuid sellest mitmeti erinev moodustis. Ta areneb dikaarüonilisest hüüfist selle tipmise (harvem külgmise või interkalaarse) rakuna ja on piklik või ümar. Dikaarüon ühineb arenevas basiidis (nn. probasiidis)



Joonis 78. Hümeenium ja basiid: *A* — kukeseene (*Cantharellus cinereus*) basiid nelja basidiospooriga. *B* — osake tavavaheliku (*Paxillius involutus*) hümeeniumist:
a — noor basiid; *b* — basiid 4 basidiospooriga; *c* — tsüstiid. (*A* — Corneri, *B* — Douwesi, Arxi j.)

diploidseks tuumaks (karüogaamia); järgneb reduktsioonjagunemine (meioos) ja veel üks või kaks jagunemist. Mõnedel kandseentel toimub tuumade jagunemine basiidi pikiteljega samas suunas (nn. stihhobasidiaalne tüüp); tuumad asetsevad sel juhul üksteise kohal nagu askuseski. Teistel juhtudel võib jagunemine toimuda horisontaalpinnas ja neli tekkivat tuuma paiknevad ristina (kiastobasidiaalne tüüp).

Erinevalt kottseentest arenevad basiidil (tavaliselt tipposas, harva külgedel) väljakasvud — sterigmad ehk eostoed ja nendel eksogeensed basidiospoorid ehk kandeosed. Igasse eosesse läheb tavaliselt üks haploidne tuum, läbides kitsa sterigma piklikuks moondununa. Et kandeoseid tekib harilikult ainult 4, jäävad liigsed tuumad basiidi ja degenereeruvad seal. Mitmetel, eriti primitiivsematel kandseentel areneb 8 (harvem 1, 2, 6 või üle 8) kandeost. Mõnikord toimub kolmas tuumade jagunemine mitte basiidi kehas, vaid alles sterigmades. See, samuti paljud teised tsütoloogilised tunnused on olulised kandseente evolutsiooni ja süstemaatika selgitamisel; praegu on läbi uuritud alles liiga väike arv kandseeni ja avastatud suur mitmekesisus üksikasjades ei võimalda teha üldistavaid järeldusi.

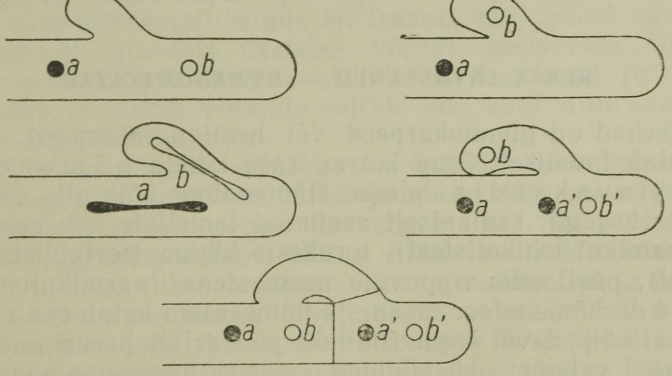
Umbes 90% uuritud kandseentest on heterotallistlikud. Üle kolmandiku neist on bipolaarse sugude jaotusega; seksuaalne kuuluvus määratakse faktoripaaridega *Aa*, mis asuvad eri kromosoomide samas lookuses. Basiidil areneb kaht erinevat tüüpi eoseid. Ligi $^2/_3$ liikidest on tetrapolaarse sugujaotusega; selle aluseks on kaks faktoripaari *Aa* ja *Bb*. Sellistel seentel arenevad nelja erinevat tüüpi eosed (faktoripaaridega *AB*, *Ab*, *aB* ja *ab*). Igaüks neist võib (mütseeliks arenenuna) kopuleeruda ainult ühega ülejäänud kolmest (näit. *AB* ja *ab*) (sellest on erandeid).

Basidiospoori idanemisel areneb haploidne mütseel. Sellel ei teki mingeid gametangiume; vegetatiivse hüüfi ühinemisel teise, erinevast eosest tekkinud hüüfiga tekib kaksiktuumaline mütseel. Nii on suguline protsess kahestunud: algul toimub ainult plasma liitumine ehk somatogaamia. Suurema osa oma elutsüklist on seen sellises dikaarüofaasis; karüogaamia toimub alles basiidis, haploidne faas on aga üsna lühiajaline.

Kirjeldatust selgub kandseente põhiline erinevus kottseentest: viimastel on ainult vähesed, nimelt askogeensed hüüfid diploidsed (kaksiktuumalised), enamik seene ja ka viljakeha hüüfidest aga haploidsed.

Erinevalt ülalkirjeldatust leidub kandseente liike, mille haploidne faas on veelgi lühenenud ja esineb ainult basiidis. Neil läheb igasse basidiospoori kaks seksuaalselt erinevat tuuma ning nende idanemisel areneb kohe kaksiktuumaline mütseel.

Kaksiktuumalise mütseeli hüüfid on sageli pannaldega; need on kottseente askogeensete hüüfide konksudega homoloogilised moodustised, mille ülesandeks on võimaldada tuumade jagunemist ja ümberpaiknemist uue raku eristumisel (joonis 79). Dikaarüoni tuumade *a* ja *b* pooldumise eel tekib nende kohal lühike konksjas hüüfiharu, mille tippu läheb üks tuumadest. Mõlemad



Joonis 79. Dikaarüoni jagunemine ja pandla teke. (Alexopoulose j.)

tuumad poolduvad samaaegselt. Arenevasse tütarrakku läheb kummastki tuumast üks pooldumisel tekkinud tuum; samal ajal paindub pannal sillataoliselt vastu hüüfi. Tipu kohal liitub pannal hüüfi vanema rakuga, areneb pannalt hüüfist eristav ja hüüfi rakkude vaheline vahesein. Tuuma *b* pooldumisel tekkinud tütarrakkudest läheb üks läbi pandlasilla tagasi vanemasse rakku.

Pandlaid ei esine mitte kõigi liikide hüüfidel, vaid tavaliselt ürgsemates ja primitiivsemates perekondades (või ühe perekonna sellistel liikidel). Nii võib pannalde olemasolu koos kirjeldatud keeruka tuumade jagunemise mehhanismiga pidada nähtuseks, mille bioloogiline tähtsus on juba kadumas. Evolutsiooni seisukohalt on huvitav, et pandlaid on leitud ka mõnede kottseente (*Sclerotiniaceae*, *Tuberales*) askogeensetel hüüfidel.

Nagu näeme, on kandseene kaksiktuumaline faas homoloogiline kottseente askogeensete hüüfidega, kuid on iseseisvaks arengujärguks muutunud.

Kandseentel on looduses ja inimese elus suur tähtsus mitmesuguste orgaaniliste ainete (peamiselt taimejäätmete) lagundajana ja taimehaiguste tekitajana. Eestis on kandseened suhteliselt paremini uuritud seente hõimkond.

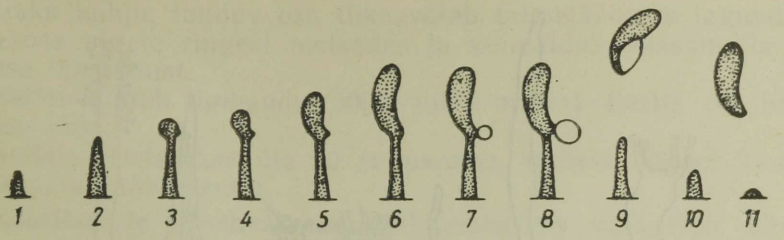
Hõimkonnasisene süstemaatika on eri autoreil väga erinev. Vanemates käsiraamatutes eristati kandseente klassis kaks alamklassi; rakuvaheseintega basiidi (fragmobasiidi) või teliospoori olemasolul kuulusid seened alamklassi *Heterobasidiomycetidae*, vaheseinteta basiidi (holobasiidi) olemasolul arvati nad alamklassi *Homobasidiomycetidae*. Alljärgnevalt eristatakse kandseente hõimkonnas kolm klassi, millest esimese (*Hymenomycetes*) viljakehad on gümnokarpsed või hemiangiokarpsed, s. t. vähemalt hilisemal arenguastmel avatud hümeeniumi ehk eoslavaga. Viimane kujutab enam või vähem tihedalt üksteise kõrval asetsevate basiidide kihti.

Ka klassis *Gasteromycetes* esinevad viljakehad, kuid need on angiokarpsed, s. t. jäävad suletuks. Hümeenium pole tavaliselt korrapäraselt välja arenenud.

Klassis *Teliosporae* esinevad viljakehad ainult saprotroofsetel kõrvtarrikulistel, mille basiidid on vaheseintega neljaks üksteise kohal asuvaks rakuks jagunenud. Ülejäänud esindajad on viljakehata parasiidid, mille basiidi alge (hüpobasiid) esineb paksukestalise teliospoorina (vt. lk. 167).

KLASS LAVASEENED — *HYMENOMYCETES*

Viljakehad on gümnokarpsed või hemiangiokarpsed. Hümeenium katab tavaliselt üsna korrapärase kihina hümenofoori ehk eoslavakandja pinda. Hümenofoor võib olla väga mitmesuguse kujuga: radiaalselt asetunud lamellide ehk eoslehekestena (enamikul lehikulistest), torukeste kihina (torikulistel, puravikulistel), püstloodis rippuvate narmastena (narmikulistel) jne. Mõnikord on hümenofoor tasane ja hümeenium katab osa viljakeha siledast allküljest või kogu (näiteks põõsasjalt harunenud) viljakeha. Eosed vabanevad basiididelt nende aktiivse eemalepaiskumise teel. Basidiospoor kinnitub sterigmale ebasümmeetriliselt (joonis 80). Valmides ilmub eose basaalsesse tippu vedelikutilgake. Kui



Joonis 80. Basidiospoori teke sterigmal ja sellelt vabanemine. (Bulleri j.)

see on (kümmekonna sekundi jooksul) saavutanud teatava suuruse, paiskub eos koos tilgakesega sterigmalt eemale (tavaliselt umbes 0,1—0,2 mm kaugusele). Võimalik, et tilgake on seejuures eost sterigma küljest «lahtikangutavaks» raskuseks.

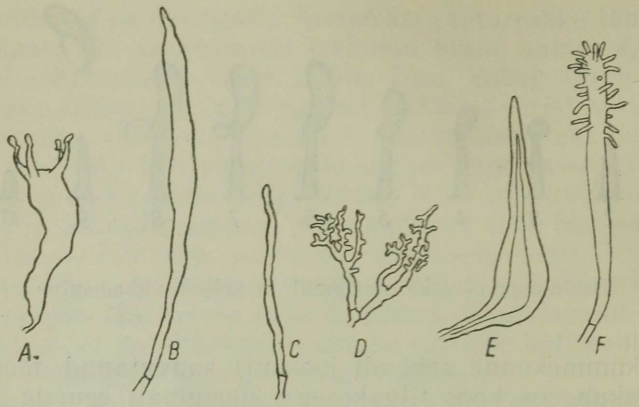
Klassis eristatakse kolme seltsi.

Selts torikulaadsed — *Aphyllophorales*

Seltsi iseloomustab enamasti puitunud või nahkja konsistentsiga, teatavates sugukondades ka vahaja või lihaka viljakeha olemasolu. Viljakehad on mõnikord vaevumärgatavad (alla millimeetri läbimõõduga), sagedamini aga silmatorkavad, üksikjuhtudel kuni 80 cm suurused (jänesvaabik, *Ganoderma applanatum*), vahel isegi 1,4 m läbimõõdus ja kuni 70 kg raskused (*Polypilus giganteus*). Viljakeha koosneb kahest osast: nn. seenekoest ja hümenofoorist. Üldkujult on viljakeha liibunud kooriku taoline, küljega või varre abil kinnituva kübara kujuline, tõlvjas, koraljalt harunev, mõnikord karikakese kujuline; harvem on esindatud ka mitmesugused teised kujud (polsterjas, näsajas jt.). Hümenofoor on seltsi primitiivsemail esindajail tasane, sile, teistel aga rippuvate narmaste, tihedalt üksteise kõrval asetsevate torukeste kujuline, mille seinad on omavahel kokku kasvanud (või harvemini vabad), madalate võrkjate voltide jne., kuid mitte radiaalselt asetunud lamellide kujuline.

Veel käesoleva ajani võib mõnedes õpikutes leida seltsi jaotust sugukondadeks hümenofoori väliskuju alusel. On aga selgunud, et selles tunnuses esineb sageli konvergents (vt. Botaanika I osa, lk. 112). Kuigi hümenofoori ehitus (näit. torukeste kihina) on mõnikord süstemaatikas arvestatavaks tunnuseks, on ta teiste liikide ja perekondade juures ainult e l u v o r m i d e väljenduseks.

Hümenofoori pind, hümeenium, koosneb basiididest ja sageli ka mitmesugustest steriilsetest elementidest (joonis 81), nagu paksukestalised tumepruunid s e e t a d, värvusetud õhukese- või paksuseinalised t s ü s t i i d i d, parafüüsidelaadse kujuga h ü f i i-



Joonis 81. Hümeeniumi elemendid mittelehikulistel.
A — basiid; *B* — tsüstiid; *C* — hüfiid; *D* — dendrohüfiid; *E* — seeta; *F* — akantohüfiid. (Lemke, Domański j.)

did jne. Nende eristamine on eriti sugukonna- ja perekonnasiseses süstemaatikas arvestatavaks tunnuseks.

Basiidid arenevad lühikesest, peaaegu kerajast või sagedamini lühisilinderjast probasiidist. Hiljem see pikeneb; mõnikord võib eristada alumist, osalt probasiidile vastavat hüpobasiidi ja sellel asetsevat epibasiidi, sageli piirdub nende vahe aga ainult vähemärgatava soondumisega basiidi keskel. Kui basiid on peaaegu täispikkuseni kasvanud, hakkavad selle tipul arenema sterigmad. Tavaliselt on neid (ja vastavalt ka eoseid) 4, harvem 6, 8, 2 või isegi 1. Kuna mittelehikulisi peetakse pärinevaks kottseentest (sugukonna *Ascocorticiaceae* ligidastest eellastest), on sterigmade (ja eoste) suurem ja ebapüsiv arv seene suhtelise primitiivsuse tunnuseks.

Kandeosed moodustuvad igal sterigmal ühekaupa. Nad on ümarad, ellipsoidsed või silindrilised; sileda, näsalise või ogaja kestaga, värvusetud, pruunikad, harvem mõnda teist värvust.

Viljakehad arenevad ühe- või enamasti hulgakaupa tavaliselt mitmeaastasel ja laialdasel mütseelil, mis peitub kõdunevas puidus, surnud taimeosades või pinnases. Rakuvaheseinte kohal tekib paljudel liikidel pannal või pannalde kobar.

Rakutuumade ühinemine toimub valmivas basiidis vahetult enne eoste kujunemise algust. Paljude liikide juures tekivad suguliselt dimorfsed eosed.

Oma eluviisilt on torikulaadsed väga mitmekesised. Vähesed liigid parasiteerivad õistaimedel; suurem osa on puidu-, väiksem osa mullasaprobiondid. Teatav osa torikulaadsetest lagundab rohtsete taimede surnud osi ja mahalangenud lehti. Puidumädanike põhjustajatena ning majaseentena tekitavad paljud suurt majan-

duslikku kahju, tunduv osa liike võtab taimejäänuste lagundajatena osa ainete ringest metsades ja võimaldab metsamulla viljakuse taastumist.

Seltsi kuulub ligikaudu 3000 liiki, millest Eestis on leitud umbes 450.

Seltsis eristatakse üle 20 sugukonna, millest allpool käsitletakse ainult tähtsamaid.

Koorikuliste (***Corticiaceae***) viljakehad on suhteliselt õhukesed, kilejad või nahkjad, substraadile liibunud või harvem õhukeste, küljega kinnitunud kübaratena esinevad. Hümenofoor on tasane, harvem näsaline, erandina narmakeste-ogadekujuline või madalalt pooriline. Primitiivsematel esindajatel on viljakeha üsna õhuke (sageli alla 50 µm paksune) ja koosneb mütseelilaadsest hüüfide põimikust — aluskihist, nn. subiikulumist, ning rühmiti kasvavaist basiididest, mis moodustavad katkendliku (luubi all vaadates seetõttu teralise) hümeeniumi. Selline on ka üks väheseid sugukonda kuuluvaid fakultatiivseid parasiite *Thanatephorus cucumeris* (*Hypochnus solani*), mis kahjustab paljusid taimi, meie oludes peamiselt kartulit (tõusmepõletiku ja mugulate mustkärna tekitaja). Primitiivsematel koorikulistel on basiidid lühikesed, 6—8 eosega, teistel suhteliselt pikemad ja 4 (harvem 2) eosega. Tuumade jagunemine toimub tavaliselt kiastobasidiaalselt.

Koorikulistel on tähtis osa puidujäätmete ja kõdu lagundamisel metsamullaks.

Eestis tuntakse üle 100 liigi. *Phlebia gigantea* on sage okaspuu-metsamaterjali kahjustaja, võib esineda ka majaseenena. Metsakõdus võib samblakihi all väga sageli näha *Athelia bicolor*'i safrankollaseid seeneväätе, seen on tähtsamaid kõdu lagundajaid meie okas- ja segametsades, Osal liikidel on viljakehad kübarjad; lilla ebanahkis (*Chondrostereum purpureum*) esineb paljude lehtpuude kändudel, lamavatel tüvedel jne., põhjustab ka viljapuude (eriti õuna- ja ploomipuude) hõbelehisust, mis pidurdab puude arengut ja viljakandvust.

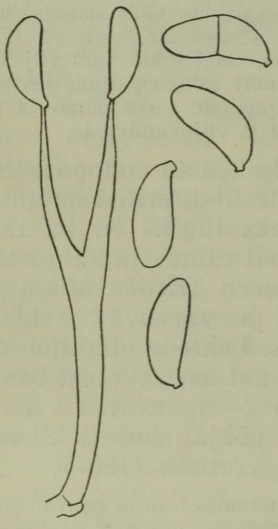
Paisseenelised (***Exobasidiaceae***) on viljakehata endoparasiidid. Maailmas tuntakse umbes 30 paisseeneliste liiki, erilisi kahjustusi nad kultuurtaimedele ei tekita. Tuntuimaks liigiks on ka Eestis peamiselt pohlalehtedel ja -vartel massiliselt esinev ja kahjustatud taimekoe hüpertroofiat tekitav pohla-paisseen (*Exobasidium vaccinii*). Kahjustatud pohlaosad puhetuvad ja värvuvad rakkudes rohkelt tekkiva antotsüaani tõttu punaseks. Lehtede allküljel kujuneb sügise poole primitiivne, üksteisest eemal asetsevatest basiididest koosnev hümeenium. Basiidil areneb 2—8, tavaliselt 4 eost. Seene arengu kohta kirjutas praegu oma põhjalikkuselt klassikaliseks peetava uurimuse vene teadlane M. Voronin (1867).

Paisseeneliste omapärase ehituse (viljakeha puudumise) tõttu peavad paljud süstemaatikud neid kõige primitiivsemateks kandseenteks, mis eraldatakse isegi omaette seltsi (*Exobasidiales*). Viimased uurimised näitavad, et tegemist on sekundaarse lihtsustumisega, seoses õhukeste primitiivsete viljakehadega koorikuliste (*Corticiaceae*) ühe osa üleminekuga saprotroofselt eluviisilt parasiitsele. Taolist sekundaarselt lihtsat ehitust kohtame ka teiste parasiitsete kandseente juures.

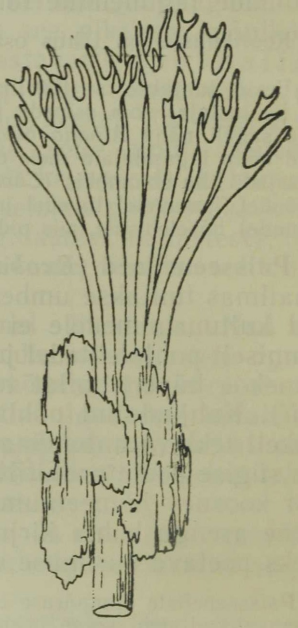
Pisarikuliste (***Dacrymycetaceae***) viljakehad on sültjad või kõhrjad, kuivanult sarvjad ja üsna mitmekesise kujuga: näsa-, padjandi- või sarvekujulised, harvem püstised ja pisut harunenud, tavaliselt kollased, oranžid või kollakaspruunid. Hümeenium katab kogu viljakeha välispinda (välja arvatud alus) või harvem selle üht osa. Väga omapärane on basiidi ehitus (joonis 82): sterigmad (neid on ainult 2) on väga tugevasti arenenud, sageli niisama pikad kui basiidi keha ise. Diploidse tuuma reduktsioonjagunemine toimub püstsuunas (stihhobasidiaalne tüüp); kumbki tuum jaguneb veel kord, neljast tuumast aga kaks degenereerub. Eostesse tekivad kohe pärast vabanemist (või veidi enne seda) ristvaheseinad.

Sellise basiidi omapärase ehituse alusel ühendatakse pisarikulised mõnikord koos üdikulistega (*Tremellales*) omaette alamklassi. On aga leitud vahevorme (perek. *Cerinomyces*), mille viljakehad on liibunud nagu koorikulistel; ka viimaste seas leidub liike, millel on kahe tugevasti arenenud sterigmaga basiidid.

Eestis esinevast 16 liigist on tuntum põõsasjalt veidi harunenud suur sarvik (*Calocera viscosa*, joonis 83), mis kasvab enamasti pinnases kõduneva okaspuupuidu jäänustel.



Joonis 82. Pisarikulise *Cerinomyces canadensis*'e basiid ja eosed. (McNabbi j.)



Joonis 83. *Calocera viscosa* viljakeha.

Mädikulised (***Coniophoraceae***). Seene liibunud, sileda, mügarliku või võrkjalt poorilise hümenofooriga viljakehad sisaldavad hüüfides ja eostes rakukestasisest pruuni pigmenti.

Liigid kasvavad puidulagundajatena metsades ja ka majaseentena. Eestist tuntakse kümmekonda esindajat. Nende hulka kuuluvad ohtlikud majaseened majamädik, *Coniophora puteana*, ja majavamm, *Serpula* (*Merulius*) *lacrymans*.

Majamädiku kohvipruune, mügarliku pinnaga, lihakalt nahkjaid viljakehasid võib sageli leida metsas; hoonetes kahjustavad nad peamiselt välisõhu juurdepääsuga osi (katusekonstruktsioone jm.). Mädanemistunnustega puidu kasutamisel ehitusmaterjalina on võimalik ehitise nakatumine juba selle ehitamisel.

Majavamm esineb ainult ehitistes. Viljakehasid võib leida peamiselt keldrites, põranda all, väga niisketes kohtades tubades ja kõrvalruumides (seinanurkades, valamute all jne.) ning nende esinemine on juba hävitavalt arenenud mädanemise tunnuseks. Seenehüüfide elutegevuse toimel lagunevad puidus rakuseinad, puit muutub pruuniks, lõhestub kuubikukujulisteks osadeks ning pudeneb hiljem sõrmede vahel pulbriks. Samasugune destruktiivmädanik esineb ka majamädiku kahjustuse puhul, kuid majavammi juures on mädanemisprotsess eriti kiire.

Majaseene kahjustuse tekkimise põhjuseks on liigniiske ehituspuidu või (põrandate, lagede, seinte) täitematerjali kasutamine, ehitise konstruktsioonilised või ekspluateerimise vead (niiskuse kogunemine), mis võimaldab seene arenema hakkamist. Puidu lagunemisel on jääkprodukideks süsihappegaas ja vesi. Et seene eluks vajalik vesi tekib puidu lagunemise keemilises protsessis, on kord arenema hakanud mädanikku raske pidurdada. Tõrjeks on kiire remont: mädanikust tabatud puitosad tuleb kõrvaldada ja asendada kuiva, antiseptikumiga töödeldud puiduga, samuti tuleb remondi käigus kõrvaldada seene arengut põhjustanud liigniiskuse allikas.

Lehternahkiselised (***Thelephoraceae***). Liibunud või varrelise kübara kujulised, harvem põõsasjalt harunenud viljakehad on sileda, näsalise või narmastena esineva hümenofooriga. Eosed on jämedalt mügarliku või teravaogalise kestaga, pruunikad või pruunid.

Mõnekümne Eestis leitud liibunud viljakehaga *Tomentella*-liigi kõrval, mis peaaegu kõik on vähemärgatavad puidusaprobiondid, kuulub meil siia ka kaunis suurte (kuni 10 cm), lehterjalt asetunud õhukeste pruunide kübaratega harilik lehternahkis (*Thelephora terrestris*). Ta kasvab eriti nõmmealadel mullas kõdunevatel puidujäänustel ja ka metsakõdul. Kasvades kasutab ta mõnikord mehaanilise toena noori männitaimi, neid seejuures lämmatades.

Tuntud on ka rühm seeni, mis varem asetati narmikuliste (*Hydnaceae*) sugukonda. Nende tugevasti lihaka, sitkenahkja või peaaegu puitunud tsentraalse

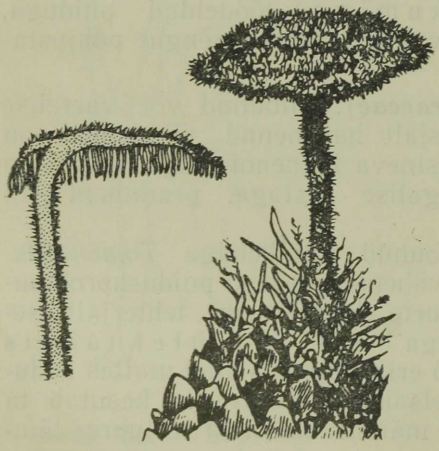
varrega kübara allküljel on tihedalt püstloodsed narmad (ogad). Väheväärtusliku söögiseenena on meil tuntud harilik põdramokk (*Sarcodon imbricatus*).

Rusukaliste (***Fistulinaceae***) sugukonda kuulub Eestis ainult üks liik — elavatel tammetüvedel kasvav rusuk (*Fistulina hepatica*). Väliselt meenutab ta lihakaid torikulisi, kuid torukeste seinad pole kokku kasvanud ja iga toruke moodustab omaette silindri, mille sisepinda vooderdab hümeenium. Rusuk on hea söögiseen, kuid meil kaunis haruldane.

Narmikuliste (***Hydnaceae***) sugukonda ühendati varem kõik need liigid, mille hümenofoor koosneb vertikaalsetest narmastest või ogalaadsetest moodustistest. Praegu peetakse sugukonda monotüüpseks (ainult ühe liigiga esindatuks). Timpnarmik (*Hydnum repandum*) kasvab ka meil sageli kuuse- ja segametsades ning on söödav.

Teistest liikidest, mis nüüd on paigutatud mitmetesse väiksematesse sugukondadesse, märkigem käbinarmikut (*Auriscalpium vulgare*, joonis 84), mis kasvab maasse sattunud kuusekäbidel; seene jalg kinnitub 1—2 cm läbimõõduga kübara servale. Silmatorkavad on valkja, koraljalt oksise ja üleni tihedalt rippuvate pikkade narmastega kattunud korallnarmiku (*Hericium coralloides*) viljakehad, mis kasvavad lehtpuude lamapuidul.

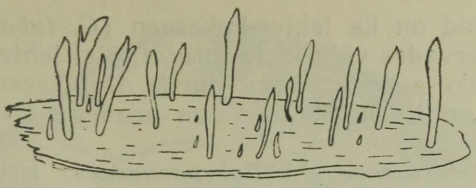
Harikulistel (***Clavariaceae***) on viljakeha tavaliselt lihakas, püstine, lihtne (niitjas, silinderjas, tõlvjas) või harunenud (joonis 85), harvem lillkapsataoliselt põõsasjas. Selle pind on kas üleni või ainult ülemises osas eoslavaga kattunud. Tavaliseks värvuseks on valge, kollane, oranž, pruunikas, lilla. Suurus ulatub mõnest millimeetrist mõnekümne sentimeetrini või isegi poole



Joonis 84. *Auriscalpium vulgare* viljakeha. (Nikolajeva j.)



Joonis 85. *Ramaria invalii* viljakeha.



Joonis 86. *Lentaria mucida* viljakehad.

meetrini (*Sparassis crispa*). Basiidi tuumade jagunemine toimub osal liikidel püst-, teistel ristsuunas.

Suurem osa liikidest on metsapinnase või kõdunenud puidu saprobiondid; mõnikord moodustavad nad seeneringe. Lihakamate viljakehadega liigid on keskmise väärtusega söögiseened (näiteks kuld-muruhari, *Ramaria aurea*). Eestis leitud liikide seas mürgiseid ei ole. Lõunapoolsematel aladel (alates Leedust) kasvav, elavate okaspuude juurtel parasiteeriv *Sparassis crispa* sisaldab antibiootilise toimega sparassooli.

Kuusikuis võib sageli leida tõlvjate viljakehadega keel-tõlvharikut (*Clavariadelphus ligula*) ja oliivookerjat, põõsasjalt harunenud rohekat harikut (*Ramaria ochraceo-virens*).

Kõdunevatel puulehtedel, rohttaimede jäänustel esinevad väikeste harunemata vähemärgatavate viljakehadega *Pistillaria*- ja *Typhula*-liigid. Viimaste viljakehad arenevad sageli lagunevasse taimekoesse süvenenud 0,5—6 mm läbimõõduga ümarast sklerootsiumist, mitmed liigid neist on ohtlikud parasiidid, nn. tüfulooside tekitajad. Nii on roosa mügarharik (*T. incarnata*) üheks taliviljade lumiseene põhjustajaks ja kutsub esile lume alt vabaneva orase hukkumist. Ristikuil tekitab märgatavat kahjustust ristiku mügarharik (*T. trifolii*).

Üldbioloogiliselt pakuvad erilist huvi mõned liigid, mis arenevad alati koos vetikatega ning moodustavad nendega koos primitiivsed kandsamblikud. Ürgmetsades leidub harva *Lentaria mucida*'t (joonis 86): kõdunevat tüve katab meetrite pikkuselt rohekas, vetikaist ning hüüfidest koosnev õhuke limane kile, millel kasvavad 1—2 cm kõrgused valkjad seene-viljakehad. Sellisel samblikul pole iseloomulikku tallust: sambliku välisilme oleneb seene kujust, mille viljakehades vetikaid peaaegu ei leidugi.

Kukeseeneliste (***Cantharellaceae***) viljakehad on toru- või lehtrikujulised, mõnikord kübara ja tsentraalse jalaga, sitkelt lihakad. Hümenofoor koosneb enamasti madalatest või esile ulatuvatest, sageli harkjalt harunevaist voltidest, mis asetsevad enamasti radiaalselt. Basiidid on 2—8 eosega, stihhobasidiaalset tüüpi. Sugukond on väga ligidane osale harikulistest.

Liikide enamik on mulla-saprobiondid. Eestis on neist leitud 6; hea söögiseenena tuntakse harilikku kukeseent (*Cantharellus*

cibarius). Levinud on ka lehter-kukeseen (*C. tubaeformis*). Metsades ja metsaservades võib leida torujat, ülal lehterjalt laienevat, mustpruuni, õhukese seenelihaga musta torbikseent (*Craterellus cornucopioides*), mille hümenofoor on peaaegu sile. Ka see seen on söödav.

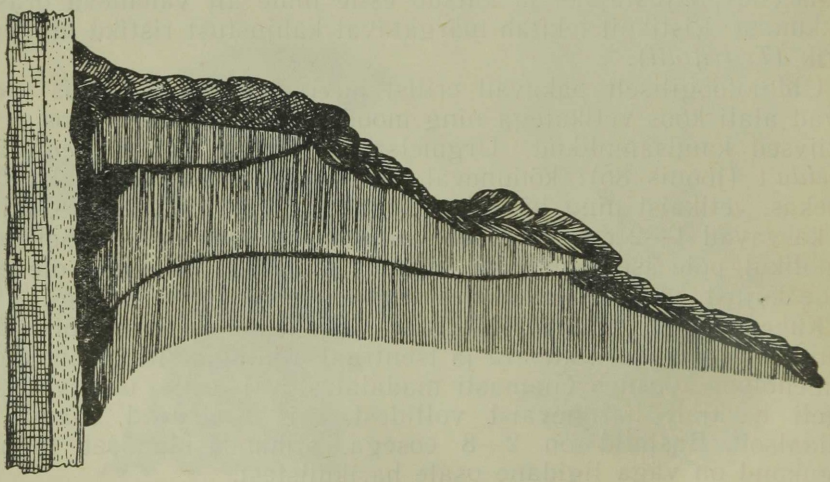
Torikulised (***Poriaceae*** ehk ***Polyporaceae***). Erinevalt teistest mittelehikulistest on neil torukestest koosnev (altvaates pooriline) hümenofoor (joonis 87), mis moodustab liibunud, poolliibunud, küljega kinnituva kübara kujulisest või jala ja ümara kübaraga viljakehast alumise, maa poole suunatud osa.

Torukeste sisepind on vooderdatud nelja- ja juhuslikult ka kaheeoselistest basiididest koosneva hümeeniumiga, milles sageli leidub ka tsüstiide. Paljudel liikidel on torukeste perioodiliselt pikemaks kasvavad servad (suudmed) eoslavata ehk steriilsed.

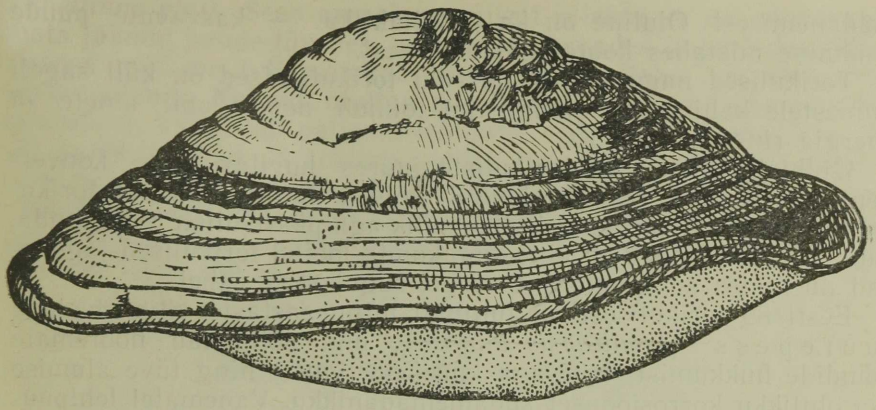
Torikuliste mütseel kasvab seene poolt kahjustatavas puidus, mille rakuseinu ta lagundab. Nii toimub puidu mädanemine (liigist sõltuvalt korrosioon- või destruktiivmädanik). Korrosioonmädaniku puhul tekivad mädanenud puitu valkja sisuga läätsekujulised õõnsused, hiljem muutub puit sõeljaks.

Puidurakkude lagunemist põhjustavad enam kui kümme torikuliste poolt eritatavat fermenti nagu näiteks tselluloosi lagundav tsellulaas, hemitselluloosisse toimiv hemitsellulaas, ligninaas.

Mõne, sageli aga ka alles kümmekonna aasta pärast arenevad kõduneval tüvel või puidul tugeva, sageli puitunud konsistentsiga viljakehad. Üheaastaste viljakehadega liikidel kasvavad need mõne nädalaga peaaegu lõpliku suuruseni ja eraldavad siis rohke-



Joonis. 87. Läbilõige jänesvaabiku (*Ganoderma applanatum*) 3-aastasest viljakehast. (Bulleri j.)



Joonis 88. *Fomes fomentarius*'e viljakeha. (Vesely j.)

arvuliselt eoseid, mis täpselt vertikaalsetest torukestest alla langevad ning õhuvoolude (eriti tuule) poolt laiali kantakse. Paljud liigid on mitmeaastaste viljakehadega; enamasti kasvab viljakeha igal aastal servast laiemaks, moodustades omapäraseid aastaringe (joonis 88); ühtlasi areneb eelmise torukestekihi alla uus kiht. Neid kihte lugedes võib leida viljakeha vanuse.

Eosed võivad säilida idanemisvõimelistena mitu kuud; nende idanemise eelduseks on puidu niiskus, küllaldane temperatuur ja enamasti ka puiduleotises leiduvate spetsiifiliste ainete olemasolu.

Paljud torikulised on spetsialiseerunud kindlale substraadile (teatava puu puidule) või nende rühmadele (lehtpuud, okaspuud). Nii esineb k a s e k ä s n a k (*Piptoporus betulinus*) kogu maailmas eranditult ainult kasel (tahvel II, *3*). Sama seent võib laboratoorseis tingimusis kasvatada aga ka paljude teiste liikide puidul.

Osa torikulistest kahjustab elavaid puid, tekitades tüve südame- või perifeeriamädanikku (mõnikord ka segamädanikku, mille juures kahjustuvad kõik tüve osad) või mädandades puutüve alumist osa ja juurt. Sageli nimetatakse neid parasiitideks, kuid see ei ole täpne: väheste eranditega kahjustab seen peamiselt puutüve lülipuitu. Selliseid seeni on õigem nimetada üldiselt f ü t o p a t o g e e n s e t e k s seenteks.

Elavas tüves kasvades põhjustavad torikulised sageli puu hävimist (peamiselt tuulemurru tõttu). Mitmed torikulistest esinevad m a j a s e e n t e n a (vt. lk. 151).

Kasvavate puude puumädanike tõrjeks on eelkõige metsa sanitaar- ja hooldusraied, millega vähendatakse nakkusallikat (uute viljakehade teket) ning hoitakse kahjustatud tüvesid täielikust

mädanemisest. Oluline on ka profülaktika — kasvavate puude hoidmine mistahes koorevigastuste eest.

Torikulised nagu paljud teisedki torikulaadsed on küll sageli inimestele kahjulikud; samal ajal toimub nende abil ainete ja energia ringkäik metsas.

Üldbioloogiliselt on torikuliste juures huvitav sage konvergentsi esinemine. Näiteks kuulub kõigile tuntud tuletael torikuliste hulka, üsna sarnane ebatuletaelik aga pässikuliste sugukonda. Kuni viimaste aegadeni ühte sugukonda loetud torikulised jagunevad uuemates süsteemides 4—6 eri sugukonna vahel.

Eesti 89 torikulisest on tuntuim mitmeaastaste viljakehadega juurepess (*Fomitopsis annosa*), mis põhjustab nooremate mändide hukkumist, eriti aga kuuskede juurte ning tüve alumise osa ohtlikku korrosioonset südamemädanikku. Vanematel lehtpuudel, eriti parkides, kasvab väävlik (*Laetiporus sulphureus*), mille ere- või oranžkollased suured viljakehad ilmuvad juunis või juulis. Destruktiivmädaniku tõttu muutub tüvi seest õõnsaks. Tuntud on metsades, peamiselt kase juba surnud tüvedel, kändudel ja lamapuidul sageli esinev mitmeaastaste viljakehadega tuletael (*Fomes fomentarius*, joonis 88). Seen tekitab valget segamädanikku. Kuni möödunud sajandi teise pooleni valmistati tema viljakehadest tuhaleelises keetmise, kuivatamise jne. abil taela, mida vajati tule saamisel tuleraua ja ränikivi abil.

Pässikulised (***Hymenochaetaceae***) on heaks näiteks mittelehikulistel sageli esineva konvergentsi kohta. Osa liike on liibunud või külgmiselt kinnitunud õhukeste viljakehadega, mille hümenofoor on tasane (näit. tubaknahkis — *Hymenochaete tabacina*). Osal liikidest esineb hümenofoor narmastena, paljudel aga torukestekihina ning sellised seened ei erine esimesel pilgul torikulistest (*Poriaceae*).

Ühine on aga kõigile sugukonnaliikidele seetade esinemine hümeeniumis ja kõigil sama pruuni, leeliste toimel tumeneva pigmendi esinemine.

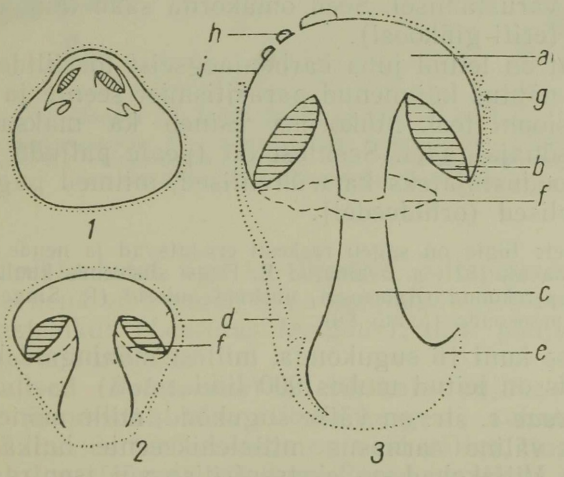
Eestis on pässikulisi leitud 20 liiki. Torikulaadsete seas leidub mitu metsanduses olulist seent. Must pässik (*Inonotus obliquus*) teeb oma arenemises läbi kaks staadiumi. Elavatel puudel (peamiselt kaskedel) arenevad tüvelõhedes ebakorrapärased, mügarlikud, sageli horisontaalsuunas pikenevad väga kõvad mustad moodustised, mida nimetatakse kasekäsnadeks. Nii rahvameditsiinis kui ka meditsiinis ametlikult tunnustatuna kasutatakse käsnaleotist või sellest valmistatud preparaate mõnede vähktõve erimite raviks. Pärast puu surma lõhestub koor musta käsna kohal pikisuunas ning poollahtise koore või isegi puidu väliste aastarõngaste all arenevad vähemärgatavad liibunud viljakehad, mille torukestes valmivad rohkearvulised kandeosed. Must pässik tekitab puutüves valget südamemädanikku.

Tekitatud mädaniku poolest on veelgi olulisem männipess

(*Phellinus pini*). Seen areneb peamiselt raieküpses eas maharaiumata jäänud puude tüvedes, eriti kaitsemetsades ja parkides. Tüve siseosa puit muutub punakaks ning siis sõeljaks; areneb korrosioonmädanik. Kolmas oluline pässikuline, e b a t u l e t a e l (*Ph. igniarius*), kahjustab paljusid lehtpuid, eriti kaske, leppa ja pajusid, mille tüvedes ta tekitab valget südamemädanikku. Ebatuletaelaga sarnane haavataelik, *Phellinus tremulae*, erineb väliselt vähe eelmisest liigist, kasvab aga ainult haabadel. Vanades haavikutes ulatub puude nakatumise protsent sellest seenest sageli 90-ni ja isegi 100-ni.

Selts lehikulaadsed — *Agaricales*

Suur selts (üle 5000 liigi) paljude hästi tuntud seentega, mille viljakehad on lühiealised, tavaliselt tsentraalse (harvem ekstsentrilise või külgmise) jalaga ja lihaka seenelihaga. Hümenofoor esineb tavaliselt l a m e l l i d e n a ehk e o s l e h e k e s t e n a või seene küljest harilikult kergesti vabastatava lihaka püstiste torukeste kihina. Noored viljakehad on sageli üleni kaetud üldlooriga, millest hiljem võivad kübarale jääda ebemed ning jala alusele tupp, ning rõngaslooriga, millest jääb varrele rõngas (joonis 89). Mütseel on paljuaastane; seen toitub saprotroofselt, sümbiotroofselt või harva parasiidina.



Joonis 89. Lehikulaadse viljakeha ehituse skeem:
1 — kübarseene viljakeha alge; *2* — vahepealne arenemisstaadium; *3* — täiskasvanud viljakeha; *a* — kübar; *b* — hümenofoor; *c* — jalg; *d* — üldloor; *e* — tupp; *f* — rõngasloor; hiljem rõngas; *g* — ebemed; *h* — soomused; *i* — kübaranahk. Punktiiriga on märgitud üldloor ja selle jäänused, katkendliku joonega — rõngasloor.

Kandeostest tekkinud, erinevasse sugupoolde kuuluvad haploidsed mütseelid ühinevad peagi kaksiktuumalisteks. Basiidi tuumad jagunevad risti selle pikiteljega (kiastobasidiaalne tüüp). Kolmas jagunemine toimub alles arenevas eoses (sel puhul on need kahetuumalised) või sterigmas (sel juhul läheb igasse eosesse ainult üks tuum, teine aga degenereerub). Ühel basiidil areneb 4, mõnel liigil (või teisendil) ainult 2 kandeost. Osal liikidel kuuluvad ühel basiidil valminud eosed kahte, osal nelja sugupoolde (tetrapolaarne sugude jaotus). Mõnedel liikidel esineb homotallism: kahetuumalisest eosest areneb kohe kaksiktuumaline mütseel ning haploidne faas puudub seega üldse. Harva esineb ka partenogeneetilisi vorme: haploidsest mütseelist areneb haploidne viljakeha ja sellel arenevad kaheeoselised basiidid.

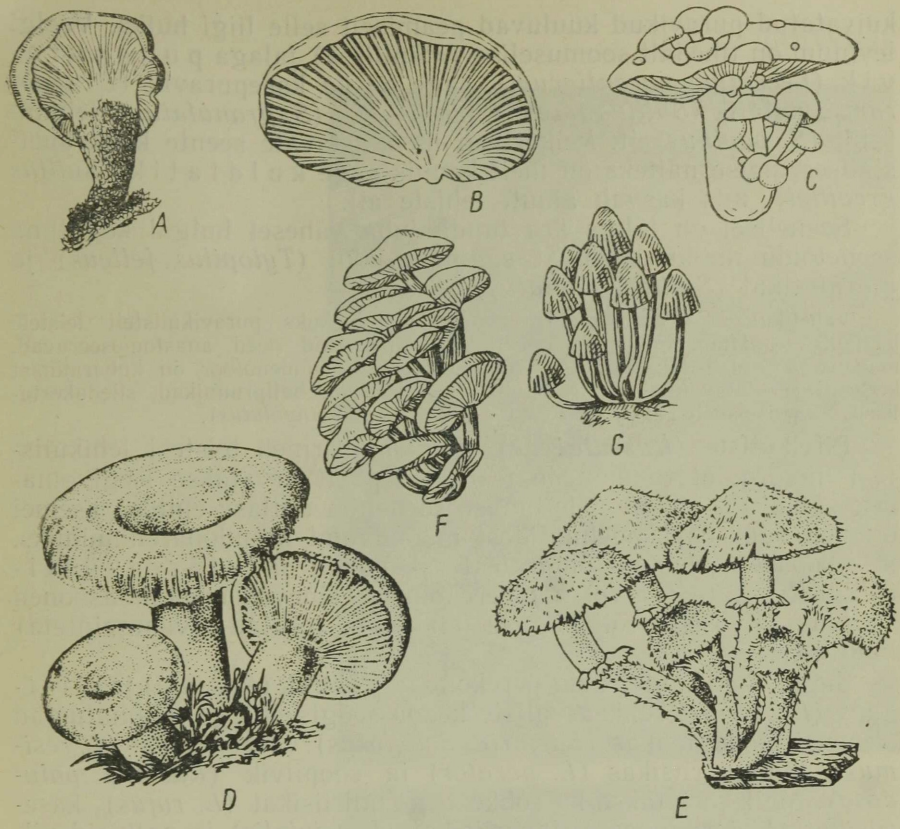
Lehikulaadsed on suure tähtsusega söögi- ja mürkseened, eriti oma sümbiotroofse toitumise tõttu, mis on omane paljudele liikidele (puravikulised, riisikad, kärbseseened jt.). Nad moodustavad koos paljude õistaimedega (eriti puudega) mükoriisa (vt. Botaanika I, lk. 200—203). Mükoriisa avastati möödunud sajandi 80-ndail aastail poola teadlase F. Kamenski, sakslase B. Franki jt. poolt ning kujutab endast seene ja taimejuurte kooselu, mis vastastikuse ainevahetuse tõttu on mõlemale poolele kasulik või isegi obligatoorne. Sama seeneliik võib moodustada mükoriisa mitme puuliigiga, harvem ainult ühega. Seen varustab taime sellele raskesti kättesaadavate ühendite lagundamisel saadud mineraalainetega ja seene poolt sünteesitud vitamiinidega; ka aitab seen taime veega varustamisel. Seen omakorda saab taimelt peamiselt süsivesikuid (eriti glükoosi).

Mükoriisat on leitud juba karboniaegseist fossiilidest. Tõenäoliselt on see nähtus kujunenud parasitismist seente ja õistaimede ühise evolutsiooni teel. Mükoriisa esineb ka maksasammaldel, koldadel ja sõnajalgadel. Seentest on (peale paljude lehikuliste) mükoriisa moodustajateks ka trühvlilised, mitmed puguseened ja isegi nahkiselised (orhideedel).

Lehikulaadsete liigid on sageli raskesti eristatavad ja nende süsteemis on veel palju vaieldavat. 1821. a. avaldatud E. Friesi süsteemis kuulusid nad peaaegu kõik ühte perekonda (*Agaricus*), uuemad autorid (R. Singer jt.) eraldavad umbes 200 perekonda (joonis 90).

Eristatakse kuni 16 sugukonda, millest mõningaid käsitletakse allpool. Eestis on leitud umbes 900 liiki.

Polyporaceae s. str. on väike sugukond, mille mõnedel esindajatel on suur väline sarnasus mittelehikseente hulka kuuluvate torikulistega. Viljakehad on ekstsentrilise või tsentraalse jalaga või külgmiselt kinnitunud, sitked, lihakad või peaaegu nahkjad. Eosed on hüaliinsed ja siledakestalised. Enamik liike kasvab saprobiontidena kõduneval puidul. Tuntud esindajateks on nii surnud kui elavatel lehtpuudel esinevad soomustorik (*Polyporus squamosus*) ning austerservik (*Pleurotus ostreatus*), viimane on ka söö-



Joonis 90. Lehikulaadsete viljakehasid:
A — Paxillus atrotomentosus; B — Schizophyllum commune; C — Asterophora lycoperdoides (pilvikul); *D — Lactarius torminosus; E — Pholiota squarrosa; F — Flammulina velutipes; G — Psathyrella disseminata.*

giseen. Männikändudel, aga ka liipritel, sillapalkidel jne. ning isegi majaseenena võib sageli leida hambuliste eoslehekestega kollast hammaslehikut (*Lentinus lepideus*), mis põhjustab pruuni destruktiivset mädanikku.

Puravikulised (***Boletaceae***) on lihakate viljakehadega, mille hümenofoor moodustab kübaralihast kergesti vabastatava torukeste kihi. Sarnasus torikulistega on vaid väline, tingitud konvergentsist. Jalg on rõngaga või ilma. Eosed on sileda oliivse, pruunika või koliaka kestaga.

Puravikulised kasvavad peamiselt metsades või siis puude ligiduses (ka tundras); suurem osa liike moodustab nendega mükoriisa. Meil peetakse parimaks söögiseeneks võrkjamustrilise jalaga harilikku kivipuravikku (*Boletus edulis*); müügil olevad

kuivatatud puravikud kuuluvad peamiselt selle liigi hulka. Veelgi levinum on tihedalt soomuselise («täpilise») jalaga punapuravik (*Leccinum aurantiacum*), sage on ka kasepuravik (*L. scabrum*), võitatik (*Suillus luteus*), lambatatik (*S. granulatus*), lehmatatik (*S. bovinus*) jt. Mükoriisat moodustavate seente kitsa spetsialiseerumise näiteks on meil kaunis sage kuldtatik (*Suillus grevillei*), mis kasvab ainult lehiste all.

Seenelisel on tähtis ära tunda juba vähesel hulgal kogutuna seenetoidu maiku rikkuvat sapipuravikku (*Tylopilus felleus*) ja pipratatikut (*Suillus piperatus*).

Vahelikulised (***Paxillaceae***) on nagu üleminekuks puravikulistelt teistele lehikulistele. Hümenofoor on lamellidekujuline, kuid need anastomoseeruvad, moodustades eriti jala ligiduses rombjaid poore. Hümenofoor on kübaralihast kergesti eraldatav (nagu puravikulistel). Eosed on hallpruunikad, siledakestalised. Sageli esineb meil tavavahelik (*Paxillus involutus*).

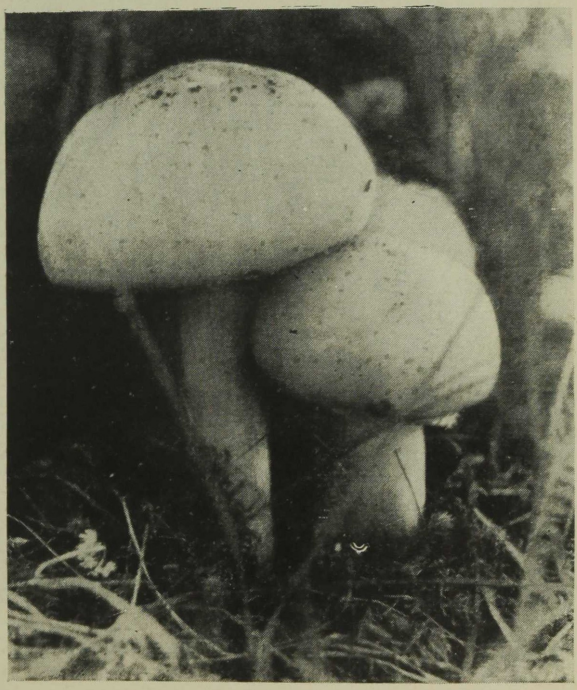
Pilvikuliste (***Russulaceae***) sugukond erineb teistest lehikulistest niivõrd, et ta mõnede teadlaste poolt arvatakse isegi omaette seltsiks. Lehikulistele omase seeneliha ühtlase ehituse asemel on neil suur osa koe hüüfidest moondunud pseudoparenhüümiks, mis koosneb peaaegu ümaratest rakkudest, nn. sfärotsüstidest. Riisikate (*Lactarius*) perekonnas esinevad nn. piimasooned — piimja, vesise või häguse mahlaga torujad (vaheseinteta) hüüfid.

Sugukonda kuulub kaks perekonda: pilvik (*Russula*) ja riisikas (*Lactarius*) rohkearvuliste heade söögiseentega. Hinnatumad on neist kuuseriisikas (*Lactarius deliciosus*), valge riisikas (*L. resimus*), tõmmu riisikas (*L. necator*) ja soopilvik (*Russula paludosa*). Meil korjatakse ka rohkesti männiriisikat (*L. rufus*), kaseriisikat (*L. torminosus*), tavariisikat (*L. trivialis*) ja paljusid pilvikuid. Kibeda piimmahlaga liigid (enamik riisikaid ja kibedad pilvikud) vajavad enne toiduks tarvitamist kupatamist; kuuseriisika ja pehmemaiguliste pilvikute puhul on see ülearune.

Lehikulaadsete seas tuntakse lisaks märgitutele veel 11 sugukonda, mille eristamise aluseks on seeneliha mikroskoopiline ehitus, eoste amüloidsus, nende kesta iseloom ja värvus, üld- ja rõngasloori (rõnga) esinemine, tsüstiidide esinemine, kuju ja teised tunnused. Neiks on **liimikulised** (***Gomphidiaceae***), **limanutilised** (***Hygrophoraceae***), **heinikulised** (***Tricholomataceae***), **punalehikulised** (***Rhodophyllaceae***), **kärbseseenelised** (***Amanitaceae***), **lehikulised** (***Agaricaceae***), **pisiservikulised** (***Crepidotaceae***), **võõdikulised** (***Cortinariaceae***), **torujalalised** (***Bolbitiaceae***), **värvikulised** (***Strophariaceae***), **tindikulised** (***Coprinaceae***) ja **soomuspuravikulised** (***Strobilomycetaceae***). Levinumatest ja tähtsamatest liikidest võiks märkida järgmisi.

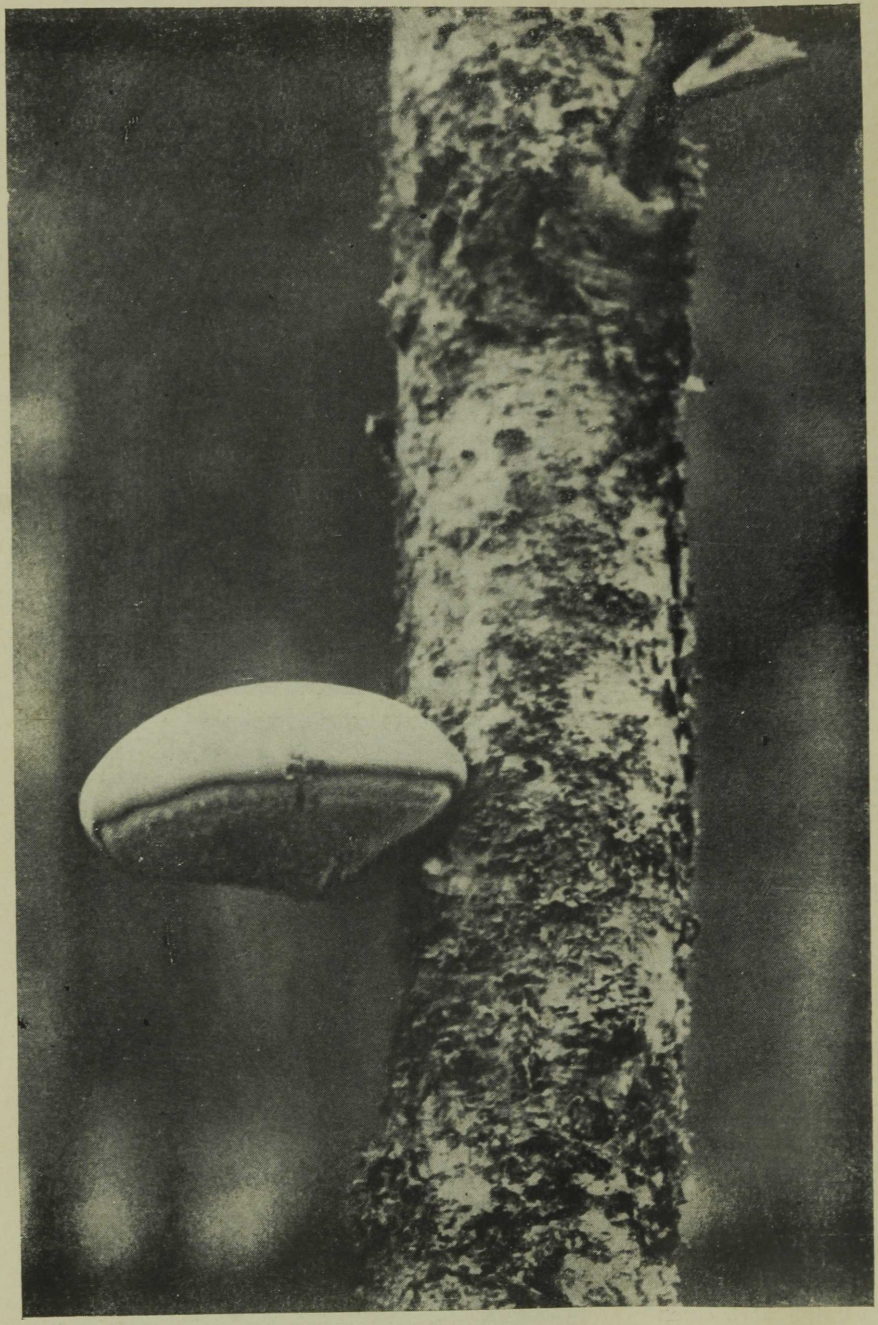
Külmaseen (*Armillariella mellea*), hea söögiseen, tekitab leht- ja okaspuude juurte ning tüve alumise osa mädanikku, mis areneb edasi ka lamavatel tüvedel. Koore all kasvavad tugevad mustad harunenud risomorfid (seenenöörid). Kahjustatud puidus olev mütseel ja noored risomorfid võivad pimedas helenduda (bioluminestsents). Selline võime on veel mõnel teiselgi lehikulisel (üksikuil liikidel perekondadest *Pleurotus, Panus* jt.).





1. Suur sirmik (*Macrolepiota procera*). (L. Pootsi foto.)

2. Valge kärbseseen (*Amanita virosa*). (A. Marveti foto.)



3. Kasekäsnak (*Piptoporus betulinus*). (J. Ristkoki foto.)

Külmaseen esineb sageli ka kändudel, nagu maitsev söögiseen kännumampelgi (*Kuehneromyces mutabilis*). Kännuseente seas mürgiseid liike pole, hoiduda tuleb aga kibedamaigulistest esindajatest.

Sametkõrgese (*Flammulina velutipes*) väikesed, kimbuna koos kasvavad viljakehad arenevad peamiselt elavatel tüvedel (vigastatud koore kohal) ning on hilissügisesteks ja talvisteks söögiseenteks.

Kärbseseente (*Amanita*) hulka kuuluvad meie kõige ohtlikumad mürkseened roheline kärbseseen (*A. phalloides*), valge kärbseseen (*A. virosa*, tahvel II, 2) ja mitmed teised mürgised liigid, kuid ka mõned söödavad seened (näit. *A vaginata* -- rõngata kärbseseen, Lõuna-Euroopas kasvav eriti hinnatud keisri-kärbseseen *A. caesarea* jt.). Mürgiste liikide viljakehad sisaldavad heksapeptiidi falloidiini, eriti mürgist polüpeptiidi amanitiini jt. mürkaineid. Mürgistusnähud ilmuvad rohelise ja valge kärbseseene puhul alles 8—40 tunni pärast. Siseelundite (maks, neer) kahjustuse tõttu lõpeb üle poole nendest liikidest põhjustatud mürgistustest surmaga. Suure amanitiinisisalduse tõttu on nende ainsagi eksemplari söömine eluohtlik.

Kärbseseeni võib ära tunda ringi ja (mõnikord samblas peituva) tupe olemasolu järgi jalal ning valkjate ja kollakate lamellide järgi.

Šampinjonid (*Agaricus*) erinevad kärbseseentest noorelt roosakate või valkjashallide, hiljem lillakaspruunide kuni mustade lamellidega ning tupe puudumisega jala alusel; sellest hoolimata on meilgi esinenud nende seente kurvalt lõppenud äravahetamist. Väga head söögiseened on karjamaadel, niitudel, metsaservades kasvav arušampinjon (*A. campestris*) ja aasšampinjon (*A. arvensis*). Ainsaks laialdaselt kasvatatavaks söögiseeneks on kaheeoseliste basiididega aedšampinjoni (*A. bisporus*) kultuurteisendid; see, nagu paljud teisedki šampinjonid, on koprofiil.

Heinikud (*Tricholoma*) on Eestis üheks levinumaks perekonnaks. Mitmete liikide suured lihakad viljakehad on head söögiseened ning eriti hinnatavad hilise kasvuaja tõttu (triibuline heinik, *T. portentosum*; hobuheinik, *T. flavovirens* jt.).

Vöödikulistest leidub Eestis rohkesti liike, kuid need ei ole suuremalt osalt söödavad. Perekonnas narmasnutt (*Inocybe*) leidub väga mürgiseid liike; neist esineb meil punakas narmasnutt (*I. patouillardii*).

Tindiku (*Coprinus*) liikidel, millest paljud on koprofiilid, on eosed mustad. Viljakeha täisvalmimisel laguneb kübar limaseks massiks, mis servast koos eostega maha tilgub. Tindikud on ainult noorelt söödavad; mõned liigid võivad esile kutsuda omapärast, kiiresti ilmuvat, kuid tagajärgedeta mööduvat mürgistust, kui nende tarvitamise eel või järel pruukida alkohoolseid jooke.

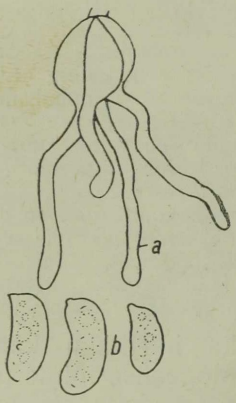
Mitmeid lehikulisi (*Psilocybe*-liike, ka harilikku kärbseseent *Amanita muscaria*) on nende hallutsinatsiogeense toime tõttu narkootikumidena kasutatud (eriti religioosse ekstaasi saavutamiseks).

Rohkearvuliste teiste lehikulaadsetega soovitame tutvuda K. Kalamehe koostatud raamatu «Seened» abil (Tallinn, 1966).

Viljakehad on koorikjad, liibunud, kurrulise padjakese, hõlmise põõsakese või kübara kujulised, sageli sültja (kuivades kõhrja) konsistentsiga. Pärast karüogaamiat jaguneb tuum valmivas basiidis kiastobasidiaalselt, samal ajal tekib kaks omavahel risti paiknevat püst-rakuvaheseina, mis jagavad basiidi neljaks üksteise kõrval olevaks osaks. Iga osa tipus areneb suhteliselt suur, läbi limakihi hümeeniumi pinnani ulatuv väljakasv (need moodustavad koos epibasiidi) ning sellel üherakuline kandeos (joonis 91). Eoses võivad idanedes tekkida ristvaheseinad; sageli repeteerub eos (vt. lk. 168) või moodustab väikesi koniide. Idanedes tekib haploidne mütseel, millel arenevad oiidid. Suguline protsess on tüüpiline — haploidsete mütseelide ühinemise teel.

Üdikulaadsed moodustavad teistest kandseentest tublisti erineva rühma; basiidi ehituse poolest meenutavad neid mõned nahkiselised, mille basiid on aga vaheseinteta. Et tuntakse ka viltuste või puudulikult väljaarenenud vaheseintega basiididega liike, on nende ja nahkiseliste evolutsiooniline side vägagi tõenäoline.

Üdikulaadsed on peamiselt väheolulised puidu-saprobiondid. Umbes 200 esindajast on Eestis leitud 23; levinud on mitmed *Exidia*- ja *Tremella*-liigid (joonis 92), mis niiske ilmaga on punsu-



Joonis 91. *Tremellales*. Basiidi ehitus:
a — sterigma; *b* — basidiospoorid. (Christianseni j.)



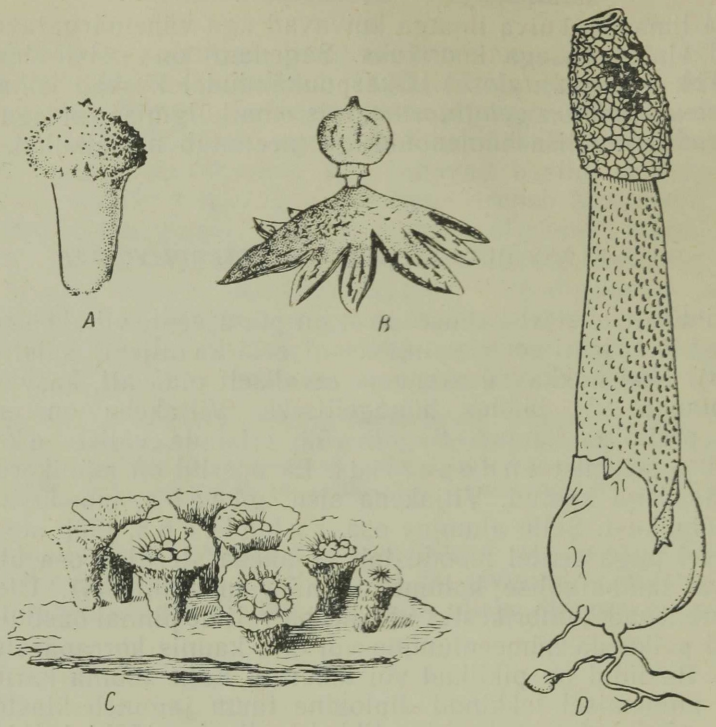
Joonis 92. *Tremella lutescens*'i viljakeha.

nud ja limased, kuiva ilmaga kuivavad aga vähemärgatavaks soikunud elutegevusega koorikuks. Sagedam on neist harilik süldik (*E. glandulosa*). Okaspuukändudel kasvab kohati sültjas *Pseudohydnum gelatinosum*, mis oma külgmise varrega kübara ja narmalis-ogalise hümenofooriga meenutab narmikulisi.

KLASS PUGUSEENED — *GASTEROMYCETES*

Erinevalt teistest kandseentest on puguseente viljakehad angiokarpsed, s. t. kuni eoste valmimiseni (või ka hiljem) suletud (joonis 93). Nad hakkavad arenema tavaliselt maa all, kasvades hiljem pinnale või jäädes hüpogeiliseks. Viljakeha on enamasti ümar, periidiga kaetud. Sageli võib eristada välist eksoperiidi ja sisemist endoperiidi. Eksoperiid on mõnikord ogade või näsadega kaetud. Viljakeha sisu, gleeba, moodustub hüüfide põimikust. Selle alumine osa, subgleeba, jääb steriilseks; mitmetel puguseentel moodustab viljakeha steriilne osa ülespoole ulatuva sambataolise kolumella (näit. maatähtedel). Ülejäänud osas arenevad kambrikestes või gleeba voltide pinnal basiidid. Need võivad paikneda hümeeniumina või olla kaunis korrapäratult asetunud. Basiidid on piklikud või ümarad. Kahe tuuma karüokineetilisel ühinemisel tekkinud diploidne tuum jaguneb kiastobasidiaalse, mõnikord aga hoopis stihhobasidiaalse tüübi järgi. Kandeoseid areneb 4, harvem 8 või rohkemgi; algul on nad ühetuumalised, siis aga mõnikord tuum pooldub. Vahel idaneb sellisest kahetuumalisest eosest kohe kaksiktuumaline mütseel; teistel, ühetuumalistel, on täheldatud haploidse mütseeli teket. Sugude jaotus on bi- või tetrapolaarne. Erinevalt eespool käsitletud kandseentest paikneb kandeos sterigmal sümmeetriliselt ja ei paisku valminult selle küljest eemale. Sageli jääb osa murdunud sterigmast küpse eose külge, mõnedel puguseentel aga polegi sterigmasid. Viljakeha valmides muutub muist gleeba hüüfidest kohevaks paksuseinaliste hüüfide massiks, kapilliitsiumiks, mis aitab hoida vabanenud kandeoseid kokkukleepumise eest ning võimaldab nende levikut ainult osahaaval. Selleks ajaks on periid kärisenud, lagunenud või on tekkinud tipmine ava. Eeoseid levitab tuul, kusjuures sageli on oluline osa vihmapiiskadel, mis viljakehale langedes põhjustavad eostepilvekeste õhkutõusmist. Mitmetel puguseentel levitavad eoseid limastunud ja tugevasti lõhnavat gleebat külastavad putukad; maa-aluste viljakehadega liike kannavad edasi pinnases elavad ja viljakehasid söövad närilised.

Suur osa puguseentest on pinnase-, aga ka laguneva puidu saprobiondid; mitmed moodustavad metsapuudega mükoriisa. Parasvöötmealadel leidub puguseeni vähe, erilist liigirikkust täheldatakse stepis ja poolkõrbes, kuid neid leidub ka tõelistes kõrbetes.



Joonis 93. Puguseente (*Gasteromycetes*) viljakehasid:
A — Lycoperdon perlatum; B — Geastrum pectinatum; C — Cyathus striatus; D — Phallus impudicus.

Katsed puguseeni kultuuris kasvatada on enamasti ebaõnnestunud, eriti eoste idanematuse tõttu.

Puguseeni tuntakse 700 liigi ümber; Eestis on neist leitud 33 liiki.

Kirjeldatud tüüpilisest puguseente ehitusest on kõrvalekaldeid, eriti viljakeha ehituse osas. Periidi ehitus ja lõhestumise viis võib anda viljakehadele tähtja kuju või võimaldada valminud gleeba õhkupaiskamist. Gleeba, õieti selle kambrite erinevate ehitustüüpide areng on viinud omapärase, sageli jalaks ja peajaks kübaraks jagunenud vormide tekkele. Sellistel viljakehadel on ühist lehikulaadsetega. Paljud teadlased peavad lehikulaadseid puguseentest kujunenuiks, teised oletavad vastupidist arengukulgu. Võimalik, et eri autorite poolt 5—9 seltsiks jagatavad puguseened on osalt polüfüleetilise päritoluga. On ju teada, et viljakehade maa-alune eluviis kutsub esile konvergentsi nende ehituses: väliselt sarnased on nii seltside *Tuberales* kui ka puguseente esindajad (vrd. lk. 138).

Selts tanuseenelaadsed — *Phallales*

Kerajast, periidiga kaetud noorest viljakehast areneb püstine jalalaadne retseptaakul, mis kannab enda peal kübarasarnast limast gleebat. Osa periidist jääb tupena retseptaakuli alusele. Seene kasv toimub väga kiiresti (sageli mõne tunni jooksul); limasele, tugeva lõhnaga gleebale lendavad kärbsed jt. kahetiivalised. Eosed läbivad nende seedekulgla, säilitades idanemisvõime. Retseptaakul võib olla väga mitmesuguse ehitusega ja eriti troopilistel liikidel omapärane ja ilus. Eestis võib kaunis harva leida kaht tanuseene-liiki, neist sagedamini harilikku tanuseent (*Phallus impudicus*) (joonis 93, *D*).

Selts maamügaralaadsed — *Hymenogastrales*

Enamasti hüpogeilised, lihakad või pisut sültjad viljakehad on sageli koraljalt hargnevate gleebakambritega, mille labürintjates õõnsustes areneb hümeenium tavaliselt kaheeoseliste basiididega. Periid on õhuke, tugevasti gleeba külge kasvanud.

Eestis leidub peamiselt liivastes metsades kaks juurepähkli (*Rhizopogon*) liiki. Nendel on kuni viiesentimeetrise läbimõõduga muguljad, poolenisti maapinnast väljaulatuvad viljakehad.

Selts *Podaxales*

Selts on mitmeti lähedane lehikseentele: viljakehal võib eristada jalga ning kübarat, mille alumisel küljel asub lamellidetaoliselt gleeba. Erilist huvi pakub perekond *Secotium*, mille jalaga viljakehad meenutavad lehikseente omi. Lamellide asemel arenevad neil aga ebakorrapärased liistakud, nn. traamaplaadid; mõne liigi hümeeniumis leidub tsüstiide.

Selts murumunalaadsed — *Lycoperdales*

Lihakas gleebas paiknevad arvukad väikesed kambrid, mille siseseinad on kattunud hümeeniumiga. Gleeba muutub hiljem kapilliitsiumiks. Seltsi kuulub Eesti suurim seen, kuni poolemeetrise läbimõõduga peaaegu kerajas hiidmuna (*Langermannia gigantea*, tahvel I, *4*), arvukad murumunad, millest tavalisim on harilik murumuna (*Lycoperdon perlatum*) (joonis 93, *D*), tähtjalt lõhestuva eksoperiidiga maatähed (*Geastrum*) (joonis 93, *B*) jt.

Selts murukeralaadsed — *Sclerodermatales*

Basiidid asetsevad gleebas korrapäratult; kapilliitsiumi ei teki. Periid on alati ühekihiline, seejuures aga sageli väga paks. Väliselt meenutavad mõned esindajad murumunasid, näiteks mõne-

võrra mürgine harilik murukera (*Scleroderma aurantium*), mille kuni 10-sentimeetrise läbimõõduga kollakad viljakehad kasvavad peamiselt kuivades metsades.

Selts vakkseenelaadsed — *Nidulariales*

Periid on karika- või kausikujuline ning algul kaetud kaanekujulise kilega, epifragmaga, või tähtjalt lõhestuv. Sugukonnas ***Nidulariaceae*** on gleeba muutunud peridioolideks — läätsekujulisteks osadeks, mille sees asub hümeeniumiga kaetud õõnsus (gleeba kamber). Peridiool on kinnitunud periidi põhja külge erilise nöörilaadse funiikli abil.

Seene levimist on uuritud eriti hästi vakkseene (*Cyathus*) juures. Karikakujulisse periidi langev vihmapiisk paiskab sellest peridiooli välja. Funiikel venib niiskuses pikaks; selle seene küljest lahtirebitud tipp on kleepuv ja kinnitub lehtedele, okstele või mujale, kuhu see peridiooli väljalennates satub. Nii jääb valminud peridiool rippuma maast kõrgemale ja seenest veidi eemale. kusjuures hiljem, kesta kõdunedes vabanevad kandeosed on (tuule abil) levimiseks soodsas asendis. Peridioole on leitud rippumas enam kui nelja meetri kõrgusel maapinnast. Eestis leiduvad võrdlemisi sageli enam kui sentimeetrikõrguste viljakehadega kerik-vakkseen (*C. olla*), seestpoolt vaolise periidiga joonik-vakkseen (*C. striatus*) (joonis 93, *C*) ja külimitseen (*Crucibulum laeve*).

Tähtkuulikuliste (***Sphaerobolaceae***) sugukonna esindajal *Sphaerobolus stellatus*'el muutub kogu gleeba lahtiselt periidis lebavaks. Periidi tähtjal lõhestumisel paiskab periidi pahupidi kummi pöörduv sisekiht 1—2 mm läbimõõduga gleebakuuli vihinal mitme meetri kaugusele. Selline periidi «liigutus» on tingitud osmootse rõhu järsust tõusust glükogeeni muutumisel redutseerunud suhkruks.

KLASS TÜSISKANDSEENED — *TELIOSPORAE (HEMIBASIDIOMYCETES)*

Erinevalt eespool kirjeldatud kandseente-klassidest on enamik tüsiskandseeni parasiidid (peamiselt õistaimedel). Saprobionte leidub väikeses primitiivsemas kõrvtarrikulaadsete seltsis; sellesse kuuluvail liikidel on enam või vähem hästi arenenud viljakehad. Seoses parasiitse eluviisiga on ülejäänud kahe seltsi (nõgiliselaadsete ja roosteliselaadsete) liigid viljakehadeta. Kandeosed idanevad haploidseks hüüfiks, nende kokkukasvamisel või keerukamal viisil (näit. roostelistel) areneb peagi kaksiktuumaline mütseel. Sellel võib olla pandlaid, eriti primitiivsemate rühmade liikidel. Sugutul paljunemisel esineb koniidide teke; eriti rohkesti ja mitmekesiselt areneb neid roostelistel. Elutsükli lõpus ühinevad dikaarüoni tuumad pro-

basiidis või hüpobasiidis üheks diploidseks tuumaks. See tuum jaguneb tavaliselt kaks korda (esimene jagunemistest on meiootiline), stihhobasidiaalselt. Sellist stihhobasiidi peetakse päritolult ligidaseks kottseente askusele. Koos basiidi arenemisega jaguneb see enamasti kolme ristvaheseina abil neljaks üksteise kohal asuvaks rakuks, igal neist areneb lühemal või pikemal sterigmal haploidne kandeos.

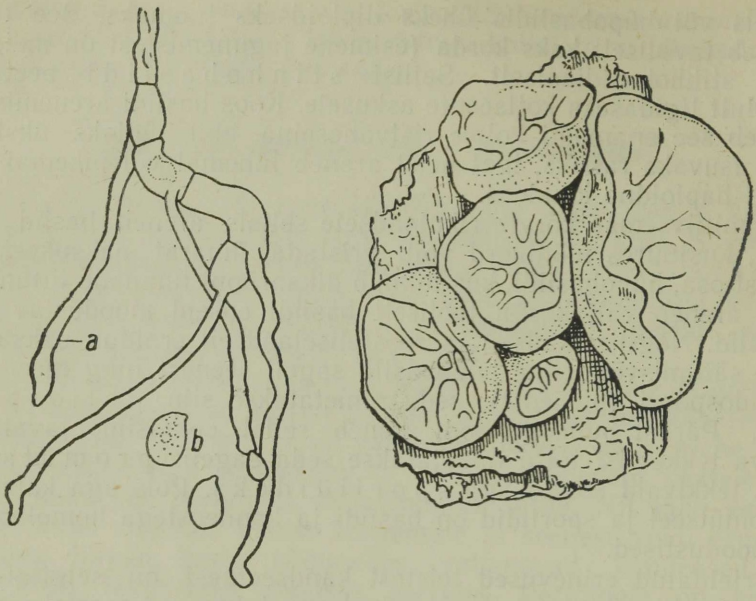
Primitiivsemas kõrvtarrikulaadsete seltsis areneb basiid otse hüüfil, kusjuures mõnikord võib eristada ümarat paksukestalist alumist osa, hüpobasiidi, kus toimub dikaarüoni tuumade liitumine. Sellel areneb väljakasvu taoliselt basiidi eoseid moodustav osa, epibasiid. Nõgiliselaadseil ja roosteliselaadseil eraldub paksukestaline säilimisvõimeline hüpobasiid sageli seenest ning meenutab klamüdospoori (püsieost); seda nimetatakse siin teliospooriks. Pärast puhkeperioodi areneb sellel epibasiid; tavalisest erineva tekkeviisi tõttu nimetatakse seda sageli promütseeliks, tekkivaid eoseid aga sporiidideks. Pole aga kahtlust, et promütseel ja sporiidid on basiidi ja kandeostega homoloogilised moodustised.

Kirjeldatud erinevused teistest kandseentest on selgitatavad koos parasiitsele eluviisile üleminekuga toimunud morfoloogilise lihtsustumisega ja samaaegse mikromorfoloogilise ehituse ja elutsükli tüsistumisega.

Klassi kolmest seltsist on kõrvtarrikulaadsed enamasti saprobiondid; teliospoore ei esine. Parasiitseist teliospooridega seltsidest iseloomustab nõgiliselaadseid (*Ustilaginales*) erilise koniididestaadiumi puudumine. Roosteliselaadseil (*Uredinales*) kuulub elutsüklisse tavaliselt mitu erinevat konidiaalset staadiumi; erinevalt eelmistest on roosteliselaadseil sugulises protsessis tähtis osa spermogoonides valmivail spermaatsiumidel.

Selts kõrvtarrikulaadsed — *Auriculariales*

Väike selts, mis on aga suure tähtsusega mitmete teiste kandseenerühmade fülogeneesi mõistmisel. Viljakehad on mõne millimeetri kuni mõnekümne sentimeetri suurused, mitmesuguse ehitusega: liibunud, kilejad või koorikulised, üksikute või üksteisega liitunud õhukeste, küljega (harvem selgmiselt) kinnitunud kübaratena, isegi lihtsamate harikuliste taoliselt tõlvjad. Sageli, kuid mitte alati, on konsistents sültjas-kõhrjas. Basiidid moodustavad hümeeniumi, milles nad on sültjas aines. Basiidid on iseloomuliku ehitusega: silinderjad või kõverdunud, vaheseintega neljaks üksteise kohal asetsevaks rakuks jagunenud (joonis 94). Kui basiidid on limakihis, ulatuvad eri pikkusega sterigmad (vastavalt basiidi raku asendile) selle pinnale. Osal kõrvtarrikulaadseist võib esineda hüpobasiidi; see on õhukese- või (mõnedel sugukonna *Septobasidiaceae* esindajatel) paksukestaline. Eosed on tavaliselt ühe-rakulised ja ühetuumalised; sageli esineb nende repeteerumine:



Joonis 94. *Auriculariales*. Vasakul: basiidi ehitus: *a* — sterigma; *b* — basidiospoorid. *Auricularia auricula* viljakeha. (Christianseni j.)

eosest väljakasvaval sterigmalaadsel moodustisel areneb uus, eelmisest pisut väiksem eos. Repeteerumine võib olla korduv. Vette sattudes võivad eosed pungudes idaneda.

Eosest tekib haploidne mütseel, mis teise sugupoolde kuuluvaga ühinedes moodustab kaksiktuumalise mütseeli; hüüfidel võib mõnikord pandlaid leida. Karüokinees toimub arenevas basiidis.

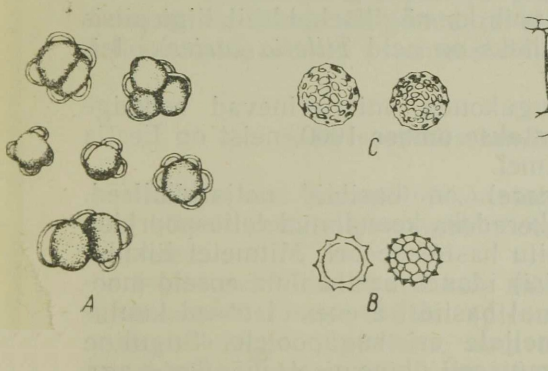
Kõrvtarrikulaadseid tuntakse 200 liigi ümber; Eestis on leitud 7 liiki. Enamik on väheolulised saprobiondid kõduneval puidul. Meil on levinum kuni 12 cm suuruste kübarjate viljakehadega karvane kõrvtarrik (*Auricularia mesenterica*), mis kasvab peamiselt lamavatel jalakatüvedel ja -okstel. Niitjate, kuni 3 cm kõrguste peente viljakehadega *Eocronartium muscicola* parasiteerib sammalde gametofüütidel. Erilist huvi pakuvad perekonna *Septobasidium* peamiselt troopikas levinud liigid, arvult üle 150. Liibunud viljakeha parasiteerib puukoorel olevail kilptäidel. Samal ajal on kihiliseks muutuv viljakeha kilptäidele kaitseks ja omapäraseks käikudest läbitud ja kambritega «koduks». Tegemist on õieti sümbioosiga, mida võib võrrelda isegi samblikega. Eriti oluline on aga basiidi ehituse mitmekesisus: see võib olla vaheseinata, kahe-, kolme- või neljarakuline, hüpo- ja epibasiidiks eristunud või

ühtne. Ligidasel perekonnal *Uredinella* arenevad peale kandeoste ka roosteliselaadsete uredospooride taolised kahetuumalised eosed. Need kõrvalekalded kõrvlaadsetega «tüüpilisest» kujust aitavad mõista nõgiliselaadsete ja roosteliselaadsete kujunemist kõrvtarrikulaadsetega ühistest eellastest.

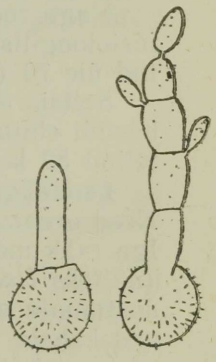
Selts nõgiliselaadsed — *Ustilaginales*

Katteseemnetaimede (eriti kõrreliste ja lõikheinaliste) parasiidid, mille liigid on kitsalt spetsialiseerunud. Teatava osa oma arengutsüklist läbivad nad saprotroofselt (kõdunevail taimejäänustel); mitmeid liike on õnnestunud kultiveerida kunstlikel söötmeil.

Nakatunud taimekoes areneb haploidne intertsellulaarne mütseel, mis sageli moodustab taimerakkudesse tungivaid haustoreid. Algul ühetuumaliste rakkudega mütseel muutub sugulise protsessi tulemusena kaksiktuumaliseks; mõnikord arenevad hüüfidel ka pandlad. Mütseel võib anda lühikestel hüüfiharudel, koniidikandjatel, koniide; hiljem arenevad rohkearvulised, kolmekihilise paksu kestaga teliospoorid ehk n õ g i e o s e d, mis on nii seene peamiseks levimisvahendiks kui ka püsieoseks (joonis 95). Mõnikord nimetatakse neid ekslikult klamüdospoorideks (mis teatavasti on hoopis vegetatiivse paljunemise eosed). Teliospooris liitub dikaarüon diploidseks tuumaks; pärast teatavat vaheaega (näit. talvitumist) areneb hüpobasiidiga homoloogilisest teliospoorist epibasiid (sageli nimetatakse seda ka lihtsalt basiidiks või uuemates töödes promütseeliks), mis võib olla vaheseintega neljaks üles-



Joonis 95. Nõgiliselaadsete (*Ustilaginales*) teliospoore: *A — Urocystis, B — Ustilago, C — Tilletia, D — Doassansia.*



Joonis 96. Nõgiliselaadsete basiidi arenemine.

tikku asuvaks rakuks jagunenud; neil arenevad basidiospoorid (joonis 96). Meioos toimub arenevas epibasiidis. Mõnel juhul võib teliospoor idaneda otse seeneniidiks.

Et teliospoorid arenevad suurel hulgal koos ja on tumedalt värvunud, näivad nad sageli nõgise massina («nõgipead» kõrrelistel!). Idanemiseks sobimatutes tingimustes võivad nad kaua (kuni 70 aastat) säilida, jäädes idanemisvõimelisteks.

Seltsi esindajail võib jälgida mitut eri arengutüüpi, mis nõuavad ka põhjustatud seenhaiguse erinevat tõrjet. Kirjeldame neist kolme, mis esinevad ka Eestis leiduvail nõgiliselaadseil.

1. Peremeestaime seeme nakatub idanemise ajal kandeosest, idanevast teliospoorist või koniidist, mida leidub mullas või on juba varem (näiteks viljapeksul) seemnele sattunud. Nii hakkavad arenema *Urocystis occulta*, *Ustilago avenae*, *Tilletia caries* jt. Mütseel levib peremeestaimes, suvel moodustuvad kahjustatud kõrres, õites või terises teliospoorid.

2. Nakatub peremeestaime meristeem (noortes juurtes, kõrresõlmedes, noortes lehtedes jm.). Meil on sellise arenemistüübiga *Ustilago maydis*. Tavaline nõgihaiguste tõrjevõte, külvise puhtimine, ei takista sellist infektsiooni.

3. Nakatuvad avanenud õied; neil idanevast teliospoorist või sellest arenenud kandeosest tungib hüüf sigimikku ja edasi seemnealgmesse. Järgmisel kevadel, koos seemne idanemisega, hakkab meristeemis arenema ka mütseel. Esialgu kahjustab seen taime vähe, õitsemise ajaks hävitab ta aga peaaegu kogu õisiku, muutes selle teliospooride massiks. Selliseid nõgihaigusi saab tõrjuda seemnete kuumveepuhtimisega. Kirjeldatud arenemisviisiga liikidest on Eestis levinud *Ustilago tritici* ja *U. nuda*.

Paljud nõgiliselaadsed kahjustavad tõsiselt teraviljakultuure. Peamiseks tõrjevõtteks on külviseemne puhtimine — töötlemine fungitsiidsete kemikaalidega või kuuma veega.

Nagu roosteliselaadseil, nii võib ka nõgiliselaadseil liigi piiris füsioloogilisi rasse eristada; näiteks on neid *Tilletia caries*'el leitud üle 70 (vrd. lk. 176).

Seltsis eristatakse kahte sugukonda, mis erinevad eelkõige basiidi ehituse poolest. Liike tuntakse umbes 1000, neist on Eestis leitud 52 kokku 70 peremeestaimel.

Lendnõgilistel (***Ustilaginaceae***) on basiidid neljarakulised. Need arenevad üksikuil või eoskeradeks koondunud teliospooridel. Iga rakk moodustab ühe või mitu basidiospoori. Mitmetel liikidel (näiteks *Ustilago nuda*, *U. tritici*) idaneb basiid ilma eoseid moodustamata otse mütseeliks. Samal basiidil arenevad eosed kuuluvad kahele või (osal liikidel) neljale eri sugupoolele. Suguline protsess leiab aset kahe noore mütseeli ühinemisel, mõnikord aga juba valmivas basiidis (nagu *Ustilago nuda*, *U. tritici* ja *U. avenae* juures); nõnda on haploidne faas üsna lühiajaline. Nii eksperimentaalseis tingimusis kui ka looduses on täheldatud ligidaste

liikide või sama liigi eri tüvede vahelisi hübriide. Nõgiseente juures on sageli leitud ka mutante.

Perekondadest on olulisim pulberjat massi moodustavate iseseisvate teliospooridega *Ustilago*. Meil on taimekasvatuses tuntud kahjustajateks nisu-lendnõe tekitaja *U. tritici*, odra-kõvanõe põhjustaja *U. hordei*, *U. nuda* (odra-lendnõgi), *U. avenae* (kaera-lendnõgi), *U. maydis* (maisi-pahknõgi). Viimati mainitud liik produtseerib antibiootilise toimega ustilaagohapet. Perekonna *Cintractia* liikidel on teliospoorid telgmise kolumella ümber kokku kleepunud; meil on sage paljudel tarnadel parasiteeriv kollektiivliik *C. caricis*.

Kõvanõgiliste (***Tilletiaceae***) sugukonnas on basiid rakkudeks jagunemata (holobasiid). Basidiospoorid arenevad nende tipul — igal 4, 8 või kuni 50 (või isegi 150). Need kopuleeruvad sageli kohe (isegi basiidilt veel vabanemata) ja haploidne faas on nii veel lühem kui paljudel lendnõgilistel. Teliospoorid võivad olla üksikud või esineda kerajate kogumikena, mis mõnikord on kaetud steriilsetest rakkudest koorega. Kandeosed võivad kahekaupa ühineda ja moodustada kahetuumalise koniidi.

Perekonnas *Tilletia* on teliospoorid iseseisvad (üksikud). Olulisim liik on meil nisu-kõvanõe tekitaja *T. caries*. Oma levimisajaloolt pakub huvi nisu kääbusnõe põhjustaja *T. controversa*. 1930. a. leiti seda esmakordselt Lõuna-Saksamaal; 1940. aastaks oli ta Euroopas juba levinud ning esines ka Põhja-Ameerikas. 1957. a. jõudis seen NSV Liitu — Stavropoli kraisse. Tõenäoliselt läks varem orasheinal parasiteeriv, kuid märkamatuks jäänud liik alles hiljuti üle uuele peremeestaimele — nisule. Rukki-kõrrenõe põhjustajal *Urocystis occulta*'l ja sibulat kahjustaval *U. cepulae*'l on teliospoorid mõnekaupa liitunud.

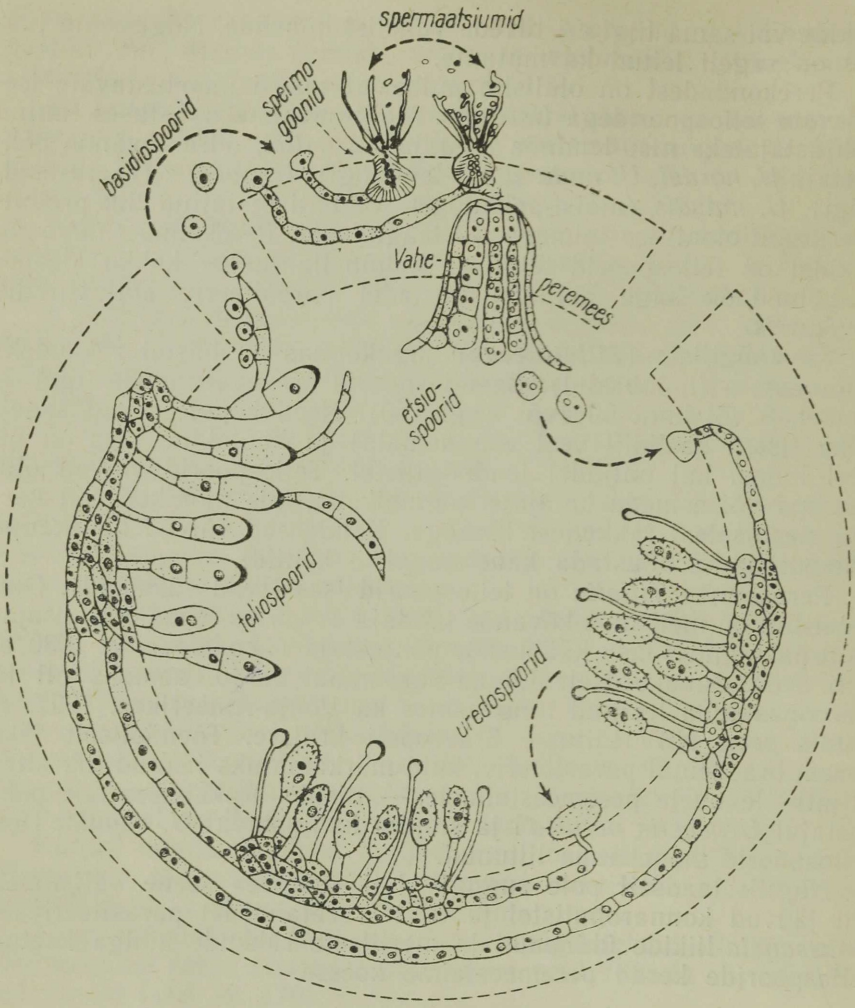
Nõgiliselaadseil pole sugugi alati «nõgise» seene välisilmet. Nii jäävad konnarohulistel ja teistel veetaimedel parasiteerivate *Doassansia*-liikide ühinenud ja steriilsete rakkude kihiga kaetud teliospooride kerad peremeestaime koesse.

Selts roosteliselaadsed — *Uredinales*

Obligaatsed parasiidid sõnajalg- ja õistaimedel; tavaliselt on nad kitsalt spetsialiseerunud ühele või mõnele kindlale peremeestaimele.

Iseloomulik on elutsükkel, mis koosneb kuni viiest erinevast eoste moodustamise tüübist (pleomorfism!). Varematel aegadel ei osatud neid eri staadiume omavahel seostada ning sama seent kirjeldati mitme, sageli erinevasse sugukonda kuuluva liigina.

Roosteseene arenemine (joonis 97) algab kevadel kandeose idanemisega vee- või kastetilgas peremeestaime lehel või varrel. Läbi kutiikula ja rakuseina tungib peremeestaimesse i d u m õ i k,



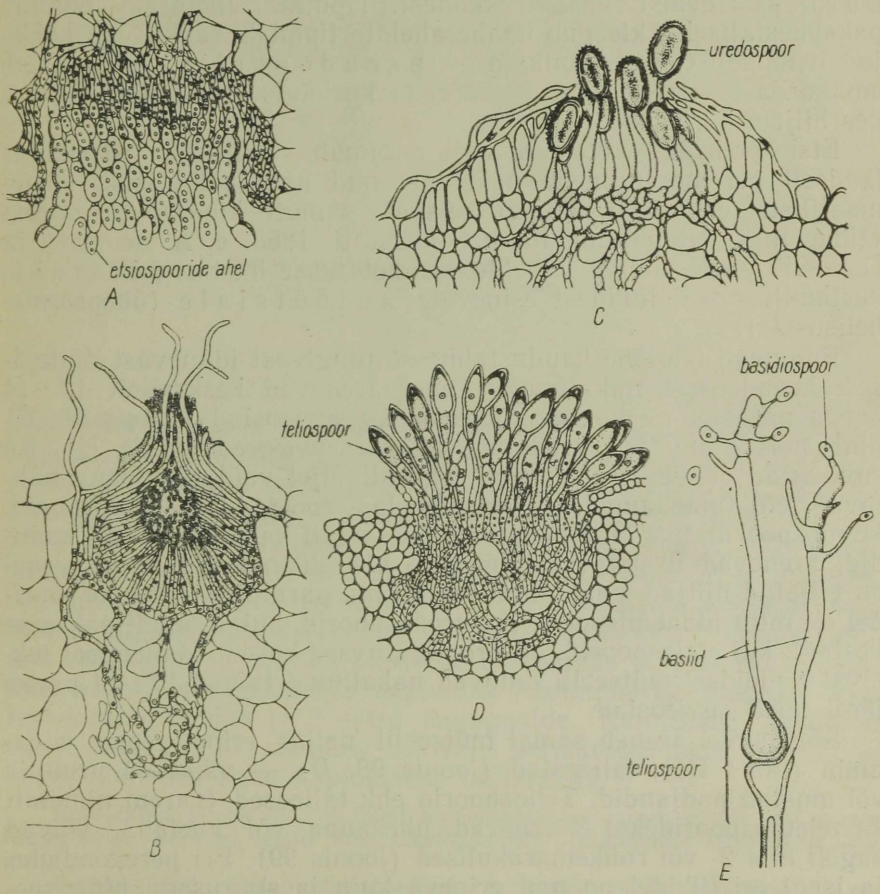
Joonis 97. Heteröötsilise roosteliselaadse (*Uredinales*) arenemiskäik. (Blumeri j.)

koes areneb intertsellulaarne haploidne ühetuumaliste rakkudega mütseel. Peagi (vähem kui kahe nädala jooksul) arenevad peremeestaimel (enamasti lehe ülemisel küljel kutiikula või epidermi all) spermogoonid (joonis 98, *B*); seda arenemisjärku tähistatakse numbriga 0. Spermogoon on oma ehituselt pükniid ehk algeosla; selles valmivad ja kutiikula rebenedes vabanevad väikesed eoselaadsed ümarad rakud (spermaatsiumid), mis funktsioneerivad sugurakkudena. Samas spermogoonis valminud spermaatsiumid kuuluvad kõik ühte sugupoolde. Spermaatsiumid väljuvad spermogoonist koos lõhnava nektaritilgakesega. Viimane

meelitab ligi putukaid (peamiselt kahetiivalisi), kes kannavad edasi kehale kleepuvaid spermaatsiume.

Putuka poolt edasikantud spermaatsium jõuab peagi sama liigi teisele, vastassugupoolele kuuluvale spermogoonile. Siin satub ta kas spetsiaalsele retseptiivhüüfile või tungib idanedes ise peremeestaimes juba laiuva mütseelini. Järgneb suguline protsess — plasmogaamia ja tuumade ligistumine dikaarüoniks. Nii muutub haploidne mütseel viljastumise tulemusel diploidseks.

Suguline protsess võib esineda ka somatogaamiana: kahe ligidal kasvava eri sugupooltesse kuuluva (erinevatest eostest tekkinud) mütseeli ühinemisena. Kaunis harva leiab aset kolmas võimalus, nn. Bulleri fenomen: viljastumise tekitab



Joonis 98. Roosteliselaadsete (*Uredinales*) eoslaid:
A — etsium; *B* — spermogoon; *C* — uredosoorus; *D* — teliosoorus; *E* — teliospoorist arenenud basiid.

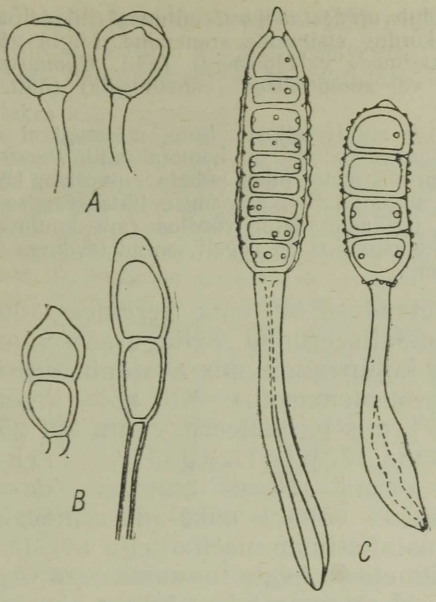
haploidse mütseeli ligidusse sattunud idanev diploidne uredospoor ehk suvieos (mida kirjeldatakse tagapool).

Diploidseks muutunud mütseelil, millel erandlikult on leitud ka pandlaid, arenevad *etsiumid* (kevadeoskuhilad ehk kevised, joonis 98, *A*) ja neis valmivad arvukad diploidsed üherakulised koniidid — tuulega edasikantavad *etsiospoorid* ehk *kevadeosed*, mis püsivad kaua idanemisvõimelistena, kanduvad tuulega üsnagi kaugele ja on seene massilise levimise vahendiks. Selliseid eoseid nimetatakse üldiselt *propagatiivseiks*. Etsium (tähis I) on kas väikese karika taoline (etsiid), taimekoest tublisti välja ulatuva sarvekese või lava kujuline ning sageli kollakas- või punakasoranž. Etsiospoorid ja nende vahel paiknevad väikesed interkalaarsed rakud arenevad ahelatena üksteise kõrval asetsevaist basaalrakkudest. Tipmine ahelarakk muutub paksukestaliseks, kleepub naaberahelate tipmiste rakkudega kokku ja nii moodustub etsiumikate — *pseudoperiid*. Seda katab omakorda peremeestaime epiderm ja kutiikula, mis etsiumi kasvades hiljem kärisevad.

Etsiospooride vabanemisega toimub paljudel roostelistelaadseil peremeestaimede vaheldus: nad nakatavad teist, süstemaatiliselt esimesest kaugel seisvat, samuti kindlat peremeestaime liiki. Nimetatud nähtus avastati 1865. a. A. de Bary ja Oersted'i poolt. Sellist vaheldust nimetatakse *heteröötsiaks*, vastandina osal liikidest esinevale *autöötsiale* (üheperemehelisusele).

Enamasti õhulõhe kaudu taimesse tungivast idanevast diploidsest kevadeosest nakatunud taimel arenevad keskmiselt 10—14 päeva pärast *uredosoorused* ehk suvieoslad (joonis 98, *C*) ning neis diploidsed uredospoorid ehk suvieosed (tähis II). Ka suvieoslad on väikesed, sageli lehe allküljel vaid täppidena nähtavad, ent tumedamad kui kevadeoslad, rooste- või tumepruunid. Uredospoorid, mis oma olemuselt on samuti kahetuumalised koniidid, arenevad ükshaaval lühikestel koniidikandjatel, mille vahel on viljatud niitjad, puhetunud tipuga nn. parafüüsid. Uredospooridel on mitu idanemispoori. Ka uredospoorid, kuigi sageli paksema kestaga kui etsiospoorid, on propagatiivsed eosed. Idanemisel tekkival diploidsel mütseelil ilmuvad nakatunud taimel 10—14 päeva järel uued suvieoslad.

Sügissuvel areneb samal mütseelil neljas erinev eoste staadium (tähis III), talieoslad (joonis 98, *D*) — väikesed pruunid või mustad padjandid. Teliospoorid ehk talieosed (varem nimetati ka teleutospoorideks) paiknevad ühekaupa või ahelana, võivad sageli olla 2- või rohkemarakulised (joonis 99). Eri perekondades ja isegi eri liikidel on nad erineva kuju ja suurusega ning seetõttu tähtsaks süstematiseerimisel kasutatavaks tunnuseks. Nad on paksukestalised ning funktsioneerivad püsieostena, võimaldades seene talvitumist (või aladel, kus karmi talve pole, mõne teise



Joonis 99. Roosteliselaadsete (*Uredinales*) teliospoore:
A — Uromyces; B — Puccinia; C — Phragmidium.

ebasoodsa aastaaja üleelamist). Teliospoor on varem kirjeldatud hüpobasiidi homoloog. Teliospooris toimub karüogaamia — dikaarüoni moodustava tuumapaari ühinemine. Kevadel tungib läbi teliospoori kestas oleva poori eoseid moodustav organ — basiid (IV) (joonis 98, *E*), ning seetõttu võib teliospoore pidada probasiidideks. Basiid (või õieti epibasiid) kasvab välja otse teliospoorist (mingit mütseeli eelnevalt ei arene). Reduktsioonjagunemine toimub diploidse basiidituuma esimesel pooldumisel. Basiid jaguneb vaheseintega neljaks ülestikku asetsevaks rakuks, millest igaühel areneb sterigmal üks haploidne ühetuumaline kandeos. Eostest kuulub 2 ühte ja 2 teise sugupoolde. Kandeosed kanduvad edasi tuulega, ja sattudes sobivale peremeestaimele, nakatavad seda, idanedes kohe haploidseks mütseeliks.

Kirjeldatud täielik, nn. *eu*-tüüpi arenemistsükkel esineb ainult osal roosteliselaadseist. Paljudel teistel võib täheldada kõrvalekaldumist kirjeldatud skeemist.

Brahhü-tüübil puudub etsiostaadium; peremeestaimede vaheldust ei ole. Selle näiteks on meilgi sageli angervaksal parasiteeriv *Triphragmium ulmariae*. Nakatunud taimel arenevad pükniidid ja ereoranžid p r i m a a r s e d uredosoorused. Viimaseis toimub rakutuumade ligistumine dikaarüoniks. Diploidseist uredospooridest areneb uute angervaksade nakatumisel mütseel ja sellel väiksemad pruunikad sekundaarsed uredosoorused.

Opsis-tüübil puudub uredostaadium; mitmetel liikidel asendab seda propagatiivset eostetüüpi korduv etsiumide arenemine. Liigid võivad olla kas heteröötsilised (peremeestaimede vaheldusega) (näit. *Gymnosporangium cornutum* pihlakal ja kadakal) või autöötsilised (vaheldusета) (näit. *Uromyces scrophulariae* sealõuarohul).

Mikro-tüübil esineb ainult teliostaadium; mõistagi ei esine ka peremeestaimede vaheldust. Tuntud näiteks on homotallistlik *Puccinia malvacearum*.

Arenemistüübilt primaarseks tuleb pidada *eu*-vorme; kõik teised on evolutsiooniprotsessis selle n.-ö. täieliku arenemise lihtsustumise teel hiljem kujunenud. Süstemaatiliselt ligidaste liikide võrdlus (mis kuuluvad erinevatesse tüüpidesse) näitab, et lihtsustumine on sageli seotud levikuga aladele, kus vegetatsiooniperiood on lühem.

Kõik roosteliselaadsed on oma peremeestaimedele enam või vähem kitsalt spetsialiseerunud. Sellega seoses on siin hästi märgatav uute liikide kujunemine, mis avaldub liigisiseste, suhteliselt iseseisvate taksonite olemasolus. Nii võib kroonrooste tekitajal *Puccinia coronata*'l, mis parasiteerib enam kui 250 kõrrelisel 54 eri perekonnast, eristada 17 bioloogilist liiki ehk spetsialiseerunud vormi. Need erinevad omavahel bioloogilise tunnuse poolest — võimelt nakatada erinevaid peremeestaimi, samuti variatsioonstatistiliste meetoditega avastatavate erinevuste poolest eoste mõõtmete ja teiste tunnuste osas. Aga ka bioloogilise liigi piires võib veel eristada biotüüpe ehk füsioloogilisi rasse, mis on erineva patogeensusega isegi sama peremeestaime eri sortide suhtes. Eksperimentaalselt on õnnestunud erinevaid rasse ristata, mille alusel järeldatakse, et paljud füsioloogilised rassid on looduseski heterosügootsed. Seene biotüüpide ja üldse liigisisese süstemaatika uurimine on väga oluline kultuurtaimede uute, haiguskindlamate sortide aretamisel.

Tingituna kirjeldatud liigisisesest heterogeensusest, käsitlevad eri autorid liike sageli erinevamahuliselt; seetõttu loetakse liikide arvuks 3000 kuni 7000. Kas õigus on neil, kes eristavad palju väikesemahulisi liike peamiselt bioloogiliste tunnuste alusel, või ka morfoloogiliste erisuste arvestamist «nõudjail», sellele peavad vastuse andma edasised uurimised.

Eestis on leitud 260 roosteliselaadset 640 peremeestaime liigil.

Erineva spetsialiseerumisega ja patogeensusega rasside esinemine on eriti märgatav ja hästi uuritud eeskätt roosteliselaadseil, see nähtus esineb ka paljude teiste seenerühmade juures.

Roosteliselaadsete mütseel on sageli paikne ehk lokaalne, s. t. väikese levikuga peremeestaimes; ta toitub selle rakkudesse, enamasti tuuma ligidusse tungivate haustorite abil. Nagu see on iseloomulik obligaatsetele parasiitidele, ei põhjusta seen peremeestaime surma (mis tooks ju endaga kaasa ka parasiidi hukkumise). Et seen esineb massiliselt, põhjustab ta aga sageli peremeestaime kängumist ja kultuurtaimede saagi vähenemist. Heteröötsiliste liikide puhul on efektiivseks tõrjevõtteks vaheperemehe kõrvaldamine (näit. kõrrerooste puhul kukerpuude hävitamine).

Roosteliselaadsed esinesid tõenäoliselt juba paleozoikumi troo-

pilistel päris-sõnajalalaadsetel (200—300 miljonit aastat tagasi). Ka praegu leitakse kõige primitiivsemaid, kõrvtarrikulaadseile ligidasi liike just troopilistelt sõnajalgadelt.

Seltsis eristatakse kaht sugukonda.

Pigiroosteliste (***Melampsoraceae***) sugukonnas on teliospoorid varretud. Enamik liike on heteröötsilised, etsiostaadium parasiteerib tavaliselt männiliste sugukonna liikidel. Roosteliselaadsete nagu paljude teistegi obligaaatsete parasiitide evolutsioon on toimunud paralleelselt peremeestaimede omaga, mistõttu on ka mõistetav selle sugukonna suhteline ürgsus ja primitiivsus.

Eestis on levinud mitmed ohtlike taimehaiguste põhjustajad. Lina-pigirooste tekitaja *Melampsora liniperda* on autöötsiline *eu*-vorm. Teliospooride arenemise ajal muutub linavars rabedaks ja kiu kvaliteet halveneb. *Thekopsora padi* põhjustatud kuuse-käbirooste vähendab puude seemnesaaki ja seemnete idanevust 0 ja I staadium arenevad kuusel, II ja III toominga lehtedel. Mitmed *Chrysommyxa*-liigid tekitavad etsiostaadiumis kuuse-okkaroostet. *Ch. woroninii* ja *Ch. ledi* vaheperemeheks on sookail, *Ch. abietis* areneb ainult kuusel. *Coleosporium*'i-liigid põhjustavad männi-okkaroostet; eri liikidel on vaheperemehed erinevad (*C. campanulae*'l II ja III kellukail, *C. melapyri*'l härgheintel jne.). Männi-pigirooste moonutab noorte mändide võrseid; seene *Melampsora pinitorqua* vaheperemeheks (II, III) on haab. Männitüvede kasvu pidurdab männi-koorepõletik; seen *Peridermium pini* on tuntud ainult kevistejärguna. Kahjustus on Eestis kohati massiline.

Roosteliste (***Pucciniaceae***) sugukonnas, kuhu kuulub enamik liike, on teliospoorid varrelised. Etsiumid esinevad tavaliselt katteseemnetaimedel.

Perekonnas *Uromyces* on teliospoorid üherakulised. Meil kahjustavad mitmed liigid liblikõielisi (*U. vicia-fabae* peamiselt põlduba, *U. fallens* punast ristikut). Suures perekonnas *Puccinia* on teliospoorid liitsed, näivalt kaherakulised. Paljud liigid kahjustavad raskelt põllukultuure. Kõrreroostet tekitab paljudel kõrrelistel, nende seas kõigil teraviljadel, eriti nisul ja rukkil, *Puccinia graminis*; II ja III arenevad kukerpuul. Rukki-leherooste tekitaja *Puccinia dispersa* vaheperemeheks on imikas või siis karukeel 0, I). Huvitav on, et kevised arenevad neil sügisel, sageli talvitub aga seen mütseelina rukkitaime jäänustel. Nisu-pruunroostet põhjustava *P. triticina* vaheperemeheks (I) on ängelhein, kuid siingi võib mütseel talvituda nisul. Kaera-kroonroostet tekitava *Puccinia coronata* kevised arenevad türnpuul, mille hävitamine põldude läheduses on otstarbekaks tõrjevõtteks.

Palju *Puccinia*-liike kasvab looduslikel taimeliikidel. Huvitav on *P. punctiformis*, mis tugevasti pidurdab põldohaka kasvu. Katsed seent selle umbrohu biotõrjes kasutada pole aga veel tulemusi andnud.

Perekonnas *Phragmidium* on teliospoorid liitsed, kolme kuni tosina reas asetseva rakuga. Nii aed- kui ka metsavaarikal on sage autöötsiline *Ph. rubi-idaei*, mis tekitab vaarika-tõlvroostet.

Roosteliselaadsed on nende kahjulikkuse, aga ka hõlpsa määratavuse tõttu üheks paremini läbiuuritud seenerühmaks maailmas.

Kott- ja kandseente süstematiseerimisel on määrava tähtsusega nende sugulise protsessi ja selle tulemusel (askustes või basiididel) kujunevate suguliste eoste arenemise tundmine. Suurde, peamiselt kottseentega seotud teisseente rühma on koondatud seened, mille kohta neid andmeid pole. Süstematiseerimise aluseks on neil viljakehadeta seentel eosekandjate ja nende kogumike ehitus, eoste ehitus ja värvus jt. taolised tunnused. Nii on tegemist tüüpilise näitega k u n s t l i k u s t süsteemist, kus rühmitamine toimub meelevaldselt valitud tunnuste järgi.

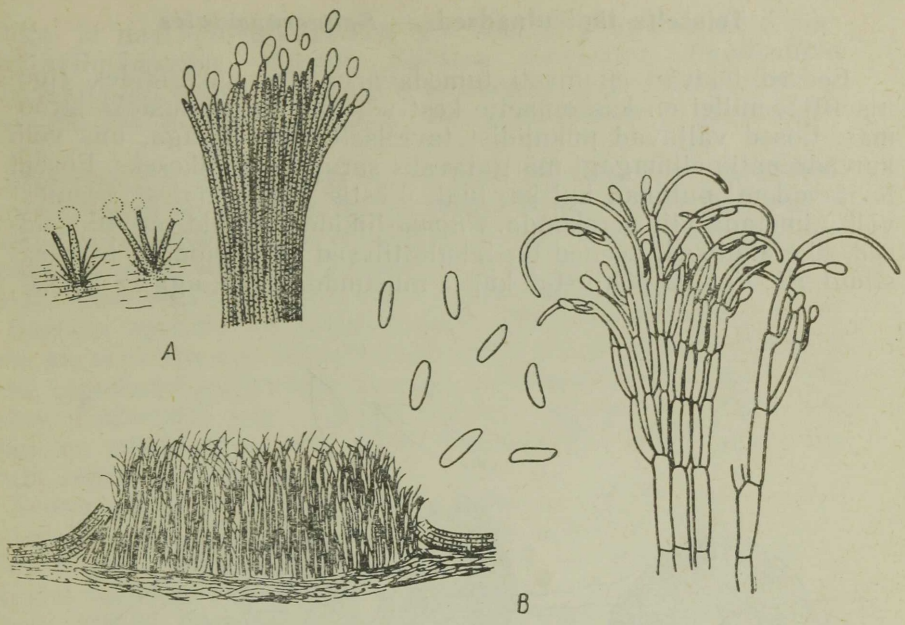
Teisseente hulka loetakse nelja eri rühma kuuluvaid seeni.

Esiteks, nagu eelnenust nähtus, esineb paljudel kottseentel ja osal kandseentel elutsüklis vegetatiivne ja suguta paljunemise arenemisjärk, mis võib esineda koos sugulise paljunemise staadiumiga, sagedamini on aga sellest nii ajaliselt kui ka ruumiliselt eraldunud. Konidiaalses arenemisjärgus kogutud või vaadeldavat seent on sageli kirjeldatud iseseisva liigina. Männi-pudetõbe tekitava mustkettalaadse *Lophodermium pinastri* konidiaalne järk ehk teisliik kannab nimetust *Leptostroma pinastri*; samasse seltsi kuuluval, männi-okkakahvatust tekitaval *Hypodermella sulcigena*'l on sama arenemisjärgu nimeks *Hendersonia acicola*. Omaette, nn. teisliigi nimetuse andmine neile arenemisstaadiumidele on õigustatud, sest praktilises seente määramises tuleb neid paratamatult otsida teiste teisseente seast (vt. lk. 115). Selliseid teisseeni on umbes kolmandik seni kirjeldatuist.

Teiseks, nagu lugesime eurootsialaadsete seltsi käsitlusest, on osal *Aspergillus*-liikidel evolutsioonis suguline paljunemine täiesti kadunud. Teiste tunnuste alusel on kindlaks tehtud, et nad tõesti kuuluvad suguliselt paljunevate liikidega samasse perekonda. Täht-tähelt võttes vastavad nad aga täpselt teisseente mõistele. Taolisi teisseeni leidub teisigi (osa *Penicillium*'i-liike jt.).

Kolmanda suure rühma moodustavad seened, mille kohta võib eeldada, et nad on juba tuntud kott- või kandseente konidiaalseks arenemisjärguks, mille seos sugulise staadiumiga pole aga veel selgitatud. Peamiselt eksperimentaalsel teel (seene kasvatamisega kultuuris kogu elutsükli jooksul ja mitmesugustes keskkonnatingimustes) õnnestub ikka rohkem selgitada selliste teisseente tõelist asendit seente süsteemis.

Neljanda, väga suure rühma (umbes $^1/_3$ teisseentest) moodustavad aga liigid ja perekonnad, mis seente evolutsiooniprotsessis on lihtsustumise teel sugulise paljunemise, sugulise protsessi täielikult kaotanud. Tõenäoliselt on see iseseisvalt aset leidnud paljudes erineva päritoluga seenerühmades. Mükoloogia praegusel arenemisastmel võib väita, et see teisseente osa jääbki tundmatu päritoluga organismide rühmituseks, mille klassifitseerimisel (juba puht-praktilistel eesmärkidel) tuleb leppida kunstliku süs-



Joonis 100. Teisseente (*Deuteromycetes*) eoslaid:
A — sünneema (*Graphium ulmi*); *B* — sporodohh, koniidikandjad ja koniidid (*Tubercularia vulgaris*). (Barnetti j.)

teemi kasutamisega. Süsteemi kunstlikkust tõestab nähtus, mida on täheldatud paljude kottseente konidiaalsete staadiumide juures: sama perekonna eri liikidel võivad esineda väga erinevat tüüpi koniidikandjad ja koniidid, eri perekondadesse kuuluvail liikidel võivad need aga äravahetamiseni sarnased olla.

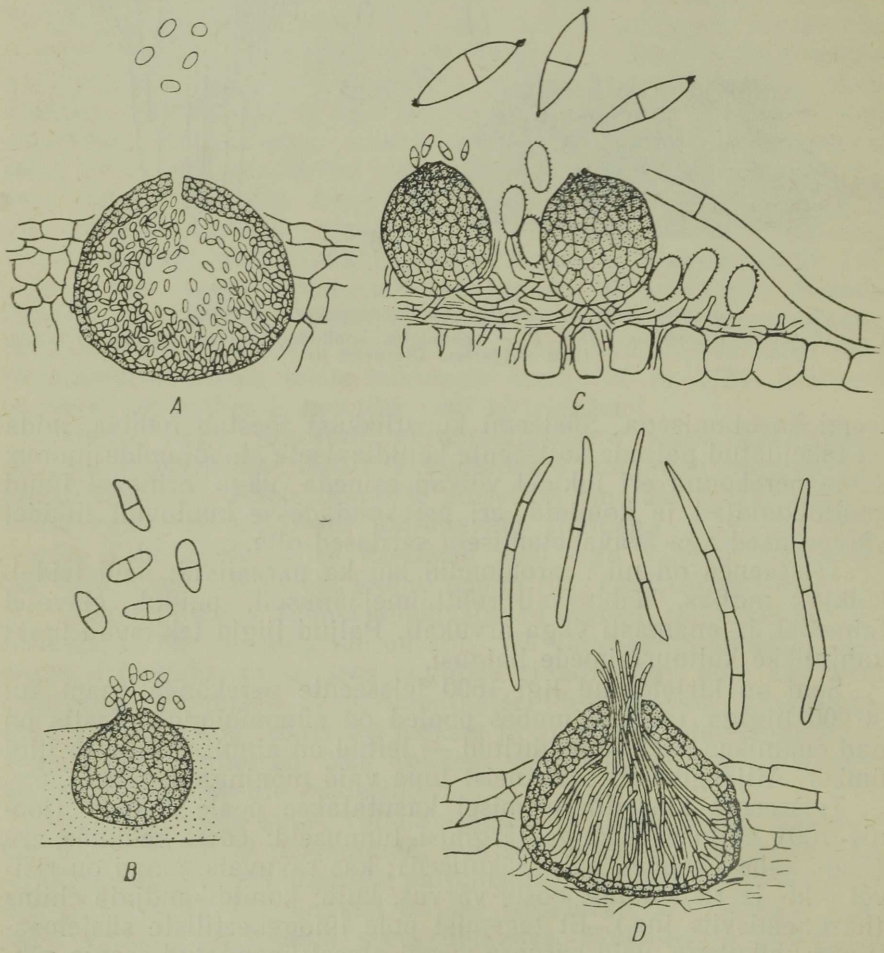
Teisseened on nii saprobiondid kui ka parasiidid; neid leidub kõikjal: mullas, kõdunevail rohttaimejäänuseil, puidul, elavatel taimedel, ja enamasti väga arvukalt. Paljud liigid tekitavad üpris kahjulikke kultuurtaimede haigusi.

Seni on kirjeldatud ligi 1500 teisseente perekonda enam kui 30 000 liigiga (millest umbes pooled on sünonüümid). Eestis on nad enamikus veel vähe uuritud — leitud on ainult mõnesaja liigi ümber. Alljärgnevalt saab neist tuua vaid mõningaid näiteid.

Teisseente klassifitseerimisel kasutatakse peale eoslate (joonis 100) ehituse eelkõige järgmisi tunnuseid: eoste rakkude arv (ühe-, kahe-, kolme-, hulgarakulised); kas rakuvaheseinad on rist- või piki- ja ristsuunas; eoste värvus, kuju; koniidikandjate ehitus (harunemisviis jne.). Et tegemist pole fülogeneetiliste süstemaatiliste ühikutega, vaid sarnase vormi alusel ühendatud seente rühmadega, kõneldakse erialases kirjanduses teisseente puhul sageli teisseltsidest, teisperekondadest jne. (vt. lk. 115).

Teisselts täpikulaadsed — *Sphaeropsidales*

Eeosed tekivad enamasti tumedavärvilistes pükniidides (joonis 101), millel on kas omaette kest või mis on õõnsusteks stroomas. Eosed väljuvad pükniidist tavaliselt koos limaga, mis võib kuivada palja silmagagi märgatavaks sarvjaks niidikeseks. Eoseid levitavad nii putukad kui ka tuul. Eestis olulisematest seentest võib nimetada viit perekonda. *Phoma*-liikide koniidid on ellipsoidsed, üherakulised; seened on fakultatiivsed saprobiondid ja parasiidid. *Ph. lingam* põhjustab kapsa-mustmädanikku, aga ka kapsa-



Joonis 101. Täpikulaadsete (*Sphaeropsidales*) pükniide ja koniide:
A — Phoma; B — Ascochyta; C — Darluca; D — Septoria. (Barnetti j.)

kaalika- ja naeri-kuivmädanikku. *Ph. rostrupii* kutsub esile porgandi-hallmädaniku. Mitmed ligidase perekonna *Phyllosticta* liigid tekitavad puude ja põõsaste lehelaiktõbesid: *Ph. betulina* — kasel, *Ph. platanoidis* — vahtral, *Ph. grossulariae* — karusmarjal jne.

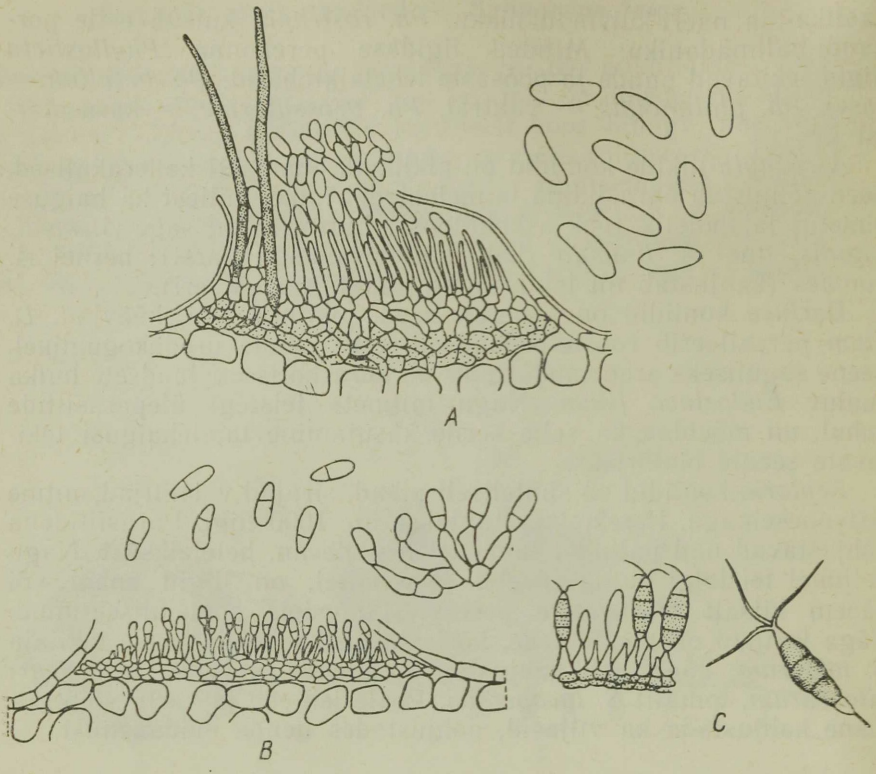
Ascochyta-liikide koniidid on piklikud, enamasti kaherakulised. Seen põhjustab parasiidina taimelehtedel laike, millest ka haiguse nimetus laikpõletik (ehk askohütoos). Lutsernil on sage *A. medicaginis*, linal *A. linicola* (kahjustab peamiselt varsi), hernel *A. pinodes* (kahjustab nii lehti, varsi, kaunu kui ka teri).

Darluca koniidid on kaherakulised, piklikud või käävjad. *D. filum* parasiteerib roosteliselaadseil, eriti nende uredokogumikel. Seene suguliseks arenemisjärguks on keraskottseenelaadsete hulka kuuluv *Eudarluca filum*. Nagu mitmete teistegi üleparasiitide puhul, on mõeldav ka selle seene kasutamine taimehaigusi tekitavate seente biotõrjeks.

Septoria koniidid on suhteliselt pikad, sirpjad või niitjad, mitme ristvaheseinaga. Perekonnas tuntakse üle 1000 liigi. Parasiitidena põhjustavad nad paljudel taimedel lehtede nn. helelaiksust. Nagu paljudel teistelgi patogeensetel teisseentel, on liigid enam või vähem kitsalt teatavatele peremeestaimedele spetsialiseerunud. Väga levinud on nisulehtede, kõrte ja õisiku helelaiksuse tekitaja *S. nodorum*; kaeralehti kahjustab *S. avenae*, kõrvitsat *S. cucurbitacearum*, tomatit *S. lycopersici*. Peale lehtede ja varte võib viimane kahjustada ka viljasid, põhjustades nende mädanemist.

Teisselts lavikulaadsed — *Melanconiales*

Eosed tekivad üksikult või ahelatena, sageli limaja ainega ümbritsetuna tihedalt üksteise kõrval asetsevatel koniidikandjatel, mis moodustavad peremeestaime epidermi või koore all areneva atservuli ehk eoslaagri (joonis 102). Eestis kasvavaist esindajaist tuleks märkida järgmisi. Perekonnas *Colletotrichum* on koniidid üherakulised, hüaliinsed; atservulites leidub koniidikandjate seas ka pikemaid, enamasti tumedaid ogajaid harjasjaid karvu. Mitmel liigil tuntakse ka sugulist arenemisjärku, mis kuulub keraskottseenelaadsete perekonda *Glomerella*. *Colletotrichum*'i-liigid põhjustavad kultuurtaimedel kõrbust ehk antraknoosi: linal *C. linicola*, kurgil *C. lagenarium* (eriti lavades ja kasvuhoonetes); *C. gloeosporioides* põhjustab mõrumädanikku, mis kahjustab säilitatavaid õunu; *C. lindemuthianum* parasiteerib aedoal. Viimati mainitu sugulist arenemisjärku *Glomerella lindemuthiana*'t looduses leitud pole, küll on ta aga üles kasvatatud seene kultuuris. Ligidasse perekonda kuuluv *Kabatiella caulivora* põhjustab ohtlikku ristiku-varrepõletikku, *Gloeosporidiella ribis* sõstra-lehevarisemistõbe; haigus on kahel viimasel aastakümnel



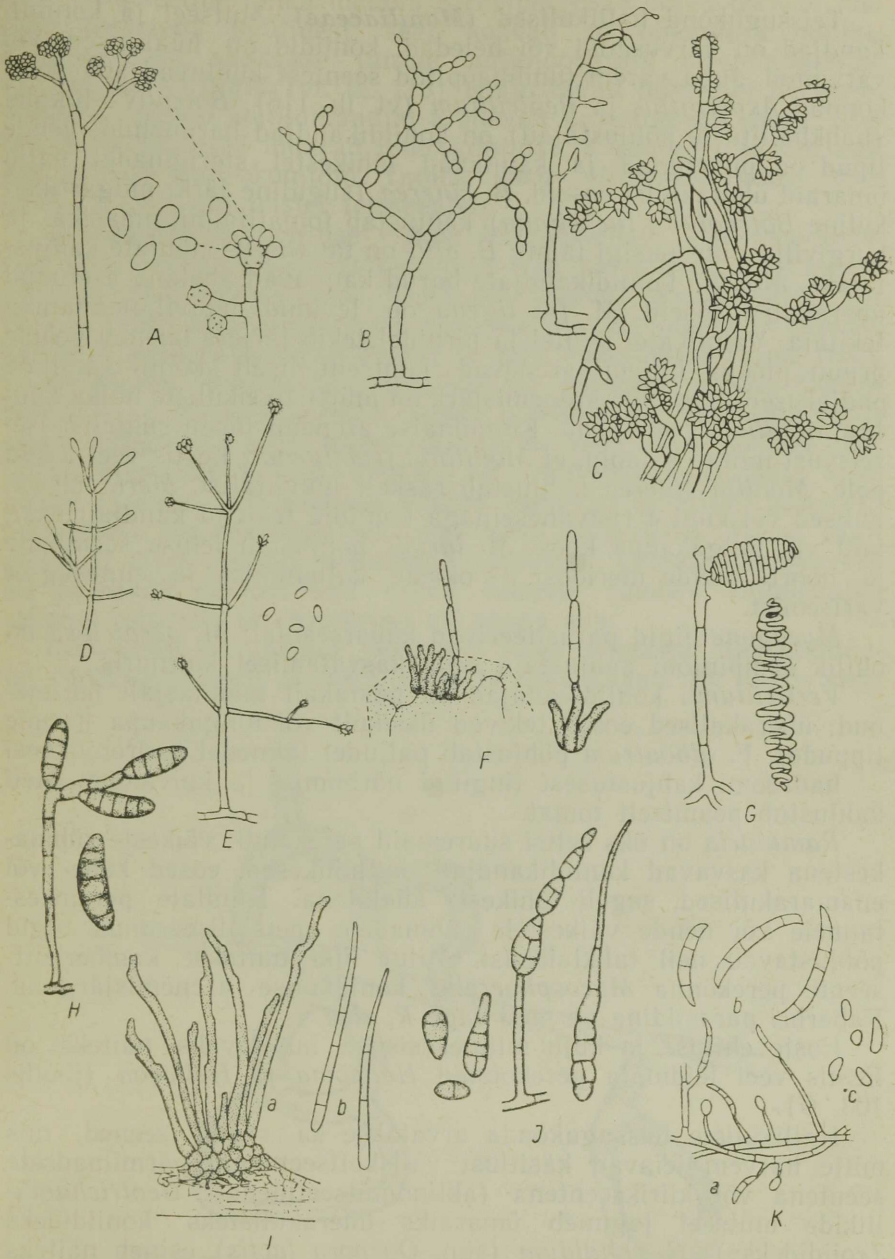
Joonis 102. Lavikulaadsete (*Melanconiales*) koniidikandjaid ja koniide: *A — Colletotrichum, B — Marssonina, C — Pestalotia.* (Barnetti j.)

levinud kogu Eestis. Selle liigi suguliseks arenemisjärguks on *Drepanopeziza ribis.*

Perekonnas *Marssonina* on koniidid kaheks ebavõrdse suurusega rakuks jagunenud; *M. populi* kahjustab sageli paplite lehti. Erinevalt teistest on *Pestalotia* koniidid tipus jätketega varustatud, keskmised rakud tumedad.

Teisselts hallikulaadsed — *Moniliales* (*Hyphomycetes*)

Teisseente seas kõige liigirikkam selts. Koniidikandjad paiknevad mütseelil enam või vähem hajusalt, moodustamata pükniide või atservuleid (joonis 103). Suurema esindajate arvu tõttu ja näitena sugukondade eristamisel aluseks olevate tunnuste kohta esitatakse allpool ka jaotus sugukondadeks.



Joonis 103. Hallikulaadsete (*Moniliales*) koniidikandjaid ja koniide:

A — Botrytis; B — Monilia; C — Meria; D — Mycogone; E — Verticillum; F — Ramularia; G — Helicoon; H — Helminthosporium; I — Cercospora; J — Alternaria; K — Fusarium. (Barnetti, Dreschleri, Howelli, Linderi j.)

Teissugukond **hallikulised** (***Moniliaceae***). Mütseel ja koniidikandjad on värvusetud või heledad, koniidid on hüaliinsed või värvunud. Juba varem tundmaõpitud seentest kuuluvad siia perekonnad *Aspergillus* ja *Penicillium* (vt. lk. 116). *Botrytis*'e-liikidel (hahkhallituste põhjustajail) on koniidikandjad harunenud; nende tipud on puhetunud ja kannavad lühikestel sterigmadel palju ümaraid üherakulisi eoseid. *B. cinerea* (suguline järk: mügartiksikuline *Botryotinia fuckeliana*) kahjustab tomatitaimi, maasika- ja kurgivilju ning teisigi taimi; *B. allii* on tavaliseks sibulate kahjustajaks. *Monilia* koniidikandjate harud kannavad ahelana asetunud üherakulisi eoseid. *M. fructigena* on levinud puuviljamädaniku tekitaja. Valmivatel õuntel ja pirnidel tekib järjest laienev pehme pruun plekk; hiljem arenevad kontsentriliselt koniidikandjate padjakesed. Suguline arenemisjärk on mügartiksikuliste hulka kuuluv *Monilinia fructigena*. Konidiaalse arenemisjärgu suhtelist iseseisvust näitab asjaolu, et *Monilinia fructigena*'t Eestis veel leitud pole. *Monilia cinerea* kahjustab raskelt luuviljalisi. *Meria* üherakulised või kuni 4 ristvaheseinaga koniidid tekivad kandjail üksikult või hulgakaupa koos. *M. laricis* põhjustab lehise seemikute ja noorte puude merioosi — okaste kolletumist ja enneaegset varisemist.

Mycogone-liigid parasiteerivad kübarseentel; *M. perniciosa* on ohtlik šampinjoni kahjustaja selle kasvatamisel kultuuris.

Verticillum'i koniidikandjad on püstakalt männasjalt harunenud; üherakulised eosed tekivad üksikult või hulgakaupa harude tippudes. *V. alboatrum* põhjustab paljudel taimedel hadromükoosi — hadroomi kahjustusest tingitud närbumist ja kuivamist. Meil kahjustub peamiselt tomat.

Ramularia on üks seltsi suuremaid perekondi; väikeste rühmakestena kasvavad koniidikandjad on lühikesed, eosed kahe- või enamarakulised, sageli lühikeste ahelatena. Kindlale peremeestaimele või nende väikestele rühmadele spetsialiseerunud liigid põhjustavad neil tuhklaiksust. Mitut liiki tuntakse kamberkottseente perekonna *Mycosphaerella* konidiaalse arenemisjärguna. Rabarbri parasiidina on meil sage *R. rhei*.

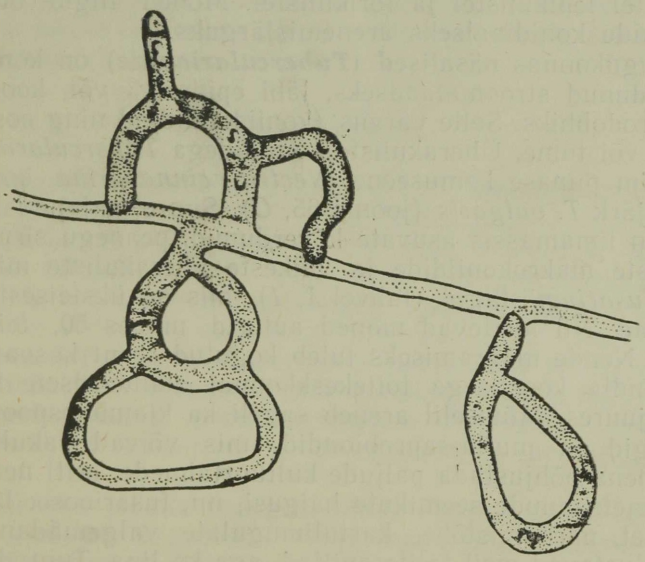
Eoste ehituse ja kuju mitmekesisuse huvitavaks näiteks on Eestis veel leidmata perekonnad *Helicoma* ja *Helicoon* (joonis 103, *G*).

Hallikuliste teissugukonda arvatakse ka sageli seened, mis mitte harvem leiavad käsitlust väliskottseentena, pärmilaadsete seentena või kiirikseentena (aktinomütseetidena). *Geotrichum*'i-liikide mütseel jaguneb ümaraiks üherakulisteks koniidideks («oiidideks»); *G. candidum* (sün. *Oospora lactis*) esineb näiteks piimal. *Candida albicans*'i otse mütseelil arenevad koniidid moodustavad pungudes lühikesi ahelaid; seen põhjustab inimestel rasket haigust kandidomükoosi, mille esinemine on sagenenud ülemäärase ja ettevaatamatu antibiootikumide kasutamise tõttu.

Aktinomütseetide hulka loetava *Streptomyces*'e eosed tekivad pikkade ahelatena hüüfidest; seen kasvab saprobiondina mullas. *S. griseus*'est saadakse tuntud antibiootikumi streptomütsiini. *Trichophyton*'i-liigid (vt. lk. 113) põhjustavad inimestel dermatomükoose. Samal koniidikandjal arenevad kahesugused eosed: ühe-rakulised väikesed ümarad mikrokoniidid ja suured piklikud hulgarakulised makrokoniidid. Taolist eoste diferentseerumist võib näha ka paljudel teistel teisseentel.

Omapärase bioloogilise rühma hajuseoseliste seas moodustavad r ö ö v s e e n e d, kuhu kuuluvad küll ka mitmed vetikseened (eriti seltsist *Zoopagales*). Need on pinnase-saprobiondid, mis võivad (eriti muude toitainete vähesuse puhul) püüda ja toiduks kasutada («seedida») nematoode ja teisi väiksemaid loomi (näit. juurjalgseid). Sugukonna esindajaist on sellisteks näiteks *Arthrobotrys*'e- ja *Dactylaria*-liigid; üldse tuntakse üle paarisaja röövseene. Lihtsamail neist toimub püüdmine kleepuvate hüüfide abil, teistel arenevad p ü ü n i s r õ n g a d, millesse nematoodid kleepuvad (joonis 104). Sellised rõngad esinevad tavaliselt mütseelil hulgaliselt või moodustavad isegi terve võrgustiku. Mõnel liigil püüavad need rõngad nematoode aktiivselt: viimase läbipugemisel paisuvad püünisrõnga rakud kiiresti (umbes kümnendiku sekundi jooksul) ja ahendavad nii rõnga ava.

Röövseeni on uuritud peamiselt alles viimastel aastakümnetel. Moskva oblastis on neid leitud 14 liiki, Taanis 19; Eestis seda



Joonis 104. *Arthrobotrys*'e püünisrõngad. (Duddingtoni j.)

rühma veel uuritud pole. Juba senised uurimistulemused on võimaldanud neid seeni kasutada taimede ja ka inimese haigusi tekitavate nematoodide biotõrjeks. Viimast soodustab mitmete röövseente hõlbus kasvatatavus kultuuris. Seejuures on täheldatud, et püünisrõngad arenevad suuremal arvul alles siis, kui seen satub kokkupuutesse nematoodidega.

Tumemütseeliliste (***Dematiaceae***) teissugukonna mütseel ja koniidikandjad on tumedad; eosed on samasugused või harvem hüaliinsed. *Helminthosporium*'i koniidikandjate tipul arenevad koniidid on piklikud, hulgarakulised. *H. sativum* tekitab mitmete kõrreliste, eriti aga odra pruunlaiksust ehk helmintosporioosi, mis avaldub peamiselt tõusmepõletiku ja juuremädanikuna. *Cercospora* koniidikandjad arenevad kimbukestena ja kannavad hulgarakulisi niitjaid eoseid. Eriti suhkrupeeti kahjustab peedi-lehetähnisuse tekitaja *C. beticola*. *Alternaria* eosed on samuti hulgarakulised, kuid nii rist- kui ka pikivaheseintega (joonis 103, *J*). *A. brassicae* kutsub esile kapsa-kuivlaiksust; eriti kahjustuvad kõdrad ja seemned, mille idanevus langeb.

Teissugukonnas **nuialised** (***Stilbellaceae***) on koniidikandjad koondunud kimpudesse või sambataolistesse kogumikesse, mida nimetatakse koreemiumiks või sünneemaks; koniidid arenevad tavaliselt selle ülaosas. Tumedate sünneemadega *Graphium*'i-liikidest on tuntum jalakasurma tekitaja, seene *Ceratocystis ulmi* konidiaalne staadium *G. ulmi*. *Isaria*-liikidel on sünneemad valkjad; mitmed liigid parasiteerivad putukail, osa ka lagunevatel lehikulistel ja torikulistel. Mõned liigid on *Cordyceps*'i-liikide konidiaalseks arenemisjärguks.

Teissugukonnas **näsalised** (***Tuberculariaceae***) on koniidikandjad koondunud stroomalaadseks, läbi epidermi või koore tungivaks sporodohhiks. Selle värvus (koniidikandjad ning eosed) võib olla hele või tume. Üherakuliste koniididega *Tubercularia*'te seast on tuntuim punase komuseene, *Nectria cinnabarina* konidiaalne arenemisjärk *T. vulgaris* (joonis 65, *C*). Suure majandusliku tähtsusega on limamassis asuvate kõverdunud, peaaegu sirpjate mitmerakuliste makrokoniidide ja väikeste üherakuliste mikrokoniididega *Fusarium*'i-liigid (tahvel I, *1*), mis on üksteisest raskesti eristatavad. Nii loetlevad mõned autorid umbes 50, teised kuni 500 liiki. Nende määramiseks tuleb kogutud seent kasvatada kultuuris kindla koostisega toitekeskkonnal standardsete kasvutingimuste juures. Mütseelil areneb sageli ka klamüdospoore. *Fusarium*'i-liigid on mulla-saprobiondid, mis võivad fakultatiivsete parasiitidena põhjustada paljude kultuurtaimede, eriti nende tõusmete ja metsapuude seemikute haigusi, nn. fusarioose: lumiseent, punakastet, närbumistõbe, kartulimugulate valgemädanikku jne. Eriti kahjustuvad meil taliteraviljad, aga ka lina. Tuntud on teravilja talvitumisel esinev nn. lumiseene-kahjustus, mis põhjustab kevadel põllul tekkivaid tühikuid. Mitmeid *Fusarium*'i-liike tun-

takse kui komuseeneliste mitme eri perekonna esindajate konidiaalseid arenemisjärke (näiteks on *F. graminearum Gibberella zeae* arenemisstaadiumiks).

Teisselts mütseelilaadsed — *Agonomycetales* (*Mycelia sterilia*)

Väga sageli võib elavatel või surnud taimeosadel või ka mullas leida mütseeli, millel ei leidu mingeid eoseid kandvaid organeid. Tegemist on seene steriilse arenemisjärguga, millele sobivate tingimuste puhul järgneb eoseid kandev staadium. Mõningad (üle 400) eriti sageli esinevad ning kahjulikumad liigid on ka steriilses staadiumis kirjeldatud teisliikidena; osale neist on hiljem leitud õige koht süsteemis: näit. *Rhizomorpha subcorticalis* kujutab endast külmaseene, *Armillariella mellea* risomorfe; *Rhizoctonia solani* on eriti kartulit kahjustava koorikulise *Thanatephorus cucumeris*'e vegetatiivseks arenemisjärguks (mütseelikirmeks). Mõnegi seene kohta pole veel aga selgust, millise liigi juurde ta kuulub; eriti kehtib see sklerootsiumina esineva arenemisjärgu kohta. Selliste näiteks on Eestiski sageli kõrreliste lehtedel esinev *Sclerotium rhizodes*, mille tumeda kareda välispinna ja heleda sisuga sklerootsiumid on kuni mõne millimeetri suurused.

Teisseente kohta toodud näited illustreerisid nende suurt mitmekesisust ja kahjulikkust kultuurtaimedele. Veelgi rohkem esineb neid aga metsikult kasvavail taimedel, kõduneval puidul jne. Neist ei pääse mööda ka ükski mullas toimuvate bioloogiliste protsesside uurija.

Seente fülogenees

Oma ehituselt, elutsüklite erinevuse ja ökoloogia poolest on seened äärmiselt mitmekesised ning selle poolest võrreldavad vahest ainult loomadega. Seente seas võib leida nii äärmiselt lihtsa kui ka ülimalt tüsiliku ehituse ja arenemiskäiguga organisme. Sageli (näit. pärmseenelaadseil, nõgiliselaadseil, roosteliselaadseil) on lihtsus ja ehituse primitiivsus ainult näilised ning sekundaarsed, kitsa spetsialiseerumise tulemuseks kindlatele kasvutingimustele. Seda tõendab nende füsioloogiline ja biokeemiline tüsilikkus, mis avaldub produtseeritavate fermentide iseloomus, kõrgesti arenenud kohastumises peremeestaime ärakasutamisele jne.

Väär oleks ka pidada praegusi lihtsa ehitusega ja arenemistsükliga organisme ürgseteks; isegi madalamale arenemistasemele jäänud seened on läbi teinud pika arenemistee ning neid pole võimalik jätta «sugupuu» algusesse.

Siiski võimaldab seeneriigi rühmadega tutvumine välja tuua

mitmeid üldisi arenemistendentse ja -suundi. Esimeseks neist on üleminek elult veekeskkonnas elule maismaal. Sellega koos on paljunemine liikuvate zoospooride abil asendunud aplanospooride ja koniididega. Planogameetide asemel toimub suguline protsess tavaliselt liikumatute gametangiumide või teiste organite või isegi lihtsalt hüüfide vahel. Eriti ilmne on see arenemissuund munasseente klassis (vt. lk. 89). Eoste levikuks maismaatingimustes, s. t. õhukeskkonnas on välja arenenud mitmed kohastumised: zoohooria (eriti entomohooria), eoste aktiivne paiskamine seenest eemale jm., mille kohta esitasime rohkesti näiteid. Suguline protsess on sageli lihtsustunud; paljudel seentel esineb partenogeneetilist arenemist, homotallismi, kandseentel aga lihtsat haploidsete mütseelide liitumist. Väga paljudel seentel (teisseened) on suguline protsess hoopis kadunud või esineb ainult harva.

Teiseks üldiseks arenemissuunaks on parasitismi kujunemine. Tõenäoliselt algas see pooljuhusliku fakultatiivse parasitismiga, seejuures arenesid parasiidid mitmetes seenerühmades iseseisvalt, üksteisest sõltumatult. Parasitismi arenemine tõi endaga kaasa mitmeid füsioloogilisi iseärasusi (vastavate fermendikomplekside kujunemine) ning sageli ka morfoloogilise ja mikromorfoloogilise («anatoomilise») ehituse lihtsustumise. Primitiivsemad parasiidid surmasid peatselt kahjustatava peremeesorganismi, arenenuma parasitismi puhul on toimunud seene ja taime vastastikune kohastumine. Säärasel juhul püsib peremeestaim pikema aja vältel elujõulisena, võimaldades nii ka seene püsivat toitumist. Võib oletada, et mõnel juhul viis säärane vastastikune «harjumine» algul labiilsete, siis suhteliselt püsivate sümbiootiliste suhete tekkimiseni (mükoriisa, samblikud).

Parasiitseente liikide teke on juba väga pika aja jooksul toimunud koos peremeestaimede evolutsiooniga. Seetõttu võimaldab taimede evolutsiooni tundmine paljudel juhtudel teha järeldusi neil parasiteerivate seente fülogeneesi kohta ja vastupidi. Kuidas roostelaadsete fülogeneesi järgi võib teha järeldusi nende peremeeste-õistaimede süstemaatika kohta, selle kohta on heaks näiteks vene mükoloogi V. Tranzscheli tuntud uurimused.

Et parasitism on vaieldamatult uuem nähtus kui saprotroofia ning et ta (eriti endoparasitismi korral) võib kaasa tuua seene ehituse lihtsustumise, siis pole paljud õpikus käsitletud seened (eriti ürgseened) sugugi mitte nii primitiivsed, kui see võis neid sugukondi õppides näida.

Koos parasitismiga, aga sageli ka saprobiontsete seente juures võib täheldada seeneliikide süvenevat spetsialiseerumist kindlale peremeestaimele või substraadile. Eriti silmatorkav on see roosteliselaadsete (vt. lk. 171) ja sitikaseente puhul (lk. 139), kuid esineb ka väga paljudes teistes seenerühmades. Kitsas spetsialiseerumine võimaldab täiuslikkuseni välja areneda nii seene

fermentidesüsteemil kui ka paljunemisviisil (vt. näiteks *Basidiobolus ranarum*'i elukäiku lk. 102). Selle progressiivse arenemissuuna kõrval on suur hulk seentest jäänud polüfaagideks — omadus, mis võimaldab säilida ja paljuneda ka siis, kui sobivaim substraat või peremeestaim ligiduses puudub.

Ülal kirjeldatud evolutsioonisuundade olemasolu ei tähenda, et veeseened, saprofüüdid või polüfaagid oleksid väljasurevad või järk-järgult arvuliseltki vähenevad rühmad. Kõigil neil on oma koht looduse suures mitmekesisuses ning nende olemasolu võimaldab seentel elutseda peaaegu kõigis ökoloogilistes niššides, kus on võimalik orgaaniline elu.

Üheks üldiseks arenemissuunaks on ka seene levimisvahendite — eoste arvu suurenemine. Primitiivsematel rühmadel (paljud vetikseened, kottseentest luudikulistel, kandseentest koorikulistel, kõrvtarrikulaadseil jt.) on eoste hulk suhteliselt väike, kõrgemini arenenud seentel on arenenud aga hulk kohastumisi maksimaalse eoste arvu produtseerimiseks (koniidikandjate harunemine, nende koondumine eoslaiks, suurepindalalise hümenofoori kujunemine lavaseentel jm.).

Lõpuks tuleb rõhutada, et väga paljusid seente ehituse, elutegevuse ja kasutamisvõimaluste, samuti ka nende fülogeneesi probleeme on veel tunduvalt vähem uuritud kui vetikate või õistaimede puhul.

KIRJANDUS

Alexopoulos, C. J. Einführung in die Mykologie. Jena, 1966. (Või selle tõlketeose originaal: Introductory Mycology. 2nd ed. New York, 1962.)

Bessey, E. A. Morphology and Taxonomy of Fungi. Philadelphia, Toronto, 1952.

Cejp, K. Houby I, II. Praha, 1957, 1958.

Gäumann, E. A. Die Pilze. 2 Aufl. Basel, 1964.

Järva, L. jt. Juhend makroseente kogumiseks ja määramiseks. Abiks looduse-vaatlejale nr. 48. Tartu, 1963.

Kalamees, K. (koostaja). Seened. Tln., 1966.

Kreisel, H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena, 1969.

Maavara, V. jt. Metsakaitse. Tln., 1961.

Marland, A. Fütopatoloogia. 2. tr. Tln., 1968.

Курсанов, Л. И. Микология. Изд. 2-е. М., 1940.



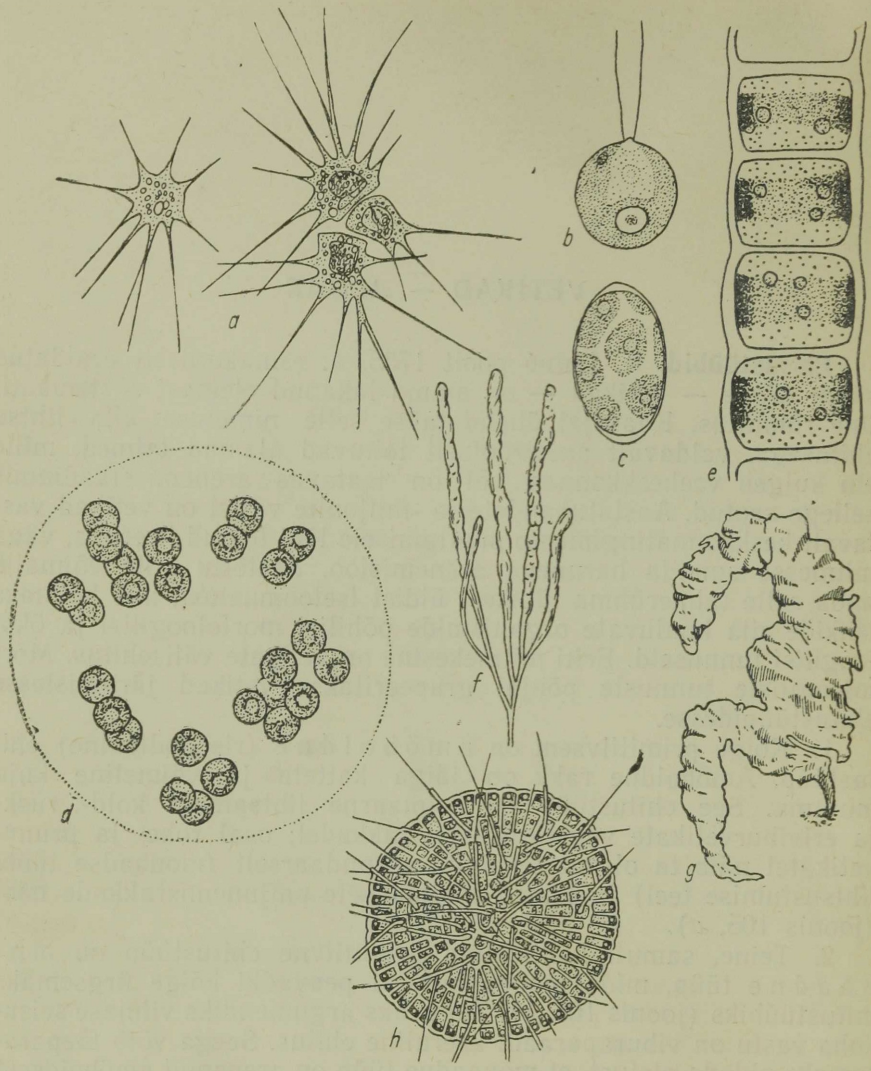
VETIKAD

VETIKAD — *ALGAE*

Ehitustüübid. K. Linné poolt 1753. a. esmakordselt eraldatud rühm *Algae* — vetikad — on ammu lakanud olemast süstemaatiline rühmitus. Kaasajal ühendatakse selle nimetuse alla lihtsa ehitusega, valdavalt autotroofselt toituvad alamad taimed, mille elu kulgeb veekeskkonnas või on teatavas arenemisstaadiumis sellega seotud. Aastatuhandete ja -miljonite vältel on vetikad vastavalt keskkonnatingimuste muutumisele läbi teinud keeruka, väga mitmesse suunda haruneva arenemisloo. Seetõttu pole võimalik anda selle taimerühma lühikest üldist iseloomustust, mis hõlmaks kõikide siia kuuluvate organismide põhilisi morfoloogilisi ja ökoloogilisi tunnuseid. Eriti mitmekesine on vetikate välisehitus. Morfoloogiliste tunnuste põhjal grupeeritakse vetikad järgmistesse ehitustüüpidesse.

1. Kõige primitiivsem on amöboidne (risopodiaalne) ehitustüüp. Amöboidne rakk on jäiga katteta ja võimeline kuju muutma. See ehitustüüp on primaarne lihtsamate kold-, rusk- ja eriviburvetikate vegetatiivsetel rakkudel; osal rohe- ja pruunvetikatel näib ta olevat tekkinud sekundaarselt (monaadse tüübi lihtsustumise teel) ja esineb amöboidsete paljunemisrakkude näol (joonis 105, *a*).

2. Teine, samuti kahtlemata primitiivne ehitustüüp on monaadne tüüp, mida mõned autorid peavadki kõige ürgsemaks ehitustüübiks (joonis 105, *b*). Tugevaks argumendiks viimase seisukoha vastu on viburaparaadi keeruline ehitus. Seega võib tõepärasemaks pidada oletust, et monaadne tüüp on arenenud amöboidsest ja lihtne vibur on tekkinud amöboidse raku protoplasti spetsialiseerunud väljasopistisena, millest aegade vältel on kujunenud keerukas viburaparaat. Monaadse tüübi puhul võivad vetikate rakud olla jäiga kestata (sel juhul katab rakku pelliikula — plasma tihenenud väliskiht) või kestaga, ja iga rakk on varustatud ühe või rohkema viburiga. Rakud on enamasti võimelised aktiivselt liikuma (mõned kasutavad viburit ka kinnitumiseks). Nimetatud ehitustüüp on iseloomulik enamikule rühmadele kas valdava ehituskujuna (kold-, rusk- ja silmviburvetikad) või siis peamiselt paljunemisrakkude arenemisstaadiumina. Monaadne ehitus võib



Joonis 105. Vetikate ehitustüüpe:

a — *Rhizochrysis scherffelii* amöboidsed rakud; *b* — *Chlamydomonas simplex* monaadne rakk; *c* — *Oocystis solitaria* kokkoidne rakk; *d* — *Gloeococcus schroeterii* palmelloidne koloonia; *e* — *Ulothrix zonata* niidi tükk; *f* — *Enteromorpha intestinalis* (loomulikus suuruses) torujas tallus; *g* — *Ulva lactuca* (1/4 loomulikust suurusest) plaatjas tallus; *h* — *Coleochaete scutata.*

olla ka koloonialistel (*Synura*) ja isegi tsönobiaalsetel organismidel (*Eudorina*), kusjuures mõningatel juhtudel võivad rakud olla omavahel seotud ka plasmodesmidega (*Volvox*).

3. Kõrgema organiseeritusega ehitustüübiks võib pidada

kokkoidset tüüpi. Siin on rakud kestaga, liikumatud ja ei moodusta kogu elu vältel ei pseudopoode ega vibureid. Rakud võivad esineda nii üksikult kui ka kolooniates. Nimetatud ehitustüüp on tuntud kõigis vetikahõimkondades, kus esineb üherakulisi vorme (välja arvatud hõimkond *Euglenophyta*, joonis 105, *c*).

4. Neljandaks ehitustüübiks on palmelloidne tüüp, kuhu kuuluvad vetikad, mille liikumatud rakud on ühendatud limaga ümbritsetud kolooniatesse. Plasmasidemed üksikute rakkude vahel puuduvad. Seega on nimetatud ehitustüübi puhul tegemist rakkude mehaanilise konglomeraadiga. Taoline ehitus on mõnedel vetikatel (*Hydrurus foetidus, Chlamydomonas braunii, Tetraspora lubrica*) iseloomulik suuremale osale eluperioodist, mõnedel aga kui ebasobivate tingimuste üleelamise staadium (joonis 105, *d*). Kõik ülaltoodud tüübid on iseloomulikud üherakulistele organismidele.

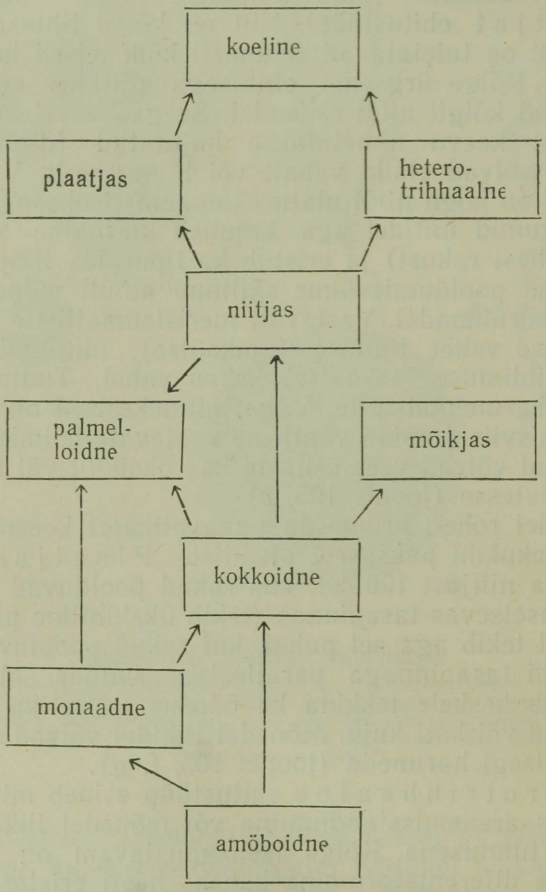
5. Hulgarakulistest ehitustüüpidest kõige lihtsamaks võib pidada niitjat ehitustüüpi. Niit on kõige lihtsama ehitusega tallus, millest on tuletatavad enamasti kõik teised hulgarakulised ehitustüübid. Kõige ürgsema ehitusega niitides on pooldumisvõime säilinud kõigil niidi rakkudel. Seega kasvab niit kogu ulatuses. Taolist kasvu nimetatakse hajutatud (difuusseks) kasvuks. Niidid võivad elada vabalt või kinnitunult. Vabalt elavate niitide rakud on kogu niidi ulatuses enamasti ühesugused ja -suurused, kinnitunud niitidel aga kujuneb basaalne kinnitusorgan (tavaliselt ühest rakust) ja eristub ka tipurakk. Paljude rühmade esindajatel on pooldumisvõime säilinud ainult mõnedel niidirakkudel või rakurühmadel. Vastavalt meristemaatiliste rakkude asukohale tehakse vahet tipmise (apikaalse), niidikeskse (interkalaarse) ja niidialuse (basaalse) kasvu vahel. Tuntakse nii lihtsaid kui ka harunenud niite. Väga mitmekesised on ka vetikaniitide harunemisviisid, mida vaatleme vastavate hõimkondade käsitlemisel. Niidid võivad vees esineda kas üksikult või liituda limastesse kolooniatesse (joonis 105, *e*).

6. Mõnedel rohe-, pruun- ja punavetikatel koosneb rakis ühe kuni mõne rakukihi paksusest plaadist. Plaatjas ehitustüüp kujuneb välja niitjast tüübist, kus rakud poolduvad kahes, teineteisele risti asetsevas tasapinnas (tekib ühekihiline plaat). Mitmekihiline plaat tekib aga sel puhul, kui rakud poolduvad samaaegselt ka plaadi tasapinnaga paralleelses suunas. Mitmekihilistel plaatidel võib keskele tekkida ka õõnsus ja vetika tallus võtab sel puhul toru või koti kuju. Mõnedel liikidel võivad sellised torujad tallused isegi haruneda (joonis 105, *f*, *g*).

7. Heterotrihhaalne ehitustüüp esineb mitmetes hõimkondades kas arenemisstaadiumina või mõnedel liikidel ka pidevalt esineva tunnusena. Kõige iseloomustavam on selle ehitustüübi talluste diferentseerumine kaheks hästi eristatavaks osaks: 1) substraadile kinnituvaks või liibuvaks ja 2) vertikaalseks, tõus-

vaks osaks. Esimene osa on sageli hästi välja kujunenud tihedalt asetsevatest niitidest moodustatud plaat. Mõnel juhul aga võib rakkude ebaühtlase jagunemise ja nende suure kokkusurutuse tõttu moodustuda perifeerselt kasvav lame kinnituskettake. Tõusvaks osaks on kas üks või mitu sageli harunevat niiti. Nendel paiknevad enamasti paljunemisorganid, kuid võib esineda juhtumeid, kus üks talluseosa on teisest tunduvalt nõrgemini välja arenenud. Nii võib vertikaalne osa üherakulisteks karvakesteks redutseeruda (näiteks rohevetika perekonnas *Coleochaete*, joonis 105, *h*) või täiesti kaduda. Mõningatel rohe-, pruun- ja punavetikatel seevastu on substraadile liibuvast osast säilinud ainult mõned kinnitusrakud ja domineerib tõusev tallus (joonis 105, *g*).

8. Kõige omapärasem ja ka palju poleemikat tekitanud ehitustüüp on mitterakuline m õ i k j a s (sifonaalne) tüüp. Talluse



Ehitustüüpide evolutsioon (Topatševski järgi, täiendatult)

morfoloogilisele diferentseeritusele ja suurusele vaatamata ei koosne vetikate keha selles ehitustüübis rakkudest. Kerajas või sageli harunenud torujas talluses on suurel hulgal kõiki rakuorganoide, kuid vaheseinad tekivad ainult paljunemisorganite, sporangiumide või gametangiumide eraldumise puhul ülejäänud tallusest (joonis 127, *4a*, *b*).

Teistest ehitustüüpidest erinevad ka mändvetikate tallused, mille ehitust vaatleme lähemalt vastava rühma käsitlemisel. Ehitustüüpide evolutsiooni kujutab skeem lk. 196.

Käesolevas õpikus on vetikate süstemaatilise käsitluse aluseks nõukogude algoloogilistes käsiraamatutes ja töödes ning B. Fotti uusimas algoloogia õpikus esitatud süsteem mõnede väikeste muudatustega. Vetikahõimkondade uurituse erinevat taset silmas pidades on süsteemi esitamisel ja rühmade kirjeldamisel piirdutud klassidega kui stabiilsemate ühikutega. Seltse ja sugukondi käsitletakse lähemalt ainult paremini uuritud hõimkondades või siis, kui need on süsteemis üldtunnustatud ja enam-vähem loomulikeks ühikuteks.

Algoloogia ajaloost

Algoloogia kui iseseisva teaduse alguseks võime lugeda XIX sajandi esimest poolt. Sel ajal ilmusid esimesed suuremad vetikaid klassifitseerivad ja kirjeldavad tööd. Suurima töö tegid ära Rootsi algoloogid isa ja poeg C. A. ja J. G. Agardh. Nende monograafiad «Species algarum» (1823—1828), «Systema algarum» (1826) ja «Species, genera et ordines algarum» (1848—1898) pole merevetikate süstemaatikas oma tähtsust kaotanud tänapäevani.

Sajandi keskel ilmus F. Kützingilt kahekümneköiteline «Tabulae phycologicae» (1845—1870), kus on antud vetikate detailsed kirjeldused ja joonised paaril tuhandel tahvlil. Mainitud töös on käsitletud nii makroskoopilisi merevetikaid kui ka mikroskoopilisi mage- ja mereveevetikate liike.

XIX sajandi kolmekümnendatel kuni neljakümnendatel aastatel hakati tõsisemalt tegelema ka tsütoloogiaga ning organismide ontogeneesi uurimisega. Vetikad olid sel puhul kõige tänuväärsemad objektid.

XX sajandiga algas ka algoloogias uus suund. Uurimistööde temaatika muutus kitsamaks, rohkem tähelepanu pöörati vetikate tsütoloogiale, ontogeneesi küsimustele ja tuumafaaside vaheldusele ning saadud andmeid kasutati süstemaatika ja fülogeneesi probleemide seletamisel. Ilmusid sellised ülevaatlikud tööd süstemaatikas, nagu Engler-Prantli «Die natürliche Pflanzenfamilien» (1897) ja eriti F. Oltmannsi «Morphologie und Biologie der Algen» I, II (1904—1905), kus on kokku võetud ja analüüsitud enamik selle ajani kogunenud andmetest üksikute vetikarühmade kohta.

Süstemaatikas hakkasid tooni andma A. Pascher, L. Geitler, F. Hustedt, H. Kylin, W. ja G. S. West'id, A. Jelenkin, A. P. Artari, V. M. Arnoldi. Läinud sajandi lõppu ja käesoleva algusse langevad ka esimesed põhjalikumad vetikate füsioloogiale pühendatud uurimused (G. Klebs, W. Benecke, R. Beyerinck, R. Chodat).

Laienevad uurimistööd ka vetikate ökoloogia alal (R. Kolkwitz, M. Marsson, N. Gaidukov).

Kaasaja algoloogia on muutunud väga mitmepalgeliseks teaduseks, kus iga haru käsitleb küll omaette küsimusteringi, kuid kõik nad on omavahel tihedas seoses ja sõltuvuses. Nii on vetikate süstemaatika probleemide lahendamisel järjest rohkem hakatud rakendama füsioloogiat ja biokeemiat.

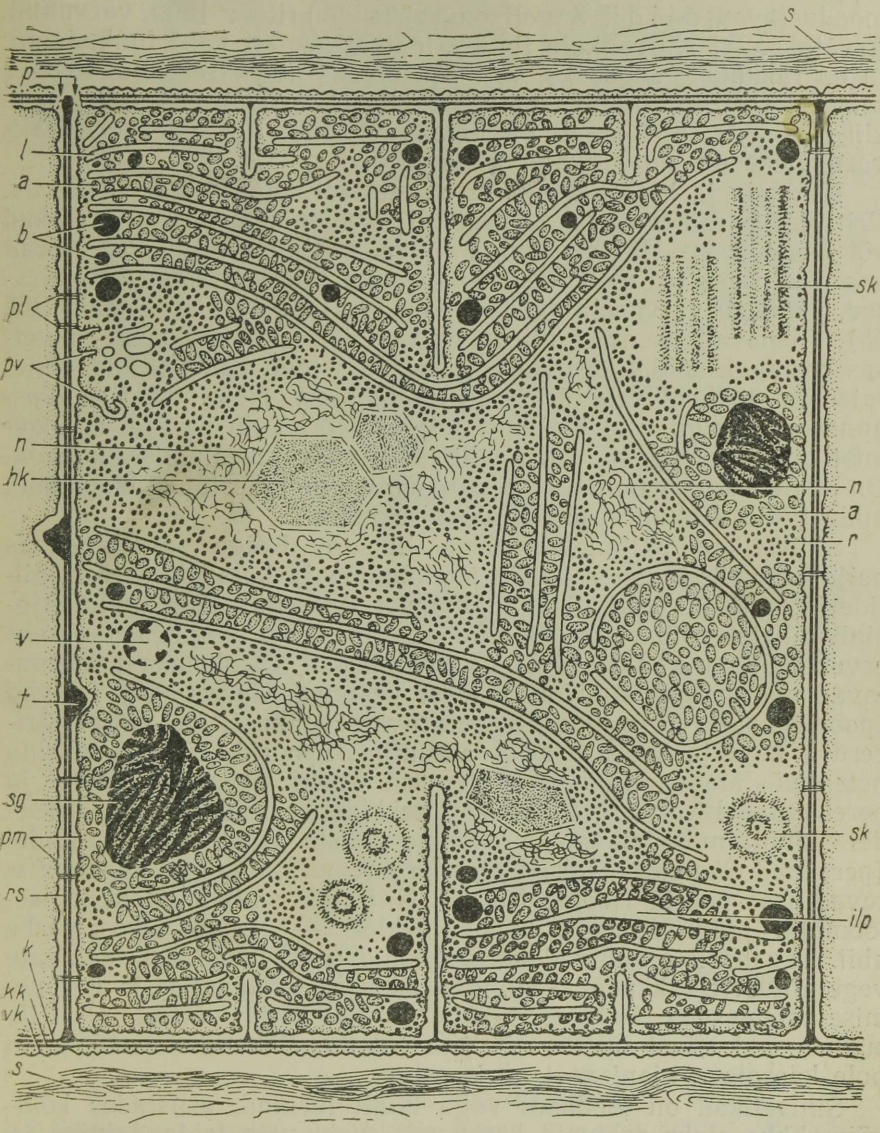
Süstemaatikas on välja kujunenud mitmesugused koolkonnad paljude tunnustatud süstemaatikutega (Nõukogude Liidus M. Hollerbach, A. Proškina-

Lavrenko, A. Matvienko, A. Zinova, Tšehhoslovakkias B. Fott, I. Komárek, I. Ružička, Ungaris T. Hortobágyi, Rootsis H. Skuja, K. Thomasson, Kesk-Euroopas O. Jaag, USA-s G. W. Prescott, H. Croasdale jt.).

Tugevat mõju algoloogia arenemisele kaasajal avaldavad vetikate masskultiveerimise probleemid, millega tegeldakse paljudes maades, nagu Nõukogude Liidus (Leningradis, Kiievis, Novosibirskis), Ungaris, Jaapanis, USA-s jm.

HÕIMKOND SINIVETIKTAIMED — *CYANOPHYTA*

Siia kuulub üherakulisi, koloonialisi ja niitjaid vorme. Peaaegu kogu hõimkonnale on iseloomulik kolme pigmendirühma olemasolu. Rakkudes esinevad 1) *a*-klorofüll, 2) fükobiliinid (bilikromoproteiidid) fükotsüaan (sinine) ja fükoerütriin (punane), 3) karotinoidid (α- ja β-karotiinid ning flavatsiin) ja ksantofüllid (ehhineoon ning zeaksantiin). Pigmentide suure varieeruvuse tõttu võib sinivetikate rakkude värvus muutuda roosast ja oliivrohelisest kuni peaaegu mustani. Domineerib sinakasroheline varjund. Teistest vetikahõimkondadest ja kõrgematest taimedest erinevad sinivetikad raku omapärase siseehituse poolest. Valgusmikroskoobis ei ole sinivetikate rakkudes näha ei diferentseerunud tuuma ega kromatofoore. Spetsiaalsete tsütokeemiliste meetoditega ja elektronmikroskoopia abil tehti kindlaks, et sinivetikate rakkude perifeerne kromatoplasma sisaldab plaatjaid moodustisi, mis meenutavad oma struktuurilt kõrgemate taimede kloroplastide lamelle. Kogu seda plaatja struktuuriga osa, mis kromatoplasmas täidab kromatofoori ülesandeid, nimetatakse parakromatofooriks. Analoogilisel viisil tehti kindlaks ka DNH ja RNH esinemine heledamas tsentroplasmas, kuid tuumaained ei paikne mingis kindla kujuga kehas, vaid moodustavad omapäraseid kiude või puntraid kas raku keskosas või on pillatud võrgustikuna kogu raku ulatuses laiali. Seda tuuma funktsiooni täitvat kromatiinstruktuuri nimetatakse nukleoidiks. Peale selle esinevad sinivetikarakkudes ribosoomid, tsüanofütsiiniterad, mitokondrid ja volutiintilgad ja muud (vt. joonis 106). Omapärasteks moodustisteks sinivetikate rakkudes on gaasivakuoolid, õõnsused protoplastis, mis valgusmikroskoobis paistavad punakaspruunide kuni mustade moodustistena. Arvatakse, et õõnsusi täitvaks gaasiks on lämmastik. Gaasivakuoolide esinemine ja nende ilmumine ning kadumine on mõnedel liikidel seotud keskkonnatingimuste muutumisega, mõnedel liikidel aga esinevad vakuoolid kogu elu vältel. Sagedamini esinevad gaasivakuoolid «vee õitsemist» põhjustavatel planktiliselt (veemassis hõljuvalt) elavatel vormidel. Sinivetikate rakukestad on eriti niitjatel vormidel kahekihilised (koosnevad pektiinist ja pektiinilaadsetest hemitselluloosidest), mõnedel liikidel on sisemises kihis ka tselluloosi. Väga sageli esineb sinivetikatel rakkude ümber struktuuritut või kihilist lima. Niitjatel vormidel võib lima moodustada rakkude rea ümber isegi tugeva



Joonis 106. *Symploca muscorum*'i raku ehitus (elektronmikroskoobis):

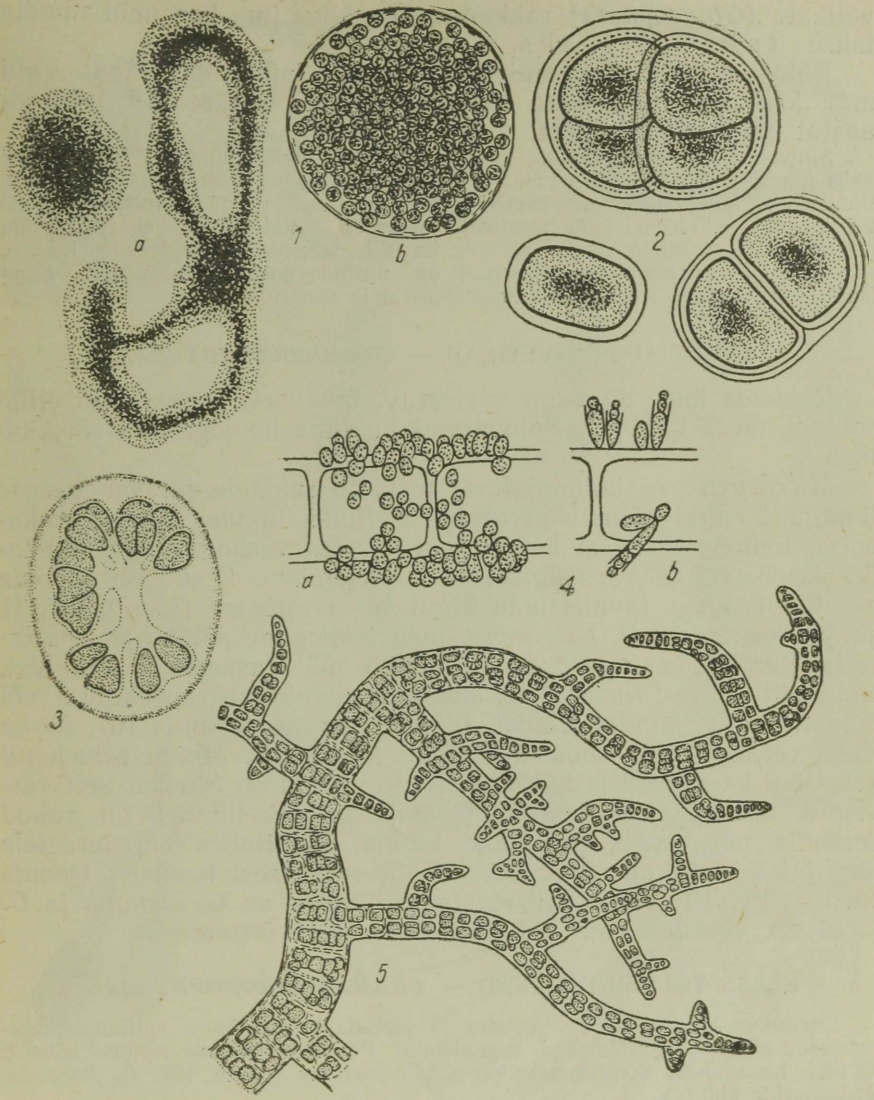
a, b — graanulid; *hk* — kristallid; *ilp* — lamelli paksend; *sk* — silinderjas keha; *e* — lamell; *n* — nukleoplasma; *p* — poor; *pl* — vaheseina poor; *pm* — plasmamembraan; *pv* — plasmavolt; *r* — ribosoom; *rs* — rakusein; *s* — limatupp; *sg* — struktuuritu keha; *k* — rakukesta sisekiht; *kk* — keskkiht; *vk* — väliskiht; *t* — seinapaksend; *v* — vakuool.

toru. Niitjate sinivetikate rakkuderida, mida ei ümbritse limatupp, nimetatakse trihhoomiks, rakud koos limatupega aga moodustavad niidi. Sageli on rakke ümbritsev lima värvunud. Arvatakse, et sinivetikate lima täidab vähemalt kaht funktsiooni: ta on rakkudele soodsaks, vett säilitavaks ümbriseks ja kaitseb rakke nagu filter tugeva päikesekiirituse eest. Mida intensiivsem kiirgus, seda tugevamalt on lima värvunud. Rakkudes tekkivaks varuaineks on sinivetikatel glükogeen.

Rakkude ja kolooniate kuju on sinivetikatel väga varieeruv. Eriti harva esinevad rakud üksikult. Kolooniatesse liituvad rakud või niidid enamasti lima abil. Paljudel niitjatel vormidel esinevad kas niidi ühes või mõlemas otsas või ka interkalaarselt omapärased, peaaegu värvuseta rakud — heterotsüstid (joonis 108, 5*b*). Olenevalt asendist niidis, on neil ühes või mõlemas rakuotsas kestapaksendid, korgikesed; kest on selgelt kahekihiline. Heterotsüstid tekivad vegetatiivsetest rakkudest. Heterotsüstide ülesanne on esialgu veel lõplikult selgitamata. Võib arvata, et tegemist on mingisuguste varu- või jääkainete ladestumise kohaga. On avaldatud arvamust, et heterotsüstidesse ladestuvad ensüümid, mida niidis kasutatakse paljunemise puhul.

Sinivetikad paljunevad üsna lihtsalt. Kõige sagedasemaks paljunemisviisiks on rakkude pooldumine ja kolooniate ning niitide jagunemine. Sugulist paljunemist sinivetikatel ei tunta. Algsinivetikatel võib rakusisu lühikese aja vältel jaguneda suureks arvuks nannotsüütideks. Välimuselt ja olemuselt meenutavad nad spoore, kuid on õhukese kestaga. Sinivetikatel tekivad spoorid ühest või mitmest vegetatiivsest rakust, on väga varieeruva kuju ja suuruse ning asendiga. Spoorid võivad tekkida heterotsüstide naabruses või nendest eemal. Mõnedel liikidel ja perekondadel võivad rakusiseselt tekkida ka endospoorid, mõnedel kinnitunult elavatel, asümmeetriliste rakkudega vormidel (perekond *Chamaesiphon*) tekivad aga emaraku küljest lahti lülistuvad eksospoorid (joonis 107, *4*). Niitjatele sinivetikatele on iseloomulik paljunemine trihhoomitükkide — hormogoonide abil. Tavaliselt eralduvad hormogoonid ematrihhoomist teatavate vegetatiivsete rakkude (nekroidaalrakkude) hukkumise ja lagunemise tulemusena. Paljude liikide hormogoonid võivad pikitelje suunas end edasi lükata või pendeldada. Liikumise mehhanism pole käesoleva ajani veel päris selge.

Sinivetikad on looduses väga laialt levinud, asustades kõikvõimalikke eluks sobivaid keskkondi. Neid võib leida Arktika ja kõrgmägede jää- ja lumeväljadel, soodes, mullal ja viljatutel kaljudel ning kuni +83° temperatuuriga kuumaveeallikates. Kõige rohkem esineb sinivetikaid siiski mõõduka ja sooja kliimaga piirkondade veekogudes, kus nad põhjustavad planktonis isegi vee «õitsemist». Eriti arvukad on sinivetikad toitaineterikaste (eutroofsete) järvede suvises ja varasügiseses planktonis.



Joonis 107. Sinivetikataimi:

1. Microcystis aeruginosa; a — koloonia üldkuju; *b* — noor koloonia, rakkudes gaasivakuoolid. *2. Gloeocapsa turgida. 3. Gomphosphaeria aponina. 4. Chamaesiphon incrustans. a* — noored rakud; *b* — täiskasvanud rakud eksospooridega. *5* — *Stigonema informe.*

Rohkem kui seitsmekümnel liigil on kindlaks tehtud võime siduda vaba õhulämmastikku. Paljudel vees elavatel liikidel ladestub rakukestas ja kesta ümber rohkesti kaltsiumiühendeid. Mitmed sinivetikad elavad sümbiontidena samblike tallustes, liit-

vetikate (*Glaucophyta*) rakkudes, käsnades jm., kus neid nimetatakse tsüanellideks.

Fülogeneetiliselt on sinivetikad vanim taimerühm Maal. Vanimad kivistised pärinevad eelkambriumist, umbes 2,7 miljardit aastat vanadest kihtidest.

Sinivetiktaimede hõimkonda kuulub ligi 2000 liiki. Hõimkond jaguneb kolmeks klassiks. Algsinivetikad (*Chroococcophyceae*) on üherakulised, rakkude asend kolooniates korrapäratu või korrapärane, rakud ei moodusta niite. Tõlvsinivetikad (*Chamaesiphonophyceae*) moodustavad ebaparenhüümseid tallusi, kus rakud võivad esineda ka niite meenutavate ridadena. Lagusinivetikad (*Hormogonophyceae*) on niitjad vormid, trihhoomid sageli tuppedega. Osal võivad esineda heterotsüstid ja spoorid.

KLASS ALGSINIVETIKAD — *CHROOCOCCOPHYCEAE*

Rakkude kuju on väga varieeruv, tavaliselt kerajas või ellipsoidne, harva käävjas. Kolooniates on lima homogeenne või kihiline.

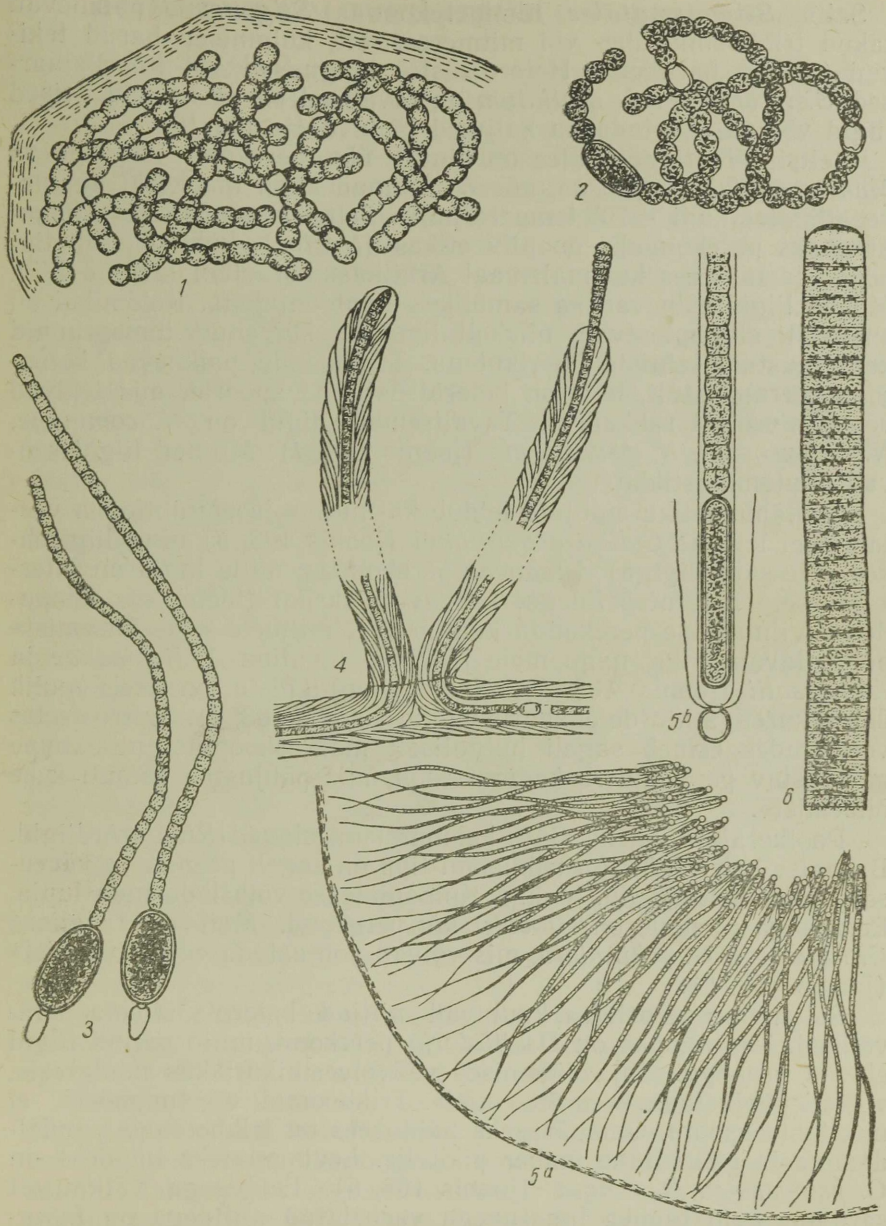
Microcystis — koloonialine, kerajate rakkude ja homogeense limaga, 25 liiki hõlmav perekond. Paljudel liikidel on gaasivakuoolid. Esinevad suurel hulgal eutroofsetes veekogudes, põhjustades kesksuvel ja varasügisel «vee õitsemist». Eestis on järvede planktonis kõige tavalisemad liigid *M. aeruginosa* (joonis 107, *1*) ja *M. flos-aquae*. *M. pulverea* esineb veekogude põhjas ja epifüütselt. Perekonda *Gloeocapsa* kuulub 65 raskesti eristatavat, enamasti kihilise limaga, kolooniatena planktonis, epifüütonis või maapinnal ja kividel elavat liiki. *G. turgida* (joonis 107, *2*) on Eesti veekogude ja soode tavalisim asukas. *G. alpina* esineb nii vetes kui ka kividel ja kaljudel. Paljud liigid on intensiivselt värvunud koloonialise limaga. *Gomphosphaeria*-liikidel on rakud koloonia perifeerses osas ühe kihina, kinnitudes omapärastele lima-jalakestele. mis kõik saavad alguse ühtsest tsentrist (joonis 107, *3*). Eesti floora tavalisemateks liikideks on *G. aponina* ja *G. lacustris*, viimane võib põhjustada ka «vee õitsemist».

KLASS TÕLVSINIVETIKAD — *CHAMAESIPHONOPHYCEAE*

Enamikus kiirevoolulistes jõgedes ja järvede kaldavööndis epifüütselt elavad asümmeetriliste rakkudega organismid. Perekond *Chamaesiphon* hõlmab 30 liiki, neist üheks tavalisemaks on *Ch. incrustans* (joonis 107, *4*). Paljuneb eksospooride abil.

KLASS LAGUSINIVETIKAD — *HORMOGONOPHYCEAE*

Rakud ühe- või mitmerealistes trihhoomides, kas limatupega ümbritsetud või paljad. Rakud trihhoomides ja niitides välimuselt ja funktsionaalselt (peale heterotsüstide ja spooride, kui need esinevad) enam-vähem sarnased. Rakkude morfoloogilised erinevused võivad esineda asümmeetrilise ehitusega trihhoomidel ja ka harunevatel niitidel. Paljunemine toimub kas hormogoonide eraldumise teel või spooride moodustumise kaudu.



Joonis 108. Sinivetiktaimi:

1. Nostoc commune, osa kolooniast. *2. Anabaena hassalii. 3. Cylindrospermum muscicola. 4. Scytonema myoshrous. 5. Gloeotrichia natans: 5a* — osa kolooniast; *5b* — niidi alus helerotsüsti ja spooriga. *6. Oscillatoria limosa.*

Seltsi ***Stigonematales*** nimiperekonnas *Stigonema* paiknevad rakud trihhoomis ühe- või mitmerealiselt, külgmised harud tekivad tõeliste harudena. Heterotsüstid külgmised või interkalaarsed. *S. informe* ja *S. ocellatum* on tavalised soode asukad, teised liigid võivad asustada ka kaljusid ja kive (joonis 107, *5*).

Seltsis ***Mastigocladales*** on ainult üks perekond ühe liigiga *Mastigocladus laminosus*, mis on levinud kogu maakeral kuumaveeallikates kuni +70° temperatuuril. Seltsi ***Nostocales*** iseloomulikumaks perekonnaks on pilvvetikas (*Nostoc*), kuhu kuulub ligi poolsada nii vees kui maismaal Arktikast kõrbeteni levinud liiki. Mõned liigid esinevad ka samblikes sümbiontidena. Kolooniad on enamasti silmapaistvad, niiskelt limased, kuivanult tumepruunid kuni mustad, lahtiste koorikutena. Trihhoomid paiknevad kolooniias korrapäratult, neis on heterotsüstid ja spoorid, mis tekivad vegetatiivsetest rakkudest. Tavalisemad liigid on *N. commune, N. verrucosum, N. pruniforme* (joonis 108, *1*). Mitmed liigid seovad õhulämmastikku.

Õhulämmastiku sidujaid leidub ka mullas ja epifüütidena veetaimedel levivas *Cylindrospermum*'i (joonis 108, *3*) ning liigirohkes (üle saja liigiga) *Anabaena*-perekonnas; mille liigid on interkalaarsete heterotsüstidega, kasvavad üksikniitidena või tompudena. Viimasesse perekonda kuulub veel mitmeid «vee õitsemist» põhjustavaid liike, nagu meie järvedes tavaline *A. flos-aquae* ja *A. hassalii* (joonis 108, *2*). *Scytonema*-liikidele on iseloomulik ühe rakureaga niitide ebaharunemine (joonis 108, *4*). Eutroofsetes veekogudes esineb sageli hulgaliselt makroskoopilisi niidikimpe moodustav perekond *Aphanizomenon*, mis põhjustab samuti «vee õitsemist».

Poolkerajate või kerajate kolooniatena elavad *Rivularia*-liigid. Basaalse heterotsüstiga trihhoomi tipp on sageli peenike ja värvusetu, moodustades nn. juukse. Kolooniatesse võib ladestuda lupja. Eelmisega sarnane on *Gloeotrichia* perekond. Meil on tavalised *G. natans* ja *G. echinulata*, mis võivad põhjustada «vee õitsemist» (joonis 108, *5*).

Seltsi ***Oscillatoriales*** kuuluvad niitjad heterotsüstideta sinivetikad. Tuntuimaks on *Oscillatoria* perekond, mille paljud liigid elavad veekogu põhjas ülemises vääveldesinikurikkas mudakihis, võivad põhjustada «vee õitsemist». Trihhoomid on tuppedeta, ei moodusta spoore. Omapäraseks nähtuseks on trihhoomide pendeldamine ja pöörlemine ümber pikitelje. Levinumateks liikideks on *O. princeps* ja *O. limosa* (joonis 108, *6*). Eelmisega välimuselt sarnane, kuid tugeva limatupega varustatud niitidega on *Lyngbya* perekond, mis asustab ka kuumaveeallikaid.

Sinivetikate hulka kuulub ka mitmeid pigmentideta esindajaid. Osa nendest kuulub eespool vaadeldud perekondadesse või on nendega väga sarnased (liigid perekondadest *Oscillatoria, Spirulina albida*), osa aga ühendatakse omaette seltsiks *Pelonematales*. Mõnikord pole lihtne värvuseta sinivetikate ja bakterite vahel vahet teha.

HÕIMKOND KOLDVETIKTAIMED — *CHRYSOPHYTA*

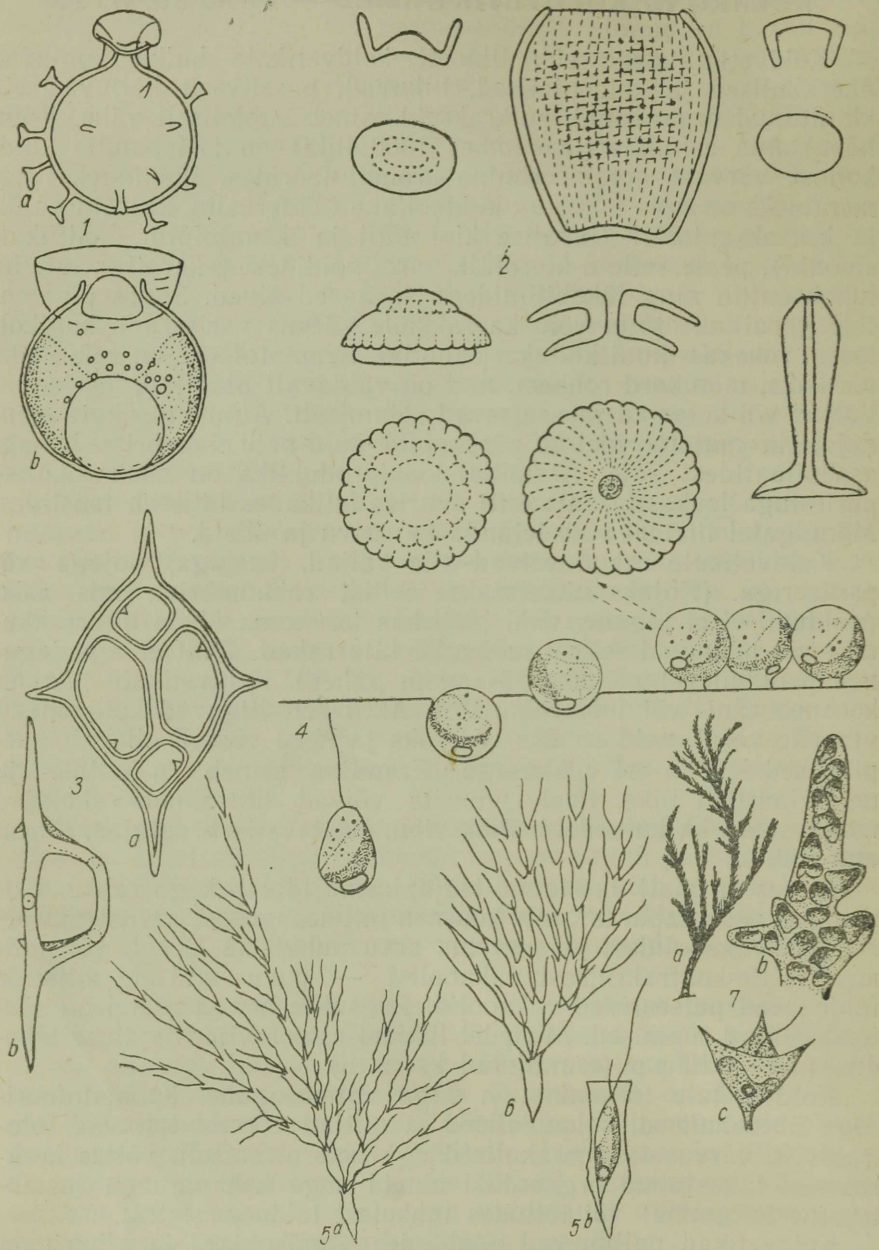
Koldvetiktaimede ehk lihtsalt koldvetikate hulka kuuluvad üherakulised ja koloonialised, liikuvad, passiivselt hõljuvad või kinnitunud organismid, hulkrakseid esineb suhteliselt vähe. Kogu hõimkonna esindajatele (umbes 1000 liiki) on iseloomulik kuldkollase värvuse domineerimine kromatofoorides. Põhilisteks pigmentideks on vees lahustuv kuldkollane fükokrüsiin, krüsoklorofüll ja krüsoksantofüll (tavalise klorofülli ja ksantofülli modifikatsioonid), peale selle *a*-klorofüll, karotinoididest β-karotiin, luteiin, fukoksantiin ning fükobiliinidega sarnased ained. Suure pigmentide garnituuri tõttu võib ka rakkude värvus varieeruda kuldkollasest rohekas- kuni kollakaspruunini. Kromatofoore on rakus üks või kaks, mõnikord rohkem, nad on valdavalt plaatjad, harvemini lintjad või ketasjad ja asetsevad seinmiselt. Ainult üksikute esindajate kromatofooridel on pürenoidid, kuid neid ei ümbritse kunagi assimilaatidest kate. Assimilatsiooniproduktiks on süsivesikulise päritoluga leukosiin, mis eriti suurtes hulkades talletub tsüstides. Mõningatel liikidel võib leiduda ka rasvu ja õlisid.

Koldvetikate rakud võivad olla paljad, kestaga, kojaga või pantseriga. (Kojaks nimetatakse sellist rakuümbrist, mis raku pooldumisel ei jagune, vaid jääb kas tervikuna ühele tütarrakkudest või lahkuvad sellest mõlemad tütarrakud. Pantser aga jaguneb pooldumisel mõlema tütarraku vahel.) Koldvetikate pantser koosneb räni- või lubisoomustest. Aktiivselt liiguvad koldvetikad viburite varal, neid on üks või kaks ja need võivad olla nii ühepikkused kui ka eri pikkusega. Erandina esineb ka kolme- ja neljaviburilisi liike. Peale viburite võivad lihtsamad esindajad moodustada ka kulendeid. Pikk vibur on tavaliselt sulgjas, lühem aga lihtne.

Rakus on alati üks tuum, tsütoplasma täidab kogu rakku. Esineb ka vakuoolaparaat, mis koosneb mitmesugusest arvust pulseerivatest vakuoolidest ja suurema arvu puhul ka ühest või mitmest mitte-kontraktiilsest vakuoolist — p u u s u l i s t, millesse tühjenevad pulseerivad vakuoolid. Puusulite arv ja asend on süstemaatilised tunnused. Mõnedel liikidel esineb viburite aluse läheduses s i l m t ä p p (erandjuhul ka mitu).

Koldvetikate toitumine on väga mitmesugune. Kromatofooridega üherakulised, koloonialised ja niitjad vormid toituvad fototroofselt, värvuseta üherakulised aga heterotroofselt, võttes keskkonnast lahustunud orgaanilisi aineid kogu kehapinnaga (osmotroofne toitumine) või toitudes tahketest toiduosakestest.

Koldvetikad paljunevad pooldudes. Amöboidsed ja viburitega vormid jagunevad liikumisvõimet kaotamata, kusjuures üherakuliste vanemate tütarrakud kohe pärast pooldumist teineteisest eemalduvad, koloonialistel jäävad aga kuni koloonia jagunemiseni ühte. Pooldumine toimub piki rakku, alates raku eesmisest



Joonis 109. Koldvetiktaimi:

1. Ochromonas fragilis'e tsüst: *1a* — tsüsti üldkuju, *1b* — tsüst läbilõikes. *2.* Peamised kokkoliitide tüübid. *3. Dictyocha fibula* räniskelett: *3a* — otse- ja *3b* — külgvaates. *4 Chromulina rosanoffii. 5. Dinobryon divergens* koloonia *(5a)* üksik koda rakuga *(5b)*. *6. Dinobryon sertularia* koloonia. *7. Hydrurus foetidus*: *a* — koloon a loomulikus suuruses; *b* — osa kolooniast suurendatult, *c* — zoospoor.

(viburitepoolsest) otsast. Organoidid poolduvad järgmises järjekorras: kromatofoor(id), silmtäpp, tuum, viburid. Tekivad ka zoospoorid ehk rändeosed — ühe- või kaheviburilised kerajad või ovaalsed rakud. Erandiks on *Hydrurus*, mille zoospoorid on tetraeedrikujulised. Vabanenud zoospoorid ujuvad teatava aja ringi, langevad põhja, kattuvad kestaga ja moodustavad uue isendi. Erandina esineb ka autospoore.

Omapärasteks moodustisteks on koldvetikatel t s ü s t i d — rakus endogeenselt tekkinud, varuainetega täidetud ja skulptuurse (sageli ränistuva) kestaga ümbritsetud ning korgiga varustatud (joonis 109, *1*) puhkerakud. Pärast puhkestaadiumi tekib tsüstis üks või kaks, harva 4 kuni 8 zoospoori, tsüsti kork limastub ja zoospoorid väljuvad poori kaudu või tsüsti seina rebenemisel. Tühjad tsüstid langevad põhja ja säilivad mudas. Tsüstide mõõtmed, skulptuur ja kuju on eri liikidel muutumatud ja võimaldavad seega määrata põhjamuda tsüstide koosseisu alusel veekogude kunagist koldvetikate floorat.

Koldvetikad esinevad enamasti magevetes, jäävad aga oma väiksuse tõttu silmapaistmatuteks. Nad asustavad jahedaveelisi veekogusid, reoveekraave ja loike, paljud ei põlga ka soojemaid veekogusid. Enamik liike on määratavad vaid elusas olekus.

Kuni käesoleva sajandi kahekümnendate aastateni kuulusid koldvetikad kunstlikku rühma *Flagellatae*; paljusid neist on esialgselt kirjeldatud loomariigi esindajatena. Uuemates süsteemides on rühmitamise aluseks võetud domineerivad pigmendid ning ehitustüübid; erinevused eri süsteemides seisnevad peamiselt selles, missugust tüüpi peab uurija primitiivsemaks ja kuidas ta selle alusel rühmad järjestab. Lääne algoloogid ühendavad sageli rühma *Chrysophyta* kõik domineerivate kollaste pigmentidega evolutsiooniharud (hõimkonnad *Xanthophyta*, *Bacillariophyta* ja *Chrysophyta* antud õpiku süsteemi mahus).

Hõimkonda kuulub viis klassi: 1) *Rhizochrysidophyceae* — elutsüklis valdav amöboidne staadium, 2) *Chrysomonadophyceae* — elutsüklis valdav viburitega staadium, 3) *Chrysocapsophyceae* — valdavalt koloonialised, kinnitunult või vabalt elavad, liikumatud organismid, rakud limamassis, 4) *Chrysosphaerophyceae* — liikumatud, üherakulised või harva koloonialised, ei moodusta kunagi niite ja ei ole limaga ümbritsetud, 5) *Chrysothrichophyceae* — hulgarakulised, lihtsaid või harunevaid niite moodustavad organismid.

KLASS *RHIZOCHRYSIDOPHYCEAE*

Klassi kuuluvad paljad või kojaga vormid elavad enamasti kinnitunult või amöboidselt roomates substraadil. Lühiaegselt võib esineda ka palmelloidne ja monaadne staadium. Jõgede ja järvede planktonis ning soodes esineb suhteliselt lühikeste ja jämedate kulenditega *Chrysamoeba radians*.

KLASS *CHRYSOMONADOPHYCEAE*

Rakud õhukese periplastiga ja muutliku kujuga, kojaga või ilma, harva ka kõva kestaga. Esineb ka pantseriga vorme. Osal üherakulistest on rakukest kahekihiline; välises, paksemas kihis või selle peal paiknevad omapärased räni- ja lubikehakesed — kokkoliidid või räniskeletid (joonis 109, *2*, *3*). Mõnedel liikidel ladestub vananedes lupja ka kesta väliskihti, mistõttu kogu kest muutub väga vastupidavaks. Enamikus mereorganismid, nende jäänuseid on leitud juba kriidiajastu lademetes.

Laiemalt levinud ja tuntumad on seltside ***Chromulinales*** ja ***Ochromonadales*** esindajad. *Chromulina rosanoffii* elab väikestes veekogudes, soodes ja tiikides vee pindmises kihis, kusjuures tsüstid kerkivad kihina veepinnale (neustonisse). Tsüstide tekkel kaotab rakk viburi ja kattub kestaga (joonis 109, *4*). Soodsates tingimustes väljub protoplast tsüstist kaela kaudu ja jätkab kasvu.

Perekonda *Dinobryon* kuuluvad kojaga koldvetikad. Rakud esinevad kas üksikult või põõsasjates kolooniates, mis tekivad sel teel, et tütarrakud moodustavad uued kojad emaraku koja serva külge. Kojad on tselluloosist, rakud kinnituvad jalakesega koja põhjale või küljele (joonis 109, *5*, *6*). Meie veekogude kevadises ja sügiseses planktonis on tavalisteks *D. sertularia*, *D. sociale*, *D. divergens*, põhjustades isegi «vee õitsemist».

Synura uvella on koloonialine organism, rakkude distaalsed otsad on kaetud räniplaatidest pantseriga, mis katusekivilaadselt katab kogu kolooniast väljaulatuvat rakuosa. Võib põhjustada «vee õitsemist».

KLASS *CHRYSOCAPSOPHYCEAE*

Moodustavad silmaga nähtavaid limatompe. Vibureid pole, küll aga võivad esineda kontraktiilsed vakuoolid. Tuntumaks esindajaks on *Hydrurus foetidus* (joonis 109, *7*). Liik esineb kuni 20 cm pikkuste, tihedalt harunevate, kinnitunud limaniitidena kiirevoolulistes ja jahedaveelistes ojades ning jõgedes peaaegu kõigis kliimavöötmetes. Mägiojades võib moodustada kivide küljes suuri pruune limatompe. Zoospoorid tetraeedrikujulised, ühe viburiga. Rakus üks poolkerajas pürenoidiga kromatofoor ja rohkesti pulseerivaid vakuoole.

Klassid *Chrysosphaerophyceae* ja *Chrysothrichophyceae* esinevad harva ja on liigivaesed. Viimasest klassist väärib märkimist niitvetikatele kinnitunult elav perekond *Phaeothamnion*. Niidid harunevad, kromatofoore rakus üks, zoospoorid kaheviburilised. *P. confervicola* esineb järvedes, tiikides ja jõekoolmetes karevetikate (*Cladophora*) niitidel.

HÕIMKOND RÄNIVETIKTAIMED — *BACILLARIOPHYTA* (*DIATOMEAE*)

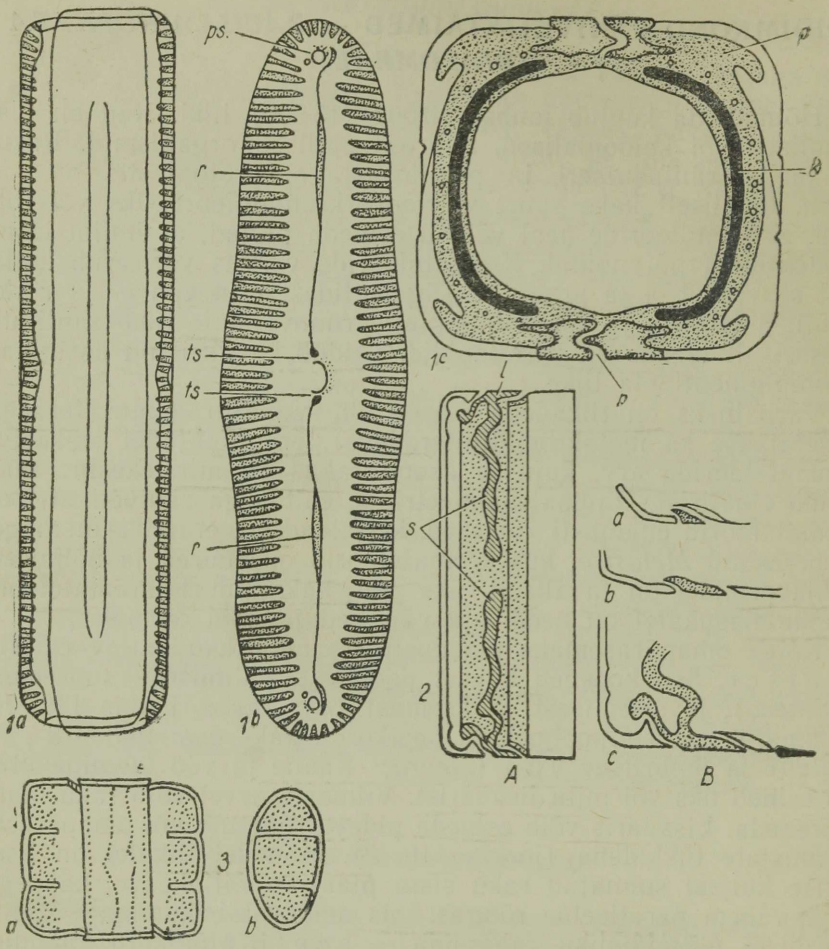
Hõimkonda kuulub umbes 10 000 (15 000) liiki. Nad on ühe-rakulised või koloonialised, mikroskoopilised organismid. Rakud on kaetud ränipantseri ja pektiinkestaga, protoplastis on üks tuum, tavaliselt kaks suurt vakuooli, kromatofoore üks või roh-kem. Kromatofooride peal võivad esineda paljad, assimilatsiooni-produktideta pürenoidid. Kromatofooride värvus varieerub kolla-sest oliivrohelise ja pruunini. Pigmentidest esinevad *a*- ja *c*-klo-rofüll, β-karotiin ja ksantofüll ning pruunvetikate fukoksantiinile koosseisult lähedased karotinoidid. Leidub ka üksikuid assimilat-sioonipigmentideta liike.

Varuaineks on tilkadena esinev õli, volutiin (selle terakesi nimetatakse ka metakromatiinteradeks), erandjuhtudel leukosiin. Kromatofooride arv, kuju ja asend rakus on mitmekesine ning sõltub eluviisist. Radiaalsümmeetrilise ehitusega ränivetikatel on kromatofoorid enamasti väikesed, kettalaadsed, erandiks on mage-veeperekond *Melosira*, kus kromatofoorid on suured ja hõlmised. Põhjavormidel on tavaliselt üks või kaks suurt kromatofoori, planktoniasukatel on need aga väikesed ja neid on palju.

Kõige omapärasemaks moodustiseks on rakku kattev r ä n i-p a n t s e r. See koosneb kahest poolmest, välimisest, suuremast (*epitheca*), ja sisemisest, väiksemast (*hypotheca*, joonis 110, *1*). Kummalgi pantseripoolmel on omakorda kaks osa: lame k a a s (*valva*) ja ümbritsev v ö ö (*pleura*). Kaane ja vöö ülemineku-kohal esineb üks või mitu lisaäärist. Viimaste arvel võib raku maht suureneda. Lisaääris võib esineda pideva rõngana või omapäraste soomusjate tükkidena (joonis 110, *2*). Mõnedel liikidel on lisa-äärise küljest suunatud raku sisse plaatjas väljakasve, kaanega enam-vähem paralleelne rõngas, mis moodustab kummagi kaane läheduses mittetäieliku vaheseina — s e p t i. Mõnikord käändub raku sisse ka kaane serv. Sissekäändunud serva nimetatakse d i a-f r a g m a k s. Kaane siseküljel võivad esineda ristsuunalised paksendid — e b a s e p t i d (joonis 110, *3*).

Ränivetikate pantserid ei ole kunagi struktuurita. Neid läbivad alati poorid, kanalid või esinevad ainult teatava sügavuseni ula-tuvad poroidid. Kõik struktuurielemendid asetsevad vööl ja kaa-nel väga korrapäraselt ja ränivetikate süstemaatika baseerubki ainult pantseri ehituse ja struktuuri iseärasustel.

Ühel osal hõimkonna esindajatest on pantseri mõlemal kaanel üks või kaks lõhet — r a a f i. Need paiknevad kaane struktuuritul osal, nn. telgväljal ja piki rakku. Raaf läbib lõhena kas kogu kaant või katkeb telgvälja keskmises, laienenud osas — vahevälja-l. Ristlõikes on raaf kas sirge või mitmesuunaliselt murduv. Raafi otstes asetsevad alati laienenud poorid. Raku otsa lähe-duses asuvad poorid on otsvaates polaarsõlmekanalid, keskosas



Joonis 110. Ränivetiktaimi:

1. Pinnalaria viridis: 1a — kaanevaade; *1b* — võõvaade; *1c* — ristlõige; *p* — plasma; *k* — kromatofoor; *r* — raaf; *ps* — polaarsõim; *ts* — tsentraalpoori kanaalid. *2. Grammatophora maxima* lisaäärised: *A* — pool pantserit võõvaates; *l* — lisaääris; *s* — sept; *B* — lisaäärise ja septi teke. *3. Anaulus mediterraneus*'e ebaseptid: *a* — vöövaade; *b* — kaanevaade.

paiknevad tsentraalpoorid aga osutuvad vertikaalkanalite otsvaateks (joonis 110, *1b*).

Raafi kaudu on plasma kontaktis keskkonnaga. Plasma tsirkuleerib raafis ja hõõrdumine väliskeskkonnaga põhjustab raku liikumist. Üheraafilistel on liikumine pidev, kaheraafilistel aga pendeldav või tõukeliselt ühesuunaline (põhjuseks on plasma liikumise suuna ja kiiruse erinevused kahes raafis). Raafi esinemine ja ehitus on süstemaatikas oluline tunnus.

Ränipantseri all on rakkudel õhuke pektiinkest, mis tuleb nähtavale alles pärast rakkude spetsiaalset töötlemist fluorvesinikhappega. Protoplast täidab kogu raku, ulatudes ka raafi. Tuum paikneb tsentraalses plasmataskus ja on ühe või mitme tuumakesega. Mõningatel liikidel on pooldumisel täheldatud ka tsentrosoome.

Ränivetikate põhiliseks paljunemisviisiks on pooldumine. See toimub järgmiselt: kõigepealt eemalduvad teineteisest kaaned, tuum jaguneb karüokineetiliselt kaanega paralleelses tasapinnas ja lõpuks jaguneb ka protoplasma. Plasma jagunemine algab enamasti perifeeriast, kulgedes tsentri suunas. Väikesed kromatofoorid jaotuvad tütarrakkude vahel võrdselt, üksik kromatofoor aga pooldub. Nii saab kumbki tütarrakk pooldumisel endale pantseri ühe poole. Kohe hakkab tütarrakk moodustama pantseri puuduvat poolt, kusjuures alati tekib juurde s i s e m i n e pool. Seega need rakud, mis pooldumisel saavad endale sisemise poolme, vähenevad pidevalt.

Taoline rakkude vähenemine lakkab, kui tütarraku maht on ainult pool kuni kolmandik emaraku esialgsest mahust. Siis tekib rakust a u k s o s p o o r, millega kaasneb raku esialgse suuruse taastumine. Auksospooriks nimetatakse ränivetikatel teatavat kasvustaadiumi, kus rakk heidab ära pantseri ja kasvab pektiinkestas normaalmõõtmeteni. Sageli kaasneb auksospooride tekkega ka suguline (kopulatsiooni-) protsess. Auksospooride moodustumises eristatakse viit erinevat juhtu.

1) Kaks rakku annavad kaks auksospoori sel teel, et esialgu rakud poolduvad, siis eri rakkude pooled liituvad (joonis 111).

2) Kaks rakku annavad ühe auksospoori. Toimub rakkude kopulatsioon (millele kunagi ei eelne rakkude vahetut jagunemist).

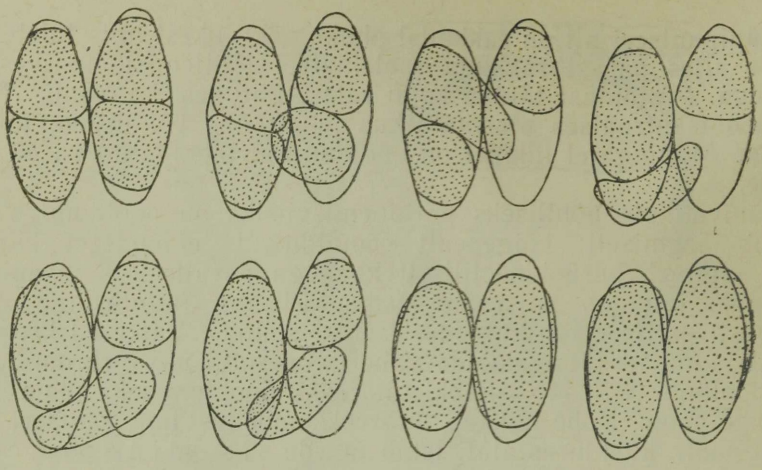
3) Üks rakk annab ühe auksospoori, s. t. tuum jaguneb kaks korda, tekkinud neljast tütartuumast kaks hävivad, kaks aga liituvad omavahel. Toimub autogaamia.

4) Üks rakk annab kaks auksospoori sel teel, et ta pooldub ja kumbki pool kujuneb auksospooriks. Ka siin toimub eelnevalt tuuma kahekordne jagunemine ja tütartuumade autogaamne liitumine.

5) Rakk areneb auksospooriks ilma jagunemise ja liitumiseta. Sel juhul on tegemist apogaamiaga, sest suguline protsess on täielikult kadunud ja auksospooride teke seisneb vaid rakkude noorenemises.

Paljudel merevetikatel ja mageveevetikatest liigil *Melosira varians* tekib rakkudes 4—8 neljaviburilist mikrospoori. Pole veel selge, kas siin on tegemist ainult zoospooride tekkega või esinevad ka gameedid, sest mõnel juhul on esinenud kahesuguse suurusega mikrospoore.

Mõnede mere ränivetikate protoplastid läbivad puhkestaadiumi



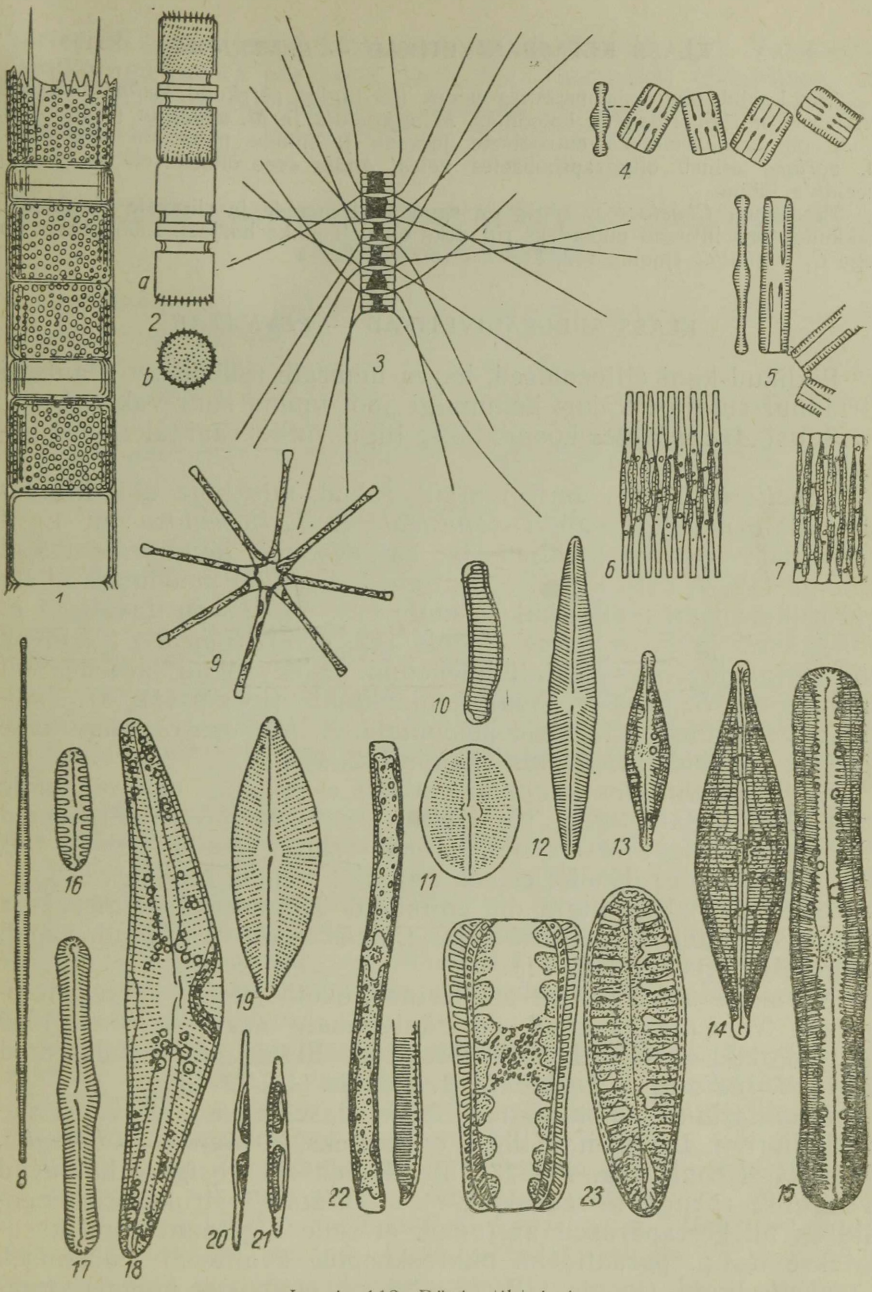
Joonis 111. *Gomphonema parvulum*'i kopulatsioon.

spooridena, enamik aga vegetatiivsete rakkudena; spoori tekkele eelneb alati raku pooldumine, kusjuures tütarrakud jäävadki teineteise naabrusse, ühe puhetunud rakukesta sisse.

Tänu sellele, et pantserid säilivad ka pärast raku surma ja lagunemist, on olnud võimalik arvata ränivetikate süsteemi ka väljasurnud vormid. Varaseimad ränivetikate leiud pärinevad juurast, leviku optimumiks aga peetakse kriidi- ja tertsiaarajastut. Sellest ajast on pärit ka maakera eri osades esinevad suured väljasurnud rakkude ränipantserite, nn. ränihiiva lademed.

Ränivetikaid võime leida kõigis veekogudes, sageli ka mullas. Meres elavad suhteliselt lihtsamad ketasränivetikad, magevees aga sulgränivetikad. Mõõdukas kliimas domineerivad veekogudes ränivetikad kevadel ja sügisel, s. o. jahedamatel aastaaegadel. Eri liigid taluvad erinevalt vee soolsuse kontsentratsiooni, mille alusel on loodud ränivetikate mitmesuguseid haloobsus-süsteeme nii planktoni kui ka bentose (põhjaelustiku) kohta. Üsna suur hulk liike on aerofüütse eluviisiga. Troopilises kliimas võivad nad koos sinivetikatega asustada puude lehti.

Hõimkond jaguneb kahte klassi: 1) *Centricae* — pantser on kaanevaates radiaalsümmeetrilise ehitusega, ketasjas või ellipsoidne, raaf puudub, kromatoforid on pisikesed, tähtjad või hõlmised; enamikus mereorganismid; 2) *Pennatae* — kaaned pole radiaalsümmeetrilise ehitusega, raaf esineb või puudub, viburitega paljunemisrakke pole. Seltsideks jagunemise aluseks on raafi esinemine või puudumine. Mõnedes süsteemides on peamiselt väljasurnud ränivetikaid hõlmav selts *Mediales* toodud ka klassina (*Mediatae*).



Joonis 112. Räni vetiktaimi:

1. Melosira granulata. 2. M. ambigua: a — vöövaade; b — kaanevaade. 3. Chaetoceros wighamii. 4. Tabellaria flocculosa. 5. Tabellaria fenestrata. 6. Fragilaria crotonensis. 7. F. capucina. 8. Synedra acus. 9. Asterionella formosa. 10. Eunotia arcus. 11 Cocconeis pediculus. 12. Navicula radiosa. 13. N. rhynchocephala. 14. N. cuspidata. 15. Pinnularia major. 16. P. borealis. 17. P. gibba. 18. Cymbella lanceolata. 19. C. ehrenbergii. 20. Nitschia acicularis. 21. N. palea. 22. N. sigmoidea, 23. Surirella elegans.

KLASS KETASRÄNIVETIKAD — *CENTRICAE*

Siia kuulub mage- ja merevees esinev 100 liigiga perekond *Melosira*. Rakud paiknevad niitjate ridadena koloonias. *M. granulata* ja *M. ambigua* (joonis 112, *1*, *2*) on tavalisemateks eutroofsete järvede ja tiikide planktoni asukateks. *M. varians* esineb oligosaproobsetes vetes, andes «vee õitsemisel» veele ebameeldiva lõhna.

Perekonna *Chaetoceros* liigid on sagedased merede ja riimvete planktonis. Rakkudel, mis liituvad pikkadeks ridadeks on neli pikka harjast. Läänemeres on sage *C. wighamii* (joonis 112, *3*).

KLASS SULGRÄNIVETIKAD — *PENNATAE*

Piklikud kuni ellipsoidsed, harva ümarate rakkudega. Pantseri struktuur sulgjas. Rakus kummalgi pool tuuma suur vakuool.

Seltsi ***Araphinales*** koondatakse liigid, millel raaf täielikult puudub.

Tabellaria-liikidel on plaatjad rakud, mis lima abil liitudes kolooniaid moodustavad. *T. fenestrata* ja *T. flocculosa* on Eesti veekogude avaveeplanktoni ja kaldavööndi tavalised asukad (joonis 112, *4*, *5*). *Fragilaria* lintjaid kolooniaid moodustavad liigid esinevad nii mage- kui ka merevees. Eestis on tavalised *F. crotonensis* ja *F. capucina* (joonis 112, *6*, *7*). *Synedra* rakud on ebaraafiga ja otstes peajalt laienenud. Esinevad nii järvedes kui ka meredes. *S. acus* on tavaline planktonis (joonis 112, *8*). *Asterionella* moodustab tähtjaid kolooniaid. *A. formosa* on väga sage järvede ja tiikide planktonis (joonis 112, *9*).

Seltsi ***Raphinales*** kuuluvail vetikail esineb kas ebaraaf, mille moodustab rida lõhesid, või tõeline raaf. Magevee perekonnal *Eunotia* on kaane otstes näha ainult raafi algmeid (joonis 112, *10*). *Cocconeis*'i rakkudel esineb aga ühel kaanel tõeline raaf, teisel ebaraaf. Paljud liigid on epifüüdid kõrgematel taimedel ja teistel vetikatel. *C. pediculus* ja *C. placentula* esinevad sageli magevetes (joonis 112, *11*).

Nii mage- kui ka merevetes esinev, ökoloogiliselt väga heterogeenne *Navicula*-perekond on ränivetikate seas suurim (1000 liiki). Rakud on täiesti sümmeetrilised. Eestis on sagedasemad liigid *N. radiosa*, *N. cuspidata* jt. (joonis 112, *12—14*).

Pinnularia-rakud on piklik-elliptilised, selgelt eristatava kaaneskulptuuriga. Levinumad liigid on näiteks *P. major*, *P. borealis*, *P. gibba* (joonis 112, *15—17*). Perekonda *Pleurosigma* kuuluvad S-kujulise rakuga mereasukad. *P. angulatum*'i struktuurielemendid on nii korrapäraselt asetunud, et selle liigi pantsereid kasutatakse test-preparaatidena mikroskoopide kvaliteedi hindamisel. *Cymbella*-liigid (joonis 112, *18—19*) on enamikus mageveeorganismid. Pikitelje suhtes kõverdunud rakud elavad vabalt või limatorudes.

Nitschia arvukas perekond (600 liiki) on levinud nii mage- kui ka merevees. Esinevad üksikult või koloonias. Rakkude kuju

varieerub lantsetjast S-kujuliseni (joonis 112, *20—22*). Varieeruva rakukujuga on ka perekond *Surirella*. Tavaliselt elliptilised või ovaalsed rakud on mõnikord saduljad või spiraalselt keerdunud (joonis 112, *23*).

HÕIMKOND ERIVIBURVETIKTAIMED — *XANTHOPHYTA (HETEROCONATAE)*

Eriviburvetikate hulka kuulub mõnisada peaaegu kõigi ehitustüüpide esindajat. Nende värvus varieerub hele-kollakas-rohelisest kuni tumerohelise ja siniseni. Pigmentidest esinevad *a*- ja *e*-klorofüll, β-karotiin ja ksantofüll, *b*-klorofülli pole senini leitud. Mõnedel liikidel on avastatud ka pürenoidid, kuid varuainena tekivad õlid, rasvad, leukosiin ja volutiin, mitte kunagi aga tärklis. Liikuvatel rakkudel esinevad kas kulendid või kaks eri pikkusega viburit, lühem ja lihtsam (võib täielikult redutseeruda) on suunatud liikumisel tahapoole, pikem ja tavaliselt sulgja ehitusega vibur aga ettepoole. Viburid kinnituvad tavaliselt keha külgedele.

Rakud on enamasti kaetud pektiinse, harva tselluloosse kestaga. Esineb ka amöboidseid rakke. Sageli ladestub rakukestadesse ränidioksiidi (SiO_2). Mõningatel (eriti niitjatel) vormidel koosnevad rakukestad kahest poolmest, mis võimaldab rakkudel piiramatult kasvada. Niidid katkevad alati rakkude keskosas, mille tulemusena tekivad omapärased H-kujulised rakutükid (joonis 113, *1*).

Tsütoplasma on klaasjas, läbipaistev ja peaaegu struktuuritu, sisaldades esialgu veel tundmatu keemilise koosseisuga kristalle.

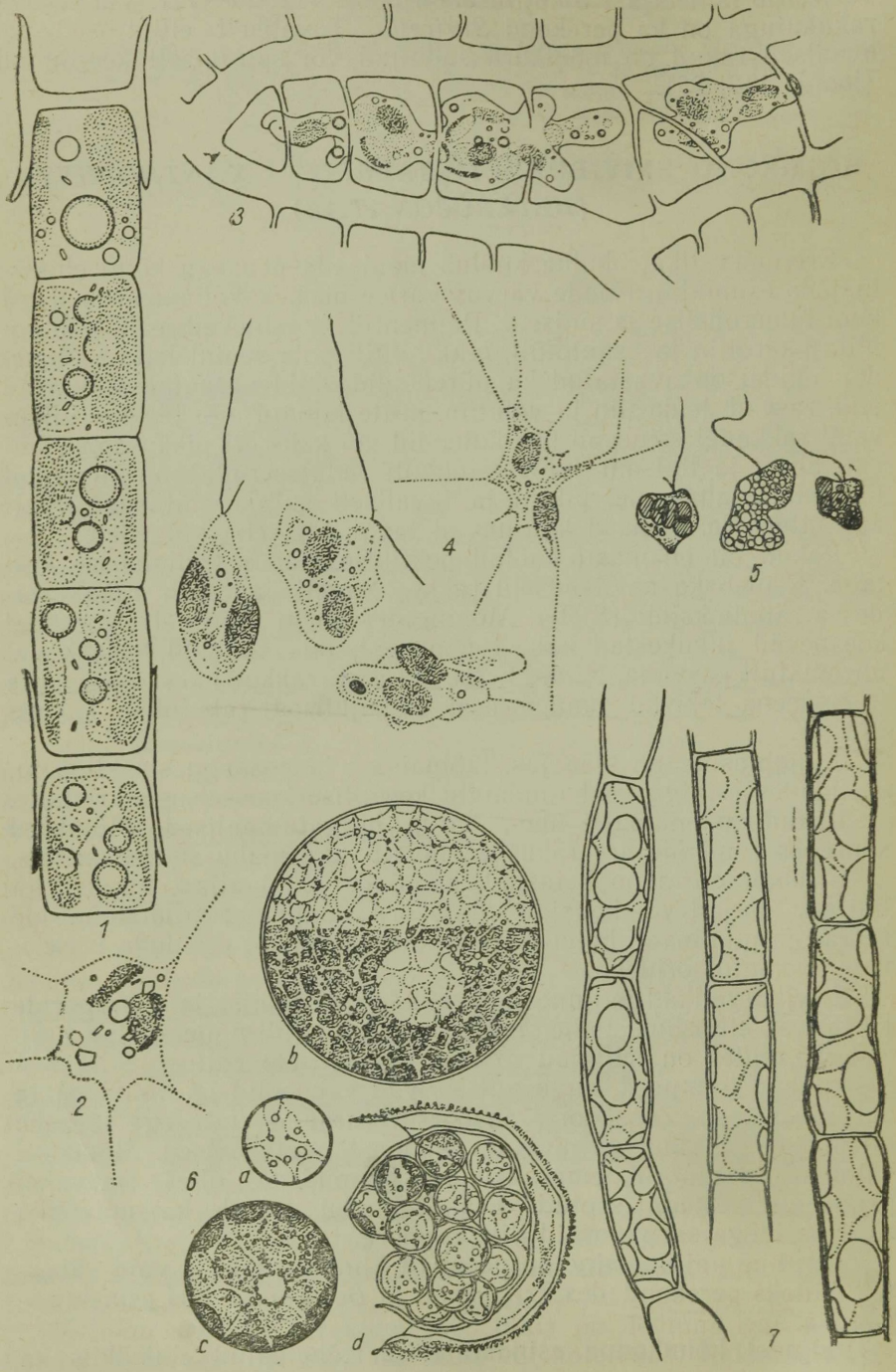
Rakud on enamasti ühe-, harva hulgatuumalised. Mõnikord suureneb tuumade arv rakus vastavalt raku mahu suurenemisele.

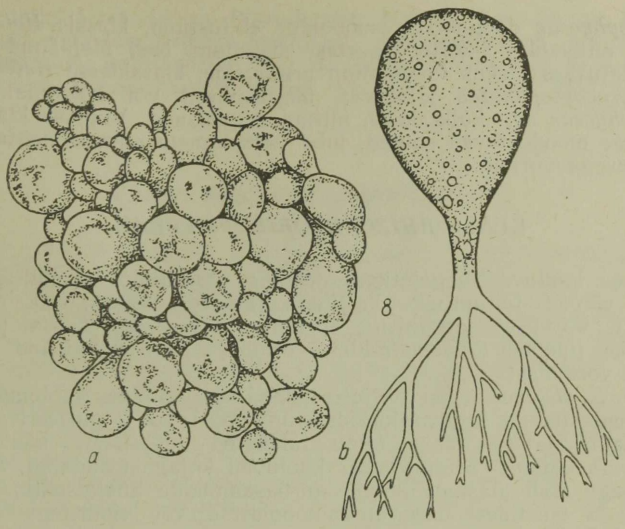
Kromatofoorid on ketasjad, künajad või plaatjad, harvem ka lintjad, tähtjad või kausjad. Mõnikord sämpuvad kromatofoorid servad ja muutuvad hõlmisteks, viimased võivad eralduda iseseisvate kromatofooridena.

Eriviburvetikad paljunevad rakkude pooldumise ja zoospooride tekke teel, ellipsoidsete hemiautospooridega (nii nimetatakse autospoore, millel on säilinud mõned monaadsele ehitustüübile iseloomulikud tunnused, nagu pulseerivad vakuoolid ja silmtäpp) ja autospooridega. Zoospoorid on dorsoventraalse ehitusega ja kahe eri pikkusega viburiga ning on enamasti metaboolsed. Mõnikord väljuvad zoospoorid emarakkudest tompudena, olles omavahel plasmaniidikestega seotud. Erandjuhtudel esineb ka nuivetika zoospooridega sarnanevaid liitzoospoore.

Suguline paljunemine on veenvalt kindlaks tehtud vaid vähestel, näiteks perekondades *Tribonema* ja *Botrydium*, kus esineb isogaamia.

Paljudel hõimkonna esindajatel on täheldatud elutsüklis ka


1
2
3
4
5
6
a
b
c
d
7



Joonis 113. Eriviburvetiktaimi:

1. Bumilleria sicula niit H-kujuliste rakukesta tükkidega. *2. Rhizochloris stigmatica*. *3. Myxochloris sphagnicola*. *4. Heterochloris mutabilis*. *5. Chloramoeba heteromorpha*. *6. Botrydiopsis arhiza*: *a—c* — vegetatiivsed rakud; *d* — autospoorid. *7. Tribonema vulgare*. *8. Botrydium granulatum*: *a* — grupp indiviide pealtvaates, *b* — üksik eksemplar.

puhkestaadiumi, kus plasma tiheneb, kattub paksu kestaga, tsüsteerub.

Eriviburvetikad on levinud enamasti küll magevees, kuid neid võime kohata ka meres, riimvees ja mullas. Mõned rühmad talu-vad hästi ka madalat temperatuuri (*Tribonema viride* areneb näiteks arvukalt talvel), teised eelistavad kas puhast või reostunud vett, happelise või leelisese reaktsiooniga ja kõrge lubjasisaldusega veekogusid.

Eriviburvetikate põlvnemist pole suudetud eriti täpselt selgitada. Arvatakse, et nende eellasteks on olnud mingid amöboidsed vormid. Käesoleva sajandi alguseni käsitleti eriviburvetikaid ühe rohevetikate rühmana, alles 1914. a. juhtis A. Pascher tähelepanu eriviburvetikate suurele sarnasusele kold- ja ränivetikatega ja paigutas nad ühte hõimkonda.

Vaadeldavas hõimkonnas on väga hästi jälgitav ehitustüüpide evolutsiooniline rida, alates kõige lihtsamatest amöboidsetest vormidest ja lõpetades mitterakulise ning niitja tüübiga. Seetõttu ongi süsteem üles ehitatud ehitustüüpide alusel ning erinevad ehitustüübid on ühendatud taksonoomilisteks ühikuteks (kas seltsideks või klassideks).

Hõimkonna piires eristataksegi tavaliselt kuut loomulikku rühma, mida süstemaatikud käsitlevad kas klassidena (nagu käesolevas õpikus) või seltsidena. Kahte esimesse klassi kuuluvad eranditult üherakulised organismid. Klassis

Rhizochloridophyceae domineerib amöboidne ehitustüüp, klassis *Heterochloridophyceae* aga on valdav liikuva viburlase staadium. Neli ülejäänud klassi hõlmavad vegetatiivses olekus liikumatuid organisme, klassidesse *Heterocapsophyceae* ja *Heterococcophyceae* kuuluvad üherakulised või koloonialised, klassi *Heterotrichophyceae* aga hulkraksed, niitjad organismid. Viimase klassi *Heterosiphonophyceae* moodustavad suured, juba varustamata silmale nähtavad, mitterakulise ehitusega vormid.

KLASS *RHIZOCHLORIDOPHYCEAE*

Siia klassi kuuluvad vegetatiivses olekus eranditult kulenditega vormid, mis seetõttu võivad toitumiseks kasutada tahkeid osakesi. Osa neist toitub miksotroofselt. Värvuseta organisme ei tunta. Arvatakse, et osa primitiivseid loomorganisme (mõned *Rhizopoda*-klassi esindajad) on põlvnenud selle klassiga ühistest vormidest.

Rhizochloris stigmatica on niitjate kulenditega, tiikides ja lompides esinev vetikas, protoplastis on kromatofoorid; silmtäpp, 1 või 2 pulseerivat vakuooli, varuainekristallid ja ka tahke toidu tükikesed on hästi nähtavad (joonis 113, *2*). Perekonda *Stipitococcus* kuuluvad kojaga esindajad. *Myxochloris sphagnicola* aga elab plasmoodiumina turbasammalde hüalotsüstides. Paljuneb tsüsteerumise ja tsüstidest tekkivate amöboidsete või viburitega zoospooride abil (joonis 113, *3*).

KLASS *HETEROCHLORIDOPHYCEAE*

Periplastiga kaetud rakud on kaheviburilised, lühem aga võib peaaegu täielikult redutseeruda. Selgelt on eristatav dorsoventraalne rakuehitus. Kromatofooride arv ja ehitus ning pulseerivate vakuoolide arv varieeruvad. Võib esineda silmtäpp. Palmelloidset olekut ei tunta. Paljunemine pikipooldumisena või tsüstide tekke teel.

Heterochloris mutabilis (joonis 113, *4*) on tugevalt metaboolne, 2—3 seinmise, ketasja kromatofooriga. Pulseerivaid vakuoole ja silmtäppi pole. Varuaineks õli ja leukosiin. *Chloramoeba heteromorpha* (joonis 113, *5*) on lühikeste kulenditega.

KLASS *HETEROCOCCOPHYCEAE*

Enamasti üherakulised, harva koloonialised organismid. Rakud liikumatud, elavad vabalt või kinnitunult. Rakkude kuju väga varieeruv, kunagi ei esine pulseerivaid vakuoole ja silmtäppi. Kromatofooride arv ja asend eri liikidel erinev. Varuaineks õlid, rasvad, volutiin, leukosiin. Paljunemine zoospooride, hemiautospooride või autospooride abil. Valdaval kohal on autotroofne toitumine. Liigirikas klass, mille osatähtsus hõimkonnas on analoogiline rohevetikate klassiga *Chlorococcophyceae*.

Levinuim eriviburvetikate perekond on *Characiopsis*. Elavad epibiontselt kõrgematel taimedel, vetikatel või veeloomadel, samuti elutul substraadil. Rakkude kuju eri liikidel väga erinev, varieerudes peaaegu kerajast kuni süstja ja sirpjani. Paljunevad auto- ja aplanospooride abil, neid tekib emarakus 2 või 4, zoospoore aga 2 või suuremal hulgal. *Ch. acuta* elab epibiondina vetikatel ja planktoni selgrootutel.

Teine tuntum perekond on *Botrydiopsis*. Rakud kuni 80 µm läbimõõdus, ümarad, paljud ketasjate kromatofooridega, vanemad rakud hulgatuumalised. Paljunevad enamasti autospooride abil. *B. arhiza* (joonis 113, *6*) esineb peamiselt aerofüütsetes kasvukohtades, mullal, puukoorel, soodes, kuid ka väikestes veekogudes.

KLASS *HETEROTRICHOPHYCEAE*

Niitjad, vabalt elavad või kinnitunud organismid. Niidid on kas lihtsad või harunenud, võivad moodustada isegi parenhüümseid tallusi. Rakukest kahest teineteist servadega katvast poolmest. Rakud enamasti ühetuumalised, kromatofoore üks või rohkem, paljunemine zoospooride ja aplanospooride abil. Halbades keskkonnatingimustes võib rakusisu tsüsteeruda.

Silinderjate või tünjate rakkudega *Tribonema*-perekond esineb magevees. Kromatofoorid paiknevad alati seinmiselt. Zoospoorid silmtäpi ja pulseerivate vakuoolidega ning dorsoventraalse ehitusega. *Tribonema*-liigid esinevad varakevadises ja hilissügiseses jahedas vees, mõned liigid eelistavad lubjarikast keskkonda. Tuntumad liigid *T. vulgare*, *T. viride* (joonis 113, *7*).

KLASS *HETEROSIPHONOPHYCEAE*

Tallused on paljutuumalised, pole rakkudeks diferentseerunud. Arvukad kromatofoorid ketasjad. Paljunemine zoospooride, autospooride, aplanospooride ja tsüstide abil.

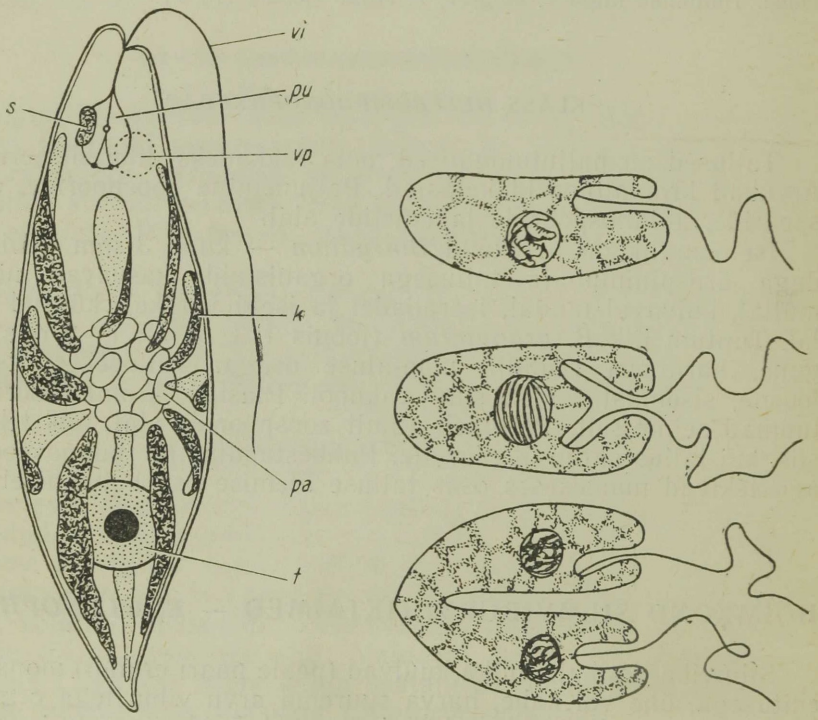
Iseloomulik on perekond *Botrydium* — kuni 3 mm läbimõõduga äraspidimunaja tallusega organismid, kasvavad niiskel mullal, kuivaval mudal, teeradadel ja isegi värskelt küntud mullal. Tuntum liik *B. granulatum* (joonis 113, *8*) on 1—2 mm kõrgune, haruneva risoidja maa-aluse osaga. Tallusekest tselluloosne, sisemust täidab suur vakuool. Plasma, kromatofoorid ja tuumad seinmiselt. Paljuneb ainult zoospooride abil, mis tekivad siis, kui tallus satub üleni vette. Puhkestaadiumid (hüpnospoorid) aga tekivad maasiseses osas talluse ülemise osa kuivamisel.

HÕIMKOND SILMVIBURVETIKTAIMED — *EUGLENOPHYTA*

Silmviburvetikate hulka kuulvad (peale paari erandi) monaadse ehitusega, ühe või kahe, harva suurema arvu viburitega organismid. Kõige tavalisemad on käävjad rakud, kuid ei puudu igasugused üleminekukujud kerajast kuni silinderja ja nõeljani. Viburid kinnituvad keha eesosale kas keskele või ühele küljele, määrates viimasel juhul seega ära ka bilateraalse raku dorsaalse ja ventraalse poole. Keha tagaosa lõpeb sageli pika jätkega.

Rakus on eristatavad: periplast (pelliikula), plasma, tuum, neel ja viburaparaat, enamikul ka kromatofoorid ja silmtäpp. Varuainena esineb ainult sellele rühmale iseloomulik süsivesik paramüülon. Periplast on kaetud enamasti spiraalselt paiknevate skulptuurelementidega (kühmud, triibud). Õhukese ja painduva periplasti korral on rakud võimelised kuju muutma (metaboolsed). Mõnedes perekondades eritab rakk periplasti ümber veel kas kaela või avaga varustatud koja, millest ulatub välja ainult vibur. Tsütoplasmas on hästi eristatavad endoplasmaatiline võrgustik, mitokondrid, diktüosoomid (Golgi aparaat) ja vakuoolid: üks suurem, puusuli tüüpi, ja selle naabruses mõned väiksemad, pulseerivad (joonis 114).

Raku kesk- või tagaosas paiknev tuum on enamasti ümar, kuid võib omandada rakule iseloomuliku kuju. Endosoom (tuumake) jaguneb mitoosil iseseisvalt.



Joonis 114. Silmviburvetiktaimi. *Euglena viridis:*
k — kromatofoor; *pa* — paramüülon; *pu* — puusul; *s* — silmtäpp; *t* — tuum; *vi* — vibur; *vp* — pulseeriv vakuool.

Joonis 115. *Rhabdomonas incurva* pooldumine.

Raku eesotsas näeme neelu, mille põhjale kinnituvad kaks basaalkehakest ja nendest saab omakorda alguse vibur. Mõnedel perekondadel (*Euglena, Trachelomonas*) kinnitub lühem vibur umbes silmtäpi kõrgusel pikema viburi külge, moodustades seega omapärase kaheharulise süsteemi. Silmtäpp koosneb väikesest oranžist karotinoidide kogumikust.

Kromatofoorid on varieeruva kujuga, pürenoididega või ilma nendeta, siseehituselt aga täiesti sarnased teiste vetikate kromatofooridega. Kromatofoorid asetsevad rakus enamasti seinmiselt, paljudel aga ümbritsevad tähtjalt paramüülonikollet. Ka kromatofooride arv võib kõikuda ühest või kahest kuni suurema hulgani. Pürenoidide naabruses tekivad ka paramüülonikehakesed, mis on paljudel liikidel muutumatu kujuga.

Pigmentidest esinevad silmviburvetikate plastiidides *a*- ja *b*-klorofüll, β-karotiin ja ksantofüllid. Esineb ka punast plastiidivälist pigmenti astaksantiini.

Silmviburvetikatel esineb nii fototroofset, saprotroofset kui ka holozoilist (tahketest osakestest) toitumist. Sagedaseks nähtuseks on ka toitumistüübi muutumine autotroofsest ja miksotroofsest kuni heterotroofseni — esineb nn. amfitroofne toitumine. Paljunemine toimub peamiselt öösiti pikipooldumise teel. Osa silmviburvetikaid paljuneb liikuvas olekus, osa aga heidab viburid ära. Tuum jaguneb küll mitootiliselt, kuid ei teki tuumakäävi ega tsentrosoome. Ühel ajal tuumaga pooldub ka viburaparaat, silmtäpp ja jagunevad kromatofoorid ning pürenoidid (joonis 115). On jälgitud ka tuuma amitootilist pooldumist. Sugulist paljunemist pole enamikul senini õnnestunud kindlaks teha.

Enamik silmviburvetikaid on liikuvad ja fototaksisega. Suhteliselt rohkem esineb valgustundlikke vorme pigmentidega esindajate hulgas.

Silmviburvetikate põhiline elukeskkond on mitmesuguse suurusega ja orgaanilise reostuse astmega mageveekogud. Palju on selle rühma esindajate hulgas saproobsuse näitorganisme. Puhtaveelistes veekogudes on liigiline koosseis küll rikkalikum, kuid reostunud veekogudes on isendite arv suurem. Mõningad liigid perekonnast *Trachelomonas* taluvad hästi madalat temperatuuri.

Silmviburvetikad arvatakse olevat põlvnenud rohevetikatega ühisest tüvest monaadse ehituse domineerimise etapil ja nad on kohastunud eluks väiksemates mageveekogudes. Vanimad leiud pärinevad tertsiaarist.

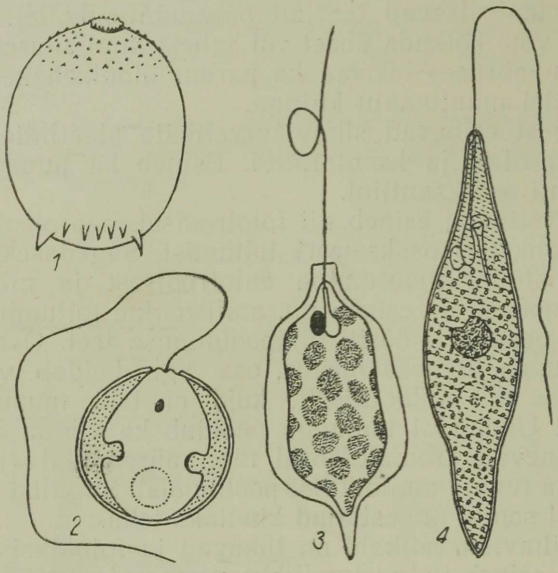
Hõimkonnas on ainult üks klass — ***Euglenophyceae***, mis omakorda jaguneb kaheks seltsiks: ***Euglenales*** ja ***Peranemales*** (kokku umbes 1000 liiki).

Seltsi ***Euglenales*** kuuluvad rohelised auto- ja amfitroofid ning ka mõned pigmentideta saprofüüdid, mis ujuvad vees viburi abil või elavad ajutiselt kinnitunult.

Kogu hõimkonna ürgseima ehitusega vetikate perekond on *Eutreptia*, mille kahe viburiga liigid elavad voolavates ja riimvetes.

Toituvad autotroofselt või saprotroofselt. *Eutreptia viridis* meenutab välimuselt silmviburlast.

Seltsi suurim (165 liiki) on nimiperekond *Euglena* metaboolsete rakkudega ja üksiku viburiga. Teine vibur on rudimenteerunud ega ulatu neelust välja. Periplast selgelt skulptuurne. Tuntum liik on r o h e l i n e s i l m v i b u r l a n e — *E. viridis* (joonis 114) väikeste reostunud veeloikude asukas.



Joonis 116. Silmviburvetiktaimi:
1. Trachelomonas armata koda. *2. Trachelomonas volvocina* rakk. *3. Strombomonas urceolata. 4. Peranema trichophorum.*

Perekond *Trachelomonas* erineb eelmistest koja tõttu. Perekonnasisene süstemaatika põhineb koja ehitusel, kujul ja skulptuuril. Esinevad arvukalt soovetes ja väikestes ajutistes loikudes (joonis 116, *1*, *2*). Koja ehituse erinevuse alusel on sellest 150-liigilisest perekonnast osa liike eraldatud perekonda *Strombomonas* (joonis 116, *3*).

Kõik perekonna *Peranema* 12 liiki on fagotroofid, neelavad tahkeid toiduosi. Rakud on kahe viburiga, mis pooldumisel säilivad. Elavad orgaanilistest ainetest reostunud vees. Tuntuim liik *P. trichophorum* (joonis 116, *4*).

HÕIMKOND ROHEVETIKTAIMED — *CHLOROPHYTA*

Vaadeldav hõimkond on umbes 8000 liigiga suuruselt teine vetikahõimkond. Siia kuuluvad väga mitmesuguse ehitusega ja erineval arenemisastmel olevad organismid. Rohevetikate hulgas kohtame nii üherakulisi, koloonialisi ja tsönobiaalseid *, hulkrakseid kui ka mitterakulise ehitusega organisme. Hõimkonnal on rakkude ehituses, põhiliste pigmentide koosseisus ja plastiidide värvuses palju ühiseid jooni kõrgemate taimedega; ka rohevetikate valdaval osal on varuaineks tärklis nagu kõrgematel taimedelgi. Rakukest on rohevetikatel tselluloosne, zoospoorid ja gameedid (kui need esinevad) on neil kahe või nelja ühepikkuse viburiga. Kõigest eespool toodust lähtudes oletatakse, et praegu Maad asustavad kõrgemad taimed ongi tekkinud rohevetikatega ühisest harust. Rohevetikad on enamasti mageveeasukad, meredes elavad liigid on enamasti piiratud levikuga. Paljud liigid on evolutsiooni vältel minetanud veekeskkonna ja elavad sellistes tingimustes, kus vesi jõuab nendeni ainult õhuniiskusena.

Rohevetikate rakke jaotatakse ehituse alusel kaheks rühmaks. Lihtsama ehitusega rakud on täidetud plasmaga, tuuma (või tuumadega) ning plastiididega, kusjuures tsütoplasmas on vaid üsna pisikesed vakuoolid. Täielikuma ehitusega vetikatel aga täidab valdavat osa raku siseruumist suur vakuool, kromatofoorid asetsevad seinmiselt ning rakku läbivad, nagu kõrgematel taimedelgi, plasmaniidid. Monaadse ehitusega organismidel ja teiste ehitustüüpide viburitega varustatud paljunemisrakkudel aga võib esineda ka pulseerivaid vakuoole (tuikekublikuid).

Rohevetikate rakkudel on enamasti kest, ainult lihtsatel viburlastel ja liikuvatel paljunemisrakkudel pole kesta, viimase aset täidab plasma tihenenud väliskiht — periplast. Rakukest on kahekihiline, väline kiht sisaldab pektiinaineid, sisemine aga on tselluloosne. Kesta submikroskoopiline ehitus on täiesti analoogiline kõrgemate taimede rakukesta ehitusega (vt. Botaanika I osa, lk. 103).

Kromatofooride arv ja ehitus varieeruvad. Esinevad üksikud plaatjad, lintjad, tähtjad ja kausjad kromatofoorid, mõnedel rühmadel on plaadid mulgustunud (*Oedogonium*, *Cladophora*). Esineb ka mitme- ja paljukromatofoorilisi vorme. Põhilisteks pigmentideks on *a*- ja *b*-klorofüll, α- ja β-neoksantiin, mõningatel esineb ka *c*-, *d*- ja *e*-klorofülli. Mitmetel rohevetikatel on, eriti puhkestaadiumis olevates rakkudes, domineerivaks pigmendiks punakaspruuni värvusega ja karotinoididest koosnev hematokroom.

Üsna tavaliseks organoidiks on rohevetikatel pürenoid — valgulise koosseisuga moodustis, mille ümbruses tekib ja ladestub

* Tsönoobiumiks nimetatakse muutumata rakkude arvuga kolooniat, mis on tekkinud ühe raku simultaanse jagunemise tulemusena.

tärklist. Näib aga, et tärklise moodustamine pole ainult pürenoidide funktsioon; mõnedel liikidel on tärklisekolleteks värvuseta leukoplastid ja isegi pürenoididega liikidel ei tarvitse tärklis lokaliseeruda ainult pürenoidide vahetus naabruses. Osal liikidest säilivad pürenoidid enam-vähem ühetaolistena kogu raku elu vältel ja paljunevad pooldumisel, teistel aga võivad nad keskkonnatingimuste muutumisel kaduda ja uuesti tekkida.

Ka tuumade arv ja kuju võivad rohevetikatel üsna suuresti varieeruda. Tuumamembraan on rohevetikatel hästi arenenud, tuumades esinevad ka tuumakesed (endosoomid), tuumade jagunemine toimub nii meioosi kui ka mitoosi teel.

Liikumisorganoidiks on vibur (või viburid). Enamikul monaadse ehitusega rohevetikail on kaks ühepikkust viburit (siit ka varem kasutatud nimetus *Isocontae*), zoospooridel aga on neid kaks või neli, gameetidel tavaliselt kaks. Tavaliselt on viburrohevetikatel olemas ka silmtäpp, mis talitleb valgustundliku organoidina.

Paljunemine toimub kas pooldumise (üherakulistel) või talluse tükeldumise (fragmentatsiooni) teel (hulkraksetel). Mõnedel liikidel tekivad vegetatiivsetest rakkudest lihtsate muutuste teel (rakud ümarduvad, kest pakseneb, protoplastis ladestuvad varuained) erilised a k i n e e d i d, mis on suutelised ebasoodsaid elutingimusi üle elama. Sagedasem paljunemismoodus on zoospooride (rändeoste) teke. Viimased on peaaegu kogu rohevetikate hõimkonnas väga sarnased liigirikka koppvetika *Chlamydomonas* perekonna esindajatega ja pole võimatu, et mõningad selle üle poole tuhandelise perekonna liigid on tegelikult vaid teiste rohevetikate zoospoorid. Erinevalt koppvetikatest on enamik zoospoore paljad, ilma kestata. Ühest rakust võib neid tekkida ühest (*Oedogonium*) kuni tuhandeteni (*Hydrodictyon*). Ainult erandjuhtudel kujunevad zoospoorid spetsialiseerunud rakkudes, tavaliselt võivad nad tekkida mistahes vegetatiivsest rakust. Ühetuumalistes rakkudes jaguneb zoospooride tekke eel algul plasma, siis tuum, hulktuumalistel aga jaguneb plasma tuumaga ühel ajal, s. t. jagunemine toimub simultaanselt. Zoospoorid väljuvad emarakust kas spetsiaalse ava kaudu või emaraku kesta limastumisel. Mõnedel rühmadel (näiteks klassis *Chlorococcophyceae*) moodustuvad zoospoorid ainult erandjuhtudel ja domineerivaks paljunemisraku tüübiks on liikumatu a p l a n o s p o o r. Kui aplanospoor sarnaneb välimuselt emarakuga, nimetatakse teda ka a u t o s p o o r i k s (joonis 121, *3b*).

Suguline paljunemine võib kulgeda nii iso-, hetero- kui ka ogaamia teel (vt. Botaanika I, lk. 316). Levinuim viis on isogaamia. Gameedid sarnanevad välimuselt zoospooridega ja tekivad kas ükskõik missugustes vegetatiivsetes rakkudes või juba spetsialiseerunud gametangiumides.

Gameetide kopulatsioonil tekkiv sügoot kattub enamasti kuni

kolmekihilise kestaga, kujunedes sügospooriks. Sügospoor on igasugustele keskkonnatingimustele vastupidav ja säilitab kaua aega idanemisvõime.

Sügospoori kasvamaminekul toimub tuuma reduktsioonjagunemine. Seega on osa rohevetikaid vegetatiivses olekus haploidsed. Selliseid rohevetikaid, kus vegetatiivne tallus on diploidne ja gameedid on haploidsed, esineb vaid mõnede mõikjate merevetikate ja paari mageveeperekonna hulgas. Arusaadavalt ei esine neil meioosi ka sügospooride idanemisel. Lisaks kahele eespool toodud tüübile esineb rohevetikate hulgas nii iso- kui ka heteromorfset faaside vaheldust. Isomorfses tüübis sarnanevad nii gameto- kui ka sporofaas välimuselt, kuid esimene on haploidne, teine diploidne. Seda elutsüklitüüpi peetakse fülogeneetiliselt vanemaks, võrreldes heteromorfse faaside vaheldusega, kus gameto- ja sporofaas on teineteisest nii erinevad, et sama taimeliigi erineva kromosoomidegarnituuriga isendeid on peetud isegi eri liiki kuuluvateks. Sellisteks paarideks on näiteks perekonnad *Urospora* ja *Codiolum* ning *Halicystis* ja *Derbesia*.

Vanimaid väljasurnud rohevetikaid on leitud alam-silurist. Mõningate rühmade (*Dasycladales*) õitseajaks on olnud triias ja juura.

Rohevetikate süstemaatika on olnud kestvalt vaidluse objektiks. Erinevate vaadete põhjuseks on lahkuminevad vaated eri ehitustüüpide primaarsusele (monaadse ehitustüübi primaarsust tunnustavad Kesk- ja Lääne-Euroopa algoloogid — nn. Pascheri koolkond, amöboidse tüübi primaarsust pooldavad nõukogude algoloogid) kui ka rakkude siseehituse ja paljunemisviisi tähtsuse erinev hindamine. Vanemates süsteemides kuulusid rohevetikate hulka (klassina) ka mändvetiktaimed. Autorid, kes ühendavad rohevetiktaimede hõimkonnaga ka ikkesvetikad, jagavad hõimkonna kaheks alamhõimkonnaks: *Euchlorophytina*, *Conjugatophytina*.

ALAMHÕIMKOND PÄRISROHEVETIKAD — *EUCHLOROPHYTINA*

Esimene alamhõimkond jaguneb omakorda kuueks osaks, millele eri autorid on andnud seltsi või klassi mahu.

1. Klass *Volvophyceae* — viburrohevetikad, enamasti monaadse ehitusega, üherakulised või koloonialised organismid.
2. Klass *Tetrasporophyceae* — ripsrohevetikad. Eelmise ja järgmise klassi tunnustega vahevormid. Rakkude eesosas esinevad limaniidikesed (ebaripsmed), mis aga ei liigu.
3. Klass *Chlorococcophyceae* (*Protococcophyceae*) — algrohevetikad, kokkoidse ehitusega üherakulised, koloonialised või tsönobiaalsed organismid.
4. Klass *Ulotrichophyceae* — niitrohevetikad. Niitja või plaatja ehitusega organismid.
5. Klass *Siphonophyceae* (*Bryopsidophyceae*) — mõikrohevetikad. Klassis domineerib mõikjas (mitterakuline) ehitustüüp.
6. Klass *Siphonocladophyceae* — kare-rohevetikad. Niitjate või radiaalselt asetsevate harude ning paljutuumaliste rakkudega organismid, enamasti mereorganismid.

Viburrohevetikate klass jaotatakse kesta olemasolu või puudumise põhjal ja rakkude sümmeetria alusel kaheks alamklassiks. Esimesse, primitiivsemasse alamklassi ***Protochlorophycidae*** kuuluvad lihtsamad, vähe diferentseerunud periplastiga, kestata ja asümmeetrilise või bilateraalsümmeetrilise kujuga rakkudega ning erineva pikkusega viburitega organismid. Suguliselt paljunevad hologaamselt. Rakkude pooldumine aga kulgeb monaadses olekus, s. t. vibureid ära heitmata. Siia rühma kuulub palju väikeste juhuslike veekogude asukaid. Mõnedel perekondadel on üks viburitest täiesti redutseerunud (*Pedinomonas*, joonis 117, *1*).

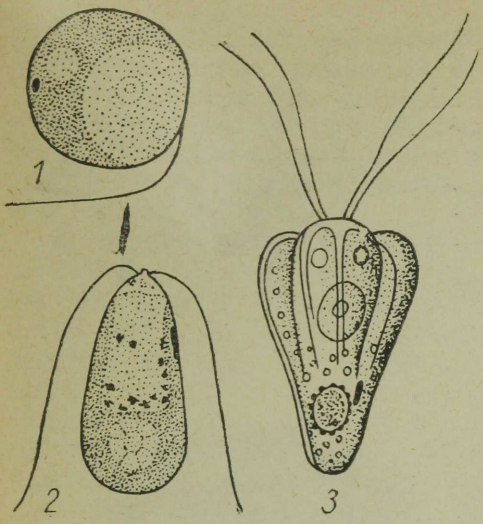
Alamklassi ***Euvolvophycidae*** kuuluvad enamikus radiaalsümmeetrilise rakuehitusega organismid. Vibureid 2 või 4, harva kuni 8 — kõik ühepikkused. Paljunevad pooldudes, zoospooride abil ja suguliselt holo-, iso-, hetero- ja oogaamselt. Esineb ka värvuseta organisme. Lihtsamad siia kuuluvad organismid on ainuraksed, kuid leidub ka koloonialisi ja isegi tsönobiaalseid, plasmodesmide abil liitunud rakkudega organisme. Ka selles alamklassis on veel lihtsamaid rakukestata esindajaid (*Dunaliella salina*, joonis 117, *2*). Sugulise paljunemise viisidest esineb taolistel organismidel vaid hologaamia ja ainult erandjuhtudel heterogaamia.

Üheks primitiivsemaks esindajaks on nelja viburiga ja kestata, periplastiga kaetud munakujuliste rakkudega külmaveeperekond *Pyramidomonas*. Kromatofoor kausjas, servas nelja väljalõikega ja allosas suure pürenoidiga (joonis 117, *3*).

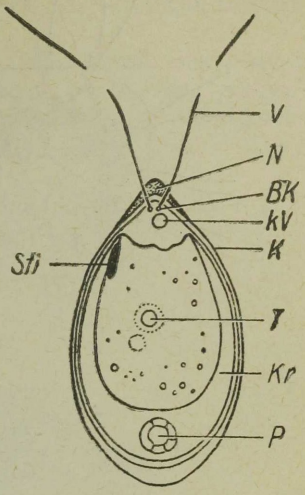
Seltsi ***Chlamydomonales*** kuuluvad suhteliselt lihtsad vormid, millest tuntuim on k o p p v e t i k a s (*Chlamydomonas*). Poolesajaliigilises perekonnas on esindatud kõik rakukujud kerajast ja silinderjast kuni pirnja ja värtnalaadseni. Protoplast on kestaga kaetud, kaks viburit väljub n i n a m i k u (*rostrum*) külgedelt. Rakus on üks tuum, mis paikneb kausja kromatofoori süvendis. Pürenoid asub kromatofooril raku tagaosas. Raku eesosas on punane silmtäpp. Viburite alusel olevate basaalkehakeste naabruses esinevad ka vakuoolid, üks või kaks pulseerivat vakuooli ja mõnedel ka liikumatu, põie tüüpi vakuool (puusul) (joonis 118).

Koppvetikad paljunevad kaheks kuni kaheksaks jagunemise teel (tavaliselt öösiti). Taolised rändeosed saavutavad üsna varsti emarakkude mõõtmed ja kuju. Mõnel juhul (sobimatud niiskustingimused, temperatuur) aga tütarrakud vibureid ei moodusta ja kattuvad pärast pooldumist limakestaga; olenevalt lima kihilisusest nimetatakse neid puhkestaadiume p a l m e l l i - või g l ö o t s ü s t istaadiumiks. Rakkude siseehituses sel puhul erilisi muutusi ei toimu.

Ka gameedid on emarakkudega välimuselt sarnased, kuid veidi sihvakamad, neid tekib ühest rakust 32 või 64. Mõnedel liikidel on nad paljad, osal aga pektiinkestaga. Gameedid liituvad kopu-



Joonis 117. Rohevetiktaimi:
1. Pedineimonas rotundata. 2. Dunaliella salina. 3. Pyramidomonas tetrarhynchus.

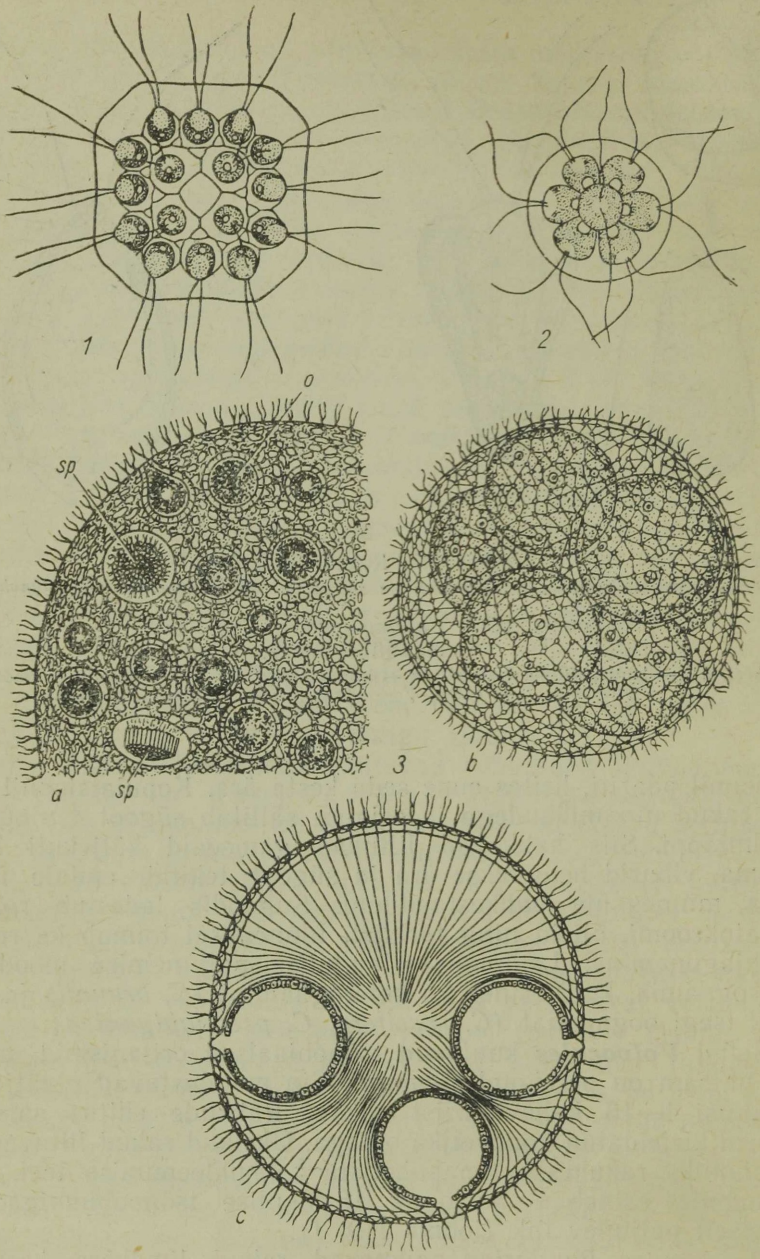


Joonis 118. *Chlamydomonas* sp. raku skemaatiline joonis:
K — kest, *kV* — kontraktiilne vakuool, *kr* — kromatofoor, *N* — ninamik, *BK* — basaalkeha, *P* — pürenoid, *T* — tuum, *V* — vibur, *Sti* — silmtäpp (stigma).

latsioonil paariti, heites enne seda kesta ära. Kopulatsioonil liituvad rakud ninamikkudega ja esialgu säilitab sügoot 4 viburit ja 2 silmtäppi. Siis hakkavad liituvad gameedid küljekuti kokku sulama, viburid heidetakse ära ja sügoot tekitab endale ümber kesta, minnes üle puhkestaadiumi. Sügoodis ladestub rohkesti hematokroomi, õlisid ning tärklist. Idanemisel toimub ka reduktsioonjagunemine. Levinumaks sugulise paljunemise mooduseks on isogaamia, kuid esineb ka heterogaamiat (*C. braunii*) ja üksikutel isegi oogaamiat (*C. coccifera, C. pseudogigantea*).

Seltsi ***Volvocales*** kuuluvad tsönobiaalsed organismid, millest üks lihtsam on perekond *Gonium*. Siin moodustavad plaatja tsönoobiumi 4—16 kaheviburlist rakku. Rakkude ehitus sarnaneb eespool kirjeldatud koppvetika omaga. Üksikud rakud liituvad tsönoobiumiks rakukesta limapuhetiste kokkukleepumise teel. Eesti veekogudes esineb *G. pectorale* 16-rakulise tsönoobiumiga; isogaamselt paljunev liik (joonis 119, *1*).

Perekonnas *Pandorina* paiknevad rakud limakera keskosas, sellest ulatuvad välja ainult viburid. Sugutul paljunemisel annab iga emarakk alguse uuele tütartsönoobiumile. Sugulisel paljunemisel esineb funktsionaalne heterogaamia, kopuleeruvad ainult



Joonis 119. *1. Gonium pectorale. 2. Pandorina morum. 3. Volvox globator.*

a — osa tsönoobiumist munarakkude *(o)* ja spermatosoididega *(sp)*; *b* — tütartsönoobiumid ematsönoobimis, *c* — ematsönoobiumi läbilõige.

eri emarakkudest tekkinud gameedid. Suguline paljunemine toimub arvukamalt sügisel (joonis 119, *2*).

Eudorina-perekonda kuuluvad tavaliselt 32 rakust koosnevad ellipsoidise tsönoobiumiga organismid. Üsna hästi on märgatav juba ühe tsönoobiumi erinev ehitus (polaarsus). Silmtäpid, rakkude suurus ja gameetide teke on eri rakkudes erinevad. Esineb oogaamiat.

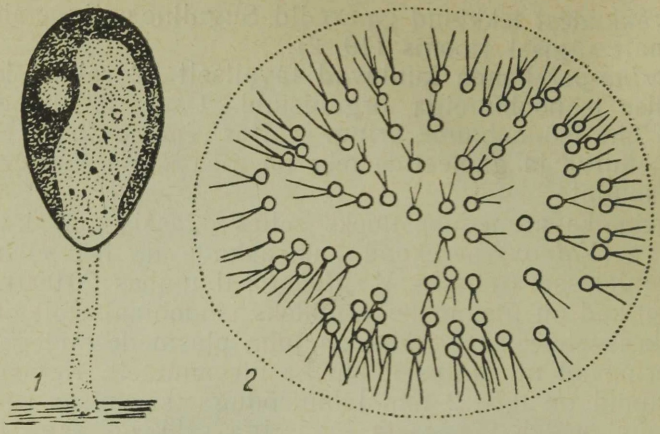
Kõrgeimaks arenemisastmeks selles klassis on kerasviburlase (*Volvox*) perekond, kus rakkude arv tsönoobiumis ulatub tuhandetesse (näiteks *V. globator*'il umbes 20 000). Vaadeldavad vetikad on üleminekuvormideks tsönobiaalsetelt organismidelt hulkraksetele, sest rakud on juba plasmodesmidega ühendatud ja erinevad nii ehituselt kui ka ülesannetelt. Kerasviburlaste tsönoobiumid on 0,5—2 mm läbimõõduga, sisemises osas täidab tsönoobiumi vedel, värvuseta lima. Iga rakk on nagu iseseisvas limataskus, mis omakorda paikneb üldises limamassis, seda läbivad naaberrakkude protoplaste ühendavad plasmodesmid.

Omapärane on kerasviburlase suguta paljunemine. Tsönoobiumis esineb kuni paarkümmend tavalistest rakkudest veidi suuremat partenogoniidi, mille sisu moodustab osadeks jagunedes ematsönoobiumi sees uue tütarisendi. Esialgu aga on tütartsönoobiumis rakkude asend ümberpööratud, s. t. viburitega sissepoole, ja alles ematsönoobiumist väljumisel sopistub tütarorganism nii välja, et rakud saavutavad tsönoobiumis normaalse asendi (joonis 119, *3*). Suguline paljunemine toimub oogaamselt. Tsönoobiumi alumises (resp. tagumises) osas on partenogoniidide suurused, kuid tumedama sisaldisega rakud, millest igaühes tekib üks munarakk; samas naabruses, anteridiaalsetes rakkudes on aga kuni mõnikümmend tuhat kollakat, klorofüllita spermatosoidi. Sügoot läheb alati puhkestaadiumi, kattub paksude kestadega ja täitub varuainetega. Kerasviburlaste hulgas esineb nii ühe- kui ka kahekojalisi liike. Eesti veekogudes (eriti väikestes järvedes ja tiikides) võivad mõned liigid (*V. aureus*, *V. globator*) isegi «vee õitsemist» põhjustada.

KLASS RIPSROHEVETIKAD — *TETRASPOROPHYCEAE*

Vaadeldav rühm on oma tunnustelt vahepealseks klasside *Volvophyceae* ja *Chlorococcophyceae* vahel. Seepärast on ka siia kuuluvate organismide asend süsteemides erinev. Üsna tihti on nad kantud kas ühe või teise ülalnimetatud klassi hulka. Nagu juba eespool märgitud, on nendel rakkudel limaniitide näol olemas küll ebaviburid, kuid rakud on liikumatud. Protoplasti ehitus on aga monaadsele tüübile iseloomulik. Rakkudes võivad esineda pulseerivad vakuoolid ja silmtäpid, rändeosed aga meenutavad koppvetikaid.

Ripsrohevetikad näivad olevat üleminekurühmaks, millest on tuletatavad nii algrohevetikad, niitrohevetikad kui ka mõikrohevetikad kas tervikuna või osaliselt (detailsemalt fülogeneesist edaspidi).



Joonis 120. *Tetrasporophyceae: 1. Chlorangium epizoicum. 2. Tetraspora lacustris.*

Siia klassi kuuluvad nii üherakulised kui ka ebapüsivate kolooniatena elavad koppvetikalaadsed organismid, kuid nad on viburiteta. Teise grupi moodustavad kas limajalakesele kinnitunult elavad või puujaid kolooniaid moodustavad vetikad. Osa liike moodustavad kolooniaid limatompudena, kusjuures rakkudel võib esineda ebavibureid. Esineb ka mitterakulisi hulgatuumalisi organisme. Tuntumateks esindajateks on perekond *Chlorangium*, kuhu kuuluvad koppvetikat meenutavad, kuid limajalale kinnituvad organismid (joonis 120, *1*). Koloonialine perekond *Tetraspora* on Eesti flooras esindatud kahe tavalise liigiga *T. lacustris* ja *T. gelatinosa* (joonis 120, *2*).

KLASS ALGROHEVETIKAD — *CHLOROCOCCOPHYCEAE*

Sellesse klassi kuuluvad evolutsioonis juba täiuslikumaks kujunenud organismid. Nad võivad olla ainuraksed või koloonialised (ka tsönobiaalsed). Rakukest on alati olemas, tselluloosne, protoplast on vegetatiivses olekus ilma viburiteta ja ainult erandjuhtudel esinevad rakkudes pulseerivad vakuoolid ning silmtäpp. Zoospooride ja gameetide ehitus (kui need arenemistsüklis üldse esinevad) on tüüpiliselt monaadne. Suurem hulk esindajaid on ühetuumalised, kuid on ka hulgatuumaliste rakkudega liike. Ka kromatofooride arv ja asend rakus varieeruvad. Kõrgemalt arenenud vormidel on kromatofoore rohkem ja need on väikesed ning seinmise asendiga. Üsna rohkesti esineb ka kausjas kromatofooritüüp.

Paljunemine võib toimuda protoplasti jagunemisel zoospooridеks, aplanospooridеks või autospooridеks. Otsest raku pooldumist siin rühmas ei tunta. Tsönobiaalsetel organismidel võib rändeosestaadium kulgeda ainult emarakus, kus zoospoorid asetuvad

uueks isendiks, nii et emarakust pääseb kesta limastumisel välja täiesti tüüpilise ehitusega, kuid normaalsest väiksem tütarorganism. Mõnedes perekondades võib esineda nii zoo- kui ka autospooride teket (*Desmatractum*, *Acanthosphaera*). Hiljuti märgiti zoospooride esinemist ka perekonnas *Scenedesmus*.

Sugulist paljunemist tunti kaua aega ainult zoospooride vahendusel tsönoobiume moodustavatel perekondadel *Pediastrum* ja *Hydrodictyon*. Käesoleva sajandi kolmekümnendatel aastatel aga avastati oogaamia ka autospooride abil paljunevatel perekondadel *Micratinum*, *Gloenkinia* ja liigil *Dictyosphaerium indicum*.

Algrohevetikad on kõige laiema ökoloogilise amplituudiga rühm selles hõimkonnas. Neid võime leida igasugustes tingimustes veekeskkonnas, nii oligotroofsetes veekogudes kui ka toiteaineterikastes reovetes. Seda soodustab paljudele algrohevetikatele omane toitumistüübi labiilsus. Toiteaineterikastes vetes võivad nad isegi «vee õitsemist» põhjustada. Sageli esinevad algrohevetikad madalaveeliste veekogude planktonis «juhuslike», bentosest või epifüütonist lainetuse poolt hõljumisse kantud asukatena.

Mitmed algrohevetikate liigid elavad õhukeskkonna tingimustes maapinnal, puude koorel ja sammalde lehtedel. Äärmuslikes ökoloogilistes tingimustes võime neid leida nii jääl ja lumel kui ka kuumaveeallikates (+63°). Merevees on algrohevetikaid suhteliselt vähe, merede planktonis aga puuduvad nad täielikult. Mitmed liigid esinevad sümbiontidena selgrootutes ja samblikes.

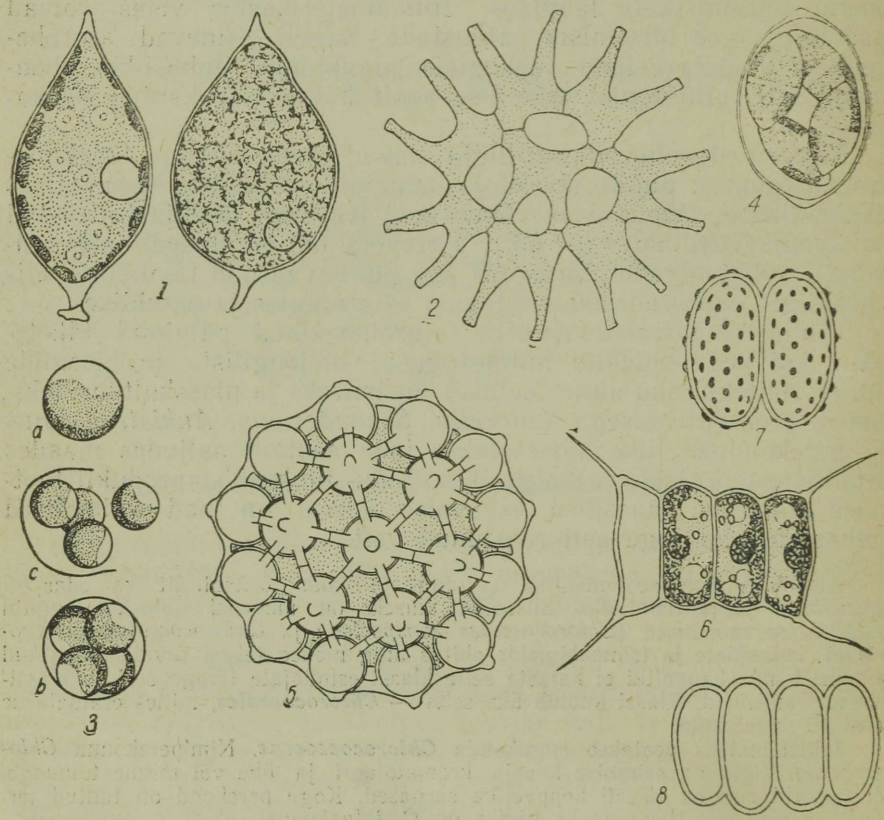
Viimastel aastakümnetel on algrohevetikad pälvinud tähelepanu kui head objektid mitmesuguste bioloogiliste probleemide (nagu näiteks raku ainevahetuse) uurimiseks ja masskultuurideks. Suure produktiivsusega *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus* jt. perekondade liike katsetatakse juba aastaid paljudes maades tehniliste toorainete ja valgurikka toidu- ning söödaprodukti tootmise otstarbel. Massilise esinemise korral on nad võimelised puhastama ka tugevasti reostunud vett.

Algrohevetikate süstemaatika on olnud ja jääb tõenäoliselt ka edaspidi kunstlikuks ja poleemiliseks. Süsteemi aluseks on mõnedel autoritel sugutu paljunemise moodused (*Chlorococcales zoosporinae* ja *Chlorococcales autosporinae*), kolooniate ja tsönoobiumide ehitus ning mõned teised suvaliselt valitud tunnused, mis kaugeltki ei kajasta selle klassi esindajate fülogeneesi ja klassisiseseid sidemeid. Klassi kuulub üks selts — ***Chlorococcales***, milles eraldatakse kuni 15 sugukonda.

Lihtsaimateks peetakse sugukonda ***Chlorococcaceae***. Nimiperekonna *Chlorococcum* liigid on seinmise kausja kromatofoori ja ühe või mitme tuumaga. Zoospoorid aga on täiesti koppvetika sarnased. Kogu perekond on tuntud terrestilise rühmana, levinumaks liigiks on *C. infusionum*.

Sugukonnas ***Characiaceae*** domineerivad üherakulised, käävjad, sageli epibiontselt elavad organismid. Paljunevad zoospooride abil ja suguliselt, kusjuures ühest emarakust tekib kuni 128 zoospoori. Perekonna *Characium* liigid elavad, peale ühe erandi, kas teiste vetikate limasse või erilise jalakese abil mingile substraadile kinnitunult. Eesti veekogude tavalisemateks asukateks on *Ch. acuminatum* ja *Ch. obtusum* (joonis 121, *1*).

Ainult tsönobiaalsed organismid esinevad **vesivõrguliste** (***Hydrodictyaceae***) sugukonnas. Sugutul paljunemisel tekivad küll zoospoorid, kuid need ei välju emaraku kestast, vaid asetuvad juba seal uueks, emarakuga sarnanevaks tsönoobiumiks. Suguline protsess on isogaamne. Sügoot idaneb alles pärast puhkestaadiumi, tema sisust tekib palju zoospoore, millest igaüks kujuneb omapäraseks hulknurkseks kehaks, mida nimetatakse p o l ü e e d r i k s. Polüeedri sisu jaguneb uuesti teatavaks hulgaks zoospoorideks, mis polüeedri sees moodustavad uue tsönoobiumi.



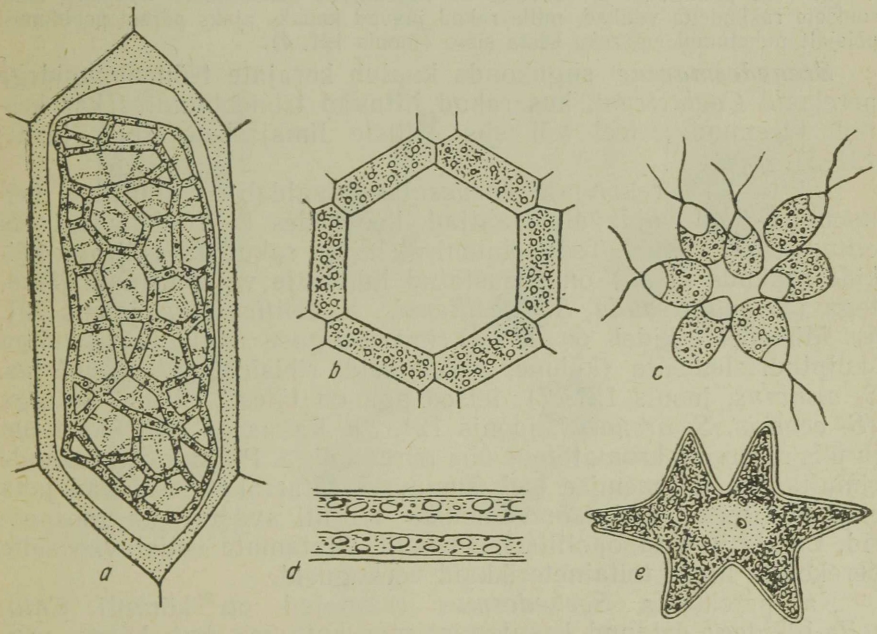
Joonis 121. *Chlorococcophyceae:*

1. Characium acuminatum. 2. Pediastrum duplex. 3. Chlorella vulgaris: a — vegetatiivne rakk; *b* — rakk autospooridega; *c* — autospooride vabanemine. *4. Oocystis* sp. *5. Coelastrum cambricum. 6. Scenedesmus quadricauda. 7. Scenedesmus granulatus. 8. Scenedesmus ecornis.*

Pediastrum on omapäraste sarviliste või tähtjate, ühes tasapinnas astsevate rakkudega tsönoobiume moodustav perekond. Selle perekonna liike võime leida nii planktonis kui ka bentoses ja epifüütonis, sageli esinevad nad kõrgema saproobsusega vetes.

Vesivõrk (*Hydrodictyon*) võib moodustada kuni paarikümne sentimeetri (harva kuni 1 m) pikkusi tsönoobiume, kus rakkude arv võib ületada paarkümmend tuhat. Rakud on vesivõrgul silinderjad, seinmise plaatja kromatofooriga, mis vanemates rakkudes muutub võrkjaks. Kromatofooril on rohkesti pürenoide. Noortes rakkudes on ainult üks tuum, vanemad rakud on aga hulgatuumalised. Suguta paljunemine toimub eespool kirjeldatud viisil, sugulisel paljunemisel esineb isogaamia, gameedid väljuvad emarakust erilise ava kaudu, kopuleeruvad ja moodustavad puhkeeose (spoori välimuse ja funktsiooniga puhkerakke nimetatakse siin hüpnospooriks ja hüpnosügoodiks), mis idanedes annab alguse kahele kuni viiele üsna suurele zoospoorile. Nendest tekivad omakorda polüeedrid ja edasine arenemine toimub nii, nagu eespool kirjeldatud (joonis 122, *a—e*). Harilik vesivõrk (*Hydrodictyon reticulatum*) esineb kosmopoliitselt, eelistades mõõdukalt reostunud veekogusid (järvi, tiike või aeglase vooluga jõgesid ja ojasid).

Sugukonda ***Oocystaceae*** kuuluvad organismid ei moodusta tsö-



Joonis 122. *Hydrodictyon reticulatum:*
a — noor tsönoobium emarakus; *b* — rakkude liitumine tsönoobiumiks; *c* — zoospoorid; *d* — vegetatiivse raku pikilõik; *e* — polüeeder.

noobiume, vaid esinevad kas üksikult või kolooniatena. Paljunevad autospooride abil ja väga intensiivselt. Mitmesuguste jätkete, rakke ümbritseva lima ja mõõduka suuruse tõttu püsivad nad hästi planktonis, kandudes sinna tavaliselt kaldavööndist. Eriti massiliselt võivad selle sugukonna esindajad areneda väikestes seisuveekogudes, ajutistes loikudes ja ka niiskel mullal. Tuntuimaks perekonnaks on *Chlorella*. Peale eespool toodud looduslike leiukohtade võivad selle perekonna liigid elada sümbioosis alamate loomadega (*Zoochlorella*) ja samblikes. Kiire paljunemise, valguse efektiivsema kasutamise, intensiivse kasvu ja toitumistingimuste muutmisel tugevasti muutuva ainevahetuse tõttu on nad koos mitmete teiste perekondadega laboratooriumikultuurideks nii taimede ainevahetuse uurimisel kui ka kõrgeväärtusliku orgaanilise aine saamiseks tööndusliikes masskultuurides. Morfoloogiliste ja füsioloogiliste kriteeriumide alusel on eraldatud üle poolesaja liigi, mille süstemaatilist kuuluvust ei ole aga enamasti võimalik kuigi suure tõenäosusega kindlaks teha. Kultuurides kasvatatakse peamiselt *C. vulgaris*'e, *C. ellipsoidea*, *C. terricola* jt. tüvesid (joonis 121, *3*).

Samas sugukonnas esineb ka *Chlorella*-perekonnaga fülogeneetiliselt paralleelne, klorofüllita haru — perekond *Prototheca*. *P. zopfi* jt. liigid esinevad toiteaineterikastes vetes, kust neid on eraldatud laboratooriumi- ja masskultuurideks.

Järvede planktonis ja soovetes on sagedaseks perekonnaks *Oocystis*, ellipsoidsete rakkudega vetikad, mille rakud jäävad kauaks ajaks pärast pooldumist põisjalt puhetunud emaraku kesta sisse (joonis 121, *4*).

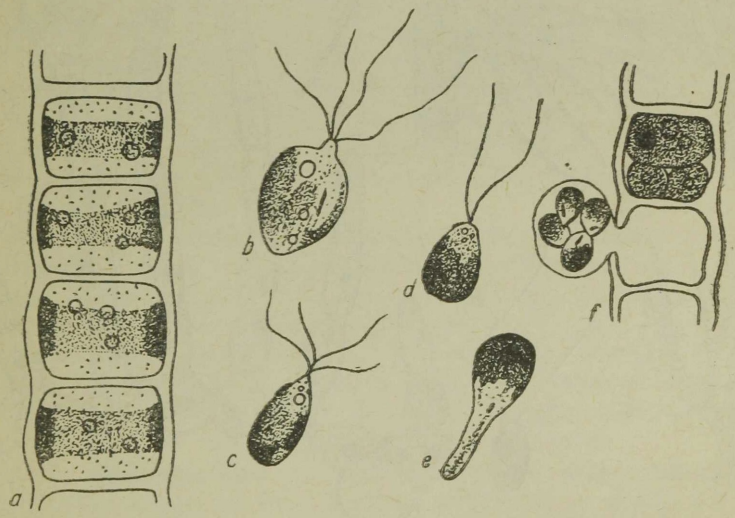
Scenedesmaceae sugukonda kuulub kerajate tsönoobiumidega perekond *Coelastrum*, kus rakud liituvad tsönoobiumiks kas kestade kleepumise teel või siis eriliste limajätkete abil (joonis 121, *5*).

Liigirikka perekonna *Scenedesmus* (sisaldab üle 150 liigi) tsönoobiumid on valdavalt plaatjad, koosnedes 2—16 käävjast või ellipsoidsest rakust. Tsönoobiumi otsmised rakud (sageli aga kõikide rakkude otsad) on varustatud lühemate või pikemate jätketega (*S. quadricauda*, *S. brasiliensis*, *S. denticulatus*, joonis 121, *6*). Mõnedel liikidel on kestal mitmesuguse kuju ja asendiga skulptuurielemente (kühme, paksendeid, ribisid) (*S. granulatus*, *S. armatus*, joonis 121, *7*), teised aga on täiesti sileda kestaga (*S. ecornis*, *S. arcuatus*, joonis 121, *8*). Rakus on neil üks tuum ja üks seinmine kromatofoor ühe pürenoidiga. Paljunevad rakkude simultaanse jagunemise teel, kusjuures tütarrakud asetuvad juba emaraku sees uueks tsönoobiumiks. Hiljuti avastati ka zoospoorid. Laiale ja kosmopoliitsele levikule vaatamata eelistavad selle perekonna liigid toitaineterikkaid veekogusid.

Ka perekonna *Scenedesmus* esindajad on kõrvuti *Chlorella*-liikidega leidnud kasutamist masskultuuris kui kõrge produktiivsusega organismid. Intensiivselt segatavates masskultuurides ei esine rakud aga mitte tsönoobiumides, vaid üksikult.

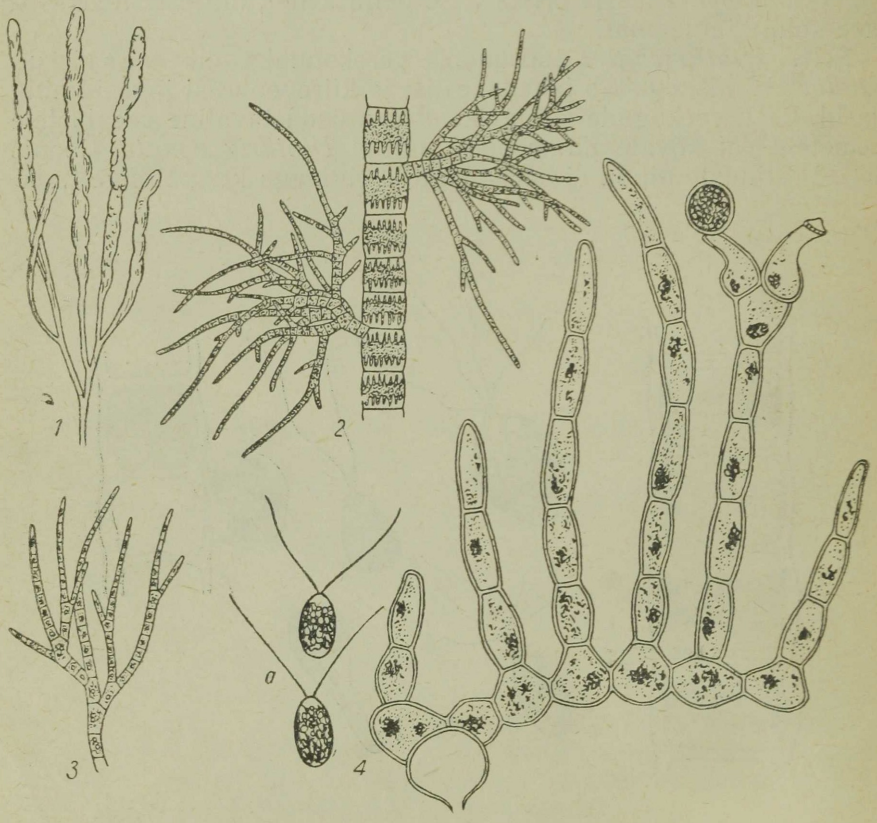
Niitjad või niitjast tüübist tekkinud heterotrihhaalse ja ka plaatja tallusega vetikad. Lihtsamatel esindajatel lagunevad niidid kergesti kuni üksikuteks rakkudeks. Niitrohevetikate rakud on ühetuumalised, enamasti ühe seinmise kromatofooriga. Taime elu vältel võib tallus kasvada kas kõigi rakkude jagunemise tulemusena või säilitavad pooldumisvõime ainult teatavad rakud talluses. Suguta paljunemine toimub kahe- või neljaviburiliste zoospooride abil, mõningatel liikidel võivad tekkida ka liikumatud aplanospoorid. Sugulisel paljunemisel on rühmas tuntud nii iso-, hetero- kui ka oogaamia. Sügoodist kujunenud puhkerakk jaguneb hiljem neljaks zoospooriks (reduktsioonjagunemine). Esineb nii isomorfset kui ka heteromorfset faaside vaheldust (esimene näiteks perekondades *Ulva* ja *Draparnaldiopsis*, teine perekonnas *Stigeoclonium*). Klassis eristatakse nelja seltsi, millest siin käsitleme kolme tähtsamat.

Seltsi ***Ulothrichales*** tuntumaks perekonnaks on vesijuus (*Ulothrix*), mis asustab jahedaveelisi ja kiirevoolulisi jõgesid ning ojasid. Eesti veekogude kaldavööndis on üsna tavaline veealustele esemetele või kõvale pinnasele kinnituv *Ulothrix zonata* (joonis 123). Vesijuuste niidid ei harune, pürenoididega kromatofoor paik-



Joonis 123. *Ulothrix zonata*:
a — tükk niidist; *b* — makrozoospoor; *c* — mikrozoospoor; *d* — gameet; *e* — zoospoori idanemine; *f* — zoospooride teke.

neb rõngaga rakuseina ääres. Paljunemisrakud võivad tekkida peaaegu kõigist talluserakkudest, välja arvatud kõige alumine, mis funktsioneerib kinnitusorganina. Suguta paljunemisel tekivad emarakkudes kahesugused zoospoorid, nn. makrozoospoorid (nelja viburiga), mida tekib ühes rakus 1—4, ja mikrozoospoorid (kahe või nelja viburiga), mida tekib ühes rakus suuremal hulgal. Sugulisel paljunemisel liituvad eri tallustelt pärinevad kaheviburilised gameedid (esineb füsioloogiline heterotallism), kusjuures esialgu säilivad diploidsel sügoodil kõik neli viburit. Puhkeperioodiks kaotab sügoot viburid ja kattub paksude kestadega. Idanemisel võivad sügospoorist tekkida kas zoospoorid või aplanospoorid. Uus niit, mis viimastest kujuneb, on haploidne. Vesijuus võib paljuneda ka niidi jagunemise teel osadeks.



Joonis 124. Niitrohevetikad:

1. Enteromorpha intestinalis. 2. Draparnaldia glomerata. 3. Chaetophora elegans. 4. Trentepohlia aurea, tõusvate harudega niit, ühel harul 2 kanderakku, neist ühel sporangium, horisontaalsel niidil tühjenenud gametangium, *a* — gameedid.

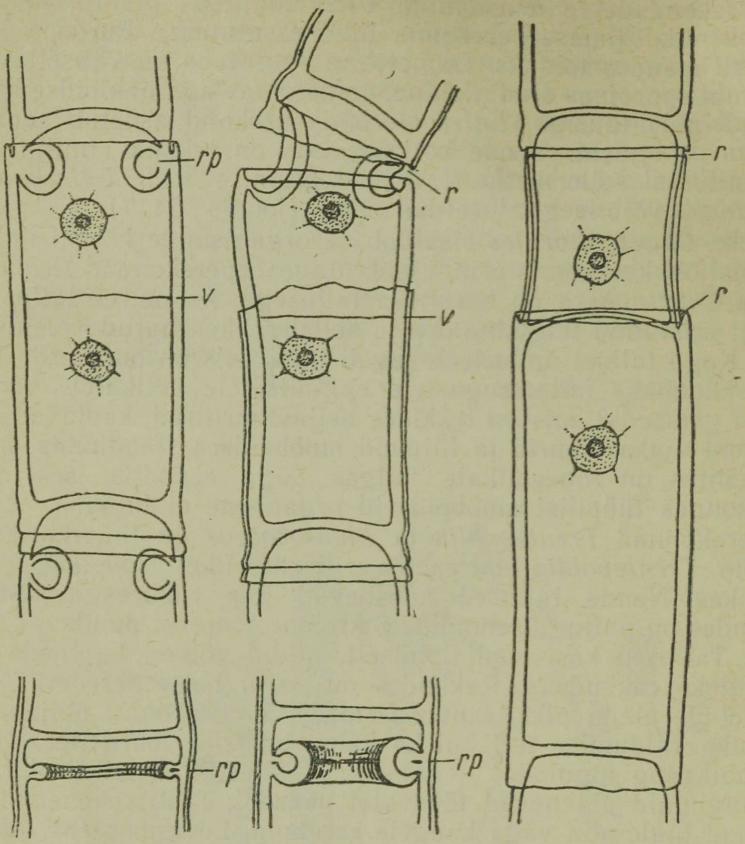
Perekondadesse *Prasiola* ja *Ulva* kuuluvad plaatja tallusega organismid. Viimase perekonna liike kasutatakse Euroopa läänerannikumaades toiduks. Gameto- ja sporofaas on väliselt sarnased, kuid sporofaas on diploidne, gametofaas aga haploidse kromosoomide-garnituuriga. *Enteromorpha* perekond asustab soolaseid ja riimveekogusid. Nende kotjas tallus on tekkinud mitmekihilisest tallusest selle keskosa matsereerumise teel. *Enteromorpha intestinalis* võib isegi alusel haruneda (joonis 124, *1*).

Selts ***Chaetophorales*** sisaldab veeorganismide kõrval mitmeid tüüpilisi õhukeskkonna esindajaid. Mageveeperekonnad *Draparnaldia* ja *Chaetophora* on haruneva tallusega, kusjuures talluses on selgelt eristunud telgmine osa ja sellel rohked harud (joonis 124, *2, 3*). Kogu tallust ümbritseb sageli lima, mis on omakorda heaks elukeskkonnaks mitmesugustele epifüütsetele vetikatele. *Draparnaldia* gameedid, mis on tekkides neljaviburilised, kaotavad kopulatsiooni ajaks viburid ja liituvad amöboidses staadiumis. Mainitud nähtus on rohevetikate hulgas väga erandlik, sest selles hõimkonnas tüüpilisi amöboidseid organisme ei tunta.

Perekonnad *Trentepohlia* ja *Pleurococcus* on tüüpilised aerobiondid. *Trentepohlia*-liike esineb eriti rikkalikult troopikas ja lähistroopikas. Nende tallused koosnevad ühe rakureaga niitidest. Rakkudes on palju pürenoidideta kromatofoore ja puuduvad vakuoolid. Tallused kasvavad tipmiselt, niidid võivad laguneda isegi üksikuteks rakkudeks. Rakkudes on palju hematokroomi ja nad võivad üle elada pikki kuivusperioode. *Trentepohlia* paljuneb nii rakkude eraldumise teel kui ka kahe- ja neljaviburiliste zoospooride abil ning suguliselt — kaheviburiliste isogameetide abil. Zoosporangiumid paiknevad tõusvatel harudel; lahti rebenenud, võivad nad tuule abil väga kaugele kanduda. Levinumateks liikideks on *T. aurea* ja *T. umbrina,* mis esinevad kividel, müüridel, puutüvedel ja kaljudel. Mõned liigid esinevad ka sümbiontidena samblikes (joonis 124, *4*).

Perekond *Pleurococcus* on oma esialgse keskkonna niivõrd minetanud, et ei ole võimeline enam veekeskkonnas kasvama. Paljunemisviisidest on säilinud ainult rakkude jagunemine, kusjuures pooldunud rakud jäävad tavaliselt kahe- või neljakaupa kokku. Ka pikaaegsel kuivamisel ei muutu rakusisu mingil määral ja säilitab eluvõime. Eluks vajaliku veevaru hangib *Pleurococcus* täielikult õhuniiskusest, vetikate kihile tilkadena langev vihmavesi aga ei märga vetikaid ja voolab nendelt täielikult maha.

Seltsis ***Oedogoniales*** on niitrohevetikate klassi omapäraseim ja magevetes kõige laiemalt levinud perekond — p a i s v e t i k a s (*Oedogonium*). Ühetuumalised silinderjad või lainelise seinaga vegetatiivsed rakud moodustavad mitteharunevaid niite. Kromatofoor on võrkjas ja piki rakku suunduvate paeltega ning paljude pürenoididega. Raku keskosas paikneb suur rakumahlaga vakuool. Pooldumisvõime säilib ainult mõnedel niidirakkudel ja avaldub



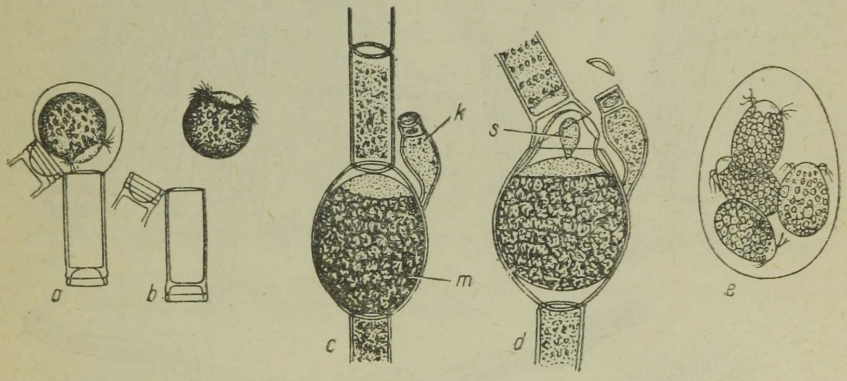
Joonis 125. Paisvetika (*Oedogonium*) raku jagunemine:
rp — ringpaksend; *r* — rebenemiskoht; *v* — vahesein.

väga omapärasel viisil. Kõigepealt tekib poolduval rakul rakuseina siseküljel distaalse otsa läheduses tselluloosne ringpaksend (joonis 125). Siis jaguneb tuum ja tekib õhuke, poolik ja lahtine vahesein. Seejärel rebeneb emaraku kest tselluloosiringi kohalt ümberringi ja ringpaksend venib silinderjaks rakukestapikenduseks. Ristvahesein hakkab tõusma, kuni jõuab emaraku rebenenud kesta ülaotsani, kuhu kinnitubki. Rebenenud kesta serv aga jääbki rakukesta välispinnale pooldumisrõngana nähtavaks ja nende arvu põhjal võib eksimatult öelda, mitu korda rakk on pooldunud.

Suguta paljunemine toimub zoospooride abil, mis tekivad rakus üksikult, on ühes otsas varustatud viburitepärjaga ja väljuvad rakust kesta rebenemisel. Substraadile kinnitunud zoospoor ida-

neb, moodustades kinnitusketta või risoidilaadse organi ja vegetatiivse niidi.

Suguline paljunemine on paisvetikatel oogaamne, kuid kahesugune. Ühtedel arenevad anteriidid (isasgametangiumid) tavalistest vegetatiivsetest rakkudest, teistel aga spetsiaalsetes kääbus-isastaimedes. Igas anteridiaalrakus tekib 1 või 2 spermatosoidi, mis on väliselt zoospooride sarnased. Oogoonid tekivad omapäraste laienenud rakkudena kas interkalaarselt või terminaalselt. Viljastumine toimub spetsiaalse ava kaudu. Kääbus-isastaimedega liikidel kujunevad mõnedest vegetatiivsetest rakkudest nn. androsporangiumid, milles rakusisu moodustab mõned androspoorid (3—4). Need ujuvad nagu tavalised zoospooridki oogooni juurde ja idanevad sellel, andes alguse nelja-viierakulisele isastaimele. Kääbus-isastaime terminaalne rakk funktsioneerib juba anteriidina ja viljastumine toimub nagu eelmiselgi tüübil. Androsporangiumid ja oogoonid tekivad osal liikidel samadel isenditel (günandria), osal aga eri isenditel (idioandria, joonis 126).



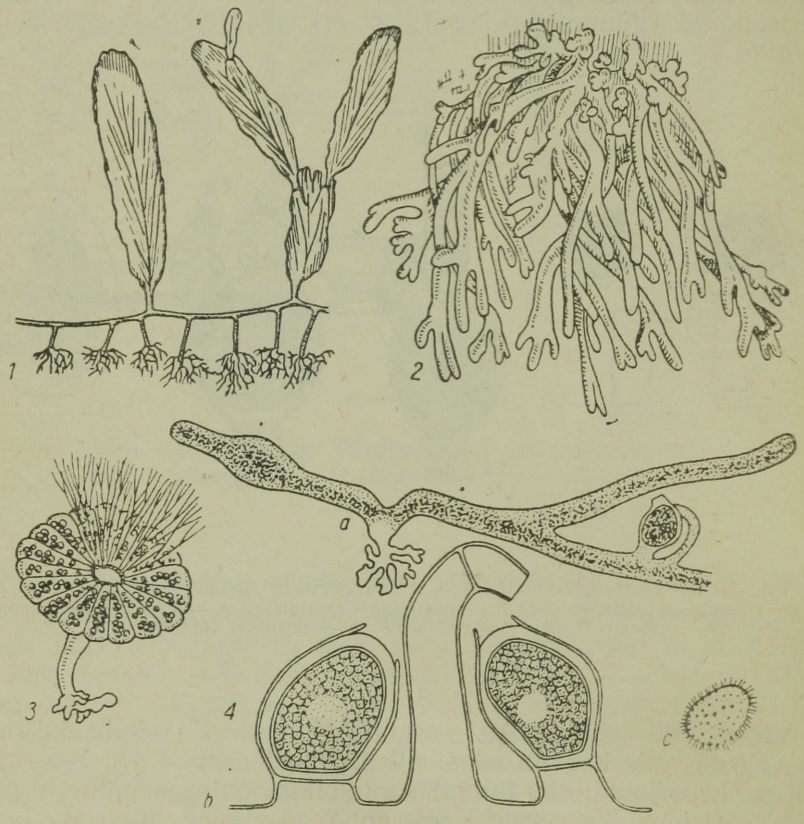
Joonis 126. Paisvetika (*Oedogonium*) paljunemine:
a, b — zoospoori väljumine; *c, d* — munaraku viljastamine, *k* — kääbus-isastaim; *m* — munarakk; *s* — spermatosoid; *e* — oospoori idanemine

Viljastatud munarakust areneb kahe- või kolmekestaline oospoor, mis kasvab edasi alles pärast aastast või isegi pikemat puhkeperioodi; siis toimub ka reduktsioonjagunemine ja ühest oospoorist tekib 4 zoospoori, mis annavad alguse uutele isenditele.

KLASS MÕIKROHEVETIKAD — *SIPHONOPHYCEAE*

Mõikrohevetikate klassi kuuluvad makroskoopilise tallusega mõikja (sifonaalse) ehitusega, enamikus soojades meredes esinevad organismid. Taimede suurusele vaatamata ei esine tallusel rakuvaheseinu ja kasv toimub kestamaterjali, plasma, tuumade ja terakujuliste kromatofooride arvu suurenemisena. Lihtsaimad mõikrohevetikad on keraja tallusega, komplitseerituma ehituse puhul on tallus põisjate harudega ning spetsialiseerunud assimileeriva ja mehaanilisteks ülesanneteks kohastunud talluseosadega. Kromatofoorides esineb peale tavaliste pigmentide veel erilist ksantofülli, sifoniini ja sifonoksantiini. Suurimad mõikrohevetikad võivad kasvada kuni meetri pikkuseks. Paljudel ladestub talluses lupja, nii et need vetikad osalevad isegi korallriffide kujunemises.

Paljunemine toimub zoospooride ja aplanospooridega ning suguliselt. Vanimaid mõikrohevetikaid on leitud triiase ja kriidiajastu lademetest, mõningad rühmad (*Coelosphaeridium*) pärinevad alamsilurist, perekond *Gyroporella* aga mesozoikumist.



Joonis 127. Mõikrohevetikad:

1. Caulerpa prolifera. 2. Codium tomentosum. 3. Acetabularia moebii. 4. Vaucheria sessilis: a — risoidi ja paljunemisorganitega taim; *b* — oogoonid oospooridega ja tühjenenud anteriid; *c* — zoospoor.

Merevormidest vääriks märkimist troopiline perekond *Caulerpa*. Protoplastis esinevad nii rohelised kromatofoorid kui ka värvuseta leukoplastid, mis tekitavad tärklist. *Caulerpa*-liigid võivad paljuneda nii talluse tükeldumise teel kui ka gameetide kopulatsiooni tulemusena. Tuntuim on Vahemeres kasvav liik *C. prolifera* (joonis 127, *1*). Vetika lehterjaid talluseharusid läbivad omapärased tselluloossed väädid, mis säilitavad talluse püsivat kuju.

Perekond *Codium* esineb kõigis meredes Arktikast troopikani. Talluse kuju on eri liikidel väga varieeruv. Suguline paljunemine toimub kaheviburiliste heterogameetide kopulatsioonina. *C. tomentosum* on dihhotoomselt harunenud ja võib kasvada kuni poole meetri pikkuseks (joonis 127, *2*).

Acetabularia seenelaadsed tallused on levinud troopilistes ja subtroopilistes meredes. Taimed saavutavad normaalse välimuse 2—3-aastaselt, kusjuures esimesel aastal areneb ainult torujas peavars, teisel selle ülaosas männasjad harud ja kolmandal aastal arvukad kiirjalt paiknevad paljunemisharud (joonis 127, *3*).

Maismaavetikatest väärib nimetamist perekond *Vaucheria* — nuivetikas, mille süstemaatiline kuuluvus on mõningal määral problemaatiline. Pigmentide poolest ja tärklise puudumisega läheneb see rühm eriviburvetikatele, tüüpiline oogaamia aga, mis selles perekonnas esineb, on teatavasti iseloomulik paljudele rohevetikatele ja puudub täielikult eriviburvetikatel.

Tallus on nuivetikatel torujas, hulga tuumade ja väikeste kromatofooridega. Suguta paljunemine toimub omapäraste paljuviburiliste zoospooride abil. Need tekivad harude tippudes olevates tallusejämendites, mis eralduvad ülejäänud tallusest vaheseinaga. Eri pikkusega viburid asetsevad paaridena; iga viburipaari all on üks tuum. Kogu see moodustis tervikuna on tekkinud tõenäoliselt tavaliste kaheviburiliste zoospooride liitumise teel. Maismaavormidel võivad tekkida ka viburiteta spoorid.

Anteriidid ja oogoonid tekivad lühikestel külgharudel, mis analoogiliselt sporangiumidega eralduvad ülejäänud tallusest vaheseinaga. Oogoonid on tavaliselt ümara või ellipsoidse kujuga, anteriidid nende naabruses aga kepjalt kõverdunud. Valminud oogoon on ühetuumaline, kusjuures pole teada, kas oogooniks eraldubki ainult selline osa protoplastist, kus on vaid üks tuum, või degenereeruvad teised tuumad selles. Anteriidi eraldunud ülaosas (joonis 127, *4*) kujuneb rohkesti kaheviburilisi spermatosoide (ka siin pole viburid ühepikkused), mis väljuvad ava kaudu ja pääsevad munarakuni oogooni ülaosas oleva ava kaudu.

Nuivetikaid esineb kogu maakeral peamiselt lubjavaestes magevetes ja maapinnal, vähesed liigid asustavad ka meresid.

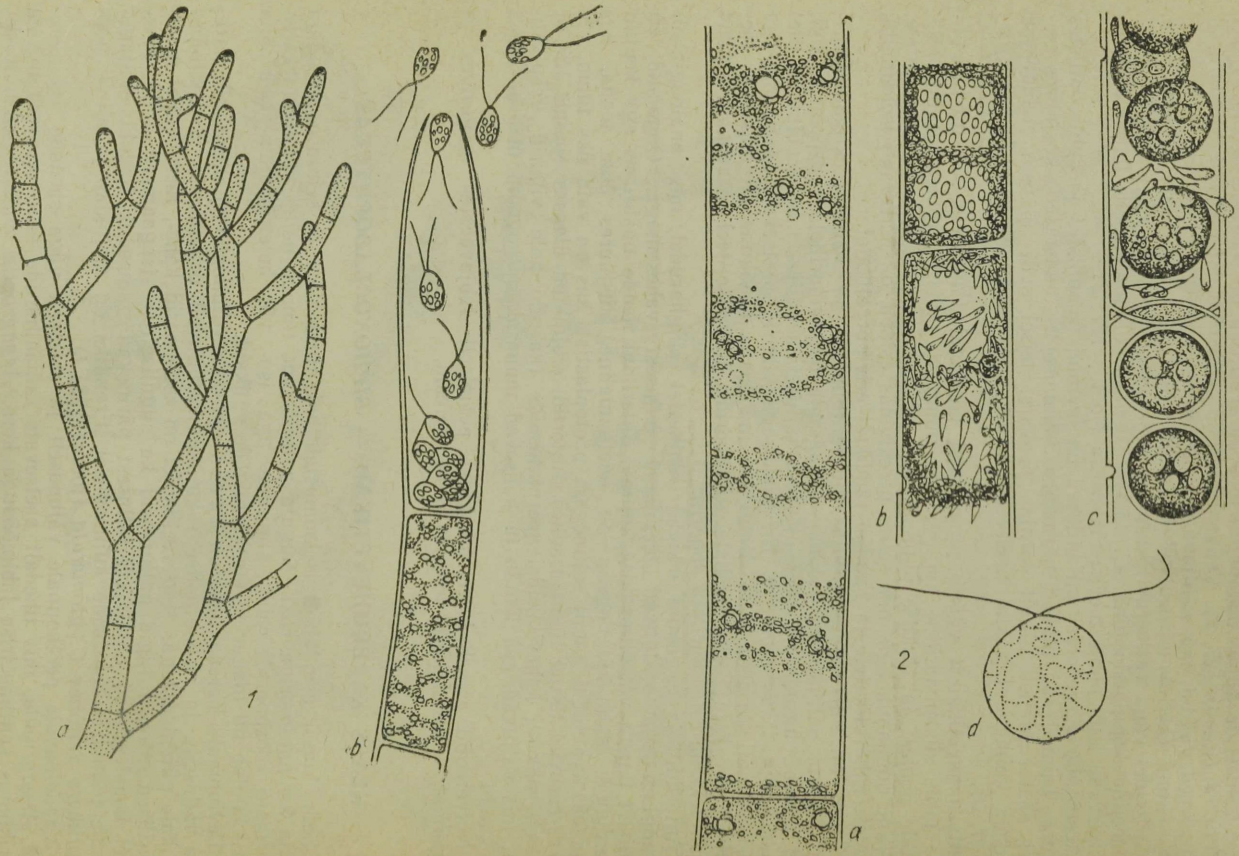
KLASS KARE ROHEVETIKAD — *SIPHONOCLADOPHYCEAE*

Selle klassi esindajaid iseloomustab hulgatuumaline ja seinmise asendiga võrkja kromatofooriga rakk. Suguta paljunemine toimub nelja- või harva kaheviburiliste zoospooride abil, suguline aga iso- või heterogaamia teel. Siia klassi kuulub nii magevete kui ka merede vetikaid.

Levinumaks perekonnaks on karevetikas (*Cladophora*) põõsasjalt haruneva tallusega ja risoidilaadse raku abil kinnituvad organismid. Kromatofoor arvukate pürenoididega. Mageveeliikidel on zoospoorid kahe-, mereliikidel neljaviburilised. Mõned liigid paljunevad ka suguliselt — isogaamselt, kuid omavahel kopuleeruvad ainult eri tallusest pärinevad gameedid. Reduktsioonjagunemine toimub zoospooride kujunemisel. Erandiks on diploidne ja ainult zoospooridega paljunev *C. glomerata* (joonis 128, *1*).

Vaadeldavale perekonnale välimuselt ja ehituselt väga sarnane on perekond *Aegagropila*, mis tihedalt asetsevate radiaalharude tõttu moodustab kuni paarikümne sentimeetrise läbimõõduga kera. *Aegagropila sauteri* esineb Kesk-, Põhja- ja Ida-Euroopa järvedes.

Kare- ja juusrohevetikate klasside vahepealseteks organismideks on ka perekonna *Sphaeroplea* liigid. Rakuehitus, kromatofoori asend rakus ja mitte-



Joonis 128. Mõikrohevetikaid:

1. Cladophora glomerata: *a* — osa tallusest, *b* — zoospooride teke. *2. Sphaeroptea annullina*; *a* — vegetatiivne niit; *b* — spermatosoidide teke; *c* — viljastuvad munarakud; *d* — viburitega emasgameet.

harunev niit lähendavad neid juusrohevetikatele, paljutuumalisus aga lubab perekonna arvata karerohevetikate hulka. Kromatofooridel esinevad pürenoidid spiraalselt ridadena. *Sphaeroplea* paljuneb ainult niitide jagunemise teel ja suguliselt (oogaamselt), kusjuures gametangiumidena funktsioneerivad tavaliselt vegetatiivsed rakud. Eestis on levinud *S. annulina* (joonis 128, *2*).

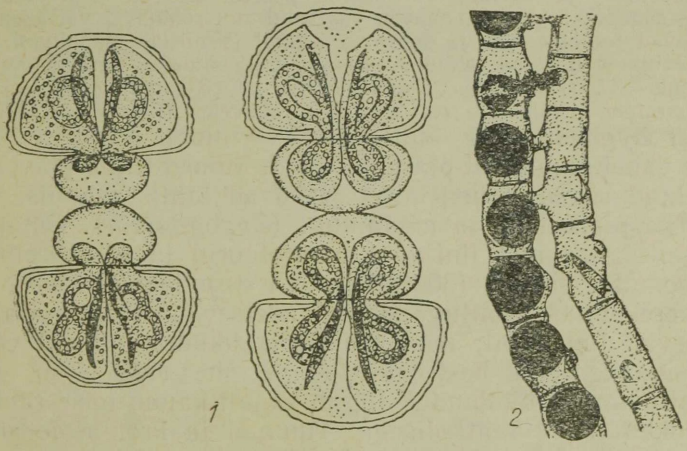
ALAMHÕIMKOND IKKESVETIKAD — *CONJUGATOPHYTINA*

Ikkesvetikate alamhõimkonda kuuluvad ühetuumalised vetikad, millel arenemistsüklis täielikult puuduvad viburitega paljunemisstaadiumid ja esineb omapärane suguline paljunemine, mida nimetatakse konjugatsiooniks. Sel puhul liituvad kahe kopuleeruva raku amöboidsed protoplastid, mis siin täidavad gameetide ülesandeid. Kopulatsiooni produktina tekib liigiti kujult erinev üherakuline paksukestaline diploidne sügoot. Idanemisel (pärast teatavat puhkeperioodi) tekib ühest sügoodist üks kuni neli uut haploidset isendit.

Mõningatel juhtudel piirdub paljunemine ainult rakkude pooldumisega ristsuunas raku pikiteljega, erandlikuks nähtuseks on aplanospooride ja partenospooride teke.

Ühe või mitme pürenoidiga tugevasti liigestunud kromatofoorid asetsevad enamasti raku keskel (telgmiselt).

Rakukesta ehitus on varieeruv: esineb nii tervekestalisi kui ka segmenteeritud kestaga vorme; kest võib olla sile või keerukalt skulptuurne, pooridega või ilma nendeta.



Joonis 129. Ikkesvetikaid:
1. Cosmarium sp., raku pooldumine. *2. Spirogyra maxima* konjugatsioon.

Enamik ikkesvetikatest on üherakulised või koloonialised organismid, niitjaid on suhteliselt vähe ja paljudel nendest esineb tendents jaguneda üksikuteks rakkudeks.

Ikkesvetikate hulka kuulub umbes 5000 liiki. Nad esinevad magevees ja mõningad ka aerobiontselt.

Alamhõimkond jaotatakse kaheks klassiks: *Saccodermophyceae* ja *Placodermophyceae*. Esimesse klassi kuuluvad organismid terve ühe- või kahekihilise, suuremate poorideta kestaga. Raku jagunemine ei toimu alati samas raku piirkonnas, rakkude keskosas puuduvad soonistused. Teise klassi vetikatel on rakukestad aga segmenteeritud ja koosnevad mitmest osast. Selgelt on eristunud kaks kesta kihti ja poorid. Raku jagunemine toimub enamasti ühes piirkonnas ja noored poolrakud tekivad alati kahe vana poolraku vahel (joonis 129). Paljude selle klassi esindajate rakud on tsentraalse soonistusega.

Esimesse klassi kuulub kolm seltsi: *Mesotaeniales*, *Zygnemales* ja *Gonatozygales*, kusjuures viimases seltsis võime leida mõlema klassi tunnuseid. Teise klassi aga kuulub alamhõimkonna suurim selts *Desmidiales* (ca 4500 liiki).

KLASS *SACCODERMOPHYCEAE*

Seltsi ***Mesotaeniales*** kuuluvad kõige primitiivsemad ikkesvetikate esindajad. Lihtne on nii raku ehitus kui ka poorideta ja skulptuurita ühekihiline rakukest. Sageli eritub rakkude ümber rohkelt lima. Kromatofoori ehituses võib eristada 5 tüüpi: 1) telgmine, plaatjas, terveservane või sisselõigetega ja sissekäändunud servaga (*Mesotaenium*); 2) telgmine, plaatjas, mõnikord pikiribadega, keskosas sisselõikega (tuuma jaoks, *Roya*); 3) tsentraalne pürenoide kandev osa ja sellelt lähtuvad radiaalsed plaatjad väljakasved või ribid (*Netrium*); 4) tsentraalne osa ja sellelt lähtuvad spiraalsed ribid (*Spirotaenia obscura*); 5) seinmine, lintjas, spiraalselt asetsev.

Paljunevad pooldudes. Sügoodid tekivad kolmel viisil. 1. Kõrvuti asetsevatel rakkudel tekib konjugatsioonikanal ükskõik kus (tavaliselt piirkonnas, kus rakud asetsevad teineteisele lähemal). Sügoot tekib kopulatsioonikanalis. 2. Kanalid tekivad samuti kus tahes, kuid õhematest rakukestadest tingituna kujuneb sügoot kanalis ja mõlemas kestas. 3. Konjugeeruvad rakud jagunevad, kestad limastuvad ja kaovad, eri rakkude pooled liituvad paarikaupa, nii et tekib kaks sügooti. Idanedes annavad sügoodid siin rühmas 2 või 4 uut isendit.

Kasvavad turbasamblas ja soovetes, seintel ja niiskel maapinnal, mägedes kaljudel. Mitmeid liike on leitud ka igilumelt. Levinumad perekonnad on *Netrium* (joonis 130, *1*) soovetes, *Cylindrocystis* esineb sageli soodes ja niiskel mullal, *Spirotaenia* happelise reaktsiooniga rabavetes (joonis 130, *3*).

Seltsi ***Zygnematales*** kuuluvatel vormidel niidid ei haru ne, rakkude vahel puuduvad plasmodesmid. Mõned liigid elavad kinnitunult, kuid risoidi rebenemisel jätkavad lahtist eluviisi. Võivad esineda ka planktonis ja maapinnal (*Zygogonium*). Omapäraselt spiraalselt keerdunud lintjad kromatofoorid ja tsentraalne tuum on iseloomulik suures (300 liiki) keermikvetika (*Spirogyra*) perekonnas. Konjugatsioonil asetsevad niidid paralleelselt ja ühinevad lima abil; naaberniitide rakkudel tekivad vastakuti kopulatsioonikanalid, kest lahustub ja ühe raku sisu, mis on vahepeal ümaraks tõmbunud, liigub kanali kaudu teise rakku ning sulab kokku teise omataolisega. Tuumad ja kromatofoorid säilivad iseseisvalt. Tuumade liitumine toimub vahetult enne sügospoori idanemist. Konjugatsiooniprotsess kulgeb umbes 24 tunniga. Paljude konjugatsioonikanalite esinemisel tekib kahest nii-

dist nagu redel (redelkonjugatsioon, joonis 129, *2*), kus üks niit funktsioneerib +, teine – niidina). Esineb ka külgkonjugatsiooni, kus liituvad sama niidi kõrvuti asetsevate rakkude protoplastid. Idanemisel jaguneb sügoodi diploidne tuum neljaks haploidseks, neist kolm degenereeruvad.

Perekond *Zygnema* iseloomulikuks tunnuseks on kaks tähtjat, pürenoidiga varustatud kromatofoori, mille vahel asetseb tuum. Konjugatsioon toimub nagu keermikvetikalgi, kuid sügoot moodustub mõnedel liikidel kopulatsioonikanalis. Perekonda *Mougeotia* kuuluvad telgmise, plaatja kromatofooriga vetikad. Sügoot tekib kopulatsioonikanalis ja võib enda alla võtta ka osa emarakkude sisemusest. Mõnedel rakkudel ei tekigi kopulatsioonikanalit, rakud kõverduvad ja rakuseinad lahustuvad kokkupuutekohas.

KLASS *PLACODERMOPHYCEAE*

Seltsis ***Desmidiales*** (desmidieedel) koosnevad rakud kahest sümmeetrilisest poolest. Raku kuju on väga omapärane ja saavutab siin oma suurima liigestatuse kogu taimeriigi ulatuses. Peale paari perekonna on enamikul rakk keskosas ahenenud (kaelaosa — *isthmus*) ja rakupooli eraldab sügav sisselõige (*sinus*). Rakukest koosneb kahest eri vanusega ja kahekihilisest (harva kolmekihilisest) poolmest. Väline kiht on enamasti skulptuurne, sageli ka pooridega, mille kaudu eritub lima.

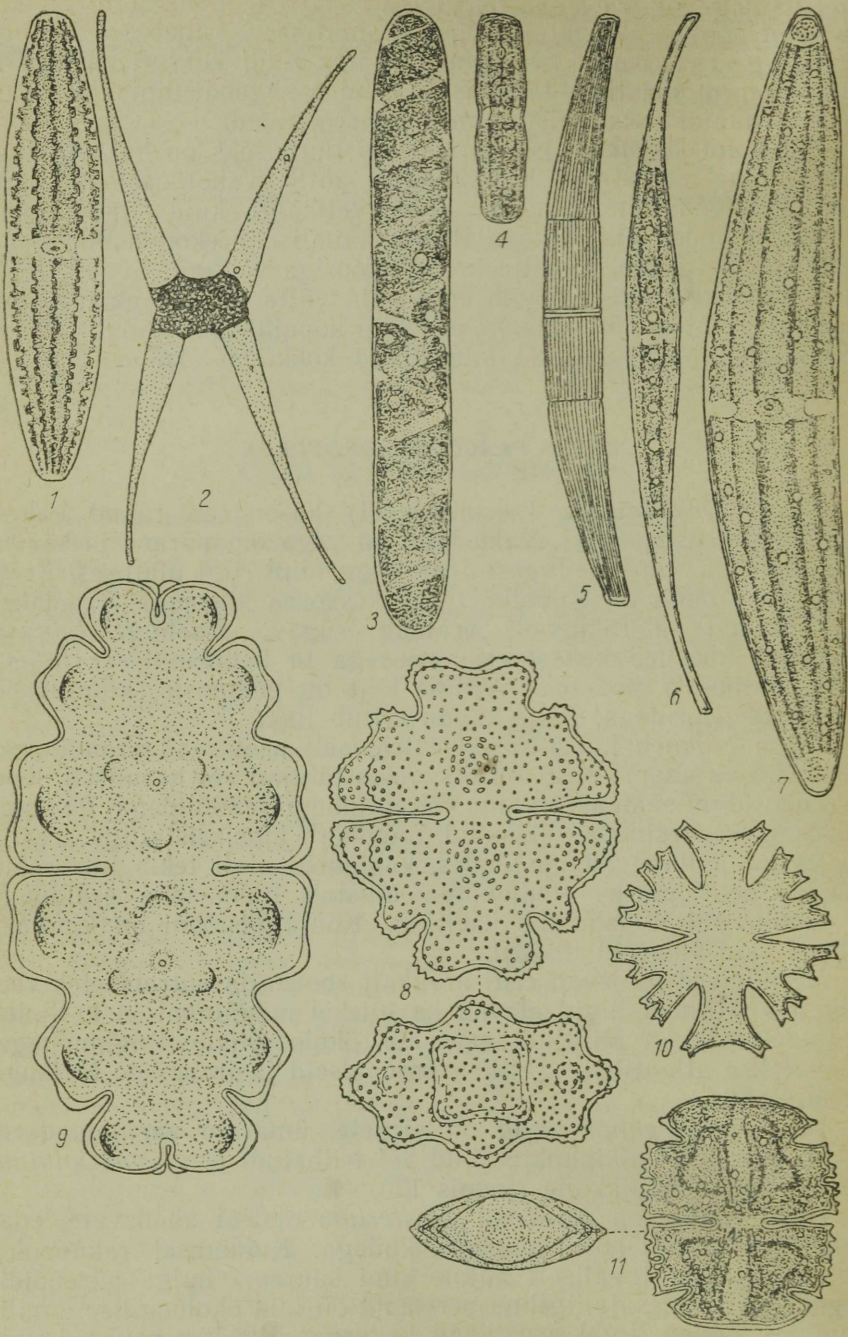
Tuum paikneb kaelaosas, tsentraalselt asetsevad kromatofoorid (neid on enamasti 2) on otsvaates tähtjad või harulised. Kromatofoorid on enamasti mitme või paljude pürenoididega. Rakkude otstes võivad esineda vakuoolid, mõnikord kipsikristalliga sees.

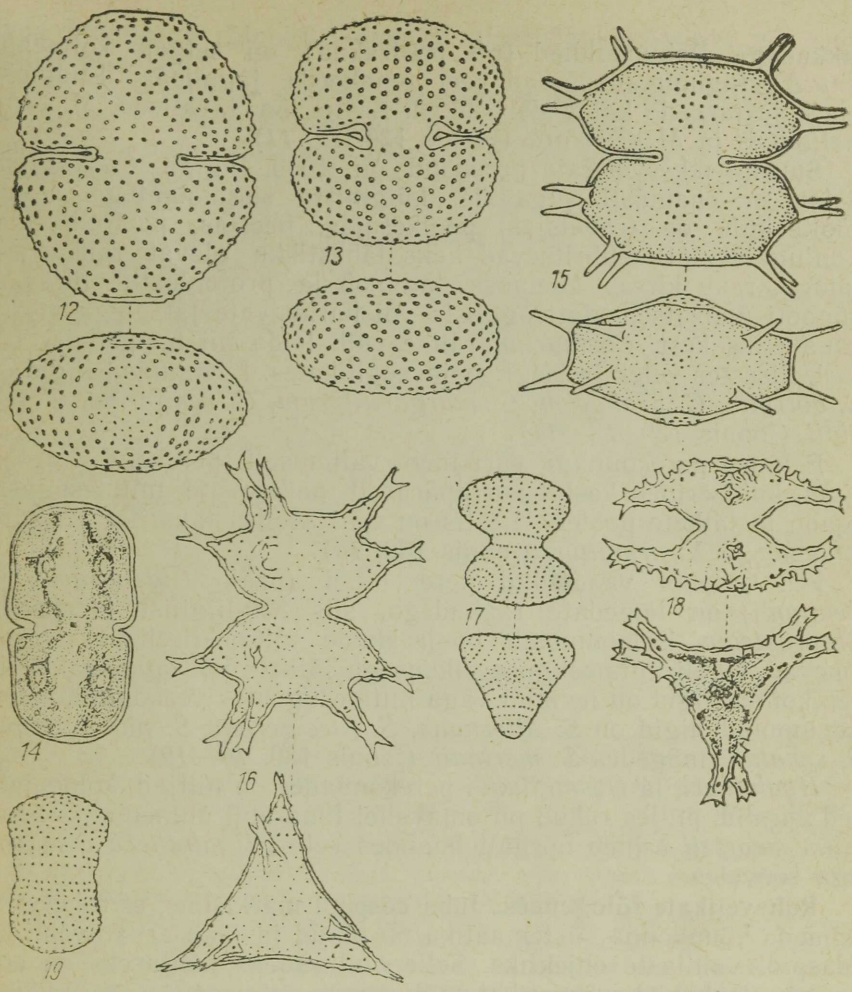
Rakud paljunevad pooldudes, kusjuures alati tekib tütarrakul puuduv pool juurde. Pooldumist alustab tuum, siis eralduvad kromatofoorid ja lahustub kaelaosa. Konjugatsiooni on kindlaks tehtud vaid vähestel liikidel.

Desmidieed esinevad eriti arvukalt soodes ja eutroofsetes veekogudes. Mitmed liigid elavad ka niiskel maapinnal ja kaljudel. Paljude levik on piiratud teatavate ökoloogiliste tingimustega. Eristatakse atlantilisi, arktilisi, boreaalseid ja troopilise levikuga desmidieesid.

Perekonna *Penium* liigid on sirgete, ümarate värtnalaadsete rakkudega. Kest pikipunkteeritud või triibatud. *P. spirostriolatum* on kuni 400 μm pikkune (joonis 130, *4*).

Hästi tuntav on perekond *Closterium* otstest ahenevate, enamasti poolkuujalt kõverdunud rakkudega. Kummaski rakupooles on kromatofoor tavaliselt mitme kuni suurema hulga pürenoididega. Ligi kolmesajaliigiline perekond on laia ökoloogilise amplituudiga; mõned liigid asustavad ka orgaaniliselt reostunud veekogusid (joonis 130, *5*—*7*). Niisama suure *Euastrum* perekonna


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11



Joonis 130. Ikkesvetikaid:

1. Netrium digitus. 2. Closterium kuetzingii konjugatsioon. *3. Spirotaenia condensata. 4. Penium exiguum. 5. Closterium striolatum. 6. C. rostratum. 7. C. lunula. 8. Euastrum verrucosum* külg- ja otsvaates. *9. Euastrum oblongum. 10. Micrasterias crux-melitensis. 11. M. truncata. 12. Cosmarium botrytis. 13. Cosmarium reniforme. 14. Cosmarium quadratum. 15. Xanthidium antilopaeum. 16. Staurastrum furcigerum. 17. S. punctulatum. 18. S. controversum. 19. S. meriani.*

liikide rakud on tipus enamasti sisselõikega. Kumbki rakupool on omakorda hõlmadeks liigestunud. Esinevad enamasti happelises keskkonnas, ei asusta reostunud veekogusid. Suuremad vormid *E. verrucosum*, *E. oblongum* (joonis 130, *8*, *9*). Perekonna *Micrasterias* liigid on komplitseeritud ehitusega, tugevasti liigestunud

rakkudega. Rakupoolmed (nn. poolrakud) on selgelt kolmehõlmased, külghõlmad võivad veel omakorda jaguneda. Enamasti soode ja järvede kaldavee asukad. Eestis on tavalised *M. crux-melitensis* ja *M. truncata* (joonis 130, *10*, *11*).

Suurim ikkesvetikate perekond on 1000 liigiga *Cosmarium*. Rakud on enamasti sügavate, külgmiste sisselõigetega. Rakupoolte kuju on trapetsjas, poolkerajas, neerjas, poolelliptiline. Konjugatsioonil ümbritsevad kaks lähestikku olevat rakku end limaga, raku kitsas kaelaosa laguneb ja protoplastid liituvad. Sügooti ümbritseb alati ogaliste või harunevate jätketega varustatud paks kest. *Cosmarium*'i-liike võib leida nii happelistes kui ka leelisestes vetes ja isegi soojaveeallikates. Levinumad liigid on *C. botrytis*, *C. granatum*, *C. margaritiferum*, *C. reniforme*, *C. turpinii* (joonis 130, *12—14*).

Eelmise perekonnaga sarnaneb välimuselt perekond *Xanthidium*, kuid erineb kestal korrapäraselt paiknevate mitmesuguste ogade ja jätkete poolest. Eestis on eriti soodes tavalised *X. antilopaeum* ja *X. armatum* (joonis 130, *15*).

Kui eespool vaadeldud perekonnad (peale *Closterium*'i ja *Penium*'i) on lamedate rakkudega, siis 800-liigilist perekonda *Staurastrum* iseloomustab poolrakkude mitmekiirelisus. Harud lõpevad sageli mitmesuguse pikkusega jätkete või ogadega. Selle perekonna liigid on levinud väga mitmesugustes veekogutüüpides. Levinumad liigid on *S. alternans*, *S. furcigerum*, *S. punctulatum*, *S. sebaldii*, mägedes *S. merianii* (joonis 130, *16—19*).

Hyalotheca ja *Desmidium*'i perekondades on niitjad, koloonialised vormid, milles rakud on omavahel lima abil ühinenud. *Desmidium swartzii* esineb nõrgalt hapudes vetes, *Hyalotheca dissilens* aga soovetes.

Rohevetikate fülogenees. Juba eespool märkisime, et rohevetiktaimede hõimkonna süstemaatika on olnud ja jääb arvatavasti ka edaspidi vaidluste objektiks. Selle olulisemaks põhjuseks on erinevad seisukohad rohevetikate põlvnemise selgitamisel ja üksikute rühmade tunnuste erinev hindamine. Mõnedes süsteemides on rohevetiktaimede hõimkonna klassideks pärisrohevetikad, ikkesvetikad ja mändvetikad, teisal aga eraldatakse kõik nimetatud rühmad omaette hõimkondadena. Need, kes tunnistavad viburitega organismide (monaadse ehitustüübi) primaarsust, väidavad, et viburite puudumine ikkesvetikatel on sekundaarne nähtus ja sellepärast pole mingit põhjust tõmmata teravat piiri pärisrohevetikate ja ikkesvetikate vahele. Mändvetikate asetamine rohevetikate hulka on tingitud rakuehituse sarnasusest (eriti karevetikatega).

On üsna tõenäoline, et ikkesvetikatel ja pärisrohevetikatel on ühised esivanemad, kuid nende rühmade eraldumine toimus perioodil, kus selles arenemissuunas ei esinenud veel monaadset ehitustüüpi. Mõlema alamhõimkonna ühised esivanemad olid tõenäoliselt veel amöboidse ehituse staadiumis. Seega on õigem eral-

dada nimetatud rühmad vähemalt alamhõimkondadena või isegi hõimkondadena.

Pärisrohevetikate alamhõimkonnas on üsna hästi jälgitav arenemisrida nii ehitustüüpide kui ka paljunemise alusel. Tavaliselt tuletatakse rohevetiktaimed hüpoteetilistest eellastest — primaarsetest fotosünteesivatest organismidest (need omakorda põlvneksid värvuseta heterotroofidest). Praegu elavate pärisrohevetikate hulgas on kahtlemata primitiivsemad klassi *Volvophyceae* esindajad, kuid ka nemad on arenemises ühe ehitustüübi võrra progresseerunud, võrreldes arvatavate eellastega. Edasises arenemises tekkisid keerukama ehitusega struktuurid ja toimusid kohastumised uute elutingimustega. Kadusid viburid (klassid *Tetrasporophyceae* ja *Chlorococcophyceae*) ja kujunesid hulkraksed organismid. Niit-, mõik- ja karerohevetikad arvatakse olevat põlvnenud üherakulistest viburvetikatest kas ripsrohevetikate või algrohevetikate kaudu. Kõrgeima arenemisastme saavutavad rohevetikate hulgas niitrohevetikate klassi heterotrihhaalse ehitustüübi esindajad (selts *Chaetophorales*), mida peetakse isegi kõrgemate taimede eellasteks. Kare- ja mõikrohevetikad aga on arvatavasti umbselt lõppevad külgharud vetikate evolutsioonis.

ERIHÕIMKOND LIITVETIKTAIMED — *GLAUCOPHYTA*

Omapärane ja problemaatiline vetikaterühm, milles organismi moodustavad kaks komponenti. Vormi andvaks komponendiks on värvuseta rohevetikad, mille sees sinivetikad esinevad tsüanellidena ja täidavad kromatofoori ülesandeid. Sellist kooselu nimetatakse endosüntsüanoosiks. Rakus on üks tuum, terakestena rikkalikult karotinoidide või õliseid hematokroomitilgakesi. Lihtsamatel esindajatel on rakud kestata, kuid paksu limakihiga ümbritsetud, esinevad üksikult, koloonias või niitjate ridadena, mõnedel võib esineda pulseerivaid vakuoole. Paljunevad zoospooride, autospooride või tsüstide abil.

Rühma põlvnemist seletatakse kahel viisil. Esiteks, need organismid võisid evolutsioonis kujuneda iseseisvatest sini- ja rohevetikatest, mis on moodustanud püsiva sümbioosi. Teiseks arvatakse, et on tegemist väga kitsalt spetsialiseerunud sinivetikatega, mis saavad eksisteerida ainult rohevetikate sees, ja seetõttu tuleks neid organisme klassifitseerida ümbritseva komponendi, s. t. rohevetika süstemaatilise kuuluvuse põhjal.

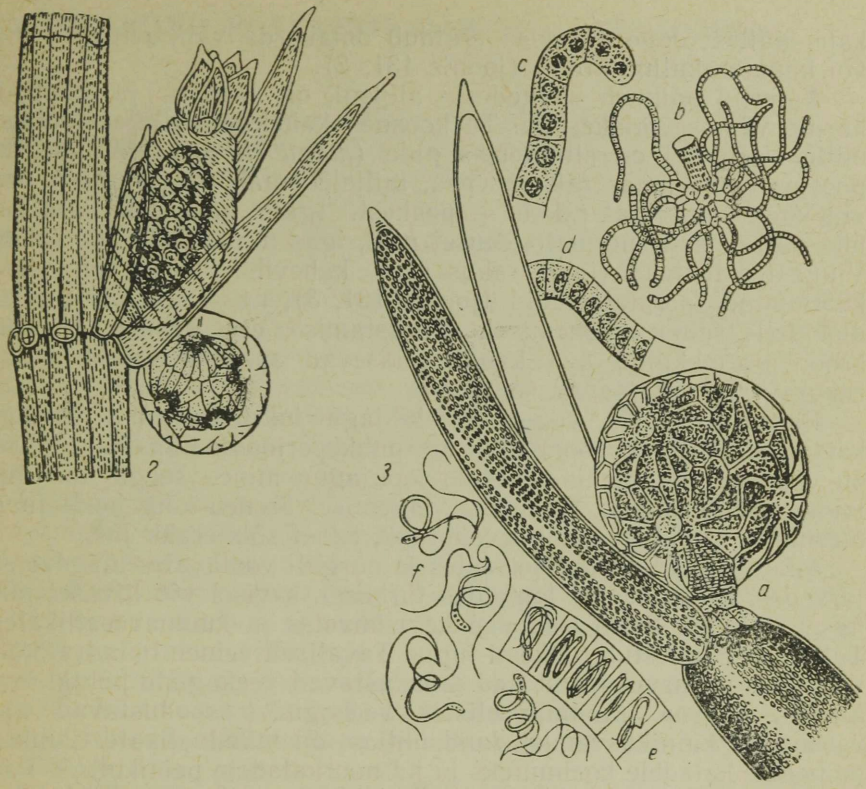
Hõimkonda kuulub üks klass kolme sugukonnaga ja kuue perekonnaga. Tuntumateks liikideks on puhtaveelistes veekogudes (eriti mägedes) esinev *Glaucocystis nostochinearum* ja *Gloeochaete wittrockiana*.

HÕIMKOND MÄNDVETIKTAIMED — *CHAROPHYTA*

Hõimkond sisaldab umbes 300 makroskoopilise tallusega liiki. Välimuselt ja suuruselt (5—50 cm) meenutavad nad osje. Nende rakud on noorelt ühetuumalised, vananedes aga muutuvad hulgatuumalisteks, kromatofoorid on väikesed, pürenoidideta ja ümarad, läätsekujulised, asetsevad rakkudes enamasti ridadena. Kahekihilise rakukesta väliskihti ladestub sageli lupja.



Tallus on diferentseerunud peateljeks ja sellel männasjalt asetsevateks külgharudeks. Tallus kasvab tipmiselt, kiirdraku pooldumise tulemusena. Viimane annab pooldumisel vaheldumisi ühe kaksikkumera ja ühe kaksiknõgusa raku. Kaksikkumer rakk ei pooldu enam hiljem ja temast kujuneb peatelje sõlmevaherakk. Kaksiknõgus rakk aga jaguneb ja temast tekivad kõik ülejäänud



Joonis 131. Mändvetiktaimi:

1. Chara foetida: a — üldvaade; *b* — koor ja stipulaarpärg (*st*); *c* — ristlõige peaharust; *d* — «lehed». *2. Chara fragilis* anteriid ja oogoon krooniga (♀ ülal, ♂ all). *3. Nitella flexilis* anteriid (*a*); *b* — manubrium; *c—e* — spermatogeensed niidid; *f* — spermatosoidid.

talluseosad, mis kujunevad sõlmepiirkonnas (harud, nn. «lehed», koor ja paljunemisorganid). Perekonnal *Chara* kasvab sõlmest nii üles- kui ka allapoole sõlmevaherakke kattev koorerakkude kiht. Sõlmeosas on kõige alumisteks elementideks 7—8 männasjalt asetsevat pikka rakku, mida nimetatakse ka «lehtedeks». Ehituselt meenutavad «lehed» peatelge (joonis 131, *1*). Samas paiknevad ka sugulise paljunemise organid.

Lihtsamatest paljunemisviisidest esineb mändvetikatel vaid vegetatiivne paljunemine. Selleks tekivad risoidilaadsel kinnitusorganil või varre alumise osa sõlmedes spetsiaalsed sigipungad. Spooridega paljunemist mändvetikatel ei tunta.

Suguline paljunemine on oogaamset tüüpi. Oogoonid paiknevad varreharudel «lehtede» kaenlas. Need on hulkraksed moodustised. Munarakku ümbritseb viiest spiraalselt keerdunud rakust

kate, millest oogooni otsas eraldub omakorda vaheseintega viie- või kümnerakuline kroon (joonis 131, *2*).

Anteriid paikneb «lehtedest» allpool, on kerajas ja kinnitub harule väikese jalakesega. Ta koosneb kaheksast kilpjast rakust, mille siseküljel on silinderjas pide (*manubrium*), sellel tsentripoolses otsas ümar rakk — pea, millele omakorda kinnitub veel viis-kuus väiksemat rakku — peakest. Igale peakesele kinnitub ühe otsaga neli spermatogeenset niiti, igas niidis 200—300 rakku. Viimastes tekivad (igas rakus üks) kaheviburilised, spiraalselt käändunud spermatosoidid (joonis 131, *3*), mis väljuvad anteriidist selle seina rebenemisel. Viljastamise eel avaneb oogooni kroon ja tekkinud ava kaudu pääsevad spermatosoidid munarakuni ning viljastavad selle.

Paksu, pruunika, sageli ka lubjaga inkrusteerunud kestaga kaetud sügoot (oospoor) elab üle puhkeperioodi. Edasikasvamisel on esimene jagunemine reduktsioonjagunemine, seega on diploidne ainult sügoot. Oospoori idanemisel areneb kõigepealt juurt meenutav risoid, siis sõlmevaherakk, edasi sõlmerakk jne.

Mändvetikad elavad seisvates ja nõrgalt voolavates magevetes, järvedes, kraavides ja lompides turbasel, savisel või liivasel pinnasel. Mitmed liigid esinevad ka riimvetes ja kuumaveeallikates. Tallustesse ladestub rohkesti lupja. Tavaliselt esineb mändvetikaid veekogus nii arvukalt, et nad moodustavad veekogude põhjal veealuseid «aasu». Madalaveelistes veekogudes soodustavad nad veekogude kinnikasvamist, kuid ühtlasi on mändvetikate tihnikud mõnedele kaladele koelmuteks ja ka noorkaladele peidikuteks. Paljusid liike kasutavad toiduks veelinnud.

Hõimkonda kuulub ainult üks klass ***Charophyceae*** ühe seltsiga ***Charales.*** Viimane jaotatakse omakorda kolmeks sugukonnaks, kusjuures üks sugukond *Characeae* hõlmab kaasajal elavaid ja väljasurnud, kaks aga ainult väljasurnud organisme, mille vanimad leiud pärinevad karbonist.

Magevees on levinumaks perekonnaks mändvetikas (*Chara*) umbes 120 liigiga. Iseloomulikeks tunnusteks on koorerakkude esinemine sõlmevahedes ja omapärane lühikestest rakkudest pärg, nn. stipulaarpärg «lehtede» alusel peatelje ümber. Kroonirakke on oogoonil viis. Esineb nii ühe- kui ka kahekojalisi liike. Tavalisemad liigid on *C. vulgaris* (*C. foetida*), *C. fragilis*, *C. baltica.*

Perekond *Nitella* on eelmisega välimuselt üsna sarnane, kuid sõlmevaherakud on paljad, koorerakkudeta. Kroonirakke on 10. Tuntumateks liikideks on *N. flexilis* ja *N. mucronata.*

HÕIMKOND RUSKVETIKTAIMED — *PYRROPHYTA*

Vaadeldavasse hõimkonda kuulub üle 1000 liigi. Enamik hõimkonna esindajatest on liikuvad, üherakulised, harvemini koloonialised. Rakud on dorsoventraalse ehitusega. Liikumatuid organisme on siin vähe: need kasvavad lühikeste harunevate niitidena või limaste kolooniatena (palmelloidne ehitustüüp), harva üherakulistena.

Kõikidel liikidel esineb kas kogu elu vältel või paljunemisrakkudel üks või kaks vagu ja kaks viburit. Lihtsamatel on vagusid üks ja see suundub kas viltu raku eesotsast tahapoole või on peaaegu ristsuunaline. Kõrgemalt arenenud esindajatel on vagusid kaks, pikivagu asetseb raku kõhtmisel poolel, ringvagu aga on kas ringi või spiraalina ümber raku või ümbritseb ainult raku üht poolt.

Vibureid on kaks, üks asetseb tavaliselt ring-, teine pikivaos. Lihtsamatel vormidel (krüptomonaadidel) väljuvad viburid kas keha eesotsas asuvast lehterjast neelust või vao eesmisest otsast. Kõrgemalt organiseeritud esindajatel — vaguviburvetikatel (peridineedel) — aga väljuvad viburid vagude ristumiskohal. Viburid on erineva pikkusega.

Peale viburite on osal ruskvetikatest omapärasteks liikumisorganiteks ka trihhotsüstid. Need on ümarad või pulgakujulised kehakesed, mille väljapaiskumine panebki raku liikuma (joonis 132, *1*).

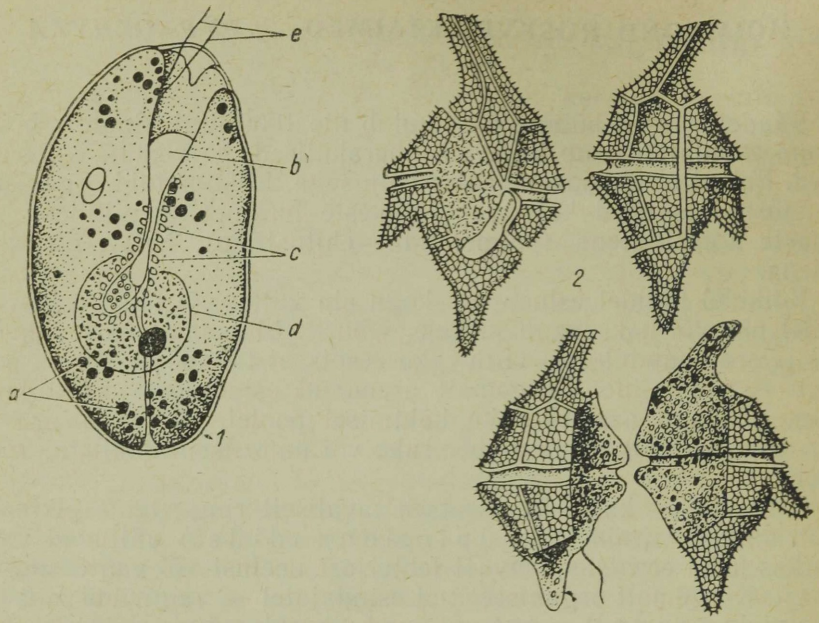
Osal liikuvatest vormidest on rakk kestata ja seda katab vaid plasma tihenenud väliskiht — pelliikula, teistel aga ümbritseb rakku kest. Viimane võib koosneda kas kahest tervest poolmest, mis omavahel ühe pika õmblusega liituvad, või suuremast arvust kuusnurksetest kilbikestest, mis moodustavad pantseri (joonis 132, *2*). Liikumatud rakud on tervekestalised, ainult erandjuhtudel tekivad protoplasti jagunemisel õmblused.

Protoplastis esinevad pruunid, oliivrohelised, harva ka sinirohelised või punakad kromatofoorid, milles esinevad *a*- ja *c*-klorofüll, β-karotiin, peridiniin, dinoksantiin, diadinoksantiin ja neodinoksantiin. Esineb ka värvuseta liike.

Ruskvetikad toituvad autotroofselt, heterotroofselt, fagotroofselt, parasiitselt või miksotroofselt. Varuaineteks on tärklis, õli ja leukosiin, harva glükogeen, paramüülon ja punavetikate florideetärklisele lähedane täpsemalt identifitseerimata amüloid.

Rakud on ühe või kahe vakuooliga, mis paiknevad raku eesotsas. Lihtsamatel esindajatel (krüpotomonaadidel) on vakuoolid kontraktiilsed, vaguviburvetikatel aga puusuli-tüüpi. Paljudel vaguviburvetikatel on valgustundlik silmtäpp kas viburite alusel, vagude ristumispiirkonnas või pikilõhes.

Paljunemine toimub rakkude pikipooldumise teel, enamasti lii-



Joonis 132. Ruskvetiktaimi:
1. Cryptomonas ovata; *a* — vakuoolid; *b* — neel; *c* — trihhotsüstid; *d* — tuum; *e* — viburid. *2. Ceratium cornutum.*

kuvas olekus: kõigepealt pooldub tuum, siis jagunevad teised organoidid. Pantseriga vormidel pooldub ka pantser, kumbki tütarrakk saab ka poole sellest, puuduv pool aga regenereeritakse. Vaguviburvetikatel võib paljunemistsükkel olla keeruline ja läbida üsna palju eri välimusega staadiume (zoospoorid, autospoorid, tsüstid). Kõrgemalt organiseeritud liikide arenemistsüklis võivad esineda arenemisjärgud, mis välimuselt meenutavad rühma lihtsamaid esindajaid. Ebasoodsate elutingimuste puhul tekivad liikidele iseloomuliku kujuga tsüstid.

Suguline paljunemine (isogameetide kopulatsioon) on erandliku nähtusena kindlaks tehtud vaid mõningatel liikidel, sealhulgas kahel parasiitselt elaval perekonnal.

Vaguviburvetikatel esinevad nii taimede kui ka loomade tunnused: kromatofoorid, tärklis, tsellulooskest, teiselt poolt animaalne (fagotroofne) toitumine, lihtsatel esindajatel trihhotsüstid ja mõnedel ka pesudopoodid ning kombitsad.

Ruskvetiktaimede hõimkond on vana. Väljasurnud liikide pantsereid on leitud juura- ja kriidiladestutes. Teiste hõimkondadega kuigi tihedaid sidemeid ei ole. Ka hõimkonnasiseseid seoseid seletavad eri süstemaatikud erinevalt. Osa autoreid arvab hõimkonda ainult vaguviburvetikaid, alamhõimkond *Cryptophytina* aga on eri süsteemides osaliselt teiste rühmade hulgas või omaette grupina väljaspool kõiki hõimkondi.

Ruskvetikad esinevad nii magevetes kui ka meredes. Väikestes reostunud veekogudes domineerivad lihtsad krüptomonaadid, meres aga võivad nad elada sümbioosis loomadega, eriti radiolaaridega. Suurem osa vaguviburvetikatest elab meredes, magevees esinevate liikide hulk on piiratud. Magevees eelistavad nad leelisese reaktsiooniga seisuveekogusid. Paljud mageveeliigid on kohastunud erinevate, kitsaste temperatuuritingimustega. Põhilisteks vaguviburvetikate esinemist reguleerivateks teguriteks on orgaaniliste ainete ja kaltsiumi hulk vees, vee reaktsioon (pH) ja kloriididesisaldus. Paljud mageveeperidineed on kõrgema kloriididesisalduse suhtes tundlikud (ei talu kloori üle 100 mg/l). Ka ei esine peridineesid veekogudes, kus toimub sinivetikatest põhjustatud «vee õitsemine».

Hõimkond jaguneb kaheks alamhõimkonnaks: *Cryptophytina* ja *Dinophytina*.

ALAMHÕIMKOND KRÜPTOMONAADID — *CRYPTOPHYTINA*

Krüptomonaadid on ühe vaoga ning ühe või kahe plaatja või hõlmise kromatofooriga. Vakuoolid on kontraktiilsed. Sageli esineb keha eesotsas lehterjas neel. Alamhõimkonnas eristatakse kaht klassi: *Cryptomonadophyceae* ja *Cryptococcophyceae*. Neist esimesse kuulub mitmesugustes veekogudes leviv perekond *Cryptomonas*. Orgaaniliste ainete rikkas vees põhjustab isegi «vee õitsemist». *C. ovata* (joonis 132) on ühe kromatofooriga. Esineb nii puhtaveelistes järvedes kui ka reovetes, põhjustades viimastes rohekaspruuni «õitsemist».

ALAMHÕIMKOND VAGUVIBURVETIKAD — *DINOPHYTINA*

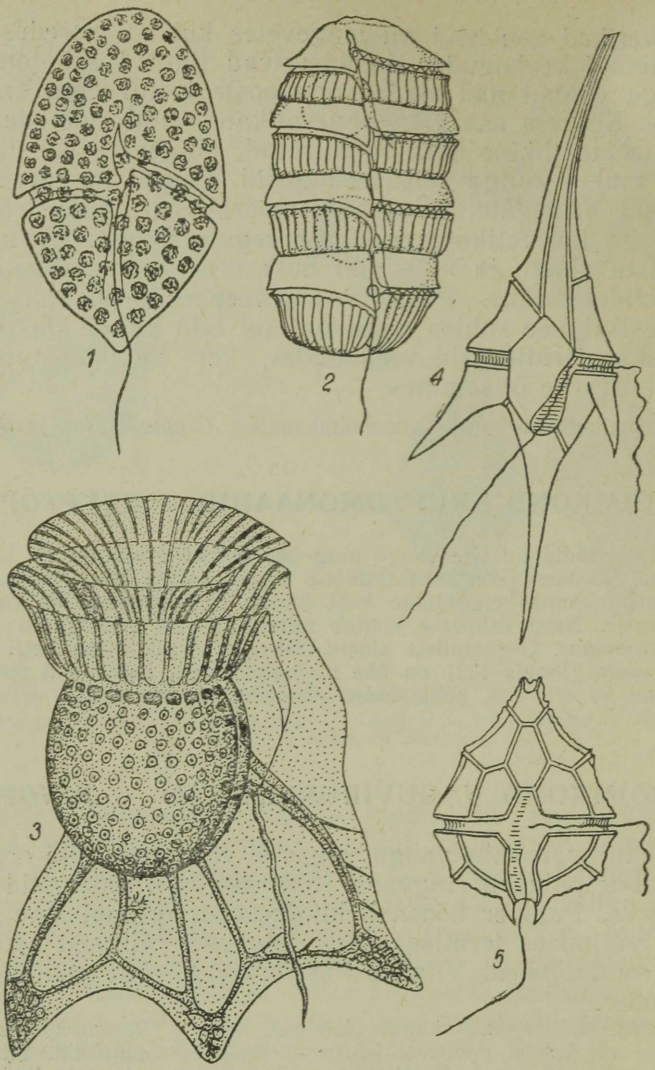
Siia kuuluvad kahe vaoga, liikuvad või liikumatud organismid. Pikem vibur paikneb ringvaos. Kontraktiilsed vakuoolid esinevad väga harva. Pantser koosneb kilbikestest, protoplasma on kahekihiline, välimises teralises kihis esinevad väikesed ketasjad või lintjad kromatofoorid. Viimased asetsevad kiirjalt tsentraalse pürenoidi ümber.

Alamhõimkond jaguneb kaheks klassiks. Klassi *Desmophyceae* kuuluvad ühest tükist või kahest poolmest koosneva kestaga organismid. Viburid kinnituvad enamasti raku eesotsale. Väikesearvuline, harva esinevate liikidega rühm.

KLASS *PERIDINIOPHYCEAE*

Siia kuuluvad liikuvad kahevaolised ja mõningad liikumatud vormid.

Suurimaid perekondi on *Gymnodinium* (130 liiki), kuhu kuuluvad suhteliselt lihtsa ehitusega organismid. Esinevad nii meredes kui ka magevetes, tiikides, loikudes ja soodes. Pantserita rakku katab õhuke tselluloosne kest. *G. fuscum* on levinud happelise reaktsiooniga järvedes, tiikides ja ka soodes (joonis 133, *1*).



Joonis 133. *Peridiniophycaeae:*
1. Gymnodinium fuscum. 2. Polykrikos kofoidi. 3. Ornithocercus magnificus. 4. Ceratium hirundinella. 5. Peridinium bipes.

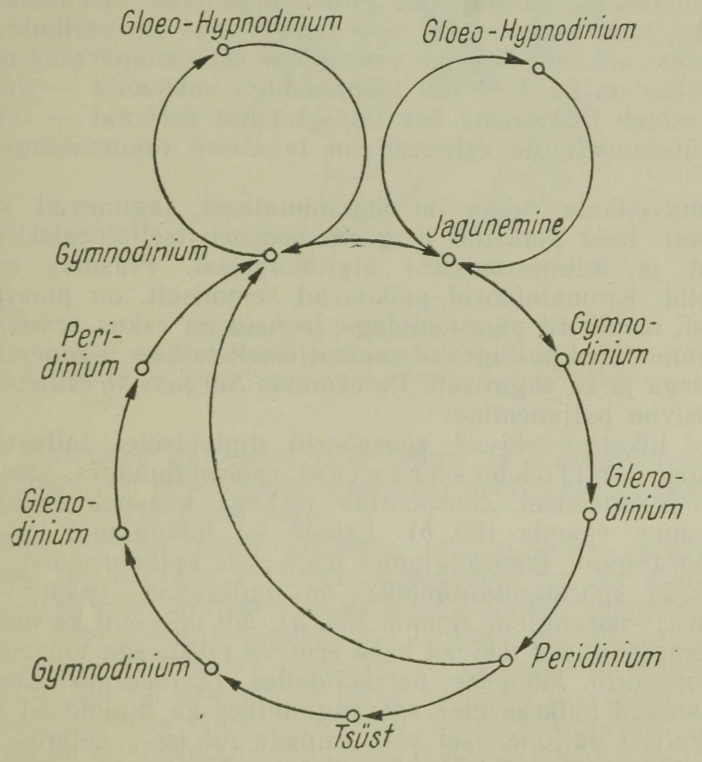
Perekonda *Polykrikos* kuuluvad kahest kuni kaheksast individist koosnevaid kolooniaid moodustavad mereorganismid. Huvitav on märkida, et umbes pooled rakkudest koloonias on tuumata (joonis 133, *2*). Mereorganism on ka umbes 2 mm läbimõõduga *Noctiluca miliaris*, mis soojades meredes põhjustab öösel mere helendamist.

Kuna paljud selle klassi esindajad on planktilise eluviisiga, on nendel kujunenud mitmesugused kohastumised hõljumise soodustamiseks. Parimateks näideteks võiksid olla perekonna *Ceratium* esindajad ja mereorganism perekonnast *Ornithocercus* (joonis 133, *3*).

Perekonda *Ceratium* kuuluvad enamasti mereorganismid; magevees on levinumateks *C. hirundinella* ja *C. cornutum* (joonis 133, *4*). *Ceratium*'i rakk on pantseriga ja pikkade jätketega keha esi- ja tagaosas. Viburid väljuvad kõhtmiselt küljelt, piki- ja ringvao ristumiskohast. Olenevalt vee temperatuurist (erikaalust) muutub sesoonselt ka raku kuju. Mida väiksema erikaaluga vesi, seda pikemad ja hargnevamad on jätked.

Tüüpiline magevee- ja mereplanktoni vetikate perekond on liigirohke *Peridinium* (200 liiki). Rakk on enam-vähem ovaalse kujuga, ümbritsetud kilbistest pantseriga. Plaatide arv ja asend pantseris on liikidele iseloomulik tunnus (joonis 133, *5*).

Nii *Ceratium* kui ka *Peridinium* paljunevad pooldumise teel ja tsüstide abil, kusjuures arenemistsüklis esinevad staadiumid,



Joonis 134. *Glenodinium borgei* elutsükli skeem.

mis oma ehituselt meenutavad klassi teisi, sageli lihtsamaid esindajaid (perekondi *Glenodinium, Gymnodinium*). Näiteks võiks olla *Glenodinium* (*Peridinium*) *borgei* elutsükli skeem (joonis 134).

Peridineede tsüstid säilivad kaua aega idanemisvõimelistena. Nii on idanenud kuus ja pool aastat veekogu põhjas lamanud *Ceratium*'i tsüstid ja 16 a. vanused *Peridinium*'i tsüstid. Meie järvede tavalisemateks asukateks on *Peridinium bipes* ja *P. cinctum* (joonis 133, *5*).

HÕIMKOND PRUUNVETIKTAIMED — *PHAEOPHYTA*

Hõimkonda kuulub umbes 1500 hulkrakse tallusega liiki, mis peale paari erandi esinevad merevees. Talluses domineeriv pruun värvus on tingitud hõimkonna tähtsaimast assimilatsioonipigmendist — fukoksantiinist; teistest ksantofüllidest leidub veel violaksantiini, neoksantiini, flavoksantiini, samuti karotiini ja ka *a*- ning *c*-klorofülli. Mitmekesise pigmentgarnituuri tõttu varieerub ka talluste värvus suures ulatuses. Ainevahetusprotsessis tekib esialgu glükoos ja manniit, mis hiljem muutuvad varuaineks laminariiniks, tärklisesarnaseks, vees lahustuvaks süsivesikuks. Vegetatiivsetes rakkudes ei esine varuainena õli. Omapärased moodustised rakus on ka 3—4 μm läbimõõduga vakuoolid — füsoodid, milles esineb jääkainena üks floroglutsiini derivaat — fukosaan. Peale ülalnimetatute esinevad ka tavalised rakumahlaga vakuoolid.

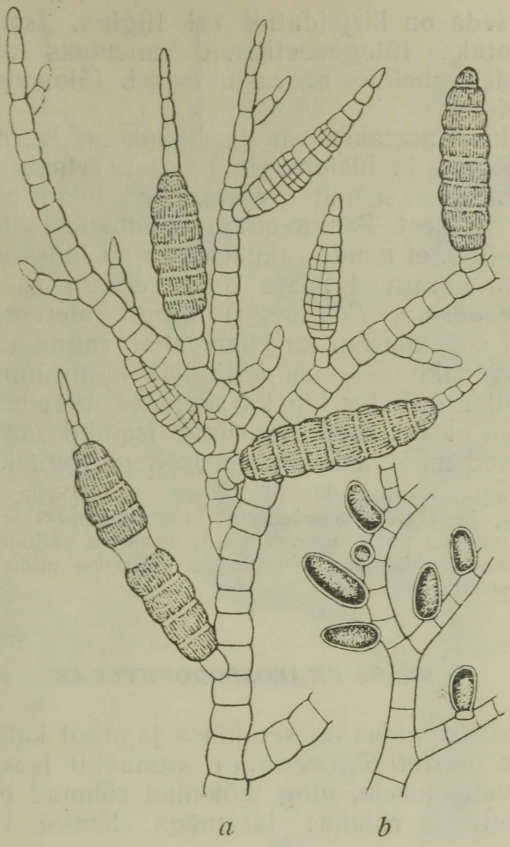
Pruunvetikate rakud on ühetuumalised, jagunevad karüokineetiliselt. Kest limastub kergesti, koosneb tselluloosist, pektiinainetest ja mitmesugustest algiinhapetest. Plasmas esinevad vakuoolid. Kromatofoorid paiknevad seinmiselt, on plaatjad või läätsjad, mõnikord pürenoididega ja neid on rakus arvukalt.

Pruunvetikad paljunevad vegetatiivselt talluse jagunemise teel, spooridega ja ka suguliselt. Perekonnas *Sargassum* esinebki ainult vegetatiivne paljunemine.

Osal liikidest tekivad zoospoorid diploidsetel tallustel üherakulistes (u n i l o k u l a a r s e t e s) sporangiumides, sisu simultaansel jagunemisel. Zoospooride tekkega kaasneb reduktsioonjagunemine (joonis 135, *b*). Esineb ka liikumatute spooridega tetrasporangium (sporangiumis tekib neli aplanospoori).

Teiseks sporangiumitüübiks on hulkrakne (p l u r i l o k u l a a r n e) sporangium (joonis 135, *a*). Nii ühe- kui ka hulkraksetes sporangiumides tekivad kahe erineva pikkusega viburiga pirnjad zoospoorid. Mõnedes perekondades (*Ectocarpus, Leathesia*) moodustuvad hulkraksetes sporangiumides ka diploidsed spoorid.

Sugulisel paljunemisel võib esineda nii iso-, hetero- kui ka oogaamia. Gameedid tekivad erilistes rakkudes — g a m e t a n g i u m i d e s rakutuuma ja sisu korduval jagunemisel. Mõnedel



Joonis 135. Pruunvetiktaimi:
a — *Pylaiella litoralis* plurilokulaarne sporangium; *b* — *Ectocarpus confervoides* unilokulaarsete sporangiumidega.

liikidel eralduvad gameedid juba tuuma ja plasma jagunemisel vaheseintega, nii et valminud gameedid asetsevad ühekaupa igas hulkrakse gametangiumi rakus.

Iseloomulik on pruunvetikatele tuumafaaside vaheldumine. Tavaliselt on sugulise paljunemise organeid kandev gametofaas haploidne, ka plurilokulaarsetes gametangiumides kujunevad sugurakud on haploidsed, kopulatsioonil kujunev sügoot aga on diploidne. Sügoodist kujunev sporofaas on diploidne ja reduktsioonjagunemine toimub zoospooride tekkel. Gameto- ja sporofaas võivad välimuselt olla kas täiesti sarnased (isomorfne faaside vaheldumine) või ka erinevad (heteromorfne faaside vaheldumine). Mõnedel liikidel on gametofaas redutseerunud väikeseks harunevate niitidega või hõlmiste plaatidega talluseks ja niivõrd erinev spo-

rofaasist, et seda on kirjeldatud eri liigina. Isomorfset faaside vaheldust peetakse fülogeneetiliselt vanemaks vormiks, heteromorfne faaside vaheldus seevastu esineb fülogeneetiliselt nooremate rühmadel.

Pruunvetikaid peetakse vanaks hõimkonnaks, mis oma morfoloogia, tsütoloogia ja füsioloogia poolest erineb kõigist teistest hõimkondadest. Varasemad geoloogilised leiud pärinevad paleosoikumist ja triiasest. Pruunvetikate jäänuste leidude vähesus on tingitud asjaolust, et nende rakukestades ei ladestu lupja.

Hõimkonda kuuluvad peale kolme erandi (perekonnad *Pleurocladia*, *Lithoderma*, *Bodanella*) ainult mereorganismid. Nad asustavad nii ookeane kui ka riimveelisi rannikuloike. Enamasti elavad nad kaldakividele või kaljudele kinnitunult umbes 20 m sügavuseni nii arktilistes kui ka soojades meredes. Pruunvetikad on ühe- või mitmeaastased. Suurimad isendid saavutavad vetikatele rekordilised mõõtmed (*Macrocystis pyrifera* kuni 60 m).

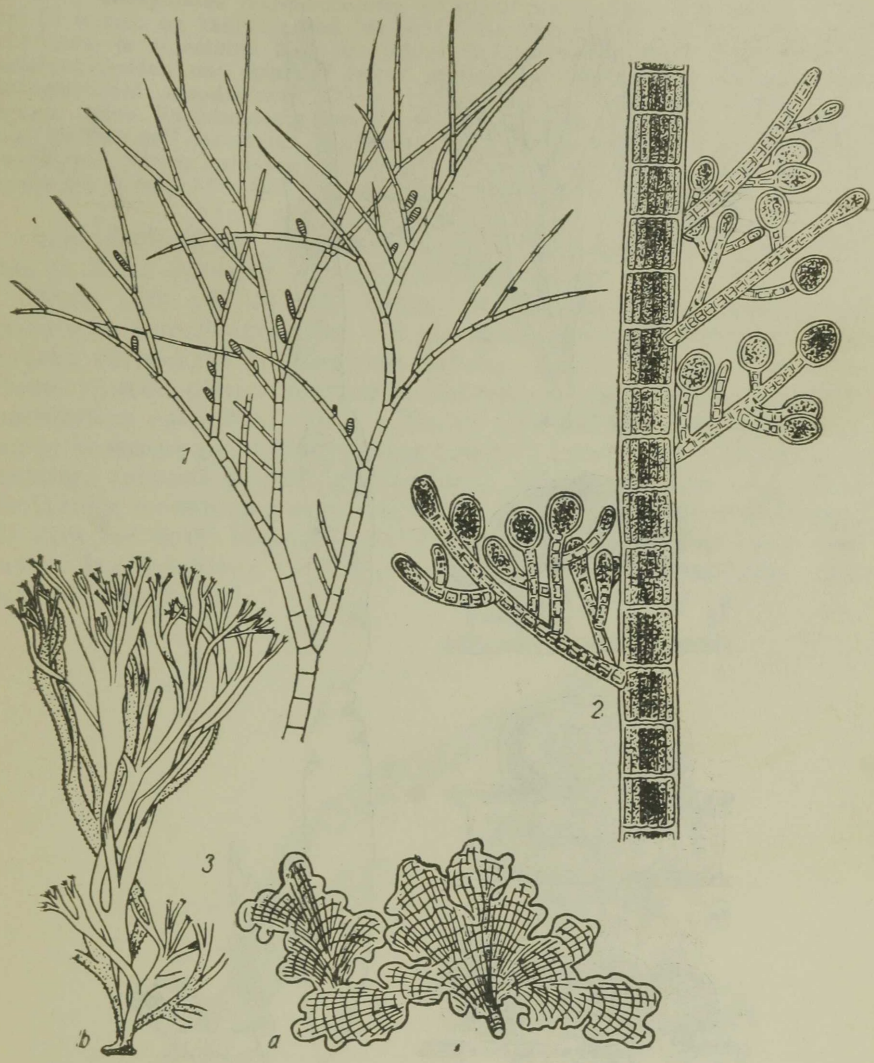
Hõimkond jaguneb kaheks klassiks: *Phaeosporophyceae*, kus esineb tuumafaaside vaheldus, ja *Cyclosporophyceae*, kus tuumafaaside vaheldumine on arenemistsüklis redutseerunud. Esineb ainult suguline paljunemine. Kogu hõimkond jaguneb kaheteistkümneks loomulikuks rühmaks, mida enamikus süsteemides peetakse seltsideks.

KLASS *PHAEOSPOROPHYCEAE*

Mõnedes süsteemides on see klass jagatud kaheks allrühmaks (*Isogeneratae* ja *Heterogeneratae*), vastavalt iso- ja heteromorfsele faaside vaheldusele, ning mõlemad rühmad on võrdsustatud klassi (või seltside rühma) tasemega. Klassi kuulub üksteist seltsi.

Seltsi ***Ectocarpales*** peetakse kõige primitiivsemaks seltsiks hõimkonnas. Tallus koosneb harunevatest niitidest, kuid rakud on juba diferentseerunud. Võib näha vahet kinnitusorganite ja vertikaalsete assimileerivate harude vahel. Paljunemisorganid on enamasti ainult vertikaalsetel harudel.

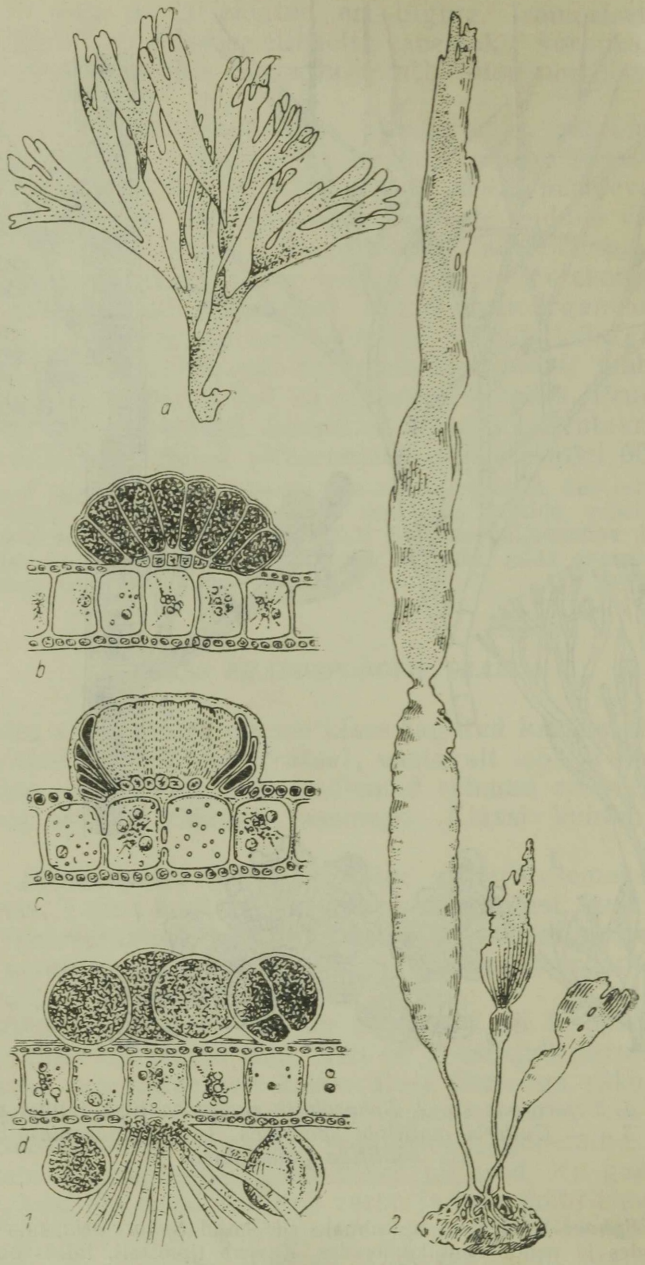
Perekonda *Ectocarpus* kuulub umbes 30 nii troopikas kui ka arktilistes meredes elavat liiki. Neil on põõsasjalt harunev tallus, mis koosneb interkalaarselt kasvavatest ühereaga raku niitidest. Külgharudel arenevad üherakulised sporangiumid, kus zoospooride moodustamisega kaasneb reduktsioonjagunemine. Zoospooridest arenevad haploidsed isomorfsed tallused. Ka gameedid on sarnased, kuid üks neist kinnitub varsti ja teda ümbritsevad teised, mille hulgast üks selle kinnitunud gameedi, mida võib pidada emasgameediks, lõpuks viljastab. Uus organism areneb sügoodist ilma puhkeperioodita. Omapäraseks nähtuseks on *Ectocarpus*'e-liikidel ka hulkraksete zoosporangiumide teke sporofaasis, kusjuures plurilokulaarses sporangiumis tekkivad spoorid on diploidsed (joonis 136, *1*).



Joonis 136. *1. Ectocarpus* sp. *2. Sphacelaria racemosa* tükk tallust paljunemisorganitega. *3.a — Cutleria multifida sporofaas* (nn. *Aglaozonia*), *b — Cutleria multifida* gametofaas.

Seltsis ***Sphacelariales*** on tuntuimaks perekond *Sphacelaria*, mis esineb kõigis ookeanides ja nende rannikumeredes. Kasvab tipmiselt, tallus on juba koelaadne, hulgarakuline (joonis 136, *2*).

Seltsis ***Cutleriales*** on omapärane reljeefse heteromorfsusega kolmeliikmeline *Cutleria*-perekond. Gametofaas on suur, veidi põisadrut meenutav, sporofaasi aga moodustab väike hõlmine plaadike, mida kaua aega tunti omaette perekonnana *Aglaozonia* (joonis 136, *3*).



Joonis 137. *1. Dictyota dichotoma: a* — vegetatiivne tallus; *b* — anteriidid; *c* — oogoonid; *d* — tetrasporangiumid. *2. Laminaria saccharina.*

Seltsi ***Dictyotales*** nimiperekonnas *Dictyota* esineb isomorfne faaside vaheldus. Et taimed on kahekojalised, võime kohata nende hulgas kolme tüüpi isendeid: isas- ja emastaimi ning sporofaasi. Spermatosoidid tekivad hulkraksetes gametangiumides, mis esinevad taimel gruppidena (soorustena) talluse pinnal. Emasgameedid moodustuvad üksikult oogoonides, munarakk pääseb välja oogooni seina limastumisel. Sporangiumid kujunevad sporofaasis üherakulistena, igaühes neli liikumatut aplanospoori. Neljakaupa grupis kujunevaid spoore nimetatakse tetraspoorideks. Idanemisel areneb spooridest kaks isas- ja kaks emastaime (joonis 137, *1*).

Lehtadrulaadsete (***Laminariales***) seltsi kuuluvad pruunvetikate ja üldse vetikate suurimad esindajad.

Peale ühe erandi on tallus lehtadrulaadsetel jagunenud basaalseks kinnitusplaadiks või risoidjaks kinnitusorganiks, silinderjaks varreosaks ja plaatjaks labaks. Varre ja laba ristlõikel näeme kudede diferentseerumist kolmeks kihiks: väline, kromatofooriderikas assimileeriv osa, selle all suurerakuline hõredam säsiosa ja keskosas nn. südamik, mis koosneb torujatest, pikisuunalise asendiga rakkude ja niitide kimpudest. Piirkonnas, kus vars läheb üle labaks, esineb ka meristemaatiline tsoon, mille arvel kasvavad nii vars kui laba. Mitmeaastastel vormidel heidetakse laba igal aastal ära («lehtede langemine» leiab põhjameredes aset jaanuaris—veebruaris).

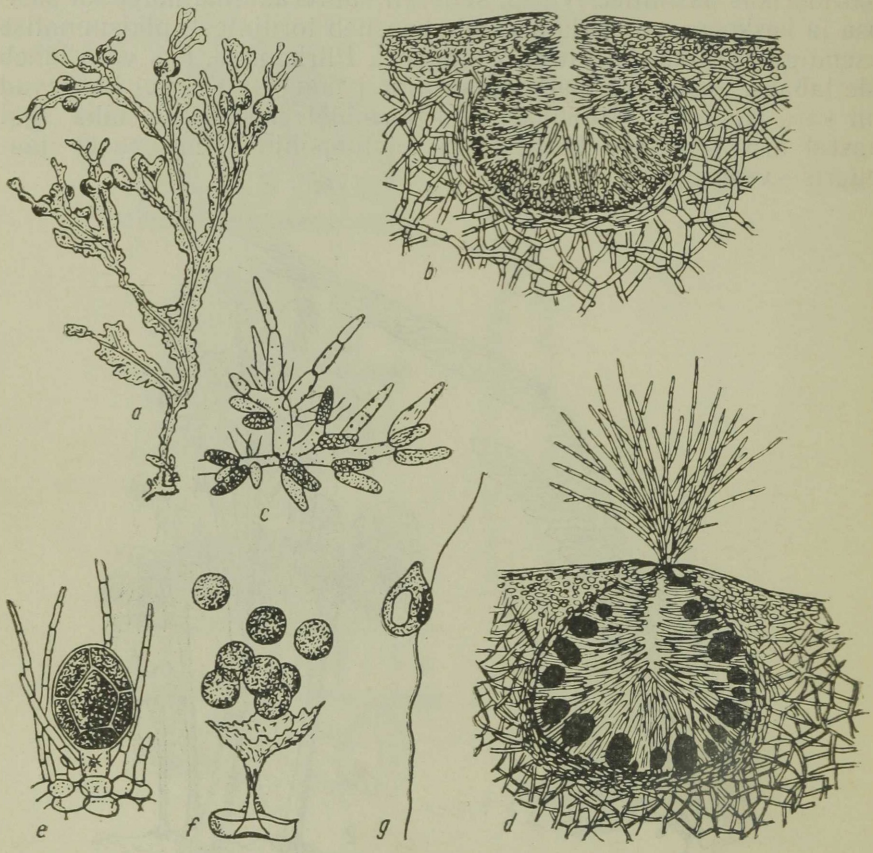


Joonis 138. *1. Macrocystis pyrifera. 2. Lessonia flavicans.*

Labade perifeerses rakukihis tekivad üherakulised zoosporangiumid reduktsioonjagunemisel tekkinud zoospooridega. Gametofaas on väikese haruneva niidi kujuline, igas anteriidis tekib vaid üks spermatosoid ja oogoonis üks munarakk.

Põhja-Jäämeres ja Atlandi ookeani põhjaosas kasvav *Laminaria saccharina* tallus on kuni 3 m pikkune ja 10—15 cm laiune, umbes 1 cm läbimõõduga varrega (joonis 137, *2*). Vaikse ookeani Aasia-poolsetes jahedates rannikumeredes kogutakse ja kasutatakse (nii nagu eelmist liikigi) toiduks liiki *L. japonica*.

Suurematest ja huvitavamatest siia kuuluvatest liikidest väärivad märkimist lõunapoolkera paraskliima piirkondades esinev, juba eespool nimetatud *Macrocystis pyrifera* (joonis 138, *1*) ja



Joonis 139. *Fucus vesiculosus:*

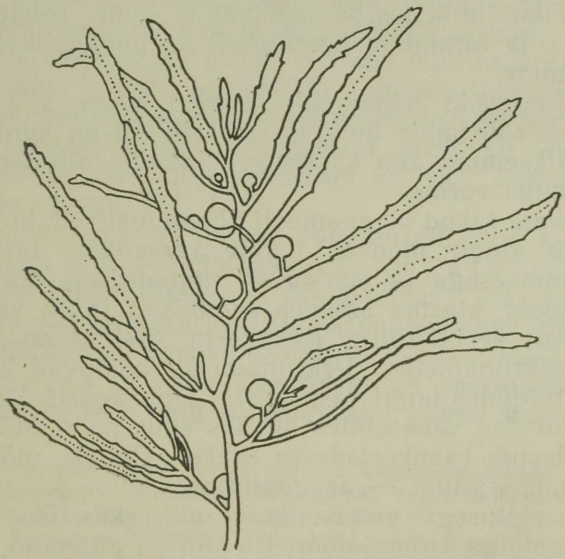
a — üldkuju; *b* — *Fucus vesiculosus* isasskafiidi pikilõik; *c* — grupp anteriide; *d* — *Fucus* sp. emasskafiidi pikilõik; *e* — parafüüsidest ümbritsetud oogoon; *f* — munarakkude väljumine oogoonist; *g* — spermatosoid.

puujas, kuni 10 cm jämeduse ja 4 m pikkuse tüvega *Lessonia flavicans*, mis moodustab lõunapoolkera meredes veealuseid «metsi» (joonis 138, *2*).

KLASS *CYCLOSPOROPHYCEAE*

Siia klassi kuuluv ainuke selts ***Fucales*** hõlmab morfoloogiliselt ja anatoomiliselt hästi diferentseerunud tallusega organisme. Talluse moodustab diploidne sporofaas, millel esineb ka gametofaas, kuid see on redutseerunud ainult gameetideni. Zoospoore ei teki. Tallused on apikaalse kasvuga ja sageli varustatud ujupõitega. Gametangiumid paiknevad talluse tippudes asuvates süvendites — skafiididides ehk kontseptaaklites. Anteriidid on üherakulised, spermatosoide tekib väga palju, oogoonis aga kujuneb kuni kaheksa liikumatut kestata munarakku. Viimased väljuvad ja viljastatakse väljaspool oogooni (joonis 139). Isas- ja emasgameedid tekivad samadel või eri isenditel.

Kogu põhjapoolkera meredes esineb 15 liigiga põisadru (*Fucus*) perekond. Eesti vetes esineb harilik põisadru (*F. vesiculosus*). Põisadrul on dihhotoomselt harunev plaatjas, kuni 1 m pikkune tallus. Talluses esinevad paarilised õhupõied. Nii isas- kui ka emas-skafiidid on talluse laienenud tippudes. Anteriidid kinnituvad harunevatele niitidele skafiidi sees, oogoonide vahel aga paiknevad steriilsed niidid — parafüüsid. Spermatosoidid on kahe eri pikkuse viburiga, kromatofoori ja punase



Joonis 140. *Sargassum natans* (loomulikus suuruses).

silmtäpiga nagu teiste pruunvetikate zoospoorid ja gameedidki. Põisadrul tekib oogoonis alati 8 munarakku.

Troopilistes meredes esinevad laialdaselt m a r i a d r u (*Sargassum*) liigid (joonis 140). Nad paljunevad ainult vegetatiivselt ja elavad kinnitunult Aafrika lääneranniku kesk- ja lõunaosas. Tormid rebivad sealt vetikad lahti, kannavad need avamerele. Lahtikistud vetikad satuvad hoovustega Sargasso mere piirkonda, kus jätkavad kasvu juba ujuvate organismidena. Sargasso mere vetikate kogumassi hinnatakse kümnele miljonile tonnile (toorkaalus) ja on juba olemas projekte, kuidas hakata neid avamerel koguma ja samas, ujuvates tehastes ka töötlema.

Üldse on pruunvetikad olnud juba aastasadu mitmesuguste defitsiitsete ainete (potas jt.) tootmisel tooraineks. Kaua aega saadi pruunvetikatest peaaegu kogu maakeral kasutatav joodivaru. Lisaproduktina saadakse joodi tootmisel mitmesuguseid algiinhappeid, mida hea eduga kasutatakse parimate liimainetena. Rannikualadel kasutatakse pruunvetikaid toiduks ning väetisaineks.

HÕIMKOND PUNAVETIKTAIMED — *RHODOPHYTA*

Vaadeldavat hõimkonda eristab kõigist teistest vetikahõimkondadest talluse punane või punakas värvus. Punavetikate kromatofoorides esinevad pigmendid, *a*- ja *d*-klorofüll, α- ja β-karotiin, ksantofüllidest luteiin ja violaksantiin, fükobiliinidest fükotsüaan ja fükoerütriin. Et viimati nimetatud pigmenti on suhteliselt rohkem, varieeruvad punavetikate tallused roosast kuni tumepunaseni, sinakas-violetini või isegi peaaegu mustani.

Hõimkonnale on iseloomulik ka liikumatute paljunemisrakkude esinemine. Vibureid selles hõimkonnas ei esine. Teistest hõimkondadest erinev ja tunduvalt keerulisem on punavetikatel ka suguline paljunemine.

Punavetiktaimede hõimkonda kuulub veidi alla 4000 liigi. Nende hulgas suurimate hulkraksete tallused on kuni ühe meetri pikkused, väikseimad aga kasvavad lihtsate niitidena ja esineb isegi üherakulisi vorme.

Punavetikate rakud on enamasti ühetuumalised, hulgatuumalisi rakke esineb ainult mõnede liikide vanemates tallustes. Tuumad on tuumakesega ja poolduvad mitootiliselt. Raku keskosas on suur vakuool, plasma paikneb seinmiselt ja on viskoosne, liibudes tugevalt kesta külge. Rakukesta sisekiht on tselluloosist, väline aga pektiinainetest. Pektiinained lahustuvad kergesti vees ja annavad tardudes laialt kasutatavat agar-agarit. Rakkude pooldumisel tekkivates vaheseintes on üks suur poor. Mõnedel punavetikatel ladestub rakukestadesse rohkelt $CaCO_3$, mõnikord isegi selle rombja teisendina — aragoniidina.

Lihtsama ehitusega punavetikatel on rakus üks tsentraalne, tähtjas pürenoidiga kromatofoor. Ka siin on pürenoid paljas, ilma tärkliseteradest katteta. Kõrgemalt organiseeritud punavetikatel aga on väikesed läätsjad kromatofoorid seinmises plasmas.

Omapäraselt kulgevad punavetikate rakkudes fotosünteetilised protsessid. On kindlaks tehtud, et fükobiliinide poolt absorbeeritud valgus on assimilatsiooniprotsessidel suurema mõjuga kui a- ja *d*-klorofüllis neeldunud energia. Samast on aga teada, et fükobiliinides akumuleeritud energiat ei kasutata fotokeemilistel reaktsioonidel otseselt, vaid fluorestsentsi vahendusel *a*-klorofülli kaudu.

Punavetikad asustavad meres suhteliselt sügavamaid piirkondi, kuhu ulatub ainult lühikese lainepikkusega kiirgus (spektri sinakas osa). Seetõttu ongi süvavee punavetikates suhteliselt rohkem fükoerütriini, mis soodustab sinise valguse kasutamist. Mida lähemal veepinnale, seda rohkem on punavetikates kollakasrohelisi pigmente, sügavamal aga domineerib punane värvus, mis kõige sügavamates piirkondades (umbes 200 m) saavutab peaaegu musta varjundi. Pigmentide koosseisu muutumist vastavalt teatavasse sügavusse ulatuva valguse hulgale ja kvaliteedile nimetatakse vetikate kromaatiliseks adaptatsiooniks ehk värvuseliseks kohastumiseks. (Nimetatud protsessi on põhjalikumalt uurinud N. Gaidukov.)

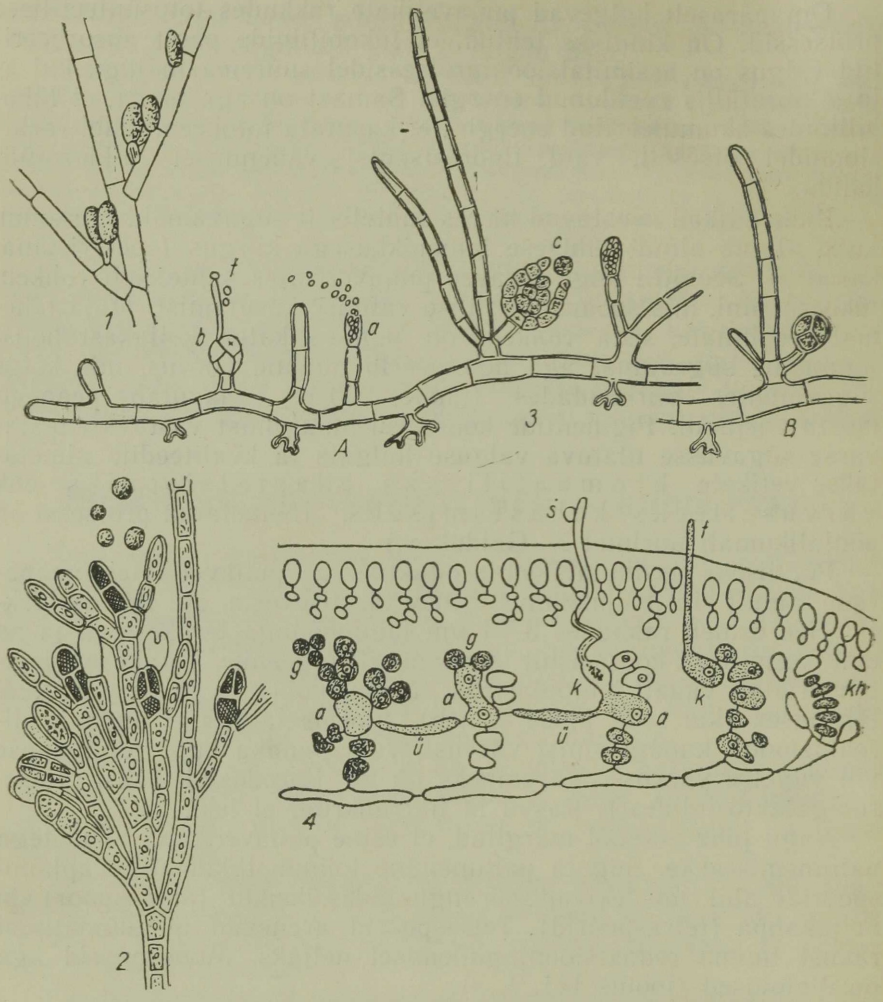
Põhiliseks assimilatsiooniproduktiks on punavetikatel omapärane, ainult siin hõimkonnas esinev tärklisevorm, nn. florideetärklis. See esineb rakkudes 3—4 μm läbimõõduga terakestena ja on oma keemiliselt koosseisult lähedane glükogeenile. Terakesed paiknevad alati vabalt tsütoplasmas, tuuma ümbruses ja ka pürenoidi läheduses (kui seda üldse esineb). Florideetärklis ei anna joodireaktsioonil kunagi sinist värvust, vaid punaka kuni veinipunase või violetse värvuse. Varuaineks on ka florodosiid (üks glütseroolgalaktosiididest). Rasvu ja lihtsuhkruid ei teki.

Nagu juba eespool märgitud, ei esine punavetikatel viburitega paljunemisrakke. Suguta paljunemine toimub liikumatute aplanospooride abil, mis tekivad sporangiumides üksikult (monospoor) või neljakaupa (tetraspoorid). Tetraspoorid arenevad ühetuumalisest rakust tuuma reduktsioonjagunemisel neljaks. Monospoorid aga on diploidsed (joonis 141, *1*, *2*).

Suguline paljunemine toimub oogaamselt, kuid ka isasgameet on liikumatu ja seda nimetatakse spermaatsiumiks. Emasgametangiumi nimetatakse siin hõimkonnas karpogooniks ja selleks on kolme-neljarakulise karpogooniharu tipurakk (joonis 141, *3*). Raku peal on pikk torujas väljakasve, mida nimetatakse trihhogüüniks ja mille ülesandeks on spermaatsiumi vastuvõtmine, viljastamine ning isassuguraku tuuma munarakuni juhtimine.

Mõningatel punavetikatel esineb talluses karpogooniharude naabruses üks või rohkem füsioloogilist abirakku, mis osalevad viljastumisprotsessis kui toiterakud. Neid nimetatakse auksilaarrakkudeks. Sageli moodustavad auksilaarrakud karpogooniharudega ühise keha, mida nimetatakse prokarbiks.

Spermaatsiumid tekivad spetsiaalsetel kanderakkudel asuvates kontseptaaklites, mida siin nimetatakse nemateetsiumi-



Joonis 141. Punavetiktaimi:

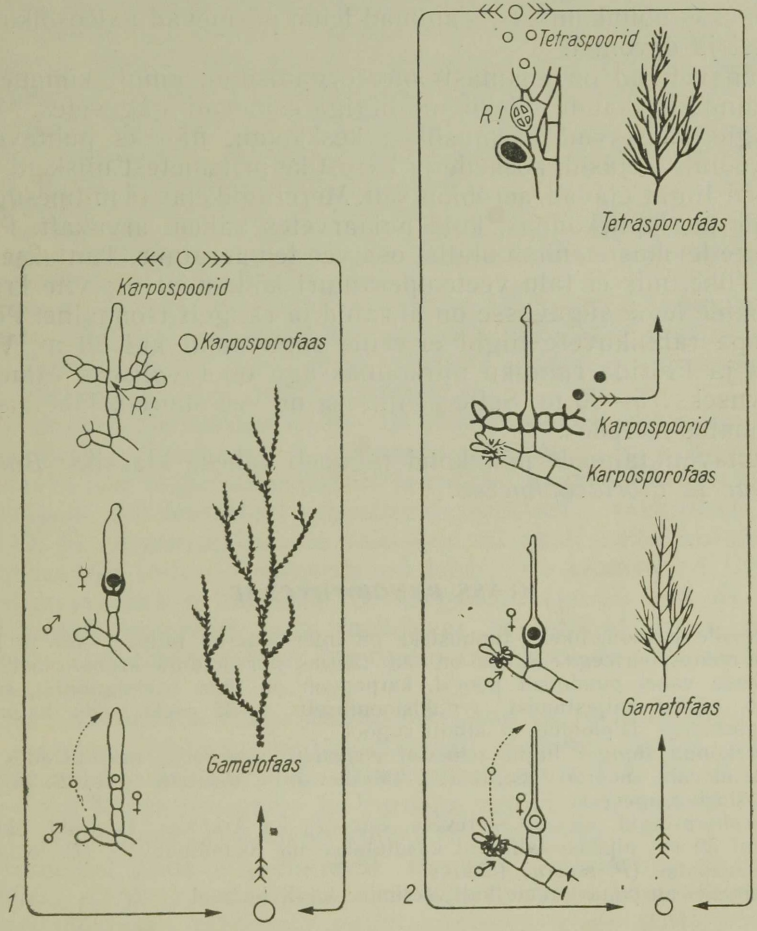
1. Chantransia corymbifera monospooridega. *2. Rhodochorton rothii* tetraspooridega. *3. Lefolisia mediterranea: A* — gametofaas anteriidiga *(a); b* — karpogoon; *t* —trihhogüün; *c* — karpospoorid tsüstokarbis; *B* — sporofaas tetrasporangiumiga; 4 — *Platoma bairdii* auksilaarrakud gonimoblastsete niitidega: *a* — auksilaarrakud, *g* — gonimoblastsed niidid, *k* — karpogoon, *t* — trihhogüün, *s* — spermaatsium, *hk* — karpogooniharu, *ü* — ühendusniidid.

deks (joonis 141, *3A (a)*). Vabanenud spermaatsiumi kannab trihhogüünile vesi.

Viljastatud sügoodist arenevad kas kohe karpospoorid või tekivad sügoodist nn. sporogeensed niidid, mille tipmised paksenenud rakud arenevad karpospoorideks. Seda faasi nimetatakse karposporofaasiks. Sporogeensed niidid esinevad tiheda tombuna koos,

moodustades tsüstokarbi (joonis 141). Kui sügoodi esimene jagunemine on reduktsiooniline, on karposporofaas ja tekkivad karpospoorid haploidsed. Viimasest areneb ka haploidne gametofaas. Kui aga sügoodi arenemisel reduktsioonjagunemist ei toimu, on sporogeensed rakud ja niidid ning ka karpospoorid diploidsed. Viimastest tekib idanemisel diploidne sporofaas (joonis 142).

Mõnedel liikidel annavad auksilaarrakud mõnerakulisi niite (gonimoblastsed niidid), mis puutuvad kokku karpospoore moodustavate rakkudega; viimased kasutavad toiduks gonimoblastsete niitide rakusisu (joonis 141, *4*). Auksilaarrakkude esinemine ja



Joonis 142. Arengufaaside vaheldumine punavetikatel:

1. Batrachospermum'il (haploidne faas on joonistatud peene, diploidne faas tugeva joonega, mustalt, *R* — reduktsioonjagunemine) ja *2. Ceramium*'il.

nende arv ning areng spooride moodustumisel on oluliseks tunnuseks seltside eristamisel.

Punavetikate arenemistsükli detailsem uurimine näitab, et pärast viljastamist arenev lühiealine karposporofaas on täiesti analoogiline iseseisva taimena esineva sporofaasiga, kuid ei ela iseseisvalt, vaid parasiidina gametofaasil.

Kõrgelt arenenud viljastusprotsess ja liikuvate paljunemisrakkude puudumine lubavad oletada, et punavetiktaimede hõimkond on vana ja teistest rühmadest sõltumatult arenenud vetikaterühm. Ka rühm tervikuna on üsna ühtlane, välja arvatud väike osa primitiivsematest esindajatest — klass *Bangiophyceae*, mis eri süsteemides on eraldatud kas klassiks, alamhõimkonnaks või isegi iseseisvaks hõimkonnaks. Vanimad leiud pärinevad paleosoikumist, silurist ja devonist.

Punavetikad on enamasti mereorganismid, ainult kümmekond perekonda ligikaudu viiekümne liigiga esinevad magevetes. Mageveeliigid asustavad äärmuslikke keskkondi, näiteks puhtaveelisi kiirevoolulisi ojasid, koskede ja kärestike pritsmetest niiskeid kive, mitmed liigid elavad aerobiontselt. Mereliigid elavad mitmesuguste merede kaldapiirkonnas, kuid polaarvetes vähem arvukalt. Punavetikate levikus etendab olulist osa vee temperatuur. Tuntakse paljusid liike, mis ei talu veetemperatuuri kõikumist üle viie kraadi. Ka liikide levik sügavusse on piiratud ja rangelt tsonaalne. Põhja-Euroopa rannikuvete liigid ei esine sügavamal kui 30 m, Vahemeres ja Florida ranniku piirkonnas aga on tavaliseks esinemissügavuseks 75—90 m. Selle põhjuseks on vee suurem läbipaistvus soojemates meredes.

Punavetiktaimede hõimkond jaguneb kaheks klassiks: *Bangiophyceae* ja *Florideophyceae*.

KLASS *BANGIOPHYCEAE*

Klassile iseloomulikeks tunnusteks on interkalaarne talluse kasv ja paljunemine monospooridega. Rakus on üks tähtjas pürenoidiga kromatofoor, naaberrakkude vahel puuduvad poorid, karpogoon on ilma trihhogüünita, sügoot jaguneb pärast viljastumist reduktsiooniliselt 4—32 osaks, mis kujunevad karpospooridеks. Diploidne on ainult sügoot.

Perekonna *Bangia* liigid esinevad enamasti merevees, moodustades seal mitteharunevaid, noorelt üherakulisi, täiskasvanult torujaid niite. *B. atropurpurea* esineb magevees.

Porphyra-liigid elavad merevees, esinedes ka Arktikas. Lehtjaid ühekihilisi, kuni 50 cm pikkusi talluseid kasutatakse nii Skandinaavias (*P. laciniata*) kui ka Jaapanis (*P. tenera*) toiduks.

Jaapanis on punavetikate kultiveerimine laialt levinud.

Klassi esindajad kasvavad interkalaarselt, kromatofoorid on neil väikesed, kettalaadsed ja pürenoididéta, rakuseintes esinevad poorid, karpogoon on trihhogüüniga. Enamasti tekivad tetraspoorid. Kõige lihtsamatel esindajatel ei esine tuumafaaside vaheldust. Ainsaks diploidseks moodustiseks elutsüklis on sügoot.

Magevees levinud perekond *Batrachospermum* on limase, makroskoopilise tallusega (pikkus kuni 20 cm), mis koosneb tsentraalsest värvuseta telgniidist ja sellele sõlmedes männasjalt kinnituvatest harulistest assimilaatorharudest (joonis 143, *1, 2*). Harudel esinevad ka karpospoore sisaldavad tsüstokarbid. Tihedate, männasjalt paiknevate harude tõttu jätab tallus nagu pärlinööri mulje.

Merede kaldavööndi kaljudel kasvavad heleroosade paeltena perekonna *Nemalion* 2—5 mm jämedused ja kuni 25 cm pikkused tallused. Talluse keskosas on rakud värvuseta ja moodustavad hüüfilaadseid kimpe, millelt külgedele suunduvad rikkalikult harunevad niidid, kromatofooridega rakkudes.

Perekonna *Corallina* liigid on tüüpilised merevetikad, mille 2—12 mm pikkused tallused sisaldavad rohkesti rakukestadesse ladestunud (inkrusteerunud) lupja (joonis 143, *3*). Selle perekonnaga sarnaseid väljasurnud liike tuntakse juba paleosoikumist ja kriidiajastu setetest.

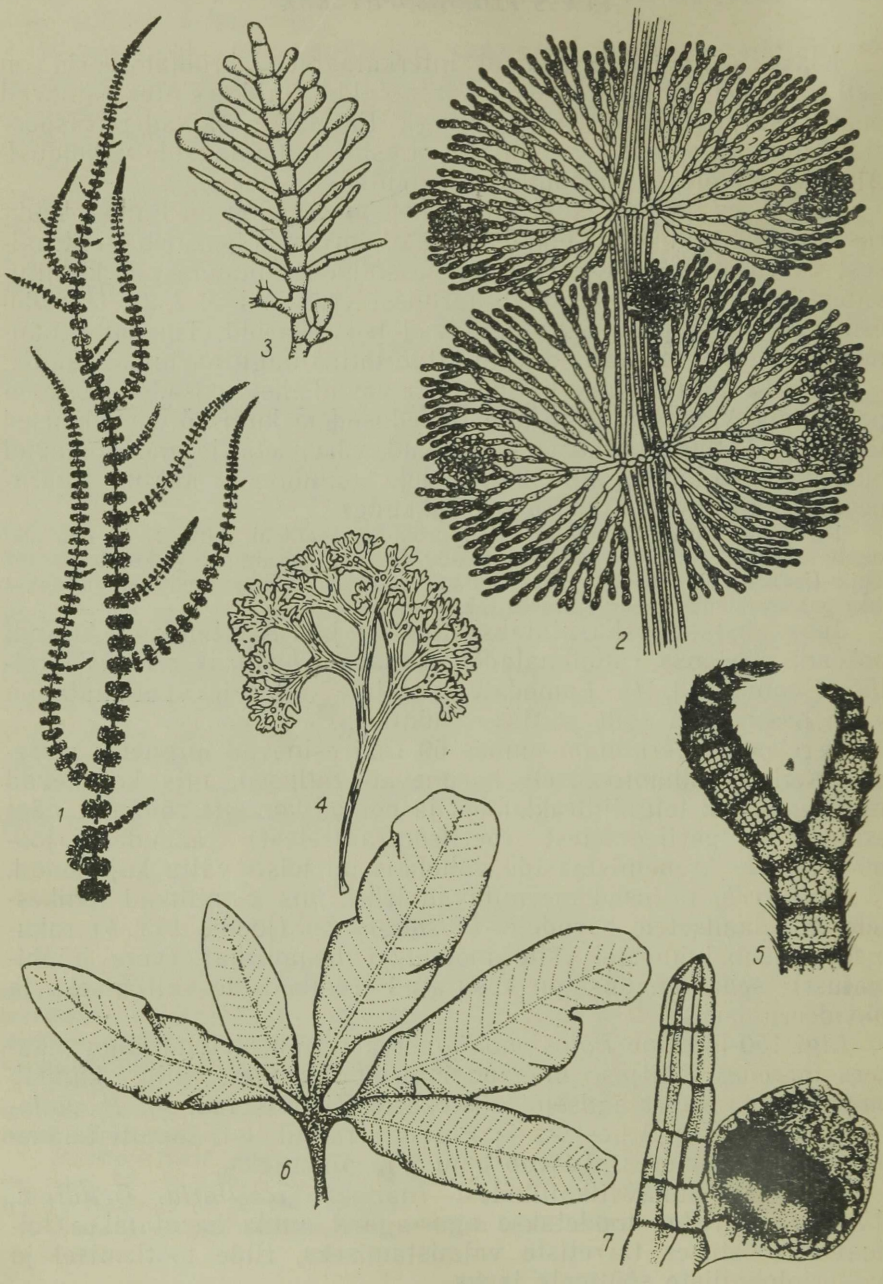
Juba aastasadu kasutatakse toiduks ja ravimtaimena Atlandi ookeani põhjaosa rannikualadel kasvava *Chondrus crispus*'e tallusi (joonis 143, *4*). Lamedale plaatjale tallusele vaatamata on väga hästi näha selle niitjas struktuur.

Perekonna *Ceramium* umbes 60 liiki esinevad mitmetes meredes. Neil on dihhotoomselt harunevad tallused, mis koosnevad tsentraalsetest telgniidirakkudest ja nendel koorena rõngaste näol esinevatest perifeersetest (peritsentraalsetest) rakkudest (joonis 143, *5*). Arenemisfaaside vaheldus on hästi välja kujunenud.

Delesseria tallused meenutavad lehti, mis kinnituvad lühikestele varrelaadsetele harudele. *D. sanguinea* (joonis 143, *6*) rakumahl kutsub inimestel esile mööduvat hemofiiliat (vere hüübimatust); seda omadust on kasutatud trombooside vältimiseks ja likvideerimiseks.

Ligi 150-liigiline *Polysiphonia*-perekond on levinud kogu maakera meredes. Niitjas, monopodiaalselt harunev tallus kannab omapäraseid kupralaadseid tsüstokarpe (joonis 143, *7*). *P. violacea* esineb Põhja-Ameerika ja Euroopa rannikutel, samuti Läänemeres ja Vahemeres. Kasvab kuni 2 m pikkuseks.

Mitmetest punavetikaliikidest (näiteks *Gracilaria*, *Gelidium*, *Ahnfeltia plicata*) toodetakse agar-agarit, mida kasutatakse toiduainetetööstuses tarretiste valmistamiseks, riide töötlemisel ja bakterioloogiliste söötmete jaoks.



Joonis 143. *1. Batrachospermum* sp. tallus. *2.* sama, osa tallusest suure suurendusega. *3. Corallina* sp. *4. Chondrus crispus. 5. Ceramium ramulosum*'i talluse tipp. *6. Delesseria sanguinea. 7. Polysiphonia setigera* tsüstokarp.

Vetikate fülogenees

Paleontoloogiliste andmete vähesuse tõttu tuleb piirduda üksikute rühmade evolutsiooni selgitamisel eeskätt praegu elavate organismide tunnuste võrdlemise ja analüüsimisega. Sel puhul kasutatakse nii anatoomilisi, morfoloogilisi kui ka füsioloogilisi tunnuseid.

Põhilisteks kriteeriumideks evolutsiooni selgitamisel on rakkude ja talluste ehitus (ehitustüübid), viburitega staadiumide olemasolu või puudumine, paljunemisprotsessi ja arenemistsükli iseärasused ning kromatofoorides esinev pigmentide garnituur.

Enamik uurijatest on seisukohal, et vetikad põlvnevad mingitest ürgsetest, heterotroofselt toitunud värvuseta esivanematest. Esimesed vetikatelaadsed paleontoloogilised leiud pärinevad maakoorekihtidest, mille vanust hinnatakse ligikaudu kolmele miljardile aastale. Nendeks on sinivetikate hulka kuuluvad, stromatoliitidest määratud vetikad. Sinivetikate ürgse päritolu kindlamateks tõenditeks peetaksegi raku siseehituse primitiivsust, sugulise paljunemise ja viburitega staadiumide puudumist. Viimati nimetatud tunnused on sinivetikatel kahtlemata primaarsed.

Pole mingit kahtlust selles, et sinivetikad ja bakterid põlvnevad ühistest esivanematest, sinivetikate hõimkonna alguseks aga võime lugeda seda ajajärku, kus osa nende ühistest esivanematest läks üle autotroofsele toitumisele.

Sinivetikate ja punavetikate ühised jooned väljenduvad pigmentide sarnasuses. Bilikromoproteiinid (fükobiliinid fükotsüaan ja fükoerütriin) esinevad mõlemas rühmas (peale nende veel ka mõnedel ruskvetikatel). Sarnaste pigmentide olemasolu alusel eeldavad mõned autorid, et punavetikad on põlvnenud sinivetikatest. Tsütoloogilised erinevused ja punavetikate keeruline suguline paljunemine aga on liiga tõsiseks argumendiks nende kahe hõimkonna otseste sugulussidemete vastu.

Üldse on punavetikate evolutsioonis ja põlvnemises palju ebaselget ja raskesti seletatavat. Sinivetikatel esineva glükogeeni ja punavetikate florideetärklise sarnasus, rakke ümbritseva lima ja plasmodesmide ehituse sarnasus ning ühised pigmendid viitavad nende rühmade teatavale lähedusele. Kõrgelt organiseeritud rakuehitus ja keeruline suguline paljunemine (oogaamia) ning talluse suhteliselt kõrgelt organiseeritud ehitus näitab aga mõlema rühma fülogeneetilist eemalseisu. Kõige tõenäolisemaks võib pidada oletust, et ka punavetikad kujutavad endast umbselt lõppevat iseseisvat evolutsiooniharu nagu sinivetikadki, millega neil on olnud lähedased esivanemad. Pole kahtlust, et ka punavetikad on iseseisva evolutsiooniharuna eraldunud enne, kui tekkis monaadne (viburitega liikuv) ehitustüüp. Kõik ülejäänud hõimkonnad on hakanud kujunema perioodil, kus ürgsetel vetikatel esines juba liikuv (amöboidne ja monaadne) ehitustüüp.

Esimene sellel tasemel eraldunud hõimkond on pruunvetiktaimed. Pole võimatu, et neil on olnud ruskvetikatele ja koldvetikatele lähedased esivanemad. Keeruka ehitusega hulkrakne tallus, kogu hõimkonnale iseloomulikud ja üsna sarnased viburitega paljunemisrakud lubavad oletada, et tegemist on väga vana hõimkonnaga, millest käesoleva ajani on säilinud ainult teatav hulk paremini kohastunud esindajaid. On tõenäoline, et pruunvetikad on juba algselt olnud merede asukad, kuid on ookeanide soolsuse muutumise tõttu läbi teinud pika ja muutliku arenemisloo.

Üsna ürgne vetikaterühm on ruskvetikad. Arvatakse, et ka see rühm on arenenud kas täiesti iseseisvalt ja kujutab umbselt lõppevat evolutsiooniharu või on olnud kauges minevikus seotud koldvetikatega. Mõningate krüptomonaadide otsesteks eellasteks võib pidada vibur-koldvetikaid. Seega pole võimatu otsida kogu ruskvetiktaimede esivanemaid lihtsa ehitusega koldvetikate eellaste hulgast.

Omaette evolutsiooniharu moodustavad ränivetikad, kold- ja eriviburvetikad. Neid kõiki ühendab pigmentide garnituuri, varuainete ja rakukesta struktuuri sarnasus. Sellest lähtudes on paljudes Kesk- ja Lääne-Euroopa süsteemides ühendatud kõik kolm nimetatud rühma klassidena ühiseks koldvetiktaimede (*Chrysophyta*) hõimkonnaks. Paljunemisprotsessi kui üht olulisemat evolutsioonitunnust arvesse võttes aga on õigem nad siiski eraldada omaette hõimkondadeks. Kõige primitiivsem ja teistele rühmadele alguse andnud hõimkond on tõenäoliselt koldvetiktaimed. Nendest on ühelt poolt arenenud eriviburvetikad, teiselt poolt aga ränivetikad. Viimaste arenemisstaadiumides küll enamasti viburid puuduvad, kuid suurem osa autoreid peab seda sekundaarseks nähtuseks. Hästi spetsialiseerunud suguline paljunemine peaks olema üsnagi kaalukaks põhjuseks ränivetikate eraldamisele omaette hõimkonnaks.

Kõige progresseerunumaks arenemisharuks on domineerivate roheliste pigmentidega (*a*- ja *b*-klorofüll) evolutsiooniharu, kuhu kuuluvad silmviburvetikad, rohe- ja mändvetikad.

Suhteliselt eraldi seisvamaks hõimkonnaks on silmviburvetiktaimed, kes on ühisest tüvest eraldunud monaadse ehitustüübi prevaleerimise perioodil, kohastunud eluks väikestes kontinentaalsetes veekogudes ja jäänudki elama nendesse keskkonnatingimustesse. Mõningate autorite katsed leida sarnaseid jooni ja sugulust silmviburvetikate ja ruskvetikate vahel on jäänud vähe veenvateks.

Ka mändvetikate hõimkonna põlvnemise küsimused on mõningal määral vaieldavad. Mõnedes süsteemides kuuluvad mändvetikad klassina rohevetikate hõimkonda. Mändvetikate talluse ja paljunemisorganite omapärast ehitust arvestades aga võime üsna veendunult öelda, et siin on tegemist kunagi minevikus maakeral laiemalt esinenud vetikate rühmaga, mis kujutab kõrgele suundu-

vat oksa rohevetikatega sarnaste organismide evolutsiooniharus. Rohevetikate tüvest on mändvetikad eraldunud üsna rohevetikate evolutsiooni algstaadiumis.

Rohevetikate hõimkond on fülogeneetiliselt ühtlane ainult päris-rohevetikate alamhõimkonna osas. Üsna selgusetu on aga ikkesvetikate päritolu. Kui oletada, et viburitega staadiumide puudumine ikkesvetikatel on primaarne nähtus, pidid nad olema eraldunud ühisest tüvest veel enne silmviburvetikaid ja sel puhul oleks isegi õigem nende eraldamine omaette hõimkonnaks. Kui oletada viburite kadumist evolutsiooni vältel, on ikkesvetikad tuletatavad nii vibur- kui ka algrohevetikatest.

Rohevetiktaimed on fülogeneetiliselt vana rühm. Peetakse tõenäoliseks, et just rohevetikate otsesed esivanemad andsid alguse ka kõrgematele eos- ja õistaimedele.

Võib tekkida küsimus, millest on tingitud nii suur vetikahõimkondade arv, võrreldes kõrgemate taimedega. Ei tohi unustada, et vetikate fülogeneesi probleeme lahendatakse ja seletatakse ainult kaasajal elavate organismide tunnuste ja nende erinevuste baasil. Sealjuures oletatakse, et võrreldavad organismid pole oma arenemise viimase, meile mingil määral tuntud perioodi vältel kuigi palju või üldse mitte muutunud. Tuleb arvata, et arenemine amöboidsest ja monaadsest üherakulisest organismist kuni niitja või hulkrakse talluseni kestis tohutult kauem, kui näiteks arenemine sõnajalgtaimest õistaimeni, ja andis tunduvalt rohkem külgharusid. Mikroorganismidel meie enamasti ei teagi, millise fülogeneetilise tähendusega on pealtnäha küllaltki väikesed kvalitatiivsed erinevused. Nendest põhjustest on tingitud vetikate evolutsiooniharude, mis vastavad süstemaatikas hõimkondadele, suhteliselt suurem arv, võrreldes näiteks kõrgemate taimedega. Et aga kõigi vetikahõimkondade evolutsioon on allunud siiski teatavatele kindlatele ja ühtsetele seaduspärasustele, selle tunnistuseks on ehitustüüpide paralleelsed read fülogeneetiliselt teineteisest küllaltki kaugel asetsevates hõimkondades, nagu koldvetikad, ruskvetikad ja rohevetikad.

KIRJANDUS

Fott, B. Algenkunde. Jena, 1959.

Pork, K. Eesti NSV magevete algsinivetikad (*Chroococceae*). Abiks loodusevaatlejale nr. 21. Tartu, 1955.

Pork, M. Eesti NSV mändvetiktaimed. Abiks loodusevaatlejale nr. 16. Tartu, 1954.

Курсанов Л. И. и др. Определитель низших растений. I, II. М.—Л. 1955.

Определитель пресноводных водорослей СССР 1—8., 1951—1952.

ERIHÕIMKOND SAMBLIKUD — *LICHENOMYCOTA* (*LICHENES*)

Asend süsteemis. Samblikud moodustavad organismide seas ühe omapärasema rühma. Nende keha (rakis ehk tallus), mis ei ole diferentseerunud varreks, leheks ja juureks, koosneb kahest komponendist: seenest ja vetikast, mille kooselu vormi üle on teadlased palju aastaid vaielnud ning mille tõeline olemus on praeguseni detailideni tundmata. Timirjazev, kes tundis suurt huvi samblike bioloogia vastu, nimetas neid mõistatuslikeks «sfinkstaimedeks».

Taimeriigi süsteemis on samblikud eri aegadel ja eri autorite käsitluses paigutatud eri kohta. XVIII sajandi kunstlikes süsteemides käsitleti neid vetikate all, mõnikord ka sammalde hulgas. Kaasajal on teadlased samblike süstemaatilise kuuluvuse küsimuses jagunenud kahte rühma. Tuginedes asjaolule, et sambliku viljakeha (apoteetsiumi, periteetsiumi) moodustab tema seen-komponent ja seenehüüfid on sambliku talluses hulgalises ülekaalus, vaatlevad ühed teadlased samblikke lihheniseerunud seentena ning ühendavad nad süsteemis vastavate rühmadega. Need teadlased on näidanud, et samblikud moodustavad polüfüleetilise rühma, mis on tekkinud eri aegadel eri seenerühmade lihheniseerumise, s. o. seene ja vetika kompleksorganismi moodustumise teel. Seega ei moodusta samblikud ühtset süstemaatilist (taksonoomilist) rühma, vaid ainult bioloogilise rühma. Teised teadlased, eitamata selle taimerühma polüfüleetilisust, leiavad siiski, et samblikel on palju selliseid spetsialisatsiooni-tunnuseid, mis sunnivad neid vaatlema iseseisva süstemaatilise ühikuna. Võib eristada kolm samblike spetsialisatsiooni-tunnuste rühma. 1. Morfoloogilised tunnused. Suur osa samblikke omab eluvorme, mida ei esine ei seentel ega vetikatel. Niisugused on näiteks rippuvad habejad vormid (habesamblikud ehk puuhabemed — *Usnea*, narmassamblikud — *Alectoria* jt.), kividel ja kaljudel elavad kõrvsamblikud ehk kivikõrvad (*Umbilicaria*), kõrbetes maas kasvavad mannasamblikud (lehtersamblike — *Aspicilia* mõned liigid) jt. 2. Bioloogilised tunnused. Nende hulka kuuluvad samblike omapärased paljunemisviisid isiidide ja soreedide abil, nende kasvuiseärasused, geograafilise leviku ja ökoloogia omapära jm. 3. Biokeemilised tunnused. Sambliku kui kompleksorganismi elutegevus erineb oluliselt teda moodustavate organismide elutegevusest. See avaldub näiteks spetsiifiliste samblikuainete moodustumises, mis puuduvad seentes ja vetikates.

Seega on enamikul samblikest seentega ühiste tunnuste kõrval nii palju spetsiifilisi tunnuseid, et nende hajutamine seente süsteemi * tekitab raskusi ja ka segadust. Samblike sugukondade, pere-

* Organismide üldistes fülogeneetilistes skeemides tuleb kahtlemata samblike põhilisi rühmi (seltse) näidata neile sugulaslike seenerühmadega seostatult.

kondade, liikide eraldamine ei toimu mitte ainult seentest tulenevate, vaid suurel määral samblike spetsiifiliste tunnuste alusel. Nende arvestamine seente süsteemis teeb selle keeruliseks. Samblikud on oma mitmekesiste tunnuste alusel koondatavad rühmadesse, mis tuleb süsteemis eraldada vastavate taksonitena — seltsidena, sugukondadena jne. Mükoloogid, kes liidavad samblikud seente süsteemi, eraldavad enamasti vaid mõne seltsi — keraskottseenelaadsete (*Sphaeriales*) järel luulissamblikulaadsete (*Pyrenulales*) seltsi, tiksikulaadsete (*Helotiales*) ja liudikulaadsete (*Pezizales*) järel liudsamblikulaadsete (*Lecanorales*) seltsi. Tegelikult on aga samblikud nende väga mitmekesise tunnustekogumi alusel hoopis suuremaks hulgaks seltsideks jagatavad, mis peaksid kajastuma ka nende süsteemis. Seetõttu tuleb pidada õigeks samblike vaatlemist vähemalt õpikutes ja käsiraamatutes kokkuleppeliselt kui ühtset taimerühma. Taksonoomiliselt on sellele rühmale käesolevas õpikus antud e r i h õ i m k o n n a nimetus.*

Vetikas ja seen samblikus (fükobiont ja mükobiont). Veel sada aastat tagasi arvati, et rohelised kehakesed sambliku talluses on erilised paljunemisorganid, ning seetõttu nimetati neid g o n i i d i d e k s. Saksa botaanik S. Schwendener näitas 1867. aastal, et need kehakesed on v e t i k a d ning et seen ja vetikas moodustavad sambliku kujul sümbiootilise organismi.

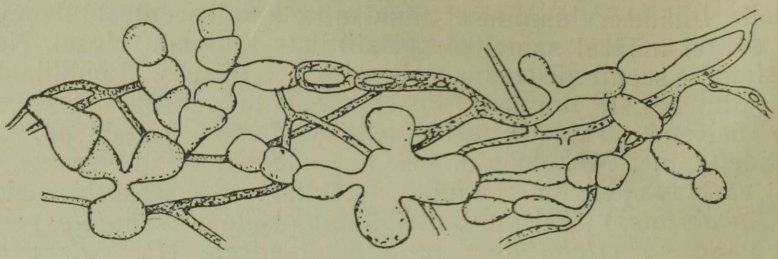
Praegu tuntakse üle 30 vetikaperekonna, mille liigid võivad esineda samblikes. Väga paljudes samblikes esinevad rohevetikad perekondadest *Trebouxia*, *Myrmecina*, *Chlorosarcina*, *Coccomyxa*, *Chlorella*, *Trochiscia*, *Palmella*, *Protococcus*, *Cystococcus*, *Leptosira*, *Phycopeltis*, *Trentepohlia* jt. Rohevetikaid sisaldavad samblikud on enamasti heledad. Niisketena nad ei muuda oma konsistentsi. Sinivetikatest sisaldavad samblikud liike perekondadest *Nostoc*, *Gloeocapsa*, *Stigonema*, *Rivularia* jt. Need samblikud on enamasti tumedad (mustad, pruunid) ning muutuvad niisketena sültjaks.

Enamik samblikest sisaldab vaid üht vetikaliiki. On aga ka niisuguseid samblikke, mille talluses esineb üks, apoteetsiumis või tsefaloodis aga teine vetikaliik. Üks ja sama samblikuliik võib sisaldada erinevates ökoloogilistes tingimustes eri vetikaliike. Kollase seinakorba (*Xanthoria parietina*) talluses on näiteks täheldatud nelja erineva vetikaliigi esinemist (*Cystococcus xanthoriae*, *C. minimus*, *Trentepohlia* sp., *Coccomyxa* sp.).

Sambliku talluses esinevad vetikad paljunevad lihtsa pooldumise või autospooride moodustamise teel. Zoospoore ega sugurakke nad ei moodusta. Neid on võrdlemisi kerge kultuuridesse eraldada.

Samblikke moodustavad seened kuuluvad enamikus kottseente hulka. Vaid mõnikümmend samblikuliiki on moodustatud vetik-

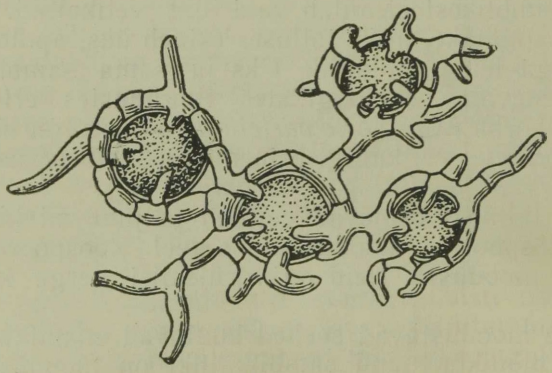
* Paljudes taimesüstemaatika õpikutes ja käsiraamatutes käsitletakse samblikke l i s a k l a s s i n a seente hõimkondade järel.



Joonis 144. Õlihüüfid idusambliku (*Protoblastenia* sp.) talluses. (Fünfstücki j.)

või kandseentest. Nende liigilist kuuluvust ei ole (peale üksiku erandi) võimalik kindlaks teha. Sambliku seenehüüfid on enamasti paksemaseinalised kui vabalt elavate seente hüüfid. Neil on pikad segmenteeritud rakud väga väikese tuumaga, mis sisaldab kuus või kaheksa (haploidses faasis) kromosoomi. Samblike talluses võib eraldada kolme tüüpi (omavaheliste üleminekutega) hüüfe. Paksuseinalised hüüfid, mis moodustavad tihedaid eraldunud (vetikarakkudeta) põimikuid, on võimelised endasse suurel hulgal vett imema. Osa hüüfe on inkrusteerunud samblikuainetega, nad ei märgu ning nendel arvatakse olevat mehaanilise toetuse ning talluse siseatmosfääri säilitamise ülesanne. Paljude epiliitsete, s. o. kividel ja kaljudel elavate (eriti lubjalembeste, kaltsifiilsete) samblike talluses esinevad puhetunud hüüfid (joonis 144), mis sisaldavad õli (õlihüüfid). Arvatakse, et need õlid on kas samblike tagavaraained või ekskreedid.

Paljude samblike talluses moodustavad hüüfid haustoreid (joonis 145), mis ümbritsevad vetikaid või tungivad nende rakkudesse, kust hangivad seenele vajalikku toitu.



Joonis 145. Vetikarakke ümbritsevad haustorid. (Hale'i j.)

Peale seene ja vetika on samblike talluses leitud ka asotobakterit. Selle alusel on esitatud isegi hüpotees sambliku polüsümbiootilise olemuse kohta. Viimased täpsed mikrobioloogilised uurimised on näidanud, et asotobakter on samblikus fakultatiivne või isegi juhuslik komponent, peale selle on aga avastatud ka teisi baktereid, näiteks tselluloosilagundajaid, mis ei ole sümbiootilistes ega parasiitsetes suhetes samblikutalluse teiste komponentidega.

Vetika ja seene suhted samblikus. Vetika ja seene vastastikuste suhete iseloomu kohta on esitatud mitmeid teooriaid. Sageli kujutatakse seda suhet rahuliku kooskõlastatud mutualistliku sümbioosina (De Bary), milles mõlemad pooled on teineteisele kasulikud — seen saab vetikalt kui autotroofselt organismilt orgaanilisi aineid, vetikas seenelt aga vett ja selles lahustunud mineraalsooli. Selline harmooniline kooselu tundus ühekülgsena juba paljudele möödunud sajandi bioloogidele, kes olid tuttavad Ch. Darwini õpetusega olelusvõitlusest organismide vahel. Pärast seda, kui E. Bornet avastas 1873. aastal sambliku seenehaustorid, sai selgeks, et seene ja vetika vahel valitsevad keerulisemad parasitismilaadsed vahekorrad. Mükoloogid eristavad tavaliselt kaht tüüpi parasitismi — 1) *destruktiivset*, mille puhul parasiit hävitab peremeestaime, ja 2) *balansseeritud* (tasakaalustatud), mille käigus parasiit kasutab peremeestaime assimilaate, hävitamata sealjuures teda. Samblike juures arvatakse esinevat just viimane parasitismi tüüp. Tuginedes sellele, on mõned füsioloogid esitanud *helotismi** teooria, mis väidab, et seent tuleb samblikus vaadelda kui reguleerivat «peremeest», kes ekspluateerib vetikat («orja»), hoolitsedes sealjuures sobivate tingimuste loomise eest vetikate elutegevuseks ja paljunemiseks. See ilmselt antropomorfistlik teooria on viimasel ajal kõrvale heidetud. Vene ja nõukogude lihhenoloog A. Jelenkin esitas käesoleva sajandi algul *endoparasito-saprofütismi* teooria. Avastanud paljudes samblikes nekraalsete (surnud) vetikarakkude kogumeid, väitis A. Jelenkin, et seen elab samblikus peale parasiidi ka kui saprofüüt, toitudes surevatest ja lagunevatest vetikatest. Uuemaks avastuseks samblikutalluse bioloogia uurimisel on vetikate parasitism ja saprofütism seente üle. Seda on konstateeritud mitmete homöomeersete, sinivetikaid sisaldavate samblike juures (näiteks limasamblikel — *Collema*). Neis samblikes paiknevad hüüfid korrapäratult, koondumata ühtseteks kogumikeks vetikate vahel. On leitud, et sinivetikad (näiteks *Nostoc*) on sellises talluses võimelised toituma miksotroofselt, kasutades surevate seenehüüfide orgaanilisi aineid.

Samblikutalluses esinevate vetikate ja seente vastastikuste suhete probleem on veel lõplikult selgitamata. On kindel, et

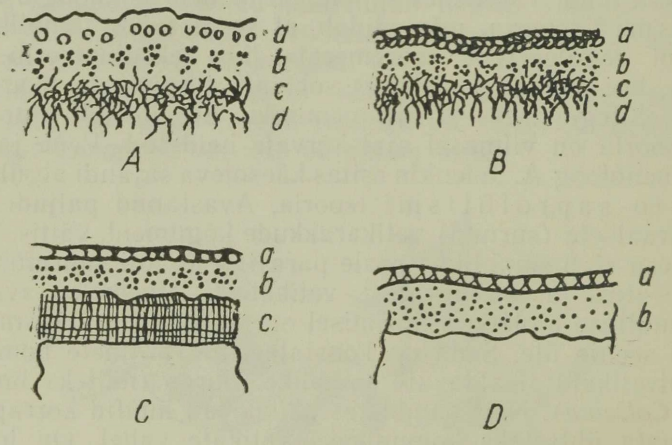
---

* Kreekakeelsest sõnast *helotes* — riigiori Sparta riigis.

samblikes esineb mitu suhete tüüpi — vastastikune kasu, seene parasitism mitmes astmes (harvadel juhtudel destruktiivne, enamasti mõõdukas) ja saprofütism vetika üle, vetika parasitism ja saprofütism seene üle. Olenevalt välistingimustest, konkreetset samblikuliiki moodustava seene ja vetika pärilikest omadustest ning sambliku väljakujunemise astmest omandab üks või teine suhtetüüp suurema ja määravama osatähtsuse. Seene ja vetika kui vastandlike (autotroofse ja heterotroofse) organismide poolt moodustatud kompleksorganism — samblik — on suurepäraseks näiteks vastandite dialektilisest võitlusest ja ühtsusest.

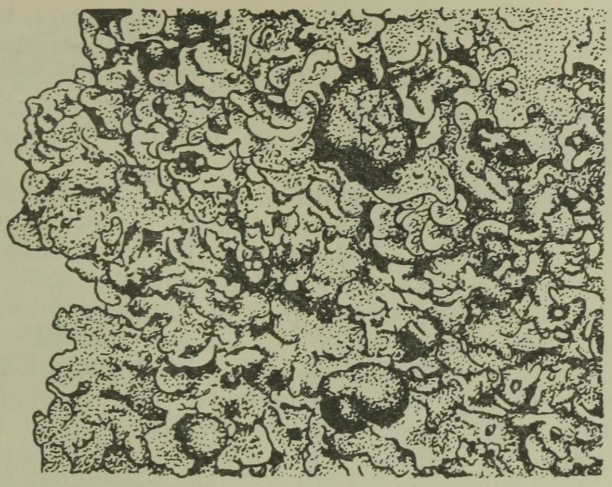
Samblike ehitus. Samblike morfoloogia, nende väliskuju, eluvormid ja suurus võivad olla väga mitmesugused. Nad on koondatavad nelja suurde (omakorda küllalt heterogeensesse ja üleminekutega seotud) morfoloogilisse tüüpi.

Kooriksamblikud (joonis 146, tahvel III, *1*) moodustavad mitmesugustel substraatidel (puude koorel, puidul, kividel, maapinnal jm.) siledaid, pulberjaid või köbrulisi koorikuid. Hüpofleoidsetel kooriksamblikel asub kogu tallus puu koore sees (näiteks luulissamblikud — *Pyrenula*), endofülsetel lehtedes kutiikula all (mõned troopilised samblikud), endoliitsetel kivide mõnemillimeetrises pindmises kihis (näiteks mõnedel kirmesamblikel — *Verrucaria*). Niisugused samblikud on mär-



Joonis 146. Tallusetüübid kooriksamblike perekonnas *Verrucaria* (kirmesamblik):

A — endoliitne tallus: *a* — ülemine nekraalne kiht (surnud hüüfidest ja vetikarakkudest); *b* — vetikakiht; *c* — südamikukiht; *d* — kinnitushüüfid; *B* — poolendoliitne tallus, mis moodustab substraadil koor- (*a*) ja vetikakihi (*b*), substraadi sees südamikukihi (*c*) ja kinnitushüüfide kihi (*d*); *C* — epiliitne tallus südamikukihiga: *a* — koorkiht; *b* — vetikakiht; *c* — südamikukiht; *D* — epiliitne tallus südamikukihita: *a* — koorkiht; *b* — vetikakiht. (Bachmanni j.)



Joonis 147. Soomussamblik (*Psora sp.*).

gatavad vaid substraadile ilmuvate ümmarguste, täpjate või kriipsjate viljakehade järgi. Vastavalt sellele, missugusel substraadil samblik kasvab, nimetatakse teda epigeiliseks (maapinnal), epifüütseks (koorel), epifülseks (lehtedel), epiksüülseks (puidul) või epiliitseks (kividel, kaljudel). Kooriksamblikud moodustavad suurima rühma — nende hulka kuulub üle 80% kõigist seni teadaolevatest liikidest. Nende suurimateks perekondadeks on näsasamblikud (*Lecidea*), liudsamblikud (*Lecanora*) jt.

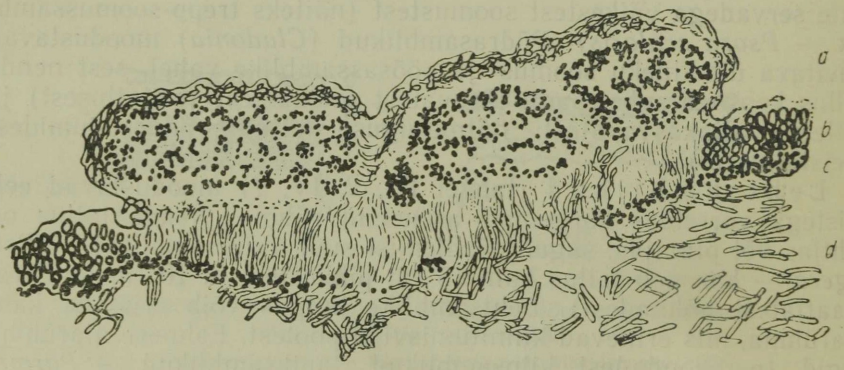
Soomussamblikud (joonis 147) moodustavad väikese rühma, mille tallus koosneb substraadile surutud või tõusvate servadega väikestest soomustest (näiteks trepp-soomussamblik — *Psora scalaris*). Põdrasamblikud (*Cladonia*) moodustavad huvitava ülemineku soomus- ja põõsassamblike vahel, sest nende tallus koosneb substraadil lasuvatest soomustest (esitallusest) ja sellest väljakasvavatest, mitmesuguse kujuga podeetsiumidest (teistallusest).

Lehtsamblikud (tahvel III, *2*, IV, *1*) moodustavad eelmistega võrreldes kõrgemalt arenenud rühma. Nende tallus on lehtjas või plaatjas, sageli võrdlemisi suur (kilpsamblikel — *Peltigera* — koosneb tallus kuni 15 cm pikkustest ja 10 cm laiustest plaatjatest hõlmadest). Lehtsamblike hulgas võib eristada kaht alarühma, mis erinevad kinnitumisviisi poolest. Esimese alarühma liigid (perekondadest kilpsamblikud, lapiksamblikud — *Parmelia* jt.) kinnituvad substraadile talluse alapoolelt väljakasvavate rohkete hüüfikimpude — ritsiinide abil, teise alarühma liigid kinnituvad vaid ühest kohast spetsiaalse hüüfidest moodustunud

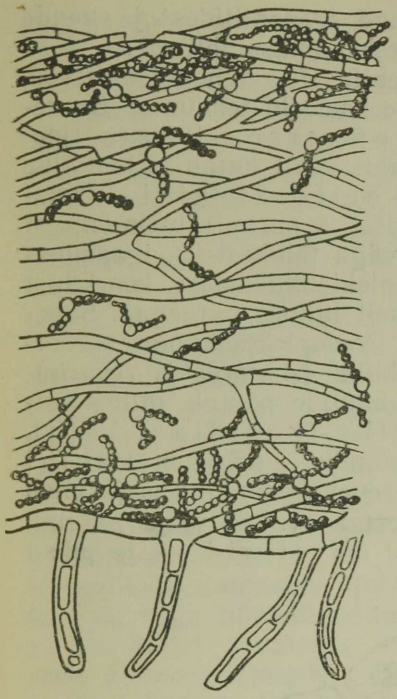
tugeva naba abil (nahksamblikud — *Dermatocarpon*, kõrvsamblikud — *Umbilicaria* jt.). Koorik-, soomus- ja lehtsamblike vahel esineb sageli üleminekutüüpe. Näiteks on liike, mille talluse keskosa on koorikjas, perifeersetes osades moodustuvad aga tihedalt substraadile surutud lehtjad hõlmad (mitmed kivisamblike — *Placodium*'i liigid).

Põõsassamblikud (tahvel IV, *2*) moodustavad morfoloogiliselt kõige komplitseerituma rühma. Nende tallus on erinevalt dorsoventraalsest (bifatsiaalsest) lehtsamblikutallusest radiaalsümmeetriline. Põõsassamblike seas võib eristada mitut alltüüpi: harunemata pulkjat (mitmed põdrasamblike liigid, näiteks sarv-põdrasamblik — *Cladonia cornuta*), põõsasjat (islandi käokõrv — *Cetraria islandica*, põdrasamblike hulgast pärispõdrasamblike — *Cladina* alamperekond, tinasamblikud — *Stereocaulon* jt.), rippuvat «habejat» (habesamblikud — *Usnea*, narmassamblikud — *Alectoria*) jt. Ka leht- ja põõsassamblike vahel on üleminekuvorme (näiteks lõhnasamblikud — *Evernia*, millel on lehtsamblikele tüüpiline dorsoventraalne ehitus, kuid mis moodustavad väikesi põõsakesi, kinnitudes substraadile naba abil).

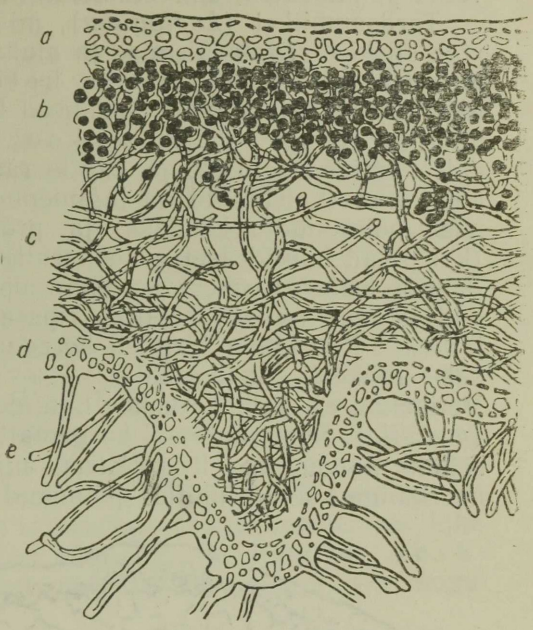
Sambliku tallusel esinevad mitmesugused morfoloogilised struktuuriosad, mis on liikide määramisel suure tähtsusega. Kõigepealt paistavad silma viljakehad — apoteetsiumid ja periteetsiumid (lk. 285). Paljudel liikidel esinevad soreedid, soraalid ja isiidid (lk. 291). Lehtsamblikel kinnitumisvahenditena talitlevatel ritsiinidel ja peentel risoididel (vt. joonisel 149, 150) on mõnede uurijate arvates ka substraadist toidu (eeskätt vee) hankimise ülesanne. Mõnedel lehtsamblikel (näiteks harilikul ripssamblikul — *Anaptychia ciliaris*) leiduvad tallusehõlmade servades lühikesed pee-



Joonis 148. Tsefaloodi läbilõige kilpsamblikul (*Peltigera aphthosa*):
a — tsefaloodid *Nostoc*-vetikatega; *b* — talluse ülemine koorkiht; *c* — vetikakiht (*Coccomyxa* sp.); *d* — südamikukiht. (Galloe j.)



Joonis 149. Limasambliku (*Collema* sp.) homöomeerne tallus risoididega. (Schneideri j.)



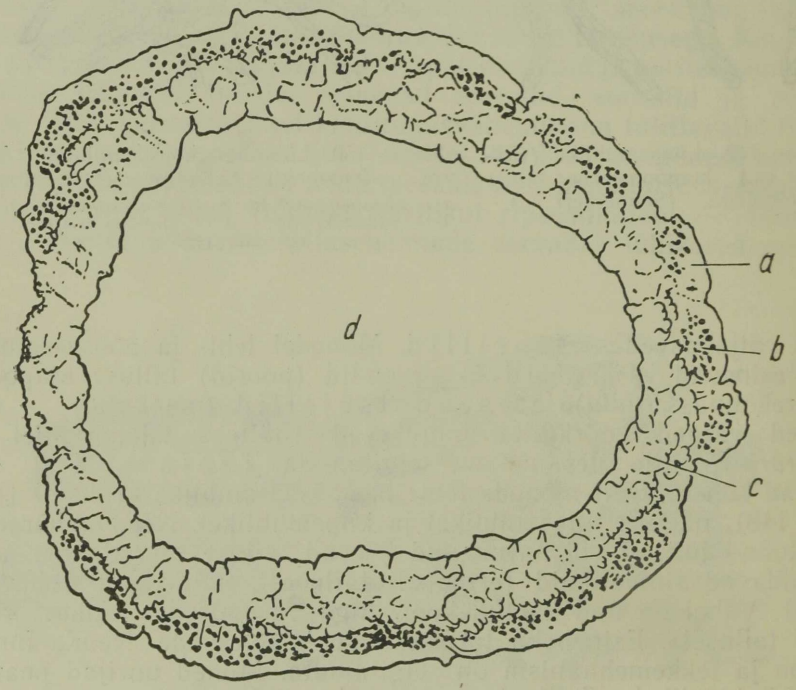
Joonis 150. Läbilõige kopsusambliku (*Lobaria pulmonaria*) heteromeersest tallusest: *a* — ülemine koorkiht; *b* — vetika- (gonidiaal-) kiht; *c* — südamiku kiht; *d* — alumine koorkiht; *e* — ritsiinid. (Tobleri j.)

ned väljakasved — fibrillid. Mõnedel leht- ja põõsassamblikel esinevad tsüfellid — süvendid (poorid) talluse alapoolel (perekonnas *Sticta*) ja pseudotsüfellid (maakulid) — väikesed valged koorkihita laigukesed (näiteks käokõrvadel — *Cetraria*), mille ülesanne on selgitamata. Tsefaloodid esinevad konstantselt mõnede leht- ja põõsassamblike tallustel (joonis 148), näiteks tinasamblikel ja kilpsamblikel. Need on hõredalt asetunud lihtsad või harunenud köbrud talluse pinnal, mis alati sisaldavad sinivetikaid (erinevalt tallusest, milles on rohevetikad). Vahel on nad kaetud koorkihiga, meenutades väikest «tallust tallusel». Esineb ka tallusesiseseid tsefaloode. Nende funktsioon ja tekkemehhanism on selgitamata. Mõned uurijad peavad neid haiguslikeks (kallustesarnasteks) moodustisteks, teised omistavad neile tähtsust õhulämmastiku fikseerimisel.

Samblikutalluse anatoomilises ehituses eristatakse kaht põhilist tüüpi. Lihtsam, homöomeerne tallus (joonis 149)

koosneb enam-vähem ühtlaselt jaotunud seeneniitidest ja nende vahel paiknevatest sinivetikatest (näiteks limasamblikel).

Tardsamblikel (*Leptogium*), mis ehituselt on homöomeersed, võib siiski märgata ülemise ja alumise koorkihi tekkimist. Suuremal osal samblikest esinevas heteromeerses talluses (joonis 150) on eristatavad järgmised kihid. Pealt katab tallust tihe hüüfide põimik — ülemine koor-(kortikaal-)kiht. Vastavalt hüüfide asetusele ja kujule räägitakse paraplektenhüümsest koorkihist (kui hüüfid on jagunenud väga lühikesteks, igasuunaliselt põimunud rakkudeks) ja prosoplektenhüümsest koorkihist (kui pikad hüüfid asetsevad paralleelselt talluse pinnaga). Sagedamini esineb esimest koorkihitüüpi. Prosoplektenhüümset koorkihti leiame näiteks hariliku ripssambliku (*Anaptychia ciliaris*) talluses. Koorkihile järgneb hõredam hüüfide põimik, milles esineb rohkesti vetikarakke — vetika-(gonidiaal-)kiht. Vetikakihi all paikneb kohev hüüfide põimik — südamikukiht (*medulla*). Suuremal osal kõrgemalt arenenud samblikest järgneb sellele alumine koorkiht, millest kasvavad välja paksud, koorkihiga kaetud hüüfide põimikud — ritsiinid — ja pikad



Joonis 151. Läbilõige soomus-põdrasambliku (*Cladonia squamosa*) teistallusest:

a — koorkiht; *b* — vetikakiht; *c* — südamikukihi säilinud välisosa; *d* — keskõõnsus. (Hale'i j.)

peened, ühes reas paiknevatest rakkudest risoidid. Kilpsamblikel (*Peltigera*) väljuvad ritsiinid hästi märgatavatest roidelaadsetest hargnevatest soontest.

Valdaval osal kooriksamblikest on heteromeerne, ülemise koorkihi, vetikakihi ja südamikukihiga tallus (joonis 151). Kõigil neil puudub alumine koorkiht ning tallus kinnitub substraadile südamikukihist väljakasvavate hüüfidega. Primitiivsetel kooriksamblikel esineb ainult diferentseerumata mütseel väheste vetikatega. Mõnedel kooriksamblikel areneb substraadil õhuke must lihheniseerumata seenehüüfidest hüpotallus, mis moodustab talluse ümber musta äärise. Selle ülesanne on selgitamata.

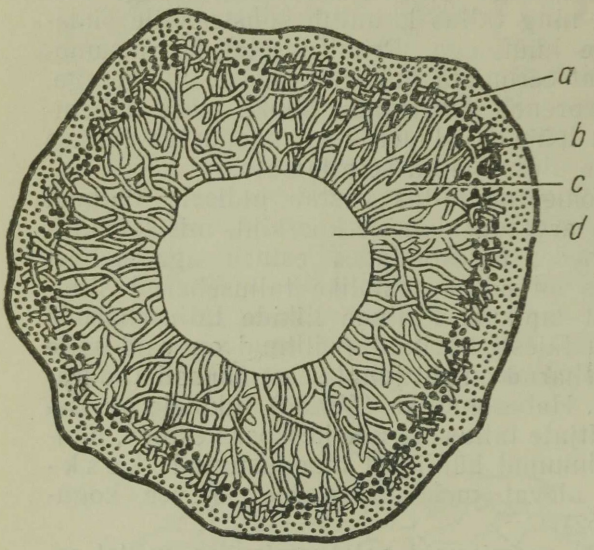
Põõsassamblike heteromeerne tallus vastab üldiselt ülalpool kirjeldatud tüübile (välja arvatud alumine koorkiht, mis loomulikult kõigil puudub), mõnedes perekondades esineb aga sellest kõrvalekaldeid. Läbilõikes on põõsassamblike talluseharud silinderjad või mitmesuguselt lapikud. Paljude liikide talluseharude südamikukiht on peaaegu täiesti hävinud (säilinud on vaid selle kihi välisosa) ning talluseharud on sel juhul seest õõnsad (põdrasamblikud, joonis 151, d). Habesamblike (*Usnea*) liikidele on iseloomulikuks tunnuseks niitjate talluseharude keskosas esinev, lühikestest, väga tihedalt põimunud hüüfidest moodustunud kesk-juhe. Sellel arvatakse olevat mehaanilise toe ja vee kogumise ülesanne (joonis 152).

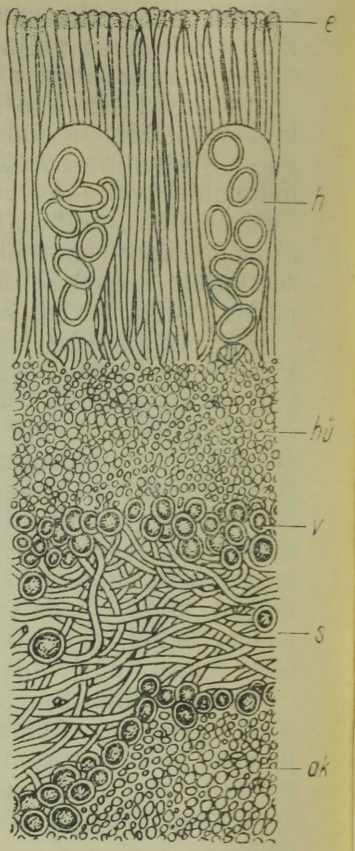
Paljunemine. Samblikel on mitmeid paljunemisviise, millel eri süstemaatilistes rühmades on erinev osatähtsus. On liike, mis paljunevad ainult vegetatiivselt (tallusetükikestega, soreedidega, isiididega); neil ei esine kunagi seene viljakehi nendes valmivate spooridega, teistel liikidel aga esineb ainult eoseline paljunemine.

Seene viljakehadeks (askokarpideks) on samblike suurimas, kottsamblike klassis apoteetsiumid ja periteetsiumid. Lihheniseerunud seene viljakeha (eriti apoteetsium) erineb mõnede tunnuste poolest vabalt elavate (lihheniseerumata) seente viljakehadest. Kõigepealt on nad kauem kestvad (paljuaastased) ja produtseerivad spoore pidevalt pikema aja jooksul. Nende struktuuri kujunemisest võtavad sageli osa vetikad.

Apoteetsiumid on sõõrjad või piklikud, enamasti liudjad, harvem kumerad või isegi poolkerajad. Nende läbimõõt on enamasti mõni millimeeter, üksikutel juhtudel kuni sentimeeter. Nad võivad olla mustad, pruunid, punased, oranžid, kollased. Mõnikord on apoteetsiumi pind (epiteetsium) kaetud halli või sinaka vahaja kihiga. Apoteetsiumid paiknevad enamasti talluse pinnal, talluseharude (või -hõlmade) servades või tippudes. Mõnikord on nad varustatud jalakesega (jalgsamblikulistel — *Caliciaceae*, seensamblikel — *Baeomyces* jt.), mõnikord süüvitatud tallusesse (lumisamblikel — *Pertusaria* jt. kooriksamblikel).

Apoteetsiumi siseehituses võib eristada järgmisi kihte (joonis





Joonis 152. Läbilõige habesambliku (*Usnea* sp.) talluseharust:
a — koorkiht; *b* — vetikakiht; *e* — kohev südamikukiht; *d* — keskjuhe. (Sachsi j.)

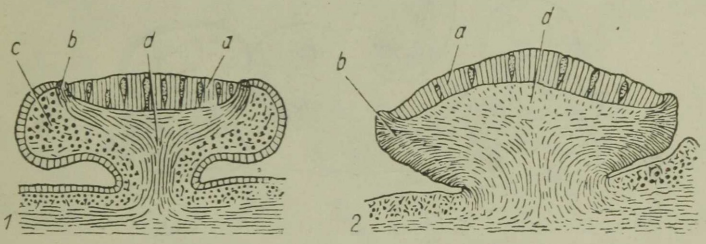
Joonis 153. Läbilõige lapiksambliku (*Parmelia* sp.) apoteetsiumist:
e — epiteetsium, *h* — teetsium parafüüside ja askustega, *hü* — hüpoteetsium, *v* — vetikakiht, *s* — südamikukiht, *ak* — alumine koorkiht. (Hale'i j.)

153): epiteetsium (õhuke ülakiht, mis on moodustunud parafüüside mitmesuguselt värvunud tippudest), teetsium ehk hümeenium (tihedalt asetunud parafüüsid ja nende vahel askused), hüpoteetsium ehk subhümeenium (tihe hüüfidekiht). Sellele järgnevad tallusekihid — vetikakiht (apoteetsiumi all puudub talluse ülemine koorkiht, südamikukiht ja alumine koorkiht).

Askused, milles areneb tavaliselt 8 eost (harva vähem või rohkem), võivad olla mitmesuguse kujuga, kas pikad ja kitsad kuni peaaegu ümmargused. Kõik samblike askused on inoperkulaatsed, s. o. neil puudub poor ja eosed vabanevad askuse seina

purunemisel. Askuste vahel asetsevad parafüüsid on lihtsad või harunenud hüüfid, mille tipud on sageli puhetunud ja värvunud. Spooride suurus on 1—400 µm (tavaliselt 10—30µm). Vaheseinte esinemise või puudumise ja tuumade arvu alusel eraldatakse lihtsaid, septeeritud, muraalseid ja bipolaarseid spoore.

Uue talluse moodustamiseks peavad askusest väljaheidetud ja tuule ning veega levivad eosed kohtuma sobiva vetikaga. Kui see toimub, ümbritseb eosest kujunenud mütseel vetikarakke ning algab aeglane talluse kujunemise protsess. Vähestel liikidel esinevad apoteetsiumis hümeniaalgoniidid. Need heidetakse askustest välja koos eostega ning sellega oleks nagu kindlustatud eose ja vetika kohtumise suurem tõenäolisus.

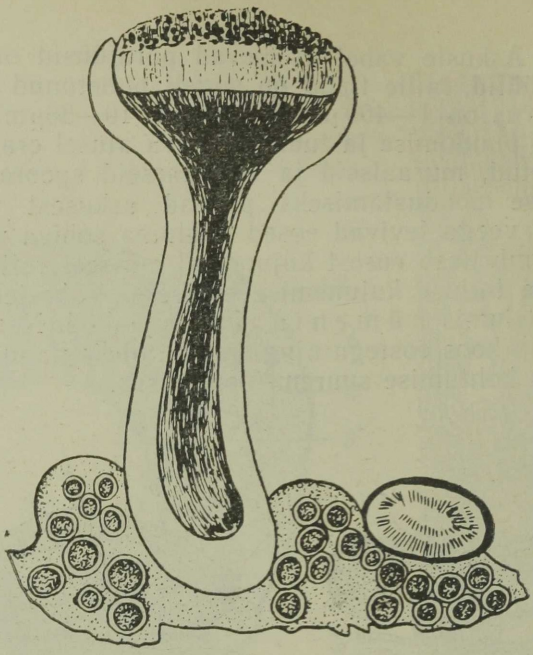


Joonis 154. Lekanoraalne (*1*) ja letsideaalne (*2*) apoteetsium: *a* — teetsium; *b* — pärisserv; *c* — tallusserv; *d* — hüpoteetsium. (Hale'i j.)

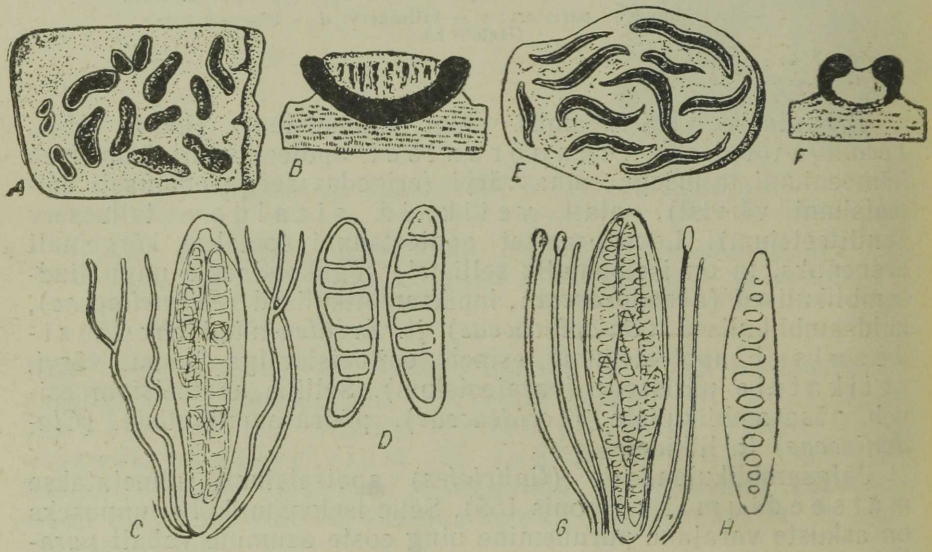
Eristatakse kaht peamist tüüpi apoteetsiume (joonis 154). *Lecanora*-tüüpi ehk lekanoraalsel apoteetsiumil ümbritseb hümeeniumi tallusega sama värvi (erinedes seega enamasti epiteetsiumi värvist), alati vetikaid sisaldav tallusserv (amfiteetsium). Lekanoraalset apoteetsiumi loetakse kõrgemalt arenenuks, ta on iseloomulik sellistele sugukondadele nagu liudsamblikulised (*Lecanoraceae*), lapiksamblikulised (*Parmeliaceae*), kuldsamblikulised (*Caloplacaceae*) jt. *Lecidea*-tüüpi ehk letsideaalsel apoteetsiumil esineb epiteetsiumiga sama värvi, vetikateta pärisserv (parateetsium). Selline apoteetsium esineb näsasamblikuliste (*Lecideaceae*), põdrasamblikuliste (*Cladoniaceae*) jt. liikidel.

Jalgsamblikulaadsete (*Caliciales*) apoteetsiumi nimetatakse matseediumiks (joonis 155). Selle iseloomulikuks tunnuseks on askuste varajane purunemine ning eoste asumine vabalt parafüüside vahel ja viljakeha pinnal (nagu seeneperekonnas *Roesleria*).

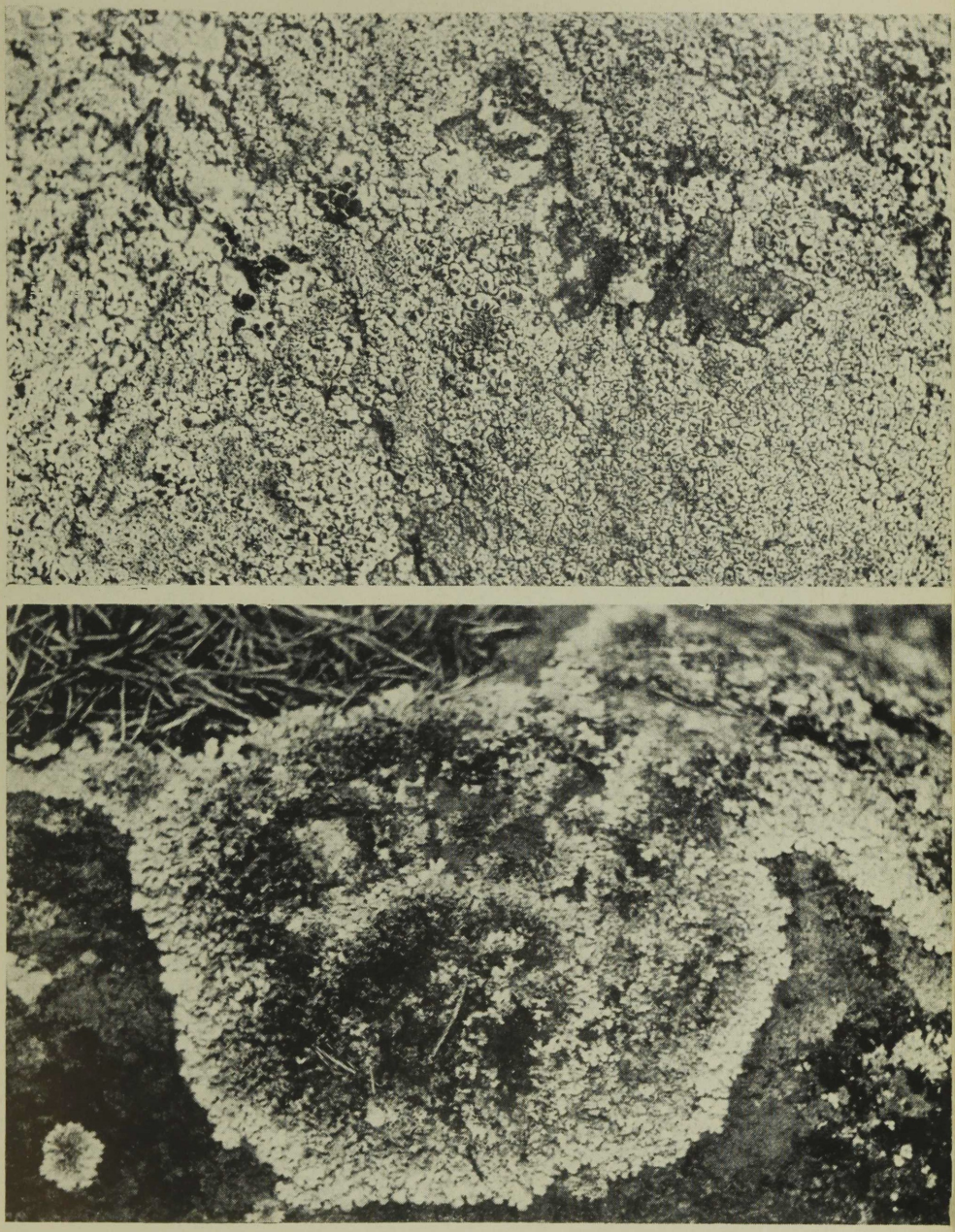
Kirisamblikulaadsete (*Graphidales*) piklikke või hargnevaid apoteetsiume nimetatakse lürelliideks (vastavad seente seltsis *Phacidiales* esinevatele hüsteroteetsiumidele) (joonis 156).



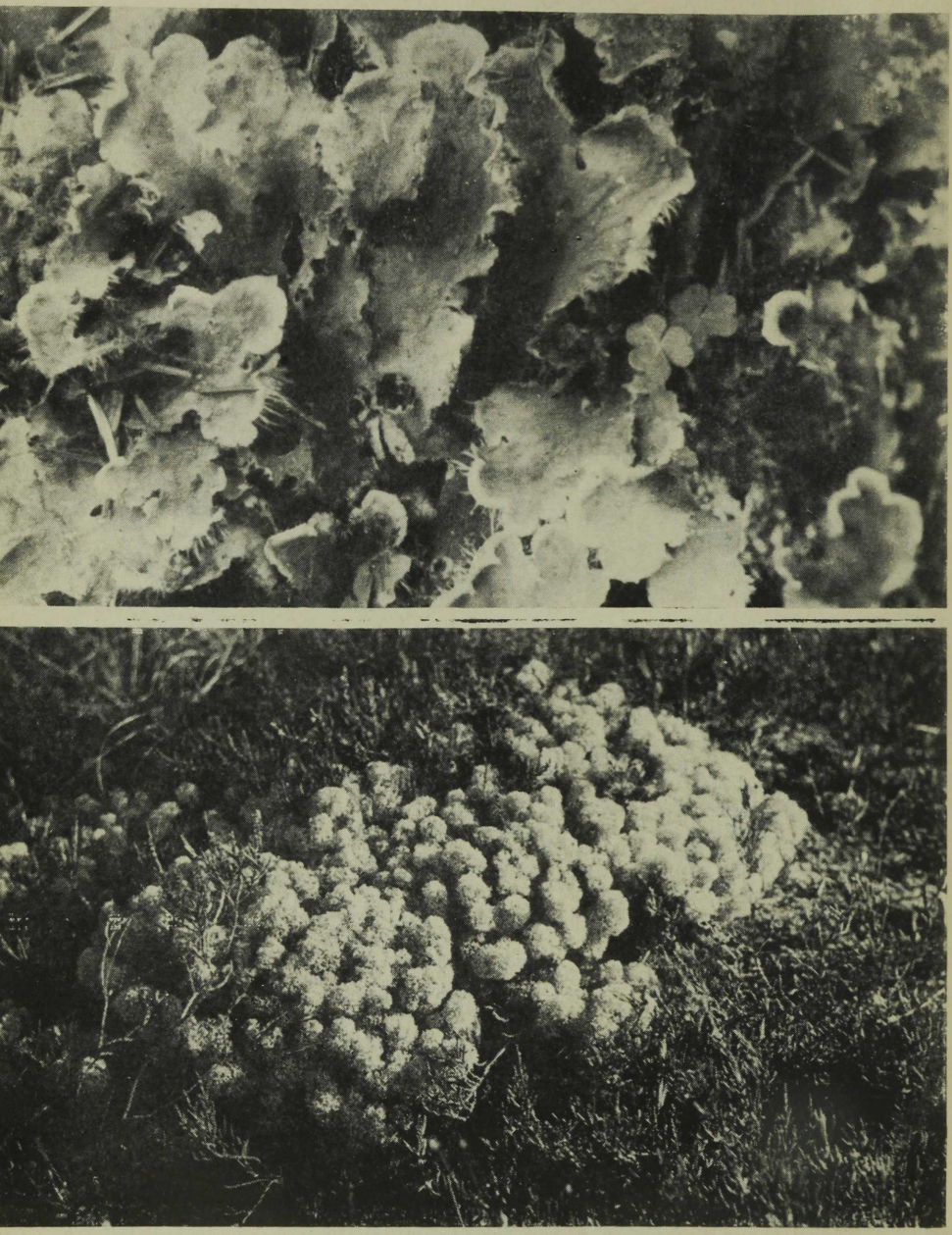
Joonis 155. Jalgsambliku (*Calicium* sp.) matseedium, tallus ja pükniid (paremal). (Smithi j.)



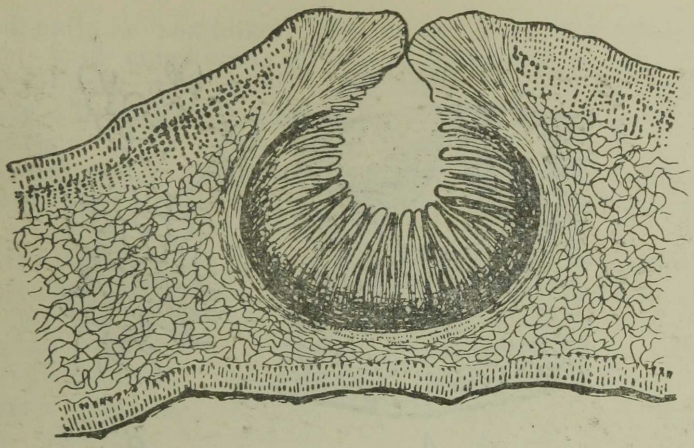
Joonis 156. Kiiriksamblik (*Opegrapha varia*) ja kirisamblik (*Graphis scripta*): *A* — kiiriksambliku üldkuju; *B* — läbilõige kiiriksambliku lürellist; *C* — kiiriksambliku askus ja parafüüsid; *D* — kiiriksambliku spoorid; *E* — kirisambliku üldkuju; *F* — läbilõige kirisambliku lürellist; *G* — kirisambliku askus ja parafüüsid; *H* — kirisambliku spoorid. (Fünfstücki j.)



1. Kooriksamblik: harilik kaartsamblik (*Rhizocarpon geographicum*).
2. Lehtsamblik: kivi-lapiksamblik (*Parmelia saxatilis*).



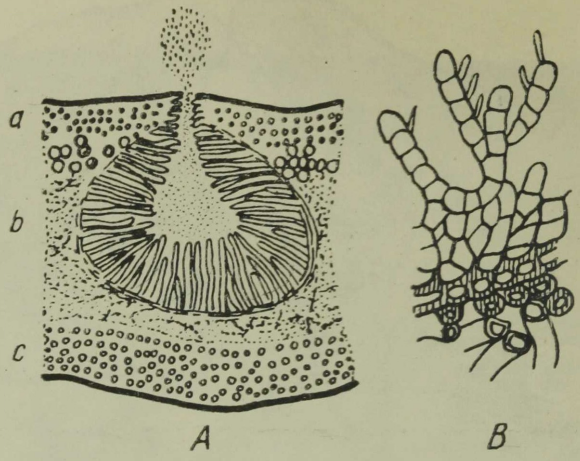
1. Lehtsamblik: pruun kilpsamblik (*Peltigera rufescens*). (L. Pootsi foto.)
2. Põõsassamblik: alpi põdrasamblik (*Cladonia alpestris*).



Joonis 157. Läbilõige nahksambliku (*Dermatocarpon* sp.) periteetsiumist (Reinke j.)

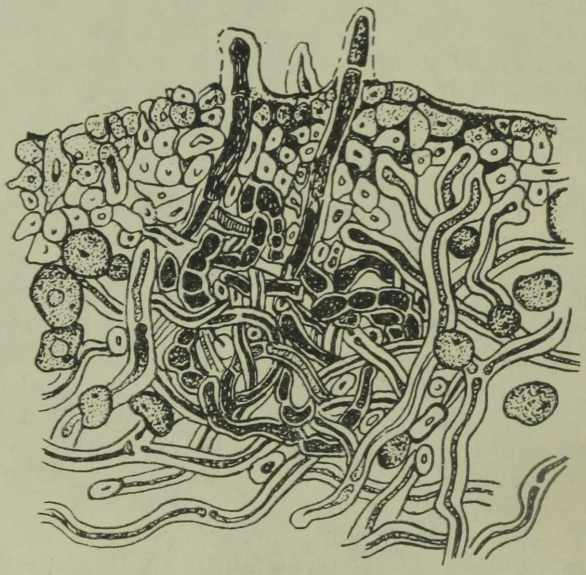
Periteetsium on urnikujuline, tallusesse süüvitatud askokarp (joonis 157), mis avaneb talluse pinnale väikese täpja pooriga. Temas märkame samu kihte mis apoteetsiumis, puudub aga epiteetsium ning parafüüse on vähem. Periteetsiumid esinevad kirmesamblikulaadsete (*Verrucariales*) ja luulissamblikulaadsete (*Pyrenulales*) seltsides, mis vanemates süsteemides ühendati üheks rühmaks (*Pyrenocarpeae* ehk *Pyrenolichenes*).

Paljudel samblikel esinevad urnikujulised, tallusesse süüvitatud (seega periteetsiumisarnased) püknniidid (joonis 158), mis sisaldavad lihtsaid või harunenud hüüfe (konidiofoore), mille tippudest vabanevad väikesed (1—10 μm pikkused) eosed. Neid nimetatakse mikrokoniidideks (ka püknospoorideks, konidiospoorideks, spermaatsiumideks). Neid peetakse isas-suguelementideks. Vähestel liikidel arenevad pükniidides suured septeeritud eosed — makrokoniidid (stülospoorid). Emas-suguelementideks peetakse askogoone, mis koosnevad kahest osast — südamikukihis paiknevast kerajast hüüfidepõimikust ja peenest septeeritud trihhogüünist, mis ulatub ülemise koorkihini (joonis 159). Arvatakse, et suguline protsess toimub siin järgmiselt. Trihhogüüni limastele otstele kantakse tuule või vihmaga mikrokoniidid. Viimase tuum liigub mööda trihhogüüni, mille vaheseinad kaovad, allapoole ja ühineb siin askogooni emastuumaga, moodustades dikaarüoni. Askogooni hüüfid kasvavad suuremaks ja tekitavad askogeensed hüüfid, mille tippudes tekivad eostega askused. Askogooni ümbritsevatest vegetatiivsetest hüüfidest tekivad parafüüsid ja kujuneb välja askokarp. Selle protsessi kõiki staadiume ei ole faktiliselt jälgitud. Võib ka olla, et sugulist



Joonis 158. Pükniid kõrvsambliku (*Umbilicaria* sp.) talluses.

A — läbilõige pükniidist: *a* — talluse ülemine koorkiht; *b* — sõdamikukiht; *c* — alumine koorkiht; *B* — pükniidi sisehüüfid, millede tippudest vabanevad mikrokonidid. (De Bary j.)



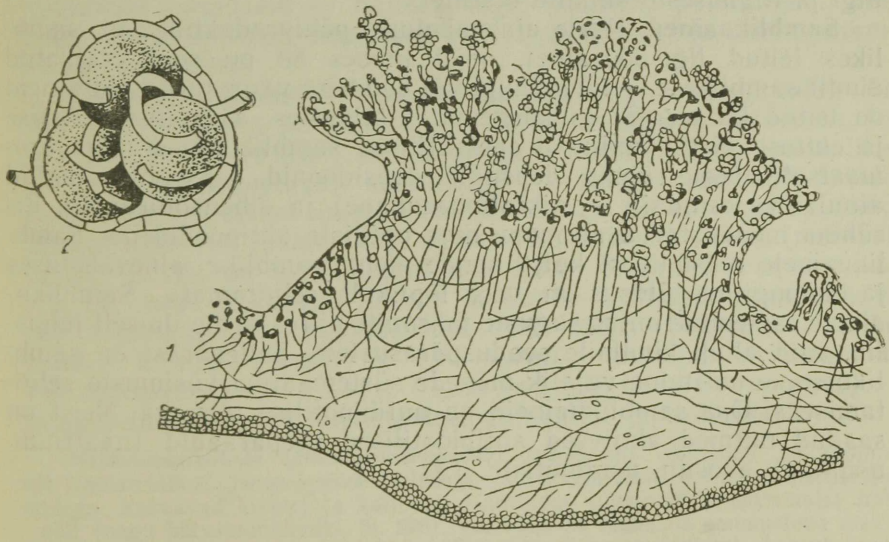
Joonis 159. Askogoon talluse pinnale ulatuvate trihhogüünidega naba-lapiksamblikul (*Parmelia acetabulum*). (Bauri j.)

protsessi paljudel samblikel üldse ei toimu ja apoteetsium tekib askogooni kahe emastuuma liitumisel (somatogaamia).

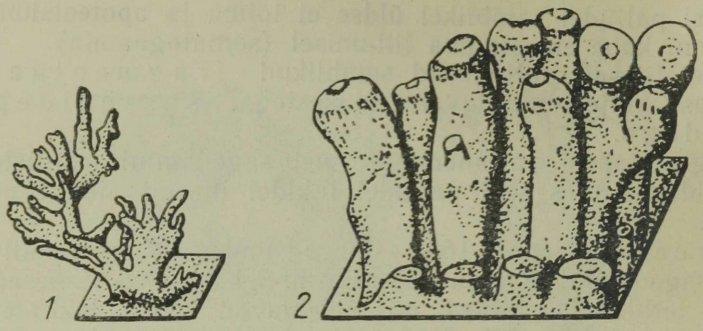
Vegetatiivselt paljunevad samblikud fragmentaarselt — talluse küljest murduvate tükikestega, soreedidega ja isiididega.

Fragmentaarne paljunemine esineb sagedamini arktilistel põõsassamblikel, olles seal paljudel liikidel ilmselt ainuke paljunemisviis.

Soreedid (joonis 160) esinevad umbes 30 protsendil samblikest, sagedamini leht- ja põõsasvormidel. Nad on väikesed tolmjad või terajad kehakesed, mis sisaldavad mõne hüüfide poolt ümbritsetud vetikaraku. Nad tekivad vetikakihis ja vabanevad koorkihi purunemisel. Soreedid paiknevad tallusepinnal vabalt, kinnitumata, ning nad kantakse vee, tuule, putukate jt. abil laiali. Sattudes sobivasse kasvukohta, tekib neist uus samblikutallus. Koondudes talluse eri osades suurematesse või väiksematesse kogumikesse, moodustavad soreedid soraale. Eristatakse difuusseid soreede, kui nad katavad ühtlaselt kogu talluse pinda (näiteks löövesamblikel — *Lepraria*) ja diferentseerunud soraale. Viimaste hulgas on olulisemad tüübid: täpjad (harilikul rihmsamblikul — *Ramalina farinacea*), liudjad (lumisamblikel — *Pertusaria*), vagujad (vagu-lapiksamblikul — *Parmelia sulcata*), huuljad (harilikul hallsamblikul — *Hypogymnia physodes*), poolkerajad (mitmel lapiksamblikul) jt.



Joonis 160. Soreedid:
1 — läbilõikes; *2* — suurendatult



Joonis 161. Isiidid:
1 — koraljad; 2 — silinderjad. (Hale'i j.)

Isiidid (joonis 161) on väikesed koraljad, silinderjad või soomusjad väljakasved, mis on kaetud koorkihiga ja sisaldavad vetikarakke ning hüüfe. Nad esinevad umbes 15 protsendil samblikest. Murdudes talluse küljest lahti ning kandudes sobivasse kasvukohta, areneb neist nagu soreedistki uus tallus. Isiididel arvatakse olevat ka teine ülesanne — talluse pinna suurendamine fotosünteesiprotsessi aktiivsuse tõstmiseks.

Soreedidel ja isiididel on suur tähtsus samblike süstemaatikas liigi ja liigisiseste ühikute tasemel.

Samblikuained. Peale ainevahetuse põhiproduktide on samblikes leitud ligi 300 ainet, neist umbes 80 on seni eraldatud ainult samblikest — ülejäänuid või nendega väga sarnaseid aineid on leitud ka seentes ja kõrgemates taimedes. Keemilise koostise ja ehituse järgi kuuluvad spetsiifilised samblikuained nelja aromaatsete ainete rühma: depsiidid, depsidoonid, depsoonid (tuntud ainult üks esindaja — pikrolihheenhape) ja dibensofuraanid. Eri rühma moodustab usniinhape oma optiliste antipoodidega. Samblikuainete biosünteesi kulg, nende koht samblike ainevahetuses ja bioloogiline tähtsus on veel lõplikult selgitamata. Samblikuainete esinemine mitmesuguste taksonite piires ei ole ilmselt juhuslik, vaid allub kindlaile seaduspärasustele. Sellepärast on samblikuainete uurimine vajalik mõnede süstemaatika küsimuste selgitamiseks. Osa samblikuaineid on antibiootilise toimega. Neist on saadud mitmed aktiivsed antibiootilised preparaadid (naatriumusninaat, evosiin, usnimütsiin jt.).

KLASS VETIKSAMBLIKUD — *PHYCOLICHENES*

Vetiksamblike klassi kuulub ainult üks selts (*Geosiphonales*) ühe sugukonna (*Geosiphonaceae*) ja perekonnaga (*Geosiphon*). *G. pyriforme* esineb Kesk-Euroopas, kasvab savikal mullal ja moodustab kahvatuid põiekesi vetikseentest, mille rakkudesse on suletud pilvvetikate (*Nostoc*) niidid.

KLASS KOTTSAMBLIKUD — *ASCOLICHENES*

Sellesse klassi kuulub enamik samblikke (ligi 20 000 liiki), ainult mõnikümmend peamiselt troopilist liiki kuulub kolmandasse, kandsamblike (*Basidiolichenes*) klassi.

Kottseente ja sini- või rohevetikate poolt moodustatud kottsamblikud jagati vanemates süsteemides kahte seltsi — *Pyrenocarpales* ehk *Pyrenolichenes*, mille viljakehaks on periteetsiumid, ja *Gymnocarpales* ehk *Discolichenes* apoteetsiumidega. Seente süsteemides, millesse on lülitatud ka samblikud, kuuluvad kottsamblikud seltsidesse *Sphaeriales* ja *Lecanorales*.

Uuemates samblike süsteemides jagatakse kottsamblike klass mitmeks seltsiks, vastavalt viljakeha ja askospooride ehitusele ja muudele tunnustele.

Selts kirmesamblikulaadsed — *Verrucariales*

Periteetsiumidega litofüüdid või geofüüdid, koorik- või lehtsamblikud, üherakuliste rohevetikatega (enamasti *Pleurococcus*). Esindajatel (eriti kirmesamblikuliste sugukonnas) on mitmeid primitiivseid tunnuseid — näiteks sage koorkihi puudumine, mispuhul tallus koosneb amorfsest hüüfide põimikust ja selles paiknevatest vetikatest.

Kirmesamblikuliste (***Verrucariaceae***) sugukonda kuulub üle 700 liigi. Suurima perekonna — kirmesambliku (*Verrucaria*, üle 300 liigi, Eestis 19 liiki) esindajad on levinud kõikides looduslikes vööndites. Moodustavad substraadil (peaaegu eranditult kividel ja kaljudel) õhukesi musti kirmeid. Esineb nii epi- kui ka endoliitseid liike (vt. joonis 146), üksikud kasvavad ka vees (merekaljudel). Eestis on harilikumad neli liiki. Meri-kirmesamblik (*V. maura*) kasvab Lääne- ja Loode-Eesti mereranniku kividel (subhalofüüt), moodustades neil suuri läikivmusti laike, müür-kirmesamblik (*V. muralis*), mustjas kirmesamblik (*V. nigrescens*) ja kalju-kirmesamblik (*V. rupestris*) — lubjakividel, vanade hoonete tsementseintel ja müüridel.

Nahksamblikuliste (***Dermatocarpaceae***) sugukonna esindajad on soomus- või lehtsamblikud, heterogeense tallusega ja rohkete hästi arenenud periteetsiumidega. Kasvavad kividel ja kaljudel, kinnitudes substraadile spetsiaalse naba abil (nagu kõrvsamblikudki, lk. 296), või väikeste lamedate soomustena maapinnal. Väike nahksamblik (*Dermatocarpon miniatum*) kasvab väga sageli kõrgmägede kaljudel, moodustades seal väikeste pruunikashallide «kõrvade» kogumikke.

Suhteliselt primitiivsed koorkihita epifüütsed või hüpofleoidsed samblikud. Fükobiont — *Trentepohlia*. Periteetsiumid tallusesisesed või paiknevad talluse pinnal. Seltsi kuulub 5 sugukonda ligi 1100 liigiga, millest enamik on troopilised või subtroopilised. Viimaste hulgas on ka epifülseid liike (perekond *Strigula*). Luulissamblike perekonna (*Pyrenula*) liikidest esineb Eestis sarapuu luulissamblik (*P. coryli*), mis moodustab sarapuu ja pihlaka koorel hallikaid või kollakaid laike, mille keskel võib märgata väikesi läikivaid musti täppe — periteetsiumide suudmeid.

Selts jalgsamblikulaadsed — *Caliciales*

Seltsi esindajatele on iseloomulikuks tunnuseks erilise apoteetsiumitüübi — matseediumi esinemine, mis enamikul liikidest paikneb lühikesel, mõne millimeetri kõrgusel jalakesel (vt. joonis 155). Seltsi kolm sugukonda sisaldavad üle 200 liigi.

Jalgsamblikud (*Calicium*) kasvavad puude koorel ja töödeldud puidul. Eesti flooras on harilik liik roheline jalgsamblik (*C. viride*), mis on eriti sage vanadel kuuskedel ja lehistel. Harilik varjusamblik (*Coniocybe furfuracea*) kasvab tihti tuuleheite tagajärjel paljastunud puujuurtel, kus ta moodustab rohekaskollase teralise talluse, millest kasvavad välja kuni 5 mm pikkused, talluseterakestega kaetud apoteetsiumijalakesed.

Selts sinisamblikulaadsed — *Cyanophilales*

Sellesse seltsi koondatakse sugukonnad, mille liigid sisaldavad kas ainult sinivetikaliike või neid ja rohevetikaid koos. Paljud liigid on märgudes sültjad (kallerjad). Peamiselt lehtvormid. Apoteetsiumid on letsideaalsed või lekanoraalsed. Ehituselt homöomeersed või heteromeersed. Seltsi kuulub 10 sugukonda (üle 1500 liigi).

Limasamblikuliste (***Collemaceae***) sugukonna liigid on kallerjad (märgudes puhetuvad ja limastuvad), sinivetikatega (*Nostoc*). Lehtjad tumedad limasamblikud (*Collema*) kasvavad lubjakividel ning lubjarikkal pinnasel, näiteks loopealsetel. Lääne-Eestis on harilikud hari-(*C. cristatum*), sitke (*C. tenax*) ja kest-limasamblik (*C. tunaeforme*). Tardsamblikest on meil harilikumad brüofiilne (sammaldel kasvav) harilik (*Leptogium lichenoides*) ja lehtpuude koorel kasvav haava-tardsamblik (*L. saturninum*).

Kopsusamblikulised (***Stictaceae***) on suurehõlmised lehtjad samblikud, mis kinnituvad substraadile (puutüvedele, sammaldunud kividele) risoidide, ritsiinide või ühe nabataolise kinnitumisvahendiga. Talluse alumisel poolel esinevad sageli tsüfellid või tsefaloodid. Suur osa liikidest (eriti perekonnast *Sticta*) on troopilised või subtroopilised. Laialt on levinud harilik kopsusamblik (*Lobaria pulmonaria*), mida rahvameditsiinis tuntakse ka kopsuhaiguste ravimina. Eestis kasvab see liik lehtpuude

(eriti laialehiste liikide — tamme, vahtra, jalaka jt.) tüvedel ja okstel.

Kilpsamblikuliste (***Peltigeraceae***) liigid moodustavad maapinnal, sammaldunud kividel või puude jalamitel suuri laiu lihtsaid või vähelõhestunud talluseid. Harilikumad on talluse ülapoolel esinevate tumedate tsefaloodidega tähn-kilpsamblik (*Peltigera aphthosa*), hall, alapoolel heledate soontega koer-kilpsamblik (*P. canina*) ja pruun, alapoolel tumedamate soontega pruun kilpsamblik (*P. rufescens*).

Selts näsasamblikulaadsed — *Lecideales*

Üks suuremaid samblike seltse (neli sugukonda, üle 3300 liigi). Enamik liike on kooriksamblikud (sugukond näsasamblikulised — *Lecideaceae*), vähemik põõsassamblikud (sugukonnad põdrasamblikulised — *Cladoniaceae* — ja tinasamblikulised — *Stereocaulaceae*). Seltsi iseloomulikud tunnused: fükobiont — rohevetikas, viljakeha — letsideaalne apoteetsium, ehitus — heteromeerne.

Näsasamblikulistest (***Lecideaceae***) on suurim sugukonna nimiperekond — näsasamblikud (*Lecidea*, üle 1500 liigi, Eestis 46 liiki). Kasvavad väga erinevatel substraatidel — puukoorel, puidul, kividel ja kaljudel, maapinnal. Eestis on tavalisemateks liikideks kera-näsasamblik — *L. glomerulosa* (moodustab leppade ja haava koorel pruunikashalle laike mustjaspruunide apoteetsiumidega), piir-näsasamblik — *L. limitata* (mitmesuguste puude koorel, moodustab rohekashalle laike mustade apoteetsiumidega), soo-näsasamblik — *L. uliginosa* (oliivpruunid terajad talluselaigud mustade apoteetsiumidega turbapinnasel). Kaartsamblikud (*Rhizocarpon*, kõige tavalisem liik harilik kaartsamblik — *R. geographicum*, mida esineb ka Eestis) kasvavad kividel ja kaljudel, moodustades neil suuri sidrunkollaseid talluseid mustade apoteetsiumidega. Soomussamblikest (*Psora*) on meil tavaline trepp-soomussamblik (*P. scalaris*), mis kasvab tavaliselt okaspuude (mändide, lehiste) jalameil. Stepi-soomussamblik (*P. decipiens*) oma telliskivipunaste apoteetsiumidega kasvab meil ainult läänesaarte loopealsetel.

Põdrasamblikuliste (***Cladoniaceae***) sugukonna nimiperekonda (*Cladonia*) kuulub ligi 300 liiki, millest paljud on laialt levinud ja moodustavad omaette kooslusi tundrates, boreaalsetes metsades ja mujal. Seetõttu on mitmed liigid suure majandusliku tähtsusega kui põhjapõtrade toit, tooraine antibiootikumide saamiseks jne.

Perekonna iseloomulikuks tunnuseks on talluse diferentseerumine kaheks osaks — esitalluseks, mis koosneb substraadil lasuvatest mitmesuguse suurusega soomustest (mõnest millimeet-

rist paari sentimeetrini läbimõõdus) ja neist väljakasvavatest, seest õõnsatest podeetsiumidest e. teistallustest, mis kannavad pruune või punaseid apoteetsiume. Morfoloogiliselt väga eriilmelised liigid. Võib eristada kolme põhilist põdrasamblike rühma: 1) pulkjad — podeetsiumid lihtsad või vähe harunenud, tipud naaskeljad või tömbid (naaskel-põdrasamblik — *C. coniocraea*, sarv-põdrasamblik — *C. cornuta* jt.), 2) karikjad — podeetsiumid lõpevad karikjate laiendustega (karik-põdrasamblik — *C. fimbriata*, väävel-põdrasamblik — *C. deformis* jt.), 3) põõsasjad — podeetsiumid mitmesuguselt harunenud, moodustades hõredamaid või tihedamaid põõsakesi (näiteks alamperekonna *Cladina* liigid). Mõned liigid (näiteks leht-põdrasamblik — *Cl. foliacea*, mis kasvab Lääne-Eesti loopealsetel) esinevad esitallusena, moodustades vaid harva podeetsiume.

Eestis kasvab 64 põdrasamblike liiki. Tähtsaim on pärispõdrasambliku (*Cladina*) alamperekond, kuhu kuuluvad meie nõmme- ja palumetsades, nõmmedel, liivikutel, loopealsetel ja rabadel esinevad harilik põdrasamblik — *Cladonia rangiferina* (tallus sinakashall, podeetsiumide pruunikad tipud näivad ühes suunas alla «kammitud»), alpi põdrasamblik — *C. alpestris* (valkjaskollane tallus moodustab tihedaid kuppeljaid põõsakesi), metspõdrasamblik — *C. sylvatica* (tallus valkjashall või -kollane, ülejäänud tallusega sama värvi tipud enam-vähem ühes suunas alla surutud, tallus sisaldab fumaar-prototsetraarhapet, seetõttu kibeda maiguga), mahe põdrasamblik — *C. mitis* (morfoloogiliselt enam-vähem nagu eelmine, aga nimetatud happe puudumise tõttu ei ole kibeda maiguga).

Seensamblikud (*Baeomyces*) on koorikja või väikesesoomuselise esitallusega, millest kasvavad välja lühikesed, õõnsuseta, roosad (roosa seensamblik — *B. roseus*) või pruunid (pruun seensamblik — *B. rufus*) apoteetsiume kandvad podeetsiumid. Kasvavad peamiselt liivapinnasel.

Tinasamblike (*Stereocaulon*) tallus koosneb samuti terajast või kõbrulisest esitallusest ja podeetsiumidest, kuid need on õõnsuseta ja kaetud soomusjate lehekestega ning tsefaloodidega. Levinumad on vilt- (*S. tomentosum*) ja nõmm-tinasamblik (*S. paschale*), mis kasvavad nõmmedel, valgusrikastes kuivades metsades, maapinnal, harvem kividel. Pisi-tinasamblik (*S. condensatum*) on tavaline liivikutel ja luidetel, kus ta on üks esimesi liivade kinnistajaid.

Selts liudsamblikulaadsed — *Lecanorales*

Suurim selts samblike hulgas — 9 sugukonda 4500 liigiga. Koorik- (enamik), leht- või põõsassamblikud, ehituselt heteromeersed, fükobiondid — üherakulised rohevetikad, viljakeha — lekanoraalne apoteetsium, eosed ühe- või paljurakulised.

Kõrvsamblikulised (*Umbilicariaceae*) on litofüüdid, mis kinnituvad substraadile ühest kohast nn. naba abil. Põhja- ja Lääne-Eesti rändrahnudel on võrdlemisi tavalised tumepruunid kuni mustjad süsi- (*U. deusta*) ja palju-

hõlmine kõrvsamblik e. kivikõrv (*U. polyphylla*). Ida-Aasias esineb söödav kõrvsamblik (*U. esculenta*), mida kohalikud elanikud kasutavad sageli toiduks.

Lumisamblikulised (***Pertusariaceae***) on valged, valkjashallid või kollased kooriksamblikud, mille apoteetsiumid on süüvitatud ühe- või mitmekaupa nn. viljanäsadesse. Väga paljudel liikidel esinevad soreedid. Enamik liike on epifüüdid, esineb ka maapinnal, sammaldel ja kividel kasvavaid. Eestis on harilikud kibedamaiguline kibe (*P. amara*) ja ketas-lumisamblik (*P. discoidea*).

Suurim on **liudsamblikuliste** (***Lecanoraceae***) sugukond. Peaaegu kõik selle liigid on kooriksamblikud lekanoraalsete apoteetsiumidega. Liudsamblike (*Lecanora*) perekonna (1100 liiki, Eestis 47 liiki) esindajad on laialt levinud kõikides looduslikes vööndites ja väga erinevatel substraatidel. Eestis kasvavatest liikidest on tavalisemad lehtpuude koorel ja okstel esinevad lepa- (*L. allophana*) ja sile (*L. chlarona*) liudsamblik. Lubjakividel on aga levinud härmliudsamblik (*L. crenulata*). Lehtersamblikud (*Aspicilia*) erinevad liudsamblikest tallusesse süüvitatud apoteetsiumidega. Peamiselt litofüüdid. Meil on tavalised rändrahnudel hall (*A. cinerea*) ja lubjakividel lubi-lehtersamblik (*A. calcarea*). Lehtersamblike hulka kuuluvad ka nn. mannasamblikud (*A. esculenta* ja teised sellele lähedased liigid), mis kasvavad substraadile kinnitumata rändvormidena kõrbetes, poolkõrbetes ja steppides. Need on väikesed nurgelise või ümmarguse tallusega samblikud, mis võivad tuulega kanduda suurte vahemaade taha. On andmeid, et rändrahvad kasutasid neid vanasti näljaaegadel toiduks («taevamanna»). Kivisamblikest (*Placodium*) on meie flooras harilik graniitkividel esinev väikesehõlmane rosetjas harilik kivisamblik (*P. murale*). Rabades vanade turbakarjääride seintel ja niisketel kraavipervedel kasvab pulberja rohekashalli tallusega ning punakasroosade apoteetsiumidega harilik rabasamblik (*Icmadophila ericetorum*).

Lapiksamblikuliste (***Parmeliaceae***) sugukonda (900 liiki, Eestis 51 liiki) kuuluvad leht- ja põõsassamblikud. Endine lehtvormidest koosnev kollektiivperekond *Parmelia* jagatakse uuemal ajal neljaks iseseisvaks perekonnaks, millest tavalisemad on ritsiinideta hallsamblikud (*Hypogymnia*) ja lamedad vabade laiade hõlmadega lapiksamblikud (*Parmelia*, s. str.). *Hypogymnia physodes* on meie flooras kõige tavalisem epifüüt okaspuudel. Lapiksamblike perekonda kuuluvad paljud meie lihhenofloora harilikud liigid: puukoorel helehall vagu-lapiksamblik (*P. sulcata*) ja pruun, vähemalt talluse perifeersetes osades läikiv läik-lapiksamblik (*P. olivacea*). Kividel kasvavad kare ja kivi-lapiksamblik (*P. conspersa, P. saxatilis*). Peamiselt põõsasvormidest koosnev käokõrvade perekond (*Cetraria*) sisaldab paljusid väga laialt levinud ja taimekooslustes domineerivaid liike. Kõige levinum on nõmmedel, nõmme- ja palumetsades kasvav islandi käokõrv (*C. islandica*), mis on tuntud ka ravimtaimena (hingamisteede haiguste puhul). Kuuse- ja

kasetüvedel on harilik peaaegu lehtjas hall käokõrv (*C. glauca*) (vaid hõlmaservad on tugevasti tõusvad), kadaka okstel ja tüvedel kollane kadaka käokõrv (*C. juniperina*). Põhjapoolse levikuga lumi-käokõrv (*C. nivalis*) on võrdlemisi tavaline Lääne- ja Põhja-Eesti liivikutel ja loopealsetel.

Habesamblikuliste ehk **puuhabemeliste** sugukonda (***Usneaceae***) kuulub 10 perekonda 800 liigiga. Suurim on keskjuhtmega, rippuvate või substraadist eemale hoidvate puhmasjate kollakasroheliste tallustega habesamblike (*Usnea*) perekond. Kõik liigid sisaldavad bakteritsiidset usniinhapet. Eestis on tavalised leht- ja eriti okaspuude tüvedel ning harvem puidul kasvavad pikk (*U. dasypoga*) ja kahar (*U. hirta*) habesamblik. Narmassamblike (*Alectoria*) perekonda kuuluvad ohtralt okaspuude okstel ja tüvedel kasvavad keskjuhtmeta hall (*A. implexa*) ja must (*A. jubata*) narmassamblik. Tundrates võtab enda alla suuri alasid põõsasjas kollakasvalge narmassamblik (*A. ochroleuca*). Lõhnasamblikest (*Evernia*) on meie flooras tavaline lehtpuudel kasvav kollane lõhnasamblik (*E. prunastri*) ja mändidele iseloomulik hall lõhnasamblik (*E. furfuracea*). Esimest neist kasutatakse laialdaselt lõhnaõlide valmistamisel. Rihmsamblikest (*Ramalina*) on eriti levinud jäiga tallusega saare-rihmsamblik (*R. fraxinea*) ja pehmem harilik rihmsamblik (*R. farinacea*). Harilik sarvsamblik (*Cornicularia aculeata*) on iseloomulik liivikute, luidete ja loopealsete taimkattele. Meil mitteesinevat nõiasamblikku (*Letharia vulpina*) kasutati vanasti mürkainetesisalduse tõttu rebaste ja huntide hävitamiseks («rebasekakud»).

Selts kuldsamblikulaadsed — *Caloplacales*

Seltsi kuulub 4 sugukonda ligi 2000 liigiga. Esindajaid ühendavaks tunnuseks on eoste ehitus — need on bipolaarsed. Eluvormilt koorik- või lehtsamblikud (üksikud põõsasvormid). Fükobiont — erkroheline *Cystococcus*. Ehituselt heteromeersed. Apoteetsiumid lekanoraalsed või letsideaalsed.

Kuldsamblikuliste (***Caloplacaceae***) sugukonnas on suurim kuldsamblike perekond (*Caloplaca*). Need on kollased või oranžid koorik- või poollehtsamblikud perifeerselt hõlmistunud tallusega, mis kõik sisaldavad krüsofaanhapet (KOH mõjul värvub tallus punakasvioletseks). Epifüütidest esineb sageli haabade tüvedel sidrunkollase koorikja tallusega ja oranžide lekanoraalsete apoteetsiumidega tavakuldsamblik (*C. aurantiaca*). Lubjakividel, lubjakivimüüridel, vanadel vundamentidel, kirikute ja losside seintel on sage poollehtjas müür-kuldsamblik (*C. murorum*).

Kollasamblikuliste (***Teloschistaceae***) sugukonda kuulub meie ala kõige tavalisem samblik — harilik seinakorp (*Xanthoria parietina*). See erkkollane nitrofiilne lehtsamblik eelistab kultuurmaistuid, kasvades seal massiliselt erinevate puuliikide koorel,

puidul, müüridel jm. Kultuurist mõjustamata aladest on ta harilik vaid mereranniku lindude ekskrementidest väetatud kividel.

Rosettsamblikuliste (***Physciaceae***) sugukonda kuulub ohtralt pargipuudel levinud harilik ripssamblik (*Anaptychia ciliaris*). Rosettsamblikest on harilikud puukoorel kasvav soreedidega hallrosettsamblik (*Ph. grisea*) ja kividel esinev suurte sinakashallide soraalidega sini-rosettsamblik (*Ph. caesia*). Paljud rosettsamblikud on nitrofiilsed, neist on hägu-rosettsamblik (*Ph. orbicularis*) kõige vastupidavam õhu saastamisele, esinedes puutüvedel ka linnaparkides.

KLASS KANDSAMBLIKUD — *BASIDIOLICHENES*

Klassi kuuluvad vähesed kandseened, mis kasvavad pidevalt koos rohe- või sinivetikatega. Levinud peamiselt troopilistel ja subtroopilistel aladel. Perekonda *Cora* ühendatakse liigid, mis on moodustunud seente sugukonna *Thelephoraceae* liikidest ja rohevetikatest (*Chroococcus*), perekonda *Dictyonema* — sama sugukonna liigid sinivetikatega (*Scytonema*). Viimasel ajal on mõningaid kandsamblikke avastatud ka põhjapoolsetel aladel (Eestis mõne leiukohaga *Clavulinopsis vernalis* ja *Lentaria mucida*). Seene ja vetika suhteid ning koosesinemise konstantsust kandsamblikes on veel vähe uuritud.

KLASS TEISSAMBLIKUD — *DEUTEROLICHENES*

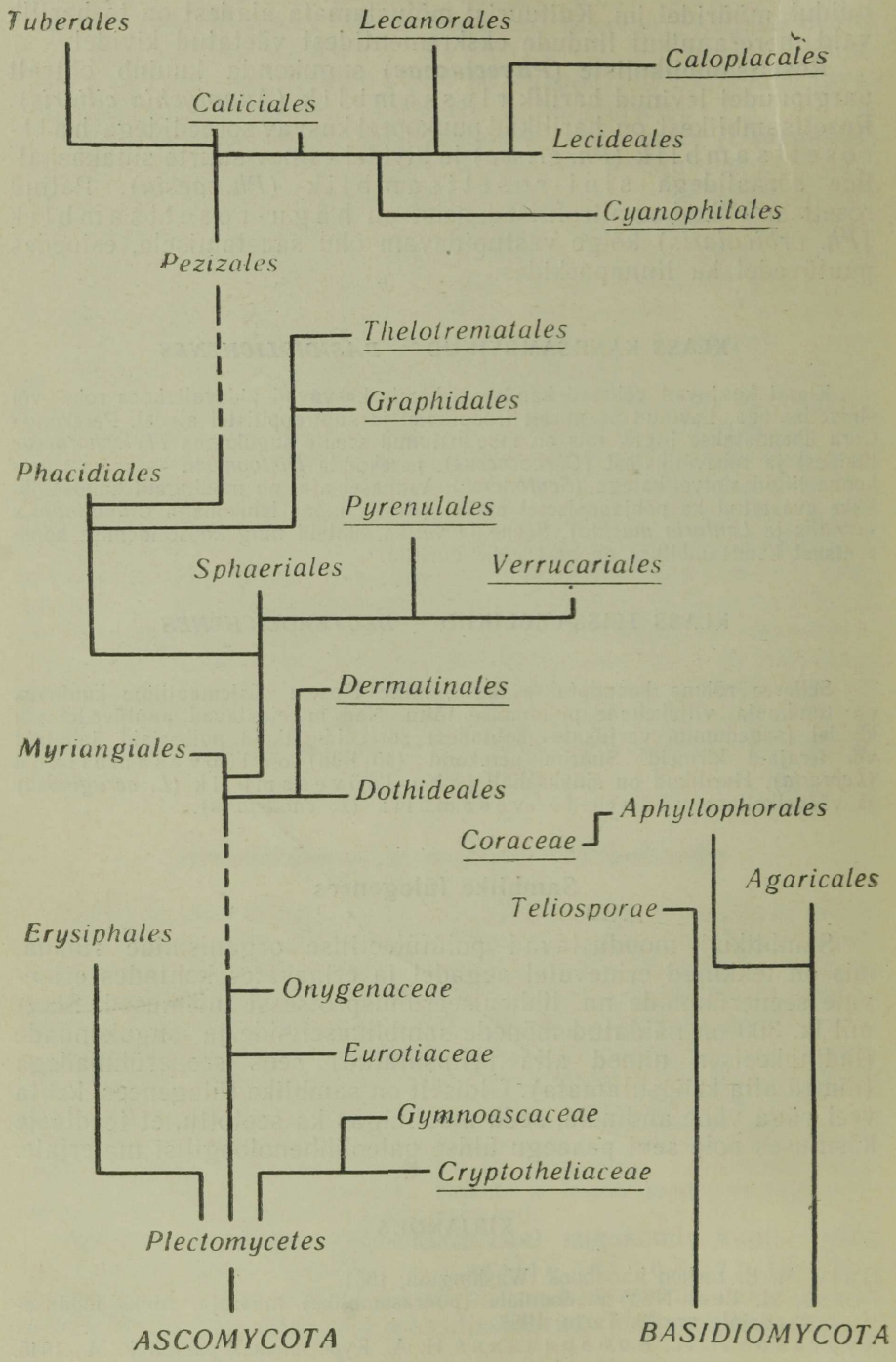
Sellesse rühma koondatakse liigid, mille täpsem süstemaatiline kuuluvus on tundmata viljakehade puudumise tõttu. Nad moodustavad puutüvedel või kividel (sagedamini varjukates kohtades) soreedideerikkaid pulberjaid, jahujaid või terajaid kirmeid. Suurim perekond (40 liiki) on lõövesamblikud (*Lepraria*). Harilikud on sinakashall jahu-lõövesamblik (*L. aeruginosa*) ja väävelkollane väävel-lõövesamblik (*L. candelaris*).

Samblike fülogenees

Samblikud moodustavad polüfüleetilise organismide rühma, mis on tekkinud erinevatel aegadel ja erinevates kohtades erinevate seenerühmade nn. lihheniseerumisprotsessi tulemused. Skeemil lk. 300 on näidatud mõnede samblikuseltside ja -sugukondade (ladinakeelsed nimed alla kriipsutatud) seos seenerühmadega (nimed alla kriipsutamata). Üldiselt on samblike fülogeneesi kohta veel väga vähe andmeid, seda muuhulgas ka seetõttu, et teadlaste käsutuses pole seni peaaegu üldse paleolihhenoloogilisi materjale.

KIRJANDUS

Hale, M. E. Lichen handbook. Washington, 1961.
Trass, H. Eesti NSV kladooniate (põdrasamblike) määraja. Abiks loodusevaatlejale nr. 39. Tartu, 1958.
Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Курс низших растений. М., 1945.


Tuberales
Lecanorales
Caloplacales
Caliciales
Lecideales
Cyanophitales
Pezizales
Thelotrematales
Graphidales
Phacidiales
Pyrenulales
Sphaeriales
Verrucariales
Dermatinales
Myriangiales
Dothideales
Aphyllophorales
Coraceae
Agaricales
Teliosporae
Erysiphales
Onygenaceae
Eurotiaceae
Gymnoascaceae
Cryptotheliaceae
Plectomycetes
ASCOMYCOTA
BASIDIOMYCOTA



KÕRGEMAD TAIMED

KÕRGEMAD TAIMED — *CORMOPHYTA*

Kõrgemate taimede hulka loetakse sammal-, sõnajalg-, paljas- ja katteseemnetaimed. Nende ühisteks tunnusteks on keha liigestumine vegetatiivseiks põhiorganeiks (välja arvatud mõned maksasamblad), steeli ning (välja arvatud katteseemnetaimed) emassuguorgani arhegooni esinemine. Viimase tunnuse alusel nimetatakse sammal-, sõnajalg- ja paljasseemnetaimi arhegoniaatideks. Liigestunud keha (kormuse) tõttu kannavad nad kormofüütide ehk tüvendtaimede (*Cormophyta*, ka *Cormobionta*) nime.

Viimasel ajal on kõrgemaid taimi primitiivse lähtetüübi järgi nimetatud teloomtaimedeks (*Telomophyta* ehk *Telomobionta*).

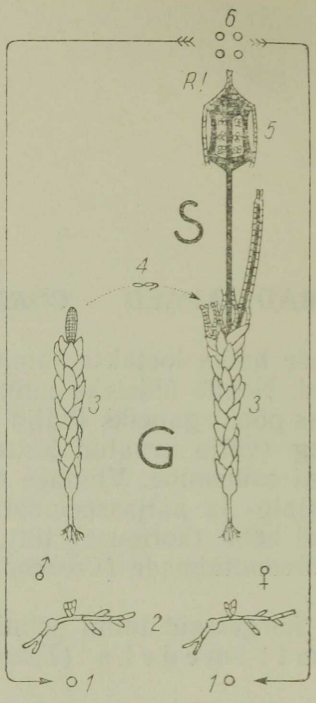
Ühisest ehitusplaanist kõige enam kõrvalekaldunud rühma teiste kõrgemate taimede hulgas moodustavad sammaltaimed, millel peamine elujärk on haploidne gametofaas. Kõigil teistel prevaleerib diploidne sporofaas.

HÕIMKOND SAMMALTAIMED — *BRYOPHYTA*

Sammaltaimed on ürgne taimerühm. Kivisöeajastu lademeist on leitud juba küllalt keeruka ehitusega sammaltaimi. Tõenäoselt pidid nende peamised rühmad kujunema devonis või veelgi varem. Eoseid, mis sarnanevad sammalde eostega, on leitud isegi Balti alamkambriumi ladestikust.

Nad on suhteliselt vähenõudlikud, enamasti niiskemate või ajuti niiskete kasvukohtade taimed, mille kõrgus ulatub harva mõnekümne sentimeetrini. Nad kasvavad maapinnal, sageli kividel, kõduneval ja surnud puidul ning harva ka vees.

Sammaltaimede gametofaas (gametofüüt, joonis 162) on pikemaealine, autotroofne ning morfoloogiliselt keerukama ehitusega. Gametofüüdi arenemisfaas koosneb kahest staadiumist: eosest arenevast eelniidist (protoneemast) ja sellel tekkivatest pungadest kasvavast gametofoorist. Täiskasvanud gametofoor on tavaliselt mitmeaastane autotroofne taim, mille keha on kas dorsoventraalse ehitusega rakis e. tallus või on liigestunud



Joonis 162. Sammaltaimede arengutsükli skeem:
1 — eosed; *2* — isas- ja emaseelniit; *3* — täiskasvanud taimed anteriidi ja arhegooniga; *4* — viljastamine; *5* — sporogoon; *6* — eosed; *R!* — reduktsioonjagunemine; *G* — gametofüüt; *S* — sporofüüt. (Strasburgeri j.).

varreks ning lehtedeks (lihtne tüvend). Sammaltaimedel puuduvad juured ja nende ülesannet täidavad ühe- või mitmerakulised väljakasved — risoidid. Paljunemisorganiteks on anteriidid ja arhegoonid. Spermatosoidid on varustatud viburitega ning viljastamiseks on vaja tilkvett. Viljastatud munarakust arenev sugutu ehk sporofaas (sporofüüt) on sammaltaimedel lühiealine ning areneb gametofooril. Sporofüüt, mida siin nimetatakse sporogooniks, alustab oma arenemist sügoodist ja koosneb eoskuprast, kus arenevad eosed (spoorid), ning jalast, mille abil kupar kinnitub gametofoorile.

Gametofoori ja sporogooni ehituse ning arenemise erinevuste alusel eristatakse hõimkonnas kolme klassi: kõdersamblad — *Anthocerotopsida*, maksasamblad — *Hepaticopsida* (*Hepaticae*), lehtsamblad — *Bryopsida* (*Musci*).

Brüoloogia ajaloost. Esimene teaduslikel alustel koostatud sammaltaimede morfoloogiline süsteem ilmus 1801. a. saksa botaanikult J. Hedwigilt (1730—1799), keda peetakse «brüoloogide Linné'ks». J. Hedwig töötas kriitiliselt läbi eelmise sajandi jooksul üksikute autorite poolt kogutud ja kirjeldatud materjali. Süstematiseerimise aluseks võttis ta eoskupra ehituse ja gametangiumide asetuse. Hedwigi poolt kirjeldatud 34-st perekonnast on tänapäevani kasutusel 31.

Siitpeale hoogustus hulgaliselt kogutud brüoloogilise materjali detailsem läbitöötamine ja esimeste suuremate üldistuste tegemine. Ilmusid mitmed ulatuslikud morfoloogilised tööd, nagu W. P. Schimperi Euroopa, H. Lindbergi Skandinaavia, K. G. Limprichti Saksamaa, Austria-Ungari, Šveitsi ja V. F. Brotheruse kogu maailma sammalde floorad. Täpsete perekondade ja liikide kirjelduste ning illustratsioonide tõttu pole need oma väärtust minetanud ka tänapäeval.

XIX sajandi üheks ulatuslikumaks tööks oli Euroopa lehtsammalde floora «Bryologia Europaea», mis ilmus 1836—1855. Selles töös pöörati süstematiseerimisel tähelepanu ka gametofoori, eriti lehtede anatoomilisele ehitusele.

Erilist tähelepanu hakati osutama turbasammaldele kui olulistele turbamoodustajatele ning seega majanduslikult tähtsatele taimedele. Euroopa üheks silmapaistvamaks brüoloogiks-sfagnoloogiks oli W. P. Schimper (1808—1880), kellelt ilmus 1857—1858 turbasammalde monograafia. Teiseks silmapaistvaks sfagnoloogiks oli omaaegne Tartu Ülikooli professor E. Russow (1841—1897), kellelt on ilmunud mitmeid töid turbasammalde süstemaatikast, anatoomiast ja ökoloogiast. Ta töötas kriitiliselt läbi Baltimaade ja kogu Venemaa Teaduste Akadeemia poolt tolle ajani kogutud sfagnoloogilise materjali.

Alles XX sajandi alguses, tänu sammalde mitmekülgsemale (anatoomilisele, embrüoloogilisele, tsütoloogilisele, ökoloogilisele ja geograafilisele) uuritusele, jõutakse brüoloogias esimeste morfoloogilis-fülogeneetiliste süsteemideni. Üheks esimeseks sellelaadseks süsteemiks oli B. Fleischeri (1847—1913) kapitaalses töös «Die Musci der Flora von Buitenzorg» kasutatud süsteem, mida mitmed süstemaatikud (Brotherus, Dixon, Loeske) on hiljem parandanud ja täiendanud.

Sammaltaimede omavaheliste sugulussuhete selgitamisel on peamiseks raskuseks fossiilsete leidude puudulikkus eriti vanemates geoloogilistes kihtides. Sammaltaimedel ei ole gametofüüt ja sporofüüt evolutsioneerunud paralleelselt ühes ja samas suunas. Sageli areneb hästi diferentseerunud gametofüüdil suhteliselt primitiivse ehitusega sporofüüt ja vastupidi — keeruka ehitusega sporofüüdi puhul on gametofüüt väga lihtne. Seetõttu ei saa fülogeneetilist süsteemi üles ehitada ainult sporofüüdi või gametofüüdi tunnustele, vaid tuleb tugineda mõlema arenemisfaasi tunnuste kompleksile. Siiani pole veel kujunenud täiesti rahuldavat sammalde fülogeneetilist süsteemi, kuid olemasolevad süsteemid täiustuvad pidevalt. Käesoleval ajal süveneb eriti sammaltaimede tsütoloogilis-geneetiline uurimine (peamiselt Lääne-Euroopas, Ameerikas ja Jaapanis, Nõukogude Liidus eriti Ukrainas). Järjest täiustuvad ka ökoloogilised, paleobotaanilised ja geograafilised andmed nii üksikute sammaltaimerühmade, liikide kui ka teatava territooriumi sammalde floora kohta tervikuna. Nõukogude Liidus on lokaalfloorade kõrval ulatuslikumateks brüofloristilisteks töödeks NSVL TA poolt väljaantav mitmeköiteline «Флора споровых растений СССР», millest on ilmunud kaks sammaltaimi käsitlevat köidet (1952, 1954).

Nendes floorades on mõnevõrra muudetult aluseks võetud Fleischeri süsteem. Seda on kasutatud ka käesoleva õpiku lehtsammalde süstemaatilises osas. Maksasammalde osas on järgitud O. Zerovi poolt «Ukraina maksa- ja turbasammalde flooras» (1964) kasutatud süsteemi.

KLASS KÕDERSAMBLAD — *ANTHOCEROTOPSIDA*

Paljud autorid, eriti vanemas õppekirjanduses, käsitlevad kõdersamblaid ühe maksasammalde seltsina. Kuid see rühm erineb tunduvalt teistest maksasammaldest, kujutades iseseisvat tüsistunud sporofüüdi arenemisfaasiga evolutsiooniharu. Seetõttu on õigem käsitleda kõdersamblaid iseseisva klassina.

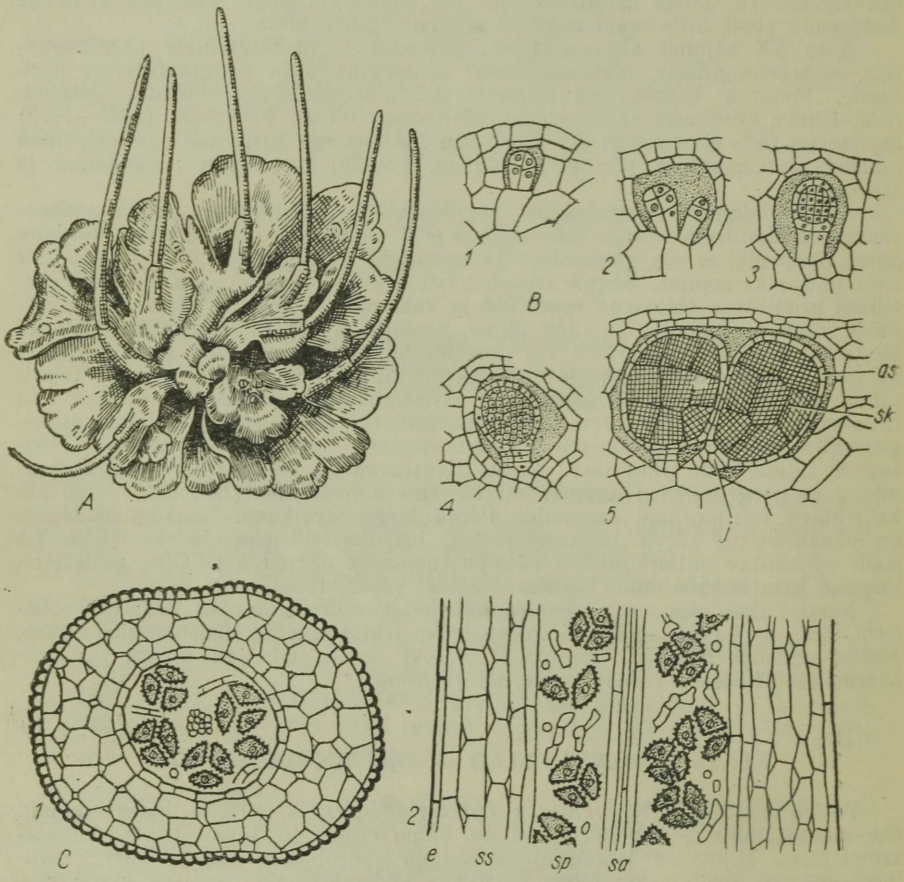
Kõdersammalde gametofoor on lame, kudedeks diferentseerumata tallus (rakis). Kloroplastide asemel on rakkudes pürenoididega kromatofoorid. Anteriidid ja arhegoonid arenevad talluse koes. Sporogoon on suhteliselt keerulise ehitusega, avaneb kahe pikilõhe abil, meenutades kõrgemate taimede vilja — kõtra. Sellest on tuletatud ka nende nimi.

Siia seltsi kuulub kaks sugukonda, millest *Notothylaceae* sugukonna esindajad on levinud peamiselt troopikas.

Kõdersamblaliste (***Anthocerotaceae***) sugukonna esindajaist on 200 liigiga suurim perekond k õ d e r s a m m a l (*Anthoceros*), mis levib nii troopikas kui ka parasvöötmes. Nõukogude Liidus esineb kaks liiki — *Anthoceros laevis* ja *A. punctatus*. Viimast on leitud ka Eestis.

Nad kasvavad niiskel savikal mullal kraavikallastel ja põldudel. Tallused on õhukesed rosetjad, maapinnale kinnituvad risoididega (joonis 163, *A*). Talluse alumisel pinnal limaga täidetud õõnsustes leidub sinivetika *Nostoc* niite. Õõnsustest väljavalguv lima ulatub talluse servas asetsevate neljatahuliste kiirdrakkudeni, kaitstes neid kuivamise eest.

Kõdersamblalised paljunevad vegetatiivselt talluse rakkudes arenevate ümmarguste vetikate aplanospooridele sarnanevate s i g i p u n g a d e abil. Sigi-



Joonis 163. *Anthoceros laevis*:

A — üldkuju; *B* — anteriidi arenemine (*1—5*); *j* — anteriidi jalg; *as* — anteriidi sein; *sk* — spermageenne kude; *C* — sporogoon: *1* — ristlõige sporogooni ülemisest osast; *2* — sama pikilõikes; *e* — epiderm; *ss* — sporogooni seina rakud; *sp* — eosed, *sa* — sammas. (Müller I, Smithi J.)

pung vabaneb emaraku seina limastumisel. Anteriidid ja arhegoonid arenevad lähestikku talluse koes nagu koobastes (joonis 163, *B*).

Viljastatud munarakust arenev sporogoon on kuni 3 cm pikkune, kõdrataoline, kinnitub jala abil tallusele. Sporogooni alumises, talluse väljakasvega — periheetsiga ümbritsetud osas säilib pikemat aega meristeemkude. Seetõttu kasvab sporogoon aeglaselt. Eoskupra sein on mitmerakukihiline, keskel asetseb prosenhüümrakkudest sammas — kolumella (joonis 163, *C*), Sporogooni-rakud, mis sisaldavad kromatofoori, on võimelised assimileerima. Sporogooni seintes leidub õistaimede tüüpi õhulõhesid. Eoste vahel arenevad elateeridele vastavad steriilsed rakud. Eoste valmimine ja kupra avamine toimub esmalt sporogooni tipus. Eosest areneva eelniidi tipust vertikaalse vaheseinaga eralduv osa moodustab edasi jagunedes uue talluse.

Kõdersammaldel täheldatakse analoogiliselt lehtsammaldega ka apospooria nähtust. Sporogooni seinarakkudest, sambast või sporogeensest koest võib areneda uus diploidse kromosoomide arvuga rakis, millel ei arene gametangiume.

KLASS MAKSASAMBLAD — *HEPATICOPSIDA*

Maksasammalde gametofüüt on dorsoventraalse ehitusega tallus või koosneb varrest ning lehtedest, kusjuures ka sel juhul saab eristada selgmist (dorsaalset) ning kõhtmist (ventraalset) poolt. Ainult väike rühm maksasamblaid (*Haplomitriales*) on radiaalsümmeetrilise ehitusega. Taimed kinnituvad substraadile ühe-rakuliste risoidide abil.

Arenemistsüklis on eelniidi staadium nõrgalt arenenud; eelniiditallus on kujult niitjas või lehtjas. Gametangiumid — anteriidid ja arhegoonid — arenevad gametofooritalluse koes (lehtvarrelistel maksasammaldel) või erilistel kandjatel (helviksammaldel). Sporofüüt koosneb eoskuprast, kus arenevad eosed ning eoste väljumist soodustavad steriilsed niidid — elateerid, ja jalast, mille abil kupar kinnitub gametofoorile.

Vegetatiivne paljunemine toimub eriliste organite — sigikehade, sigipungade ja sigivõsude või talluse üksikute osade abil. Hästiarenenud vegetatiivse paljunemise ja suure regeneratsioonivõime tõttu levivad maksasamblad kiiresti ning moodustavad sageli küllalt suuri kogumikke. Näiteks tuleasemetele ilmub õige pea helvik (*Marchantia polymorpha*). Parasniiskeis salukuusikuis moodustab mõnikord puhtaid kogumikke raunik (*Plagiochila asplenioides*).

Maksasamblad on levinud polaaraladelt troopikani ja tasandikelt kuni kõrgmäestike taimkatte piirini. Nad on põhiliselt niiskuselembesed taimed, mis on võimelised kogu keha pinnaga õhuniiskust omastama ning seda ka säilitama. Kuivade kasvukohtade maksasammaldel — kserofiilsetel liikidel — kujunevad vee säilitamiseks sageli erilised mahutid, nagu lehehõlmast moodustunud taskud (näiteks *Frullania*). Üldiselt on maksasamblad kuivuse suhtes tundlikud.

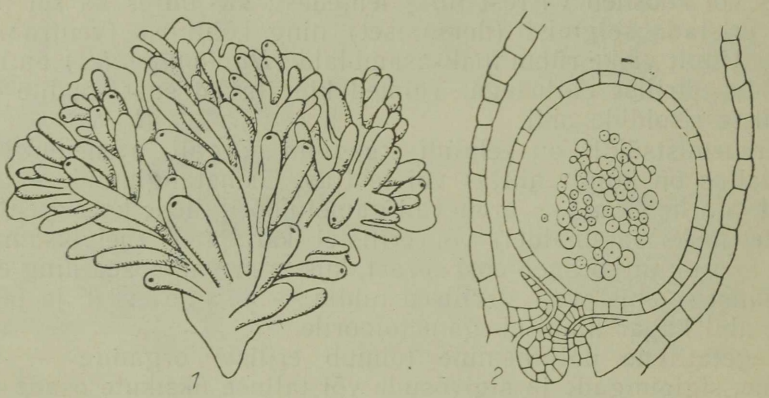
Maksasammalde klass jaotatakse kaheks alamklassiks — *Marchantiidae* ja *Jungermanniidae*, mis esindavad kahte evolutsiooniharu.

Alamklass sisaldab kaks seltsi — kerakupralaadsed (*Sphaerocarpales*) ja helvikulaadsed (*Marchantiales*). Esindajad on rakistaimed.

Selts kerakupralaadsed — *Sphaerocarpales*

Seltsi kuuluvad maapinnal lamava või püstise tallusega primitiivsed maksasamblad. Anatoomiliselt on rakud diferentseerumata, talluse keskosa on mitmekihiline, servad aga üherakukihilised. Mõnedel esindajatel leidub rakkudes üksikuid õlikehasid. Maapinnale kinnituvad taimed lihtsate, üherakuliste risoidide abil.

Kerakupraliste (***Sphaerocarpaceae***) sugukonnas on kahekojalised, lamava rakisega, maapinnal kasvavad taimed (joonis 164, *1*). Emastaimed on suuremad ja ebasoodsatele keskkonnatingimustele vastupidavamad. Pudelikujulised arhegoonid on kaetud pirnjate rakiseväljakasvetega. Anteriidid on kerajad ning ümbritsetud samuti üherakukihilise rakiseväljakasvega.



Joonis 164. *Sphaerocarpus michelii:*
1 — emasgametofoor arhegoonidega; *2* — sporogooni läbilõige. (Haynesi, Goebeli j.)

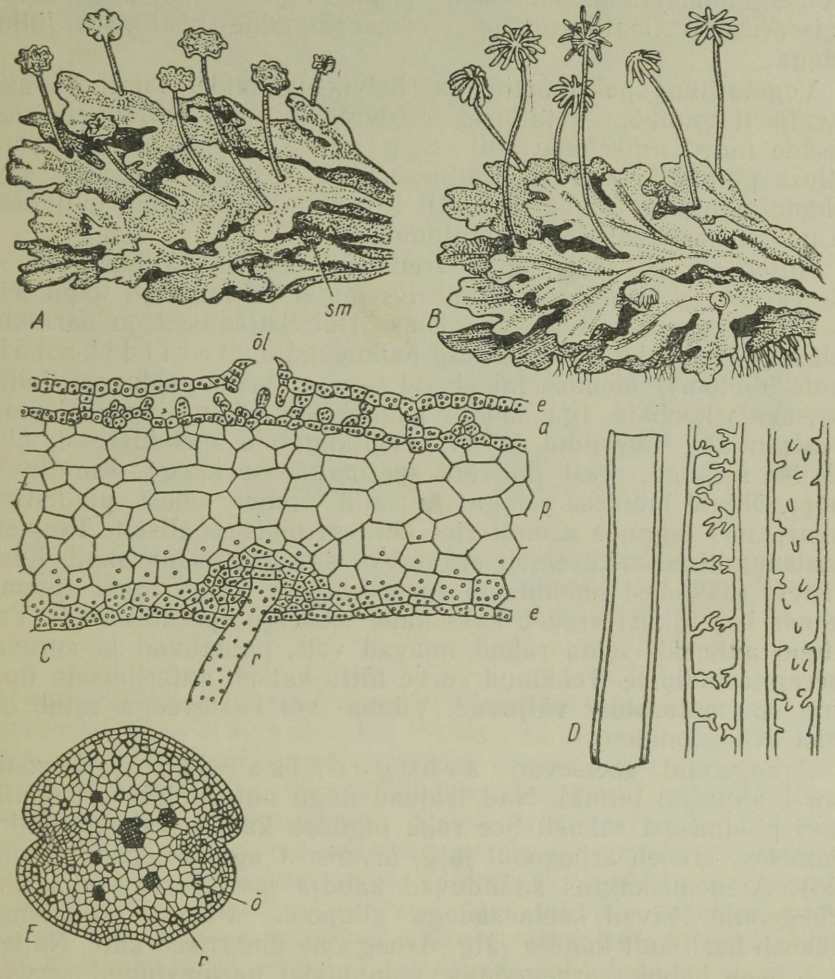
Viljastatud munarakust areneb ühekihilise seinaga kerajas sporogoon, mis kinnitub sibuljalt paksenenud jala abil gametofoorile (joonis 164, *2*). Helvikulaadsetele iseloomulikud elateerid puuduvad. Nende asemel arenevad eoste vahel erilised toiterakud. Eosed jäävad neljakaupa kokku (tetraadidesse) ning vabanevad eoskupra seina kõdunemisel. Idanedes annavad tetraadi kaks eost emastalluse ning kahest arenevad isastallused.

Sugukonna suurim perekond on põhjapoolkeral leviv 12 liigiga kerakupar (*Sphaerocarpus*).

Riellaliste (***Riellaceae***) sugukonnas on tallused püstised, tugeva keskosnega. Anteriidid paiknevad talluse tiibjatel servadel, väljakasvetega ümbritsetud arhegoonid aga keskosonel. Erinevalt eelmisest sugukonnast vabanevad eosed siin üksikult. Veetaimed, kinnituvad seisvate veekogude põhjamudasse. Sugukonna ainukese perekonna *Riella* 13 liiki levivad põhjapoolkeral ja ka Lõuna-Aafrikas. Eestis kerakupralaadseid ei esine.

Selts helvikulaadsed — *Marchantiales*

Helvikulaadsete seltsi kuuluvad dorsoventraalse ehitusega dihhotoomselt harunenud rakistaimed. Erinevalt teistest maksasammaldest on neil gametofoor kudedeks diferentseerunud. Võime eristada assimilatsioonikude, säilitusparenhüümi ja kattekude (joonis 165, *C*). Assimilatsioonikoe moodustavad kloroplastiderikkad niidid. Näiteks helvikul on epidermi all asetsev assimilatsioonikude



Joonis 165. Helvik (*Marchantia polymorpha*):

A — isasrakis anteriidikandjatega: *sm* — sigikehade mahuti; *B* — emasrakis arhegooni-kandjatega; *C* — rakise ristlõige; *õl* — õhulõhe; *e* — epiderm; *a* — assimilatsioonikude; *p* — põhikude; *r* — risoid; *D* — liht- ja paksenditega risoidid (suurend.); *E* — sigikeha (suurend.); *õ* — õlirakud; *r* — risoidi alge. (Goebeli, Kny, Tahtadžjani j.)

jaotunud kambriteks, mis on täidetud assimilaatoritega — üherakuliste niitidega. Iga kambri kohal asetseb nn. korstnatüüpi mittesulguv õhulõhe, mis koosneb kuueteistkümnest neljakaupa ülestikku asetsevast rakust.

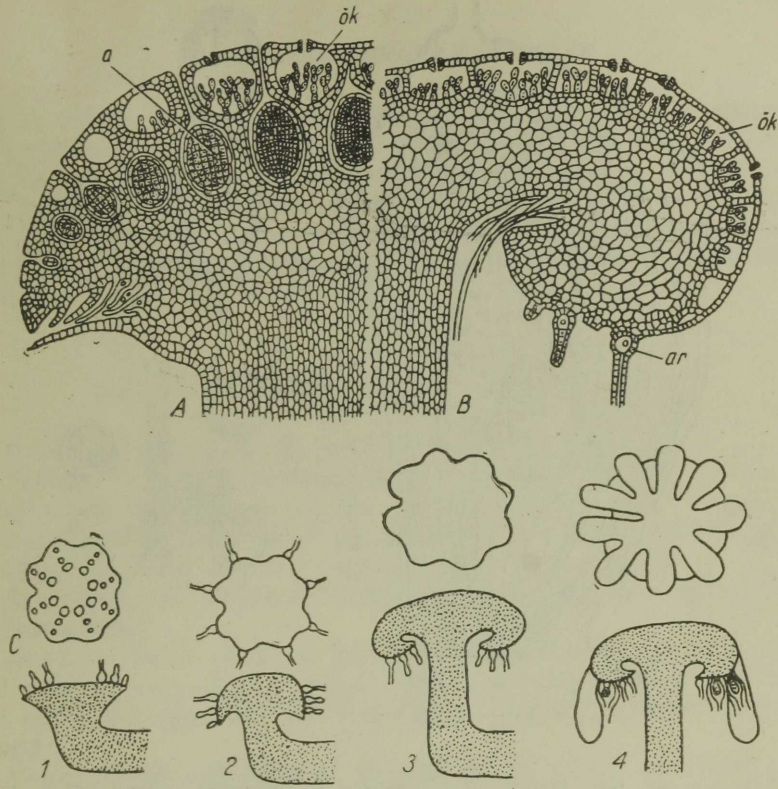
Assimilatsioonikoele järgneb säilitusparenhüüm, mis moodustab põhilise osa tallusest ja sisaldab teiste säilitusainete kõrval suuri õlikehakesi. Risoidid on kahesugused: tavaliste üherakuliste risoidide kõrval leidub seinapaksenditega varustatud risoide. Talluse alumisel küljel arenevad kahes reas risoidide vahel hulkraksed soomusjad moodustised — amfigastrid, mida homoloogiseeritakse lehtvarreliste maksasammalde kõhtmiste fülloididega.

Vegetatiivne paljunemine on helviksammaldel laialt levinud. Tavaliselt toimub see tallusel tekkivate ja sealt eralduvate sigivõsude ning sigikehade abil. Sigikehad arenevad harilikult talluse pinnal kasvavates mitmesuguse kujuga kausjates sigikehade mahuteis (joonis 165, *A*). Peale selle võib taim paljuneda ka noorte kasvavate osade eraldumisel.

Anteriidid ja arhegoonid arenevad talluse väljakasvetel — pikavarrelistel kandjatel. Primitiivsematel esindajatel, nagu *Riccia*'l, asetsevad nad talluse koes. Helvikulaadsed on harilikult kahekojalised taimed. Anteriidid paiknevad anteriidikandja (anteridiofoori) ülemise laienenud osa — lava pealmisel küljel asetsevais koopais. Iga koobas avaneb kitsa kanali abil kandja lava pinnale. Anteriidid on ovaalsed-munajad moodustised, ühekihilise seinaga, seest täidetud spermageense koega. Kinnituvad koopapõhjale lühikese jalaga. Anteriid areneb ühest pindmisest rakust, mis jaguneb esmalt rist-, hiljem pikisuunaliselt. Tangentsiaalsuunalised rakuseinad eraldavad anteriidi seinarakud. Keskmistest rakkudest moodustub spermageenne kude. Igast spermageense koe rakust areneb kaks kahe viburiga spermatosoidi. Valminud anteriidi seina rakud imavad vett, puhetuvad ja suruvad spermatosoididele. Tekkinud surve tõttu katkeb anteriidisein tipus ning spermatosoidid väljuvad. Vihma- või kasteveega satub osa neist arhegoonideni.

Arhegoonid asetsevad arhegoonikandja (arhegoniofoori) alumisel pinnal. Nad tekivad nagu anteriididki arhegoniofoori pindmisest rakust. See rakk jaguneb kaheks rakuks, millest alumisest areneb arhegooni jalg, ülemisest aga arhegoon (joonis 166). Arenemiskäigus käänduvad kandja lava servad alla ning arhegoonid jäävad kaelaosadega allapoole. Pärast viljastamist pikeneb harilikult kandja jalg. Arhegoone ümbritseb kate. Näiteks ümbritseb helviku arhegoonide kogumikku narmastunud servaga õhuke üldkate — periheets — ja iga arhegooni alusel paikneb kraekujuline periant. Mõlemad katted kaitsevad arenevaid arhegoone ning säilivad hiljem ka sporogooni ümber.

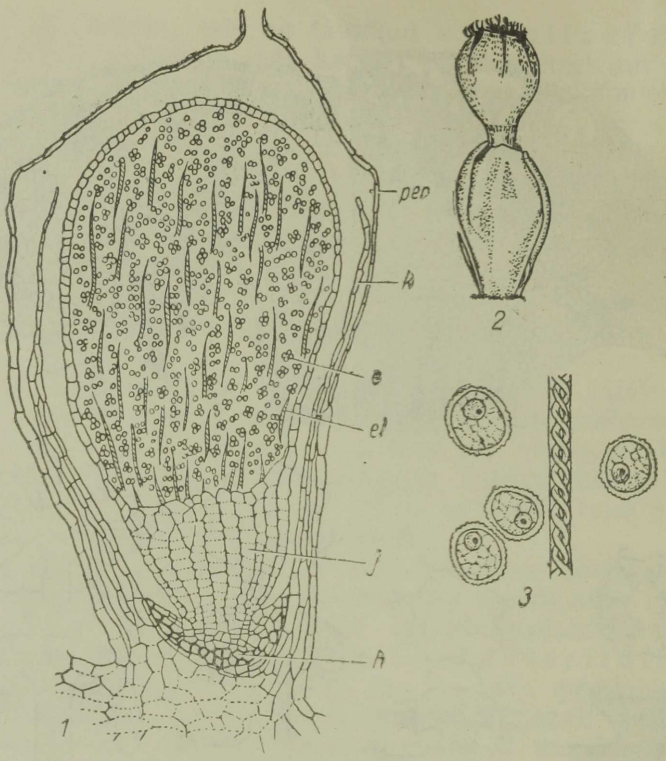
Sporofüüdi ehitus on helvikulaadsetel suhteliselt lihtne. Enami-



Joonis 166. Helviku (*Marchantia polymorpha*) arhegooni- (*A*) ja anteriidikandja (*B*) pikilõike skeem: *a* — anteriid; *õk* — õhukamber; *ar* — arhegoon); *C* — arhegoonikandja arenemise skeem. (Smithi j.)

kul esindajaist on ta diferentseerunud kupraks, jalaks ja selle alumiseks osaks — haustoriks, millega ta kinnitub gametofoorile ning omastab emastaimest toitaineid (joonis 167). Kuprasein on tavaliselt kahe- kuni viierakukihiline, lihtsamail esindajail aga üherakukihiline. Noort kupart täidab arhespoorikude, mille iga rakk jaguneb kaheks — üheks väiksemaks ning teiseks suuremaks rakuks, mis on eoste emarakuks. Väiksematest rakkudest arenevad pikad steriilsed rakud — elateerid, mis noorena aitavad eostel toituda. Kui eosed on valminud, aitavad spiraalsete seinapaksenditega hügroskoopsed elateerid eostemassi kobestada ning suruvad eosed kuprast välja. Lihtsamatel esindajatel (*Riccia*) vabanevad eosed pärast kupra seinarakkude lagunemist.

Helvikulaadsetel on eosest arenev eelniit lame plaadike, mõnel juhul areneb idanev eos kohe maksasambla rakiseks.



Joonis 167. Helviku (*Marchantia polymorpha*) sporogoon:
1 — sporogooni pikilõige; *per* — periant; *k* — kalüptra; *j* — jalg; *h* — haustor; *e* — eosed; *el* — elateerid; *2* — avanev eoskupar; *3* — eosed ja osa elateerist suurend. (Smithi, Gilberti j.)

Helvikulaadsete seltsis eristatakse 12 sugukonda. Lihtsamad esindajad kuuluvad **riktsialiste** (***Ricciaceae***) sugukonda. Liigirikkaim perekond on riktsia (*Riccia,* 200 liiki), mis on levinud kogu maailmas. Eestis on täheldatud seitset liiki. Tallused on veidi lihakad, rosetjad, veevormidel sageli tugevasti harunenud, lintjad. Anteriidid ja arhegoonid arenevad talluse koes. Sporogooni jalg ei arene ning kupar jääb talluse süvendisse. Eoskupras ei arene elateere. *Riccia glauca* kasvab savikal niiskel mullal või kraavikallastel. *R. fluitans* on veepinnal ujuv veetaim, mis veekogu kuivades võib edasi kasvada ka niiskel mullal.

Teine tuntuim sugukond on **helvikulised** (***Marchantiaceae***), kuhu kuulub ligi 75 liiki. Tuntuim neist on ka meil esinev helvik (*Marchantia polymorpha*) — sage liik tuleasemetel, paljanditel, turbal, karjamaadel. Dihhotoomselt haruneva rakise keskosas kulgeb tume joon, pinnal on märgata täpikestena õhulõhesid.

Siia rühma kuuluvad suhteliselt lihtsa anatoomilise ehitusega rakis- ja lehtvarrelised (tüvend-) maksasamblad. Alamklassis on evolutsioon juba varakult kulgenud kahes suunas — rakisvormide haru esindab metsgeerialaadsete (*Metzgeriales*) selts, lehtvarreliste haru lihttanukalaadsete (*Haplomitriales*), lehtmaksasamblalaadsete (*Jungermanniales*) ja suhteliselt lihtsa tuumaehitusega takakialaadsete (*Takakiales*) selts.

Selts metsgeerialaadsed — *Metzgeriales*

Peamiselt rakistaimed, kuid lihtsate lehtjate rakisvormide kõrval leidub ka diferentseerunumaid vorme. Näiteks sugukonnas *Aneuraceae* on rakisvormide kõrval ka lihtsaid lehtvarrelisi samblaid, mille keha on jagunenud kahte ossa: maapinnal roomavaks «risoomiks» ja tõusvaks lehetaoliseks rakiseks.

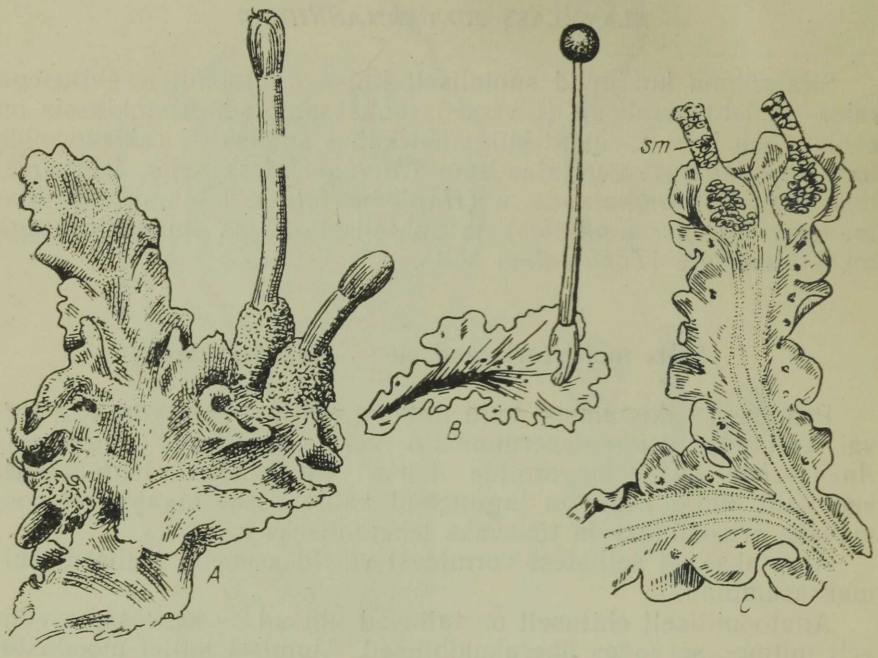
Arvatakse, et sellistest vormidest võisid areneda tõelised lehtmaksasamblad.

Anatoomiliselt ehituselt on tallused lihtsad — keskosas tavaliselt mitme-, servades üherakukihilised. Alumisel küljel moodustavad epidermirakud lihtsaid üherakulisi risoide. Ampfigastrid puuduvad.

Vegetatiivse paljunemise organeiks on taime alumisel pinnal arenevad sigioksad või sigipungad (näiteks perek. *Riccardia*). Viimased tekivad sel teel, et talluse mõnede pindmiste rakkude sisu tõmbub tombuna kokku, kattub õhukese kestaga ja jaguneb kaheks. Täiskasvanud sigipung väljub emaraku seina katkemisel. *Blasia*'l arenevad sigikehad erilistes pudelikujulistes mahutites, kust nad väljuvad kaelarakkude poolt eritatava lima abil. Lihtsamad esindajad, näiteks pellia (*Pellia epiphylla*), paljunevad tallusetükikeste abil ja neil ei arene erilisi vegetatiivse paljunemise organeid (joonis 168).

Gametangiumid arenevad kasvukuhikust tagapool talluse pinnal, seetõttu võib tallus jätkata kasvamist servmiste kiirdrakkude abil. Kerakujulised anteriidid asetsevad piki kesksoont ja on ümbritsetud epidermirakkudest moodustunud kattega. Arhegoonid on grupiti kasvukuhiku lähedal süvendis, mis ühelt küljelt on kaetud talluse väljakasvega. Maksasamblad, mille gametangiumid tekivad külgharuna kasvukuhikust allpool (või tagapool), koondatakse nn. anakrogüünsete rühma.

Pärast munaraku viljastamist areneva sporogooni ehitus sarnaneb üldjoontes helviku sporogooniga, kuid jalg on pikem ja elateerid on kimbuna eoskupra keskele koondunud, moodustades elatofoori. Noore sporogooni jalg on veel lühike ja teda ümbritseb arhegooni sein ning kate. Enne eoste valmimist, s. o. harili-



Joonis 168. Metsgeeriasamblad (*Metzgeriales*):
A — *Riccardia pinguis* sporogoonidega; *B* — *Pellia epiphylla* sporogoonidega; *C* — *Blasia pusilla* sigikehade mahutitega (*sm*), tumedad täpid rakise pinnal tähistavad limaga täidetud koopaid. (Zerovi j.)

kult järgmisel kevadel, pikeneb sporogooni jalg kiiresti (pellial näiteks kuni 1 mm tunnis), seejärel avaneb eoskupar nelja lõhe abil ja eosed surutakse koos elateeridega välja. Sattunud küllaldase niiskusega tingimustesse, areneb eosest lühike eelniit, millest kasvab uus rakis.

Seltsi loetakse 17 perekonda üle 550 liigiga, mis on levinud peamiselt troopikas, subtroopikas ja lõunapoolkera parasvöötmes, vähemal määral põhjapoolkera parasvöötmes. Eesti maksasammalde flooras on konstateeritud 14 liiki.

Pellialiste (***Pelliaceae***) sugukonnast on tuntuim rabades, veekogude kallastel ja isegi vees kasvav p e l l i a (*Pellia epiphylla*).

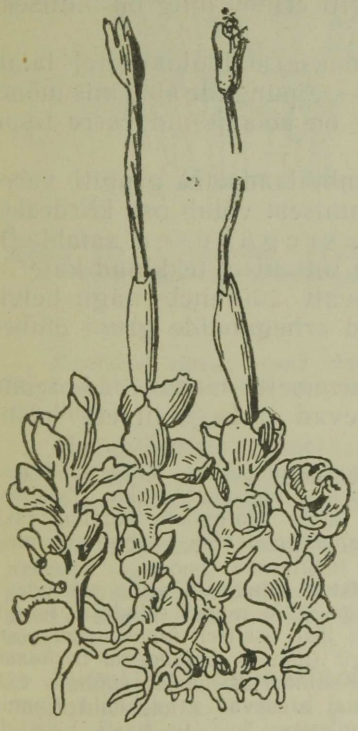
Puukoorel, kändudel ja kividel kasvab kitsahõlmise tallusega m e t s g e e r i a (*Metzgeria furcata*) **metsgeerialiste** (***Metzgeriaceae***) sugukonnast.

Sugukonnast ***Aneuraceae*** on tuntud perekond *Riccardia*, kus anteriidid ja arhegoonid asetsevad lühikestel talluseharudel. Veidi rasvaläikelise mitmerakukihilise tallusega on soodes ja järvekallastel kasvav *Riccardia pinguis*.

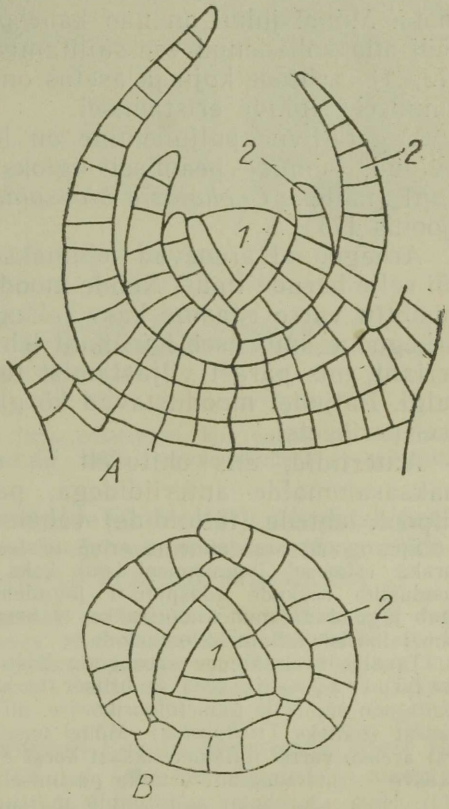
Väike selts, kuhu kuuluvad lehtvarrelised vormid, millel puuduvad risoidid; varre alumine osa moodustab risoomi. Lehed on varrel kahes reas, kusjuures kõhtmised — amfigastrid — on sageli erikujulised.

Anteriidid asetsevad korrapäratult varrel või ülemiste lehtede kaenaldes, arhegoonid paiknevad grupiti varre tipus või sellest allpool. Eoskuprad on silinderjad, avanevad kahe kuni nelja lõhega. Siia kuulub kaks perekonda: *Haplomitrium* ja *Calobryum*. Viimane neist kasvab kõduneval puidul, levinud Ida-Aasias, Uus-Meremaal, Melaneesia saarestikus, Lõuna- ja Kesk-Ameerikas. *Haplomitrium* kasvab niiskel mullal, levib peamiselt Lääne-Euroopas (joonis 169).

Lihttanukalaadseid peetakse vahevormideks anakrogüünsete (metsgeeria-laadsete) ja akrogüünsete maksasammalde (lehtmaksasamblalaadsete seltsi) vahel. Risoidide puudumine on tingitud tõenäoliselt saprofüütsest toitumisest.



Joonis 169. *Haplomitrium hookeri*. (Mülleri j.)



Joonis 170. Kiirdrakk lehtmaksasammalde kasvukuhikus:
A — külgvaates; *B* — pealtvaates: *1* — kiirdrakk; *2* — fülloidid.

Suurim, kuni 7500 liiki sisaldav maksasammalde rühm, on levinud peaaegu kogu maailmas. Rohkesti leidub neid troopikas, kus nad kasvavad enamasti epifüütidena, parasvöötmes leidub peale epifüütide rohkesti ka maapinnal kasvavaid liike. Eestis on teada 78 liiki.

Gametofooril eristame vart ja sellele kahe-kolme reana kinnituvaid lehti — f ü l l o i d e, mis on tekkelt varre väljakasved. Varre tipul asetseb kolmetahuline kiirdrakk, mis eraldab segmente järgemööda kolmest küljest (joonis 170). Külgmistest segmentidest arenevad külgmised, ventraalsetest segmentidest aga kõhtmised fülloidid (amfigastrid), mis sageli redutseeruvad. Fülloidide redutseerumist peetakse progressiivseks tunnuseks. Fülloidid on kujult mitmekesised, kuid eranditult üherakukihilised, ilma keskroota. Mõnel juhul on nad kahehõlmalised, kusjuures teine hõlm võib olla kohanenud vee säilitamiseks (näiteks *Frullania*'l, joonis 173, *A*). Lehtede kuju ja asetus on liigiti erinev ning on oluliseks tunnuseks liikide eristamisel.

Vegetatiivne paljunemine on lehtmaksasamblalaadsetel laialt levinud, toimudes peamiselt sigiokste ja sigipungade abil, mis mõnel liigil (näiteks *Cephalozia bicuspidata*) on koondunud varre tippu (joonis 171).

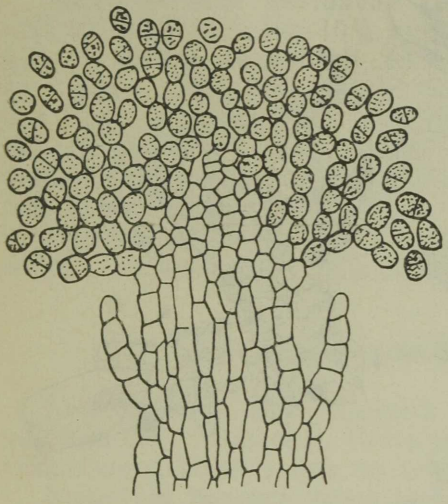
Arhegoonid arenevad lehtmaksasamblalaadsetel grupiti varre või selle harude tipus. Nende moodustamisest võtab osa kiirdrakk, mistõttu varre edasine kasv lakkab (a k r o g ü ü n s e d samblad). Arhegoone ümbritseb harilikult lehtede liitumisel tekkinud kate — periant, mis pärast viljastamist tunduvalt suureneb nagu helvikulgi. Paljudel moodustavad kõrglehed arhegoonide grupi ümber veel periheetsi.

Anteriidid, mis ehituselt ja arenemiselt sarnanevad teiste maksasammalde anteriididega, paiknevad arhegoonidest pisut allpool, lehtede (fülloidide) vahel.

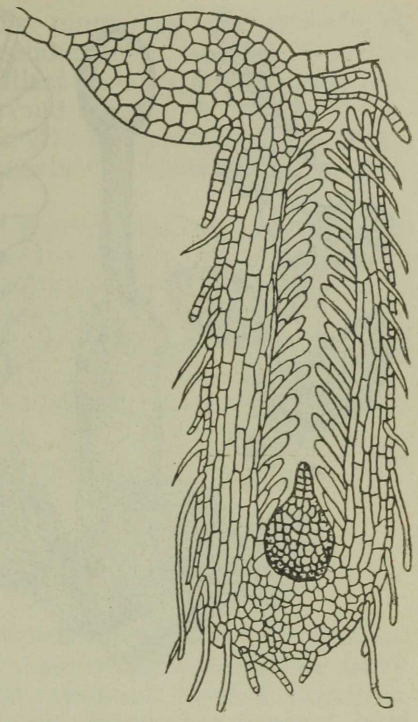
Sporogooni arenemine ei erine teistest maksasammaldest. Viljastatud munaraku esimesel jagunemisel tekib kaks ülestikku asetsevat rakku; ülemisest moodustub rakkude edaspidisel jagunemisel kogu sporogoon, alumine rakk aitab lagundada gametofoorirakke, et arenev sporogoon võiks kinnituda ning gametofoorist toitaineid omastada.

Tavaliselt on arenev sporogoon hästi kaitstud arhegooni seina rakkudega (k a l ü p t r a g a) ja seda ümbritsevate katetega, kuid mõnel esindajal tungib sporogoon sügavale gametofoorikoesse, nii et ta jääb osaliselt ümbritsetuks varrekoest (näiteks *Trichocolea*). Mõnel teisel liigil (näiteks *Calypogeia trichomanes*) areneb varrel toitaineterikkast koest eriline silinderjas maasse suunduv väljakasve — marsuupium*, mille pealmisel pinnal arenevad arhegoonid (joonis 172). Noor sporogoon aga tungib marsuupiumikoesse, kus ta hästi kaitstult ning toitainetega varustatult areneb täiskasvanuks. Täiskasvanud eoskupar on kerajas või piklik. Kui eosed on valminud, pikeneb sporogooni jalg tunduvalt, tõstes eoskupra kõrgele katete kohale. Eoskupra seinarakud rebenevad, nii et tekib neli lõhet, millest elateeride surve tõttu paiskuvad välja eosed.

* *Marsupium* (ladina k.) — rahatasku.



Joonis 171. *Cephalozia bicuspidata*. Varre tipp sigipungadega.



Joonis 172. *Calypogeia trichomanes*, täiskasvanud marsuupium. (Zerovi j.)

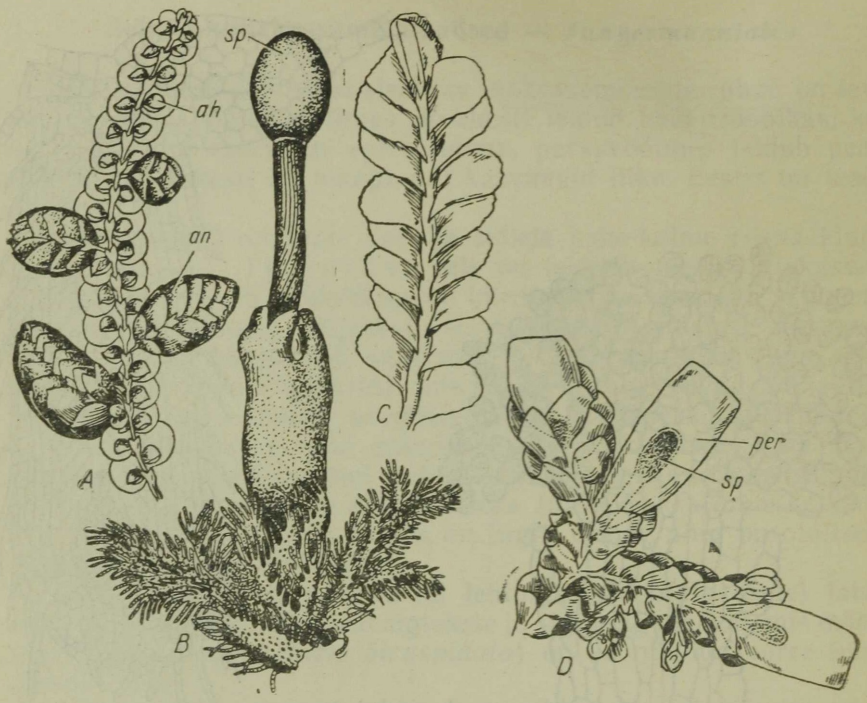
Mõnikord võivad eosed idaneda juba eoskupras, kus eostel on soodsamad tingimused. Tekib väike plaatjas eelniit, mille servarakkudest areneb hiljem uus taim.

Akrogüünsete lehtmaksasammalde süstemaatika tugineb peamiselt lehtede ja periandi ehituse iseärasustel ning arhegoonide ja anteriidide asetusel. Seltsi loetakse kuni 20 sugukonda.

Üks suuremaid (kuni 70 perekonda) on peamiselt troopikas leviv ***Lejeuneaceae*** sugukond. Sporofüüdi ehituses on iseloomulikuks tunnuseks, et lihtsate, spiraalsete seinapaksenditega elateerid kinnituvad ülemise otsaga kupra seinale. Eosed idanevad juba eoskupras. Eestis on leitud üks liik — *Lejeunea cavifolia*.

Sugukonda ***Lophoziaceae*** kuulub ligi 14 perekonda. Meie flooras on rohkem levinud parbikud (*Barbilophozia*) ja vormiderohke perekonna *Lophozia* esindajad (kokku 15 liiki).

Narmasparbik (*Barbilophozia barbata*) on kuni 8 cm pikkuste vartega pruunikasroheline maksasammal, mis moodustab kividel ja tüvealustel tiheda polstri. Lehed on neljaks hõlmaks lõhestunud.



Joonis 173. Lehtmaksasamblad (*Jungermanniales*):
A — harilik kariksammal (*Frullania dilatata*); *B* — kaunis narmik (*Ptilidium pulcherrimum*); *C* — raunik (*Plagiochila asplenioides*); *D* — korbasõõr.k (*Radula complanata*); *ah* — lehe taskukujuline alahõlm; *an* — anteriid; *sp* — sporogoon; *per* — periant. (Zerovi j.)

Narmikuliste (***Ptilidiaceae***) sugukonnast on meie flooras esindatud narmikud (*Ptilidium*) kahe liigiga, mille küljelehed on hõlmised ja narmastunud (joonis 173, *B*).

Eesti maksasammalde floora suurim esindaja raunik (*Plagiochila asplenioides*) **raunikuliste** (***Plagiochilaceae***) sugukonnast kasvab salumetsades maapinnal. Lehed asetsevad kaherealiselt üksteist laskuvalt katvalt, lamavatel või tõusvatel vartel, amfigastrid on redutseerunud (joonis 173, *C*).

Sõõrikuliste (***Radulaceae***) sugukond on monotüüpne; siia kuulub üks valdavalt troopiline perekond *Radula*. Meil leviv korbasõõrik (*Radula complanata*, joonis 173, *D*) on epifüüt. Moodustab puutüvedel ja kividel kollakaid või helerohelisi koorikjaid laike. Lehed on kahehõlmalised, leheservadel on rohkesti sigikehakesi.

Kariksamblaliste (***Frullaniaceae***) sugukond on põhiliselt troopiline sugukond, mille esindajate arv väheneb seaduspäraselt

põhjalaiuste suunas. Iseloomulikuks tunnuseks on lehehõlmade muundumine karikakujulisteks veemahutiteks. Suurim perekond *Frullania* sisaldab kuni 800 liiki, millest meil on leitud kahte liiki. Lehtpuude tüvedel ja kividel on levinud harilik kariksammal (*Frullania dilatata*, joonis 173, *A*). Ta moodustab tumerohelisi või peaaegu musti laike. Lehed asetsevad okstel väga tihedalt, alahõlm moodustab karikja tasku.

Maksasamblad sisaldavad küllaldasel hulgal toorrasva (näiteks narmasparbik ligi 10% kuivkaalust). Assimilaatideks on glükoos ja tärklis (peamiselt rakis-maksasammaldel), mõnel puhul ka inuliin. Alkaloide leidub maksasammaldes vähe, eeterlikke õlisid aga rohkesti (kuni 1% kuivkaalust). Nendest on tingitud paljude liikide terav lõhn. Võib arvata, et seetõttu ei söö ka loomad maksasamblaid, kuigi nende proteiinide seedivus loomorganismis on küllalt kõrge. Peale selle sisaldavad maksasamblad veel parkhapet ja fenoolühendit — sfagnooli, mis teevad nad suhteliselt vastupidavaks kõdunemisele.

KLASS LEHTSAMBLAD — *BRYOPSIDA*

Lehtsammalde keha koosneb lehtedest, vartest ja tavaliselt hulkraksetest risoididest. Varre tipus asetseb kolmetahuline kiirdrakk. Gametofüüdi faasis on selgesti eristunud eelniidi staadium. Sporofüüt koosneb jalast ja kaanega varustatud kuprast, kuid siin puuduvad elateerid. Eosed arenevad eoskotis.

Lehtsammalde klassi kuulub üle 14 000 kogu maakera ulatuses leviva liigi. Klass jaotatakse kolmeks alamklassiks: 1) *Sphagnidae*, 2) *Andreaeidae* ja 3) *Bryidae*.

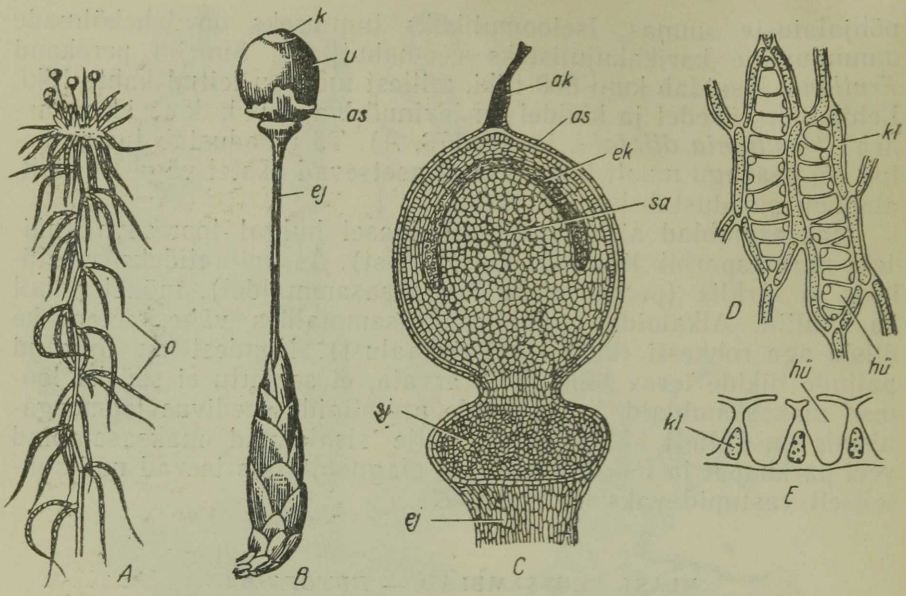
ALAMKLASS TURBASAMBLAD — *SPHAGNIDAE*

Monotüüpne rühm, mis kujutab endast iseseisvat haru evolutsioonis.

Selts turbasamblalaadsed — *Sphagnales*

Seltsi kuulub **turbasamblaliste** (***Sphagnaceae***) sugukond ühe 336-liigilise turbasambla (*Sphagnum*) perekonnaga. Eestis on seni leitud 37 liiki. Levivad peamiselt parasvöötmes, harvem troopika mägialadel.

Turbasamblad on valkjasrohelised, pruunikad või punakad niiskuselembesed rabades, siirdesoodes, rabastuvates metsades ja tundrates laialt levinud samblad. Kasvavad enamasti tihemuruna või moodustavad suuri mättaid. Varred püstised, kimpudena asetsevate külgharudega — okstega. Osa oksi liibub vastu vart, moodustades niiviisi nagu kapillaarsüsteemi, mis aitab vett alt üles-



Joonis 174. Turbasamblad:
A — Sphagnum fimbriatum, üldkuju; *o* — oksad; *B — S. squarrosum*, sporogoon; *C — S. acutifolium*, noore sporogooni p.kilõige: *ej* — ebajalg; *as* — arhegooni seina jäänus; *u* — urn; *k* — kaas; *sa* — sammas; *ek* — eoskott; *ak* — arhegooni kael; *sj* — haustor; *D — S. balticum*, lehe rakud; *hü* — hüalotsüst; *kl* — klorotsüst; *E* — sama lehe ristlõige (Schenke, Schimperi, Warnstorfi j.)

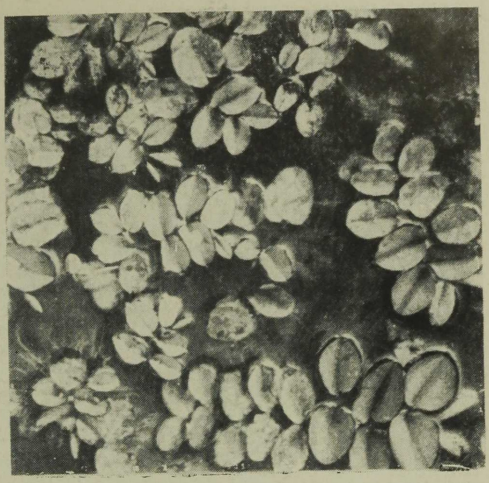
poole imeda. Varre ülemises osas paiknevad okste kimbud tihedamalt, varre pikenedes nad eemalduvad üksteisest. Oksad (neid on tavaliselt neli kuni viis kimbus) tekivad tavaliselt iga neljanda varrelehe kõrval (joonis 174, *A*).

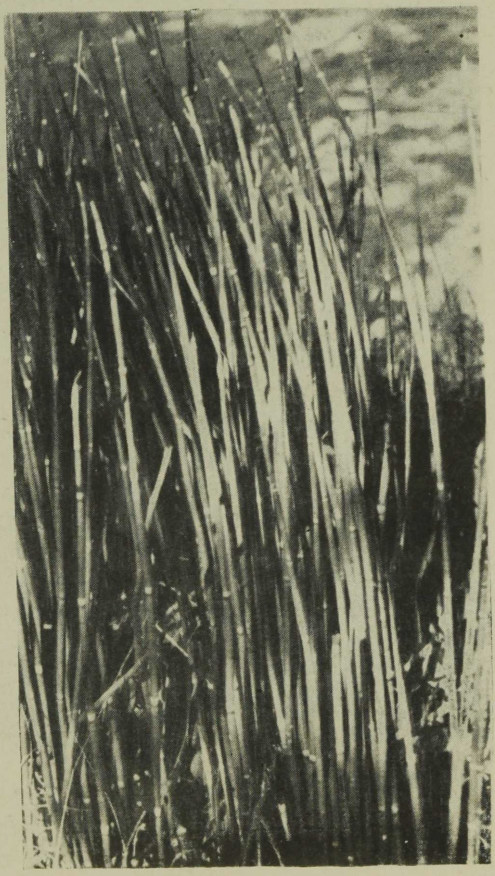
Lehed asetsevad spiraalselt; varre ja okste lehed on tavaliselt erineva ehituse, suuruse ja kujuga. Turbasammaldele on iseloomulik varre piiramatu kasv; samaaegselt nad kõdunevad alumisest osast.

Täiskasvanud turbasammaldel puuduvad risoidid; noortel taimedel nad arenevad varre alumises osas, kuid hiljem surevad.

Turbasammalde suur veemahutavus on tingitud nende erilisest anatoomilisest ehitusest: klorofülli sisaldavate parenhüümrakkude — klorotsüstide kõrval leidub suuri rõngas- või spiraalsete seinapaksenditega surnud rakke — hüalotsüste, mis on võimelised vett imama ja säilitama. Hüalotsüstide seintes on avad (poorid). Mõnedel liikidel on ava ümber rõngasjas paksend (rõngasava); kui rõngasjas paksend asetseb ringina avast eemal, nimetatakse ava koobasavaks.

Turbasambla vars koosneb põhiliselt kolmest osast: pealt katab teda ühe- või mitmekihiline hüaloderm, mis vastab epidermile,





1. Harilik salviinia (*Salvinia natans*). (V. Masingu foto.)
2. Raudosi (*Equisetum hiemale*). (V. Masingu foto.)



1. Laanesõnajalg (*Matteuccia struthiopteris*). (K. Kermi foto.)
2. Müür-raunjalg (*Asplenium ruta-muraria*). (F. Jüssi foto.)

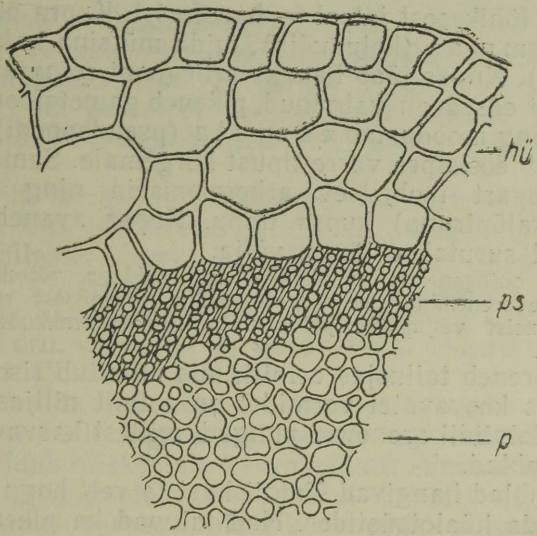
järgneb puitsilinder (sklerooderm) ja keskel asetseb säsi (joonis 175).

Hüaloderm koosneb õhukeseseinalistest hüalotsüstidest; selle koe ülesandeks on põhiliselt vee säilitamine. Mõnel juhul puudub hüaloderm (näiteks *Sphagnum apiculatum* jt.). Mitmetel liikidel (*S. fuscum*, *S. rubellum*) esineb varrel teiste hüalodermirakkude vahel erilise kujuga nn. retortrakke. Need alt laienevad, ülalt kitsenevad ja avaga varustatud rakud aitavad samuti nagu teisedki hüalodermirakud vett koguda. Puitsilinder koosneb paksuseinalistest tugikoerakkudest. Rakkude pikivaheseintes olevad poorid võimaldavad ka selles varreosas vee kiiret liikumist horisontaalsuunas.

Varre keskel paikneb parenhüümrakkudest säsi. Säsi on nii säilitus- kui ka juhtkoeks. Mõnel juhul lagunevad säsirakud ning varre keskele tekib õõs.

Turbasammalde leht on üherakukihiline, ilma roota ning koosneb kahesugustest rakkudest — hüalo- ja klorotsüstidest. Viimased on kitsad piklikud rakud, mis moodustavad võrgustiku. Hüalo- ja klorotsüstide omavaheline asetus ja kuju on liigiti erinev ning üheks liikide eristamise tunnuseks (joonis 174, *D*, *E*).

Noores kasvavas lehes on ainult klorotsüstid, kuid õige varakult jagunevad lehealusel olevad rakud kolmeks (tekib nn. triaad).



Joonis 175. Punaka turbasambla (*Sphagnum magellanicum*) varre ristlõige:
hü — hüaloderm; *ps* — puitsilinder; *p* — põhiparenhüüm (säsi).

Kahest arenevad klorotsüstid ja ühest suuremast tekib hüalotsüst, mille sisaldised lähevad seinapaksendite moodustamiseks. Hüalotsüstid meenutavad primitiivseid trahheiide. Iseloomulikuks tunnuseks on ka hüalotsüstide seintes olevate avade kuju ja asetus. Nad võivad asetuda kahe- või kolmekaupa raku nurkades (kaksik-, resp. kolmikavad) või ridamisi piki rakuseina (kommissuraalavad).

Turbasammaldel esineb tavaliselt anisofüllia — oksa ja varrelehed on erineva kujuga; vähestel liikidel on need aga omavahel sarnased (hemiisofüllia). Varrelehtede servas on sageli paksenenud seintega rakkudest palistus.

Erilisi vegetatiivse paljunemise organeid turbasammaldel ei arene. Vegetatiivne paljunemine toimub taimeosade või okste abil, mille mõned rakud on võimelised sekundaarset eelniiti moodustama. Sellel arenevatest pungadest kasvavad uued turbasamblad.

Turbasamblad on ühe- ja kahekojalised taimed. Gametangiumid arenevad okstel — varre tipust allpool. Anteriide kandvad oksad on teistest jämedamad — poolikujulised. Ovaalsed anteriidid asetsevad võrdlemisi pikal jalal teistest värvuselt erinevate — punakate või pruunikate lehtede kaenaldes.

Arhegoonide kogumikud meenutavad pungi. Nad asetsevad anteriididest allpool, lühikestel okstel, ümbritsetuna teistest, tavaliselt suurematest lehtedest.

Viljastatud munarakust arenev sporogoon koosneb kerajast kuprast ning lühikesest jalast — haustorist. Kupra põhjast kasvab üles jäme s a m m a s (kolumella), mida mütsina katab e o s k o t t (sporangium). Kupar jääb kauaks arhegooni seinarakkudest ümbritsetuks. Kui eosed on valminud, pikeneb gametofoori sporogooni-alune vars ning moodustab e b a j a l a (pseudopoodi) (joonis 174, *C*). See tõstab eoskupra varre tipust kõrgemale. Samaaegselt käriseb ka eoskupart ümbritsev arhegoonisein ning jääb väikese t a n u n a (kalüptrana) kupra tippu. Kupar avaneb kaanega ja kuivad eosed surutakse jõuga välja.

Sporogooni ontogeneesis on teiste lehtsammaldega võrreldes erinevuseks sporogeense koe arenemine. See ei arene kõige sisemistest rakkudest (endoteetsist), vaid neist väljapoole jäävaist nn. amfiteetsirakkudest. Endoteetsist areneb sammas.

Eeosest areneb tallusjas eelniit, mis kinnitub risoididega maapinnale. Vees kasvavatel vormidel on eelniit niitjas, meenutades niitvetikat. Eelniidil arenevad pungad, millest kasvavad uued noored turbasamblad.

Turbasamblad hangivad õhuniiskust ja vett kogu kehapinnaga, säilitades seda hüalotsüstides. Nad taluvad ka pikemaajalist kuivusperioodi. Vee asemele tungib sel juhul hüalotsüstidesse õhk, sammalde aktiivne elutegevus aeglustub. Turbasamblad on enamasti valgusnõudlikud taimed. Olenevalt valguse intensiivsusest muutub turbasammalde värvus. Päikesepaistelistes kohtades domineerivad punakad, lillakad ja pruunikad, varjulistes paikades aga

rohelised vormid. Erinev värvus kujuneb kohastumisena valguse intensiivsusega, et kaitsta klorofülli lagunemise eest. Peale selle on värvusemuutused tingitud toitumusest. Mineraalainete puudusel ladestuvad assimilaadid (kuna erilised säilitusorganid puuduvad) pigmentidena rakukesta. Päikesekiirte otsest mõju aitavad vähendada ka veega (resp. õhuga) täidetud hüalotsüstid.

Turbasamblad eelistavad happelise reaktsiooniga keskkonda, kuid kasvavad ka neutraalsel pinnal.

Olenevalt kasvukohatingimustest leiame turbasammaldel ka erinevaid kasvuvorme. Kuivemate kasvukohtade turbasamblad moodustavad tihedaid mättaid või kasvavad tihemuruna. Sel viisil kasvades säilitavad nad kauem vett ja õhuniiskust. Varjulisemates ja niiskemates kohtades (metsa all või vees) kasvavad turbasamblad hõremuruna.

Rabades on turbasamblad valitsevateks taimedeks. Lämmastikuvaeses happelises keskkonnas kasvavad kõige vähenõudlikumad (oligotroofsed) turbasamblaliigid. Rabamätastel on tavaline pruun turbasammal (*Sphagnum fuscum*), rabamätaste vahel, älvete servadel levib hõremuruna kasvav punane turbasammal (*S. rubellum*). Tavalisim rabades ja rabastuvais metsades kasvav sammal on punakas turbasammal (*S. magellanicum*) — värvuselt varieeruvad, enamasti punakad kuni lillakad või sinakasrohelised vormid, jämedate kohevate okstega. Pruun ja punakas turbasammal moodustavadki peamise massi rabaturbast.

Nõudlikumad (mesotroofsed) liigid kasvavad siirdesoodes, soostuvates ja rabastuvates metsades. Tavalisteks liikideks on hallikas- või sinakasrohelise värvusega nõgusalehine turbasammal (*S. palustre*) ja eelmisega sarnane, samuti suurekasvuline, veidi kahvaturoosakas kahkjas turbasammal (*S. centrale*).

Toitumuselt kõige nõudlikumaid (eutroofseid) liike leiame madalsoodes. Üks tavalisemaid liike on lodudes, madalsoodes ja veekogude kallastel sageli hulgaliselt esinev alliksoo-turbasammal (*S. teres*). See on õrn, kollakasroheline, pruunide varte ja tipust narmastunud lehtedega sammal. Laialt on levinud ka suhteliselt õrn, värvuselt varieeruv liik — Warnstorfi turbasammal (*S. warnstorfii*).

Turbasammalde rakukestad sisaldavad peale tselluloosi ja hemitselluloosi veel sfagnooli (koosneb fenoolisarnastest ühenditest), mida leidub niiskemate kasvukohtade sammaldes. Arvatakse, et sfagnoolil ja mitmetel aromaatsetel hapetel on antiseptiline toime, mis kaitseb turbasamblaid kõdunemise ning väikeste putukate eest. Kuivemate paikade sammaldes leidub aga dikraan-tanniinhapet.

Eritusainetena on turbasammaldes täheldatud vaike, rasvu ja õlisid, mida peetakse tähtsaks turba bituumenühendite tekkimisel.

Turbasamblad on rabades peamised turbamoodustajad. Iga aastaga jääb rabapinnale sureva turbasambla ja teiste taimejäänuste kiht, mis vähehaaval turvastub. Turvast kasutatakse otseselt või ümbertöötatult kütteks, kuid veel suurem tähtsus on tal mitmesugustes rahvamajandusharudes, eriti keemiatööstuses, vähemal määral ehitusmaterjalide valmistamisel. Antiseptilise toime ja suure veeimamisvõime tõttu on turvast kasutatud pakkimiseks ning sõja ajal ka vati asemel.

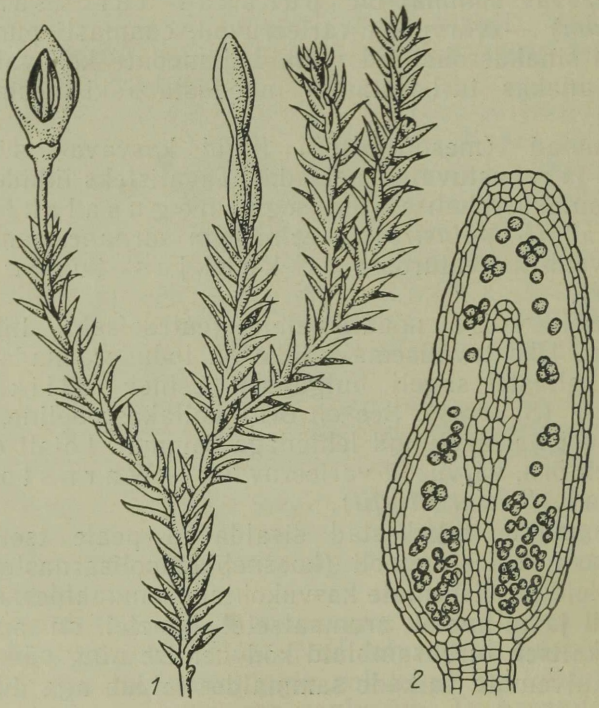
ALAMKLASS LÕHISKUPARSAMBLAD — *ANDREAEIDAE*

Monotüüpne rühm, kuhu kuulub üks selts ühe sugukonnaga.

Selts lõhiskupralaadsed — *Andreaeales*

Väike (pisut üle 100 liigi) ühe **lõhiskupraliste** (*Andreaeaceae*) sugukonnaga selts.

Väliskujult sarnanevad lõhiskupralised pärislehtsammaldega. Nad on levinud parasvöötmes ja polaaraladel. Kõrgmäestikes on nad sageli esimesteks asuktaimedeks, moodustades tihedaid pruunikaid polstreid. Tähtsam on ligi 100



Joonis 176. *Andreaea rupestris*:
1 — gametofoor sporogoonidega; *2* — sporogooni pikilõige.
(Smithi j.)

liigiga parasvöötme mägedes, Arktikas ja Antarktikas leviv lõhiskupra (*Andreaea*) perekond (joonis 176).

Anatoomiline ehitus on lõhiskupralistel lihtne. Vars koosneb põhiliselt parenhüümrakkudest, lehed on üherakukihilised, roota või rooga.

Risoidid on hästi arenenud, tugevad, sageli plaatjad, mis soodustab kinnitumist siledatele kaljudele ja kividele.

Paljunemisorganid — anteriidid ja arhegoonid — paiknevad varte tipus. Lõhiskuparsammalde sporogoon sarnaneb turbasammalde sporogooniga. Täiskasvanud sporogoon asetseb ebajalal, sammast ümbritseb eoskott. Sporogooni arenemine aga toimub analoogiliselt pärislehtsammalde sporogooniga. Kui eosed on valminud, avaneb eoskupar nelja pikilõhe abil (sellest ka nimetus — lõhiskuparsamblad). Eeosest areneb lintjas eelniit, mille servarakud moodustavad niitjaid harusid. Nende harude abil on võimalik tugevamini substraadile kinnituda. Eelniidil arenevaist pungadest kasvavad uued taimed.

ALAMKLASS PÄRISLEHTSAMBLAD — *BRYIDAE*

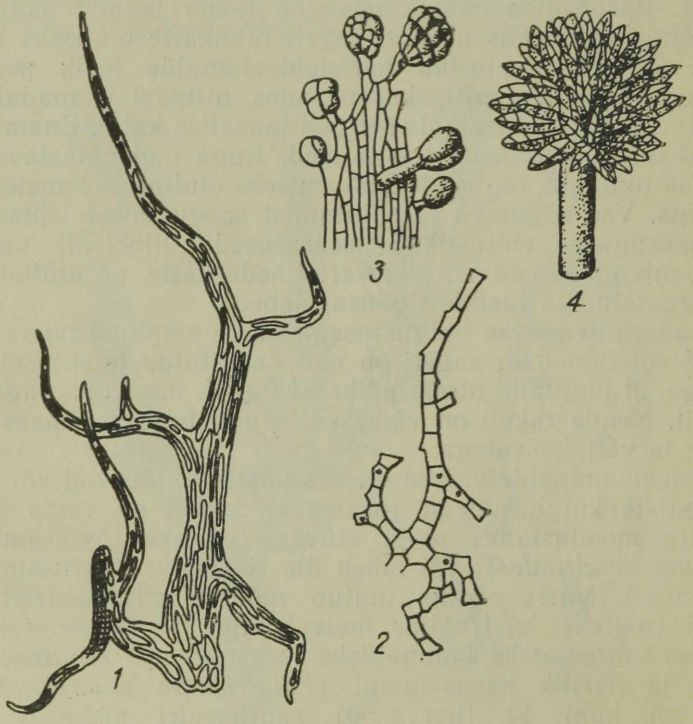
Siia alamklassi kuulub enamik sammaltaimi — 13 500 (mõnede autorite järgi kuni 14 000) liiki. Eestis on seni leitud pisut üle 300 liigi. Pärislehtsammalde peamine levila hõlmab polaar- ja parasvöötmealasid, kus nad on sageli taimkatte oluliseks komponendiks. Troopikas piirdub pärislehtsammalde levik peamiselt mägedega. Metsades, eriti okasmetsades, niitudel ja madalsoodes moodustavad pärislehtsamblad sageli lausalise katte. Enamik lehtsamblaid on niiskuselembesed taimed. Kuna nad omastavad vett kogu keha pinnaga, on nende kasvamiseks oluline sademetehulk ja õhuniiskus. Vee kogumist ja säilitamist soodustavad lehtsammaldel mitmesugused ehituslikud iseärasused: üliohtralt arenenud risoidid, mis moodustavad piki vart tiheda katte, parafüllid, tiibadega varustatud ja lusikjalt õõnsad lehed.

Kuivade, intensiivse valgustusega alade samblad on tavaliselt kollakad või tumedad; sageli on nad varustatud hüaliinsete lehetippudega, et hajutada otsest päikesevalgust, mis võiks lagundada klorofülli. Nende rakud on väikesed, sageli tugevasti paksenenud seintega ja väljakasvetega.

Pärislehtsammalde varred on kas püstised, tõusvad või roomavad, püstiste külgharudega (okstega). Sageli on varre alumine osa lehitu, moodustades nagu «tüve» (näiteks tüviksamblal — *Climacium dendroides*), või läheb üle risoomiks (karusamblal — *Polytrichum*). Varre pikkus ulatub mõnest millimeetrist poole meetrini (näiteks Austraalias levival liigil — *Dawsonia*). Meie flooras on suurimateks sammaldeks veesammal — *Fontinalis antipyretica* ja harilik karusammal (*Polytrichum commune*), milie varred on kuni 40 (harva 50) sentimeetri pikkused. Varte keskmine läbimõõt on ühe millimeetri piires. Harilikult on varred radiaalsümmeetrilised; plagiotroopsed varred on aga dorsoventraalsed või bilateraalsed. Sel juhul kinnituvad lehed varrele kaherealiselt (näiteks tiivikul — *Fissidens*). Varre ja okste tipus paikneb kolmetahuline, tipuga allapoole suunatud kiirdrakk, mis

eraldab segmente tavaliselt kolme külge. Selle tagajärjel pikeneb vars ning tekivad järjest uued spiraalselt asetsevad lehed (leheseis tavaliselt 1/3, 3/8, 5/13). Kahetahulise kiirdraku korral (dorsoventraalne vars) eraldatakse segmente kahele poole, mistõttu lehtede asetus kujuneb kaherealiseks.

Varrele kinnituvad veel risoidid — tavaliselt pruunide, sageli paksenenud rakuseintega üherakurealised niitjad väljakasvud. Risoidid asetsevad enamasti varre alumises osas, koonduvad sageli kimpudesse või katavad vart viltja kattena, nagu näiteks soovildikul (*Aulacomnium palustre*). Omavahel läbipõimunult moodustavad nad tiheda kapillaaride võrgu, mis aitab hästi vett säilitada. Samuti koguvad nad atmosfääritolmu ja mullaosakesi, aidates niiviisi kaasa substraadi kujunemisele. Risoidide põhiliseks ülesandeks on vee ja selles lahustunud toitainete imamine ning taime kinnitamine. Erilistes toitumis- ja valgustingimustes või-



Joonis 177. Parafüllid ja vegetatiivse paljunemise organid: *1* — *Hylocomium splendens*, *2* — *Thuidium sp.*; *3* — sigikehad lehe tipul (*Grimmia hartmanni*); *4* — sigilehed varre tipul (*Aulacomnium androgynum*). (Goebeli, Berggreni j.)

vad risoidid sekundaarseks eelniidiks muunduda, millel arenevad pungad ja neist omakorda uued taimed.

Peale risoidide leidub varrel veel teisigi väljakasveid. Paljudel arenevad varre ülemises osas lehekaenaldes nuiakujulise tipmise rakuga, lima eritavad karvad. Arvatakse, et need karvad kaitsevad kasvavaid varreosi kuivamise eest ning aitavad säilitada vett, juhtides seda edasi varde.

Parafüllid on varre niidi- või lehetaolised, klorofülli sisaldavad väljakasved. Nad asetsevad piki vart lehtede vahel (näiteks ehmikul — *Thuidium*) ja aitavad hoida vett, imedes seda vart mööda ülespoole (joonis 177).

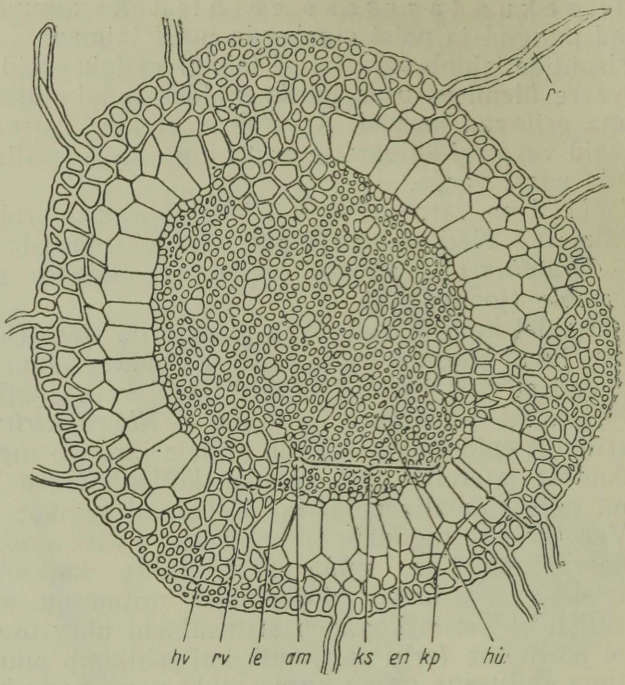
Lehtsammaldel hakkab kujunema primaarne steel (joonis 184, *3*). Lihtsamal juhul koosneb varre keskosa õhukeseseinalistest prosenhüümrakkudest, mis juhivad ja säilitavad vett. Juhtkimp võib ka puududa (õhikul — *Neckera*, härmikul — *Rhacomitrium*). Pealt on vars harilikult epidermiga kaetud, millele järgneb tugevaseinalistest rakkudest (stereiididest) või ka kollenhüümist tugikude. Mõnel juhul pole võimalik epidermi ülejäänud tugikoe rakkudest eristada. Vart katvat tugikude nimetatakse väliskooreks. Sellele järgneb kooreparenhüüm, mida nimetatakse ka sisekooreks. Parenhüümrakud sisaldavad kloroplaste, mitmesuguseid varuaineid (tärklist, õli), siia koguneb eritusaineid ning osaliselt toimub ka vee juhtimine (eriti sel juhul, kui juhtkimp puudub).

Täielikuma ehitusega on ka karusambla vars. Seda katab ühekihiline epiderm, millele järgneb kooreparenhüüm. Varre keskel asetseb primaarne, juht- ja mehaanilise koe elementidega ja neid ümbritseva tärkliserikka hadroomi tupega steel.

Risoomi ehitus erineb maapealse varre ehitusest (joonis 178). Risoomi keskosast ulatub perifeeriasse kolm vääti, mis koosnevad omakorda kahest osast — välimistest, paksemaseinalistest rakkudest (hüpodermaalväädist) ja sisemistest, suurematest parenhüümrakkudest (radiaalväädist). Viimasest veel keskosa poole asetsevad ebakorrapäraselt piklikud, otstest laienenud, sõeltorusid meenutavad rakud (leptoidid). Radiaalväät on ümbritsetud tärklist sisaldavate rakkudega (amüloididega).

Maapealseks varreks üleminekul laienevad hüpodermaalväädid ja moodustavad kahe-kolmekihilise, kollenhüümiga sarnaneva epidermi. Vett juhtivad elemendid (hüdroidid) asetuvad keskele, moodustades tsentraalse juhtkimbu, mida ümbritsevad amüloididest kujunenud tärkliserikas radiaalväädi hadroomi tupp ja leptoididest moodustunud leptoom (vastab niineosale).

Lehed on pärislehtsammaldel lihtlehed, rooga või ilma. Mõnel juhul ulatub leherood hüaliinse karvana lehelabast üle (näiteks rahnikul — *Grimmia*), sageli on leherood lühike, kaheharuline (näiteks ulmikul — *Hypnum*). Leheroorakud on tavaliselt prosenhüümsed, paksemate kestadega ning talitlevad peale vee edasijuhtimise ka tugirakkudena. Lehelaba on harilikult üherakukihiline, kusjuures rakud on sageli kollenhüümsed, varustatud väljakasvete — papillide (rakukesta väljasopistised) või mammillidega (raku väljasopistised). Leherood on harilikult mitmerakukihiline. Leheserv on kas terve või hambuline. Hambad võivad



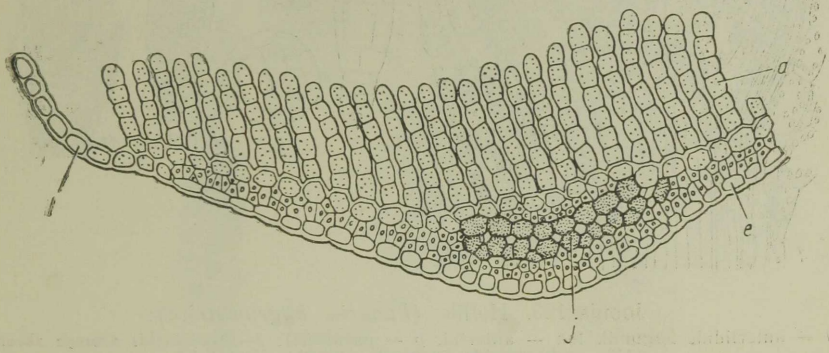
Joonis 178. *Polytrichum formosum.* Risoomi ristlõige: *r* — risoid; *kp* — kooreparenhüüm; *en* — endoderm; *ks* — kesksilinder; *hü* — hüdroidid; *hv* — hüpodermaalväät; *rv* — radiaalväät; *le* — leptoidid; *am* — amüloidid. (Waenker v. Dankenschweili j.)

moodustuda ühest või mitmest rakust (näiteks tähtsammaldel — *Mnium*). Lehelabas esinevad piklikud rakud moodustavad leheservas palistuse (pungsamblal — *Bryum*, tähtsamblal — *Mnium*). Ka lehelaba alusel leidub paljudel liikidel erineva kuju ja suurusega värvituid või pruunikaid rakke, mida nimetatakse tiivakrakkudeks.

Omapärase ehitusega on karusammalde lehed. Piki laia leheroodu asetsevad üherakurealised kloroplastiderikkad liistakud (nn. assimilaatorid), mis suurendavad lehe assimilatsioonipinda ning aitavad vett hoida. Väga kitsas lehelaba ja lehetupp on üherakukihilised (joonis 179).

Vegetatiivne paljunemine on lehtsammaldel laialt levinud. Paljud kahekojalised samblad paljunevad peamiselt vegetatiivselt. Katsed on näidanud, et sekundaarne eelniit, millest areneb uus taim, võib tekkida peaaegu igast taimeosast (peavarrest, okstest, lehtedest, risoididest). Suure regeneratsioonivõime tõttu võivad samblad kasvada ka sellistes tingimustes, mis pole sobivad generatiivsete organite arenemiseks.

Erilisteks vegetatiivse paljunemise vahenditeks on sigioksad, mis eralduvad emastaimest ning jätkavad kasvu oksa tipust kiirdraku abil. Sigikehad on mitmesuguse kujuga, hulkraksed, varrel, lehekaenaldes või lehetippudes asetsevad paljunemisvahendid. Sigilehed on pärislehtedest erinevad taimelt eraldunud lehed, mis moodustavad sekundaarse eelniidi ja edasi uue taime (joonis 177, *3*, *4*). Vegetatiivse paljunemise vahendeid kannavad edasi peamiselt tuul, veevool ja ka loomad.



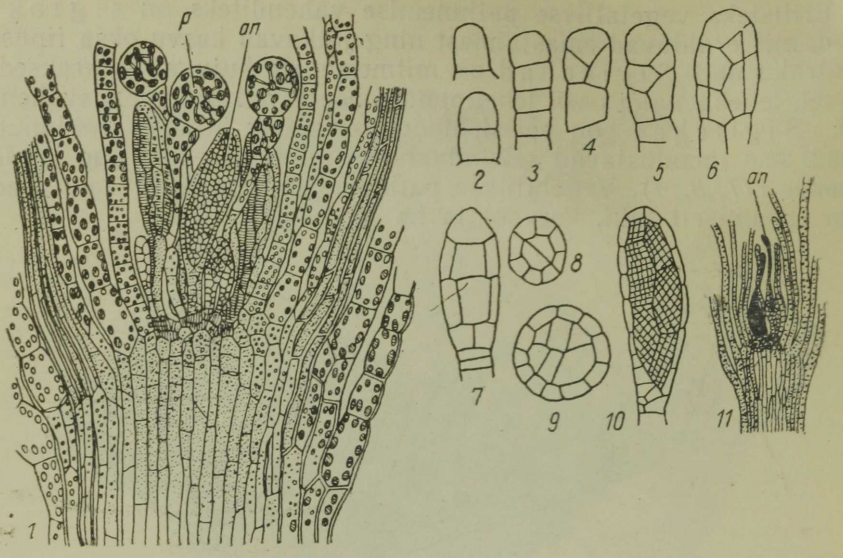
Joonis 179. Hariliku karusambla (*Polytrichum commune*) lehe ristlõige:
e — epiderm; *j* — juhtelemendid; *a* — assimilaatorid; *l* — lehelaba.

Anteriidide ja arhegoonide kogumikud paiknevad varre tippudes või neist allpool lehtede vahel (joonis 180). Gametangiumide asetuse järgi eristatakse kaht rühma: esimesed on nn. akrokarpsed, teised pleurokarpsed samblad. Gametangiumide kogumikke ümbritsevad värvilistest või erineva kujuga kõrglehtedest moodustunud katted. Anteriidide kogumikku ümbritsevat katet nimetatakse perigooniks, arhegoonide kogumiku ümber on periheets.

Pärislehtsamblad võivad olla ühe- või kahekojalised. Viimasel puhul on emastaimed tavaliselt suuremad, sest nad toidavad viljastatud munarakust arenevat sporofüüti. Isastaimed on paljudel kääbusjad ja lühiealised — nad surevad pärast anteriidide valmimist. Nii näiteks koosneb lehitu hiidkupra (*Buxbaumia aphylla*) isastaim ainult ühest, eelniidist arenenud lehest, mis ümbritseb kerajat anteriidi.

Ühekojalistel taimedel asetsevad anteriidid ja arhegoonid ühise kogumikuna lehekaenaldes või arenevad eraldi sama taime eri okstel (joonis 180, *1*, *11*).

Anteriidide ja arhegoonide vahel arenevad pikad, steriilsed, üherakulised, tipus sageli jämenenud niidid — parafüüsid, mis kaitsevad suguorganeid peaasjalikult kuivamise eest, vähe-



Joonis 180. Hellik (*Funaria hygrometrica*):
1 — anteriidide kogumik (*an* — anteriid, *p* — parafüüs); *2—10* anteriidi arengu skeem; *11* — arhegoonide kogumik. (Smithi, Meieri j.)

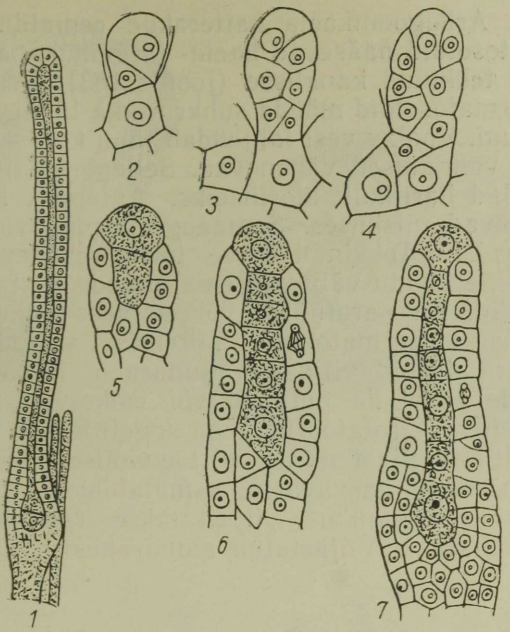
mal määral mehaaniliste mõjude vastu. Kuigi nad noorena sisaldavad kloroplaste, on nende assimilatsioonivõime väike, sest valguse juurdepääs läbi kõrglehtede on raskendatud.

Gametangiumide arenemine sarnaneb üldjoontes maksasammalde suguorganite arenemisega. Anteriidid arenevad varre või oksa tipus pindmistest rakkudest. Üks rakkudest puhetub, annab väljakasve, mis eraldub alumisest osast ristvaheseina abil (joonis 180, *2—10*). Alumisest rakust areneb edasisel jagunemisel anteriidi jalg, ülemise raku jagunemisel tekivad uued vaheseinad eelmisega kaldu, kusjuures eraldub kiiljas kiirdrakk. See eraldab omakorda segmente kahele küljele. Üsna pea jagunevad segmendirakud pikivaheseina abil (välispinnaga paralleelselt) sisemiseks ja välimiseks rakuks. Välimine rakkude kiht moodustab anteriidi seina, sisemiste rakkude jagunemisel areneb väikestest plasmarikastest, suurte tuumadega rakkudest koosnev spermageenne kude. Selle koe igast rakust areneb üks kahe viburiga varustatud spermatosoid. Kiirdrakk ja sellest tekkiv viimane segment annavad anteriidi kaane.

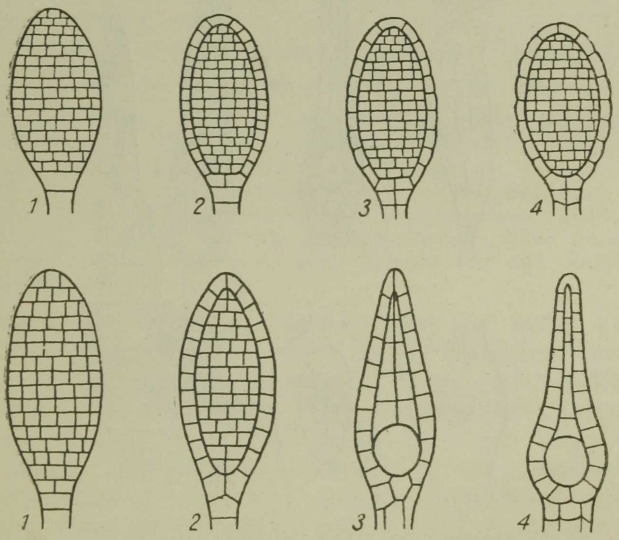
Arhegoon areneb samuti varre ühest pindmisest rakust, mis jagunemisel eraldab tipus kahetahulise kiirdraku. Alguses toodab kiirdrakk arhegooni jalarakke, hiljem tekivad ülemises osas üks tsentraalne rakk ning selle kohal asetsev kolmetahuline kiirdrakk (joonis 181). Tsentraalraku jagunemisel moodustatakse arhegooni kaela kanalrakud, mõhukanalrakk ja munarakk. Kaelarakke tekib mitu, mõnel juhul kuni 50. Edasi eraldab kiirdrakk arhegooni kaela ja mõhuosa seinarakke.

Gametangiumide normaalsest arenemisest esineb rida kõrvalekaldeid. Näiteks võib ühes arhegoonis areneda mitu munarakku. Munaraku asemel võib areneda hoopis spermageenne kude. Sellised kõrvalekalded viitavad gametangiumide tekkele ühesugustest, diferentseerumata gametangiumidest (joonis 182).

Viljastamiseks on vaja tilkvett, milles spermatosoidid saaksid munarakuni liikuda. Seetõttu toimub viljastamine kas vihmaga



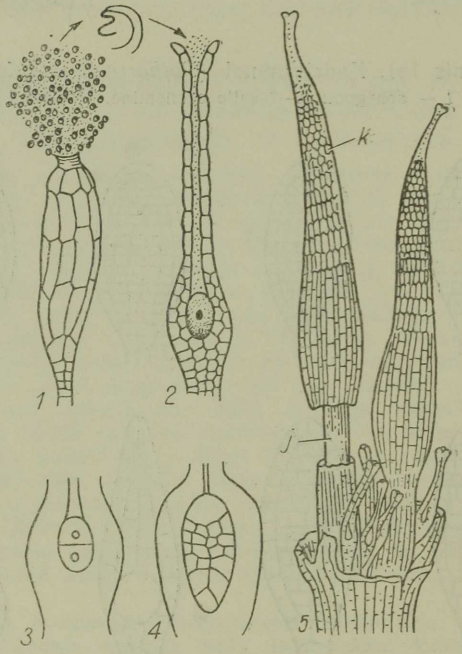
Joonis 181. Kadrisammal (*Catharinea undulata*):
1 — arhegoon; 2—7 selle arenemine. (Meieri j.)



Joonis 182. Anteriidi (ülemine rida) ja arhegooni (alumine rida) arenemine primitiivsest hulgarakulisest gametangiumist. (Tahtadžjani j.)

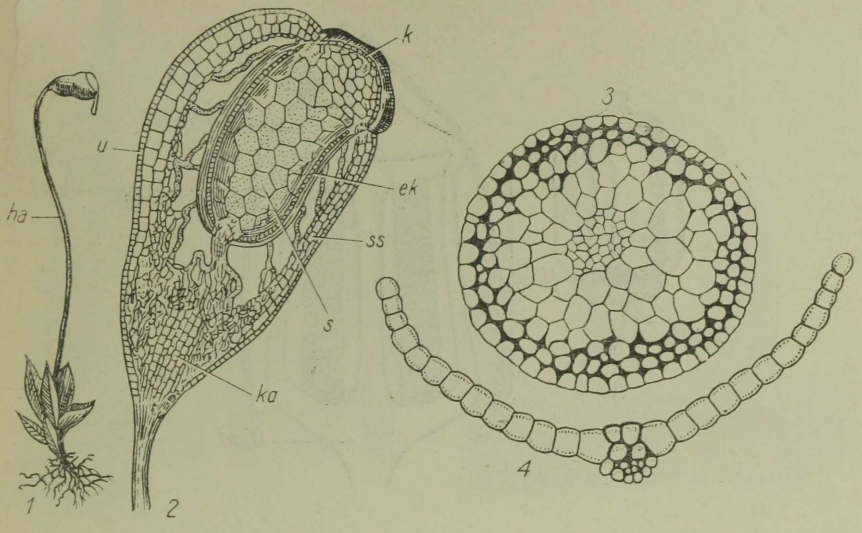
või kastega. Arhegoonikaela katterakud eemalduvad, tekib ava, kust spermatosoidid pääsevad kaela- ja mõhukanalrakkude limastumise tõttu tekkinud kanalisse (joonis 183). Kemotaksise mõjul liiguvad spermatosoidid mööda suhkrurikka limaga täidetud kanalit munarakuni. Voolav vesi lahjendab lima kontsentratsiooni ning viljastumise võimalused vähenevad. Sellepärast jäävad vees kasvavad samblad harilikult steriilseiks. Anteriidi kaanerakud (või rakk) puhetuvad niiskuses. Samaaegselt paisuvad ka spermatosoidide emarakud. Tekkinud surve tõttu rebenevad kaanerakud, tekib ava, mille kaudu väljuvad emarakkude kestadest vabanenud spermatosoidid. Ka parafüüsid võivad vees puhetuda ning oma survega aidata spermatosoide kiiremini väljuda. Munarakuni jõudnud spermatosoid viljastab munaraku. Peale vee kannavad spermatosoide edasi ka putukad või väikesed selgrootud, nagu näiteks nematoodid, rotatoorid, keda sageli leidub sammalde kõrglehtedel. Selline viljastamine on tõenäoliselt iseloomulik kahekojalistele, hõredalt kasvavatele sammaldele.

Arhegoonide kogumikus viljastatakse tavaliselt ainult ühe arhegooni munarakk. Viljastatud munarakust (sügoodist) areneb



Joonis 183. Pärislehtsammalde viljastamise (*1—2*) ja sporogooni arenemise skeem (*3—5*):

k — tanuna säiliv arhegooni sein; *j* — sporogooni jalg (harjas). (Goebeli, Trolli j.)

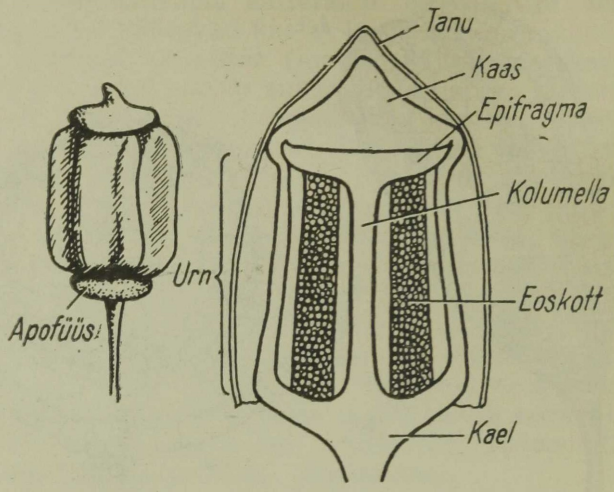


Joonis 184. Hellik (*Funaria hygrometrica*):
1 — gametofoor sporogooniga; *2* — sporogoon läbilõikes (*ha* — harjas, *ss* — sporogooni sein, *ek* — eoskott, *s* — sammas, *k* — kaas, *u* — urn, *ka* — kael); *3* — varre ristlõige (keskel lihtne juhtkimp); *4* — lehe ristlõige (keskel leheroo rakud). (Smithi, Meieri j.)

sporogoon. Üheaastastel sammaldel kestab eoskupra arenemine viis kuni kaheksa kuud, mitmeaastastel kuni kaks aastat. Mõnel tähtsambla perekonna liigil areneb edasi mitu viljastatud munarakku, nii et ühel gametofooril kasvab mitu sporogooni.

Sügoot hakkab jagunema, jäädes ümbritsetuks arhegooni mõhuosast. Esimene vahesein tekib risti arhegooni pikiteljega (joonis 183). Alumine rakk jaguneb edasi ning moodustab sporogooni jala alumise osa — haustori. Kasvanud läbi arhegooni seina, tungib haustor gametofoori koesse, kust ta saab vajalikke toitaineid. Pärast jagunemist eraldub ülemisest rakust kiirdrakk. Noor kasvav sporogoon surub arhegooni seina katki. Katkenud seina alumine osa jääb kraena (tupena) ümber sporogooni jala, ülemine osa aga katab sporogooni tanuna (kalüptrana).

Täiskasvanud sporogoon koosneb kuprast ja seda kandvast mitmesuguse pikkusega jalast (joonis 184). Harilikul karusamblal on jala pikkus üle kümne sentimeetri, tüve- ja kivitutikul aga ainult kaks kuni neli millimeetrit. Pikka ja peenikest jalga nimetatakse harjaseks (*seta*). Eoskuprad on liigiti väga erineva kuju ja suurusega: püstised, kõverdunud, pirnjad, ümmargused, piklikud. Kupra alumist, ahenenud, jalaks üleminevat osa nimetatakse kaelaks. Kael on mõnikord paksenenud, moodustades nn. hüpofüüsi. Karusammaldel laieneb harjase ülemine osa, moodustades ketasja apofüüsi (joonis 185). Eoskupra põhilise osa moodustab koonusja, sageli nokaga varustatud kaanega kaetud urn. Urni sein on mitmerakukihiline, pealt kaetud õhulõhe-



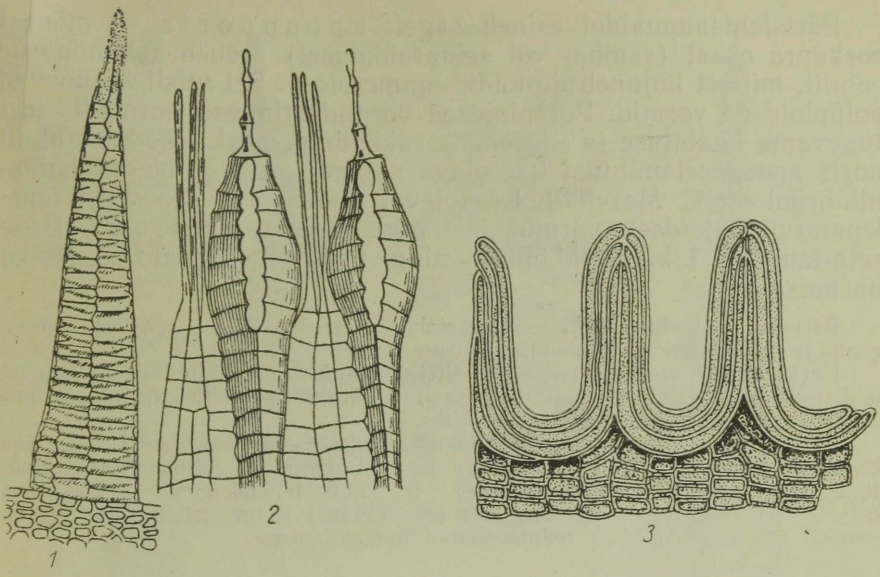
Joonis 185. Hariliku karusambla (*Polytrichum commune*) eoskupar ja selle skemaatiline pikilõige. (Laasimeri j.)

dega varustatud epidermiga. Noorena sisaldavad eoskupra rakud kloroplaste ning on võimelised assimileerima. Urni keskel asetseb hulkrakne sammas, mida ümbritseb eoskott. Eoskoti ja urni seina vahele jäävad gaasivahetust soodustavad õhuruumid, mida läbivad seinast eoskotini ulatuvad assimileerivad niidid. Eoskotis arenevad eoste emarakkudest eosed.

Kirjeldatud tüüpilisest eoskupra ehitusest leidub mõningaid kõrvalekaldeid. Nii näiteks areneb karusamblal samba ja eoskoti vahel veel sisemine õhuruum, sammas laieneb ülal kaane all epifragmaks, mis suleb sissepääsu urni.

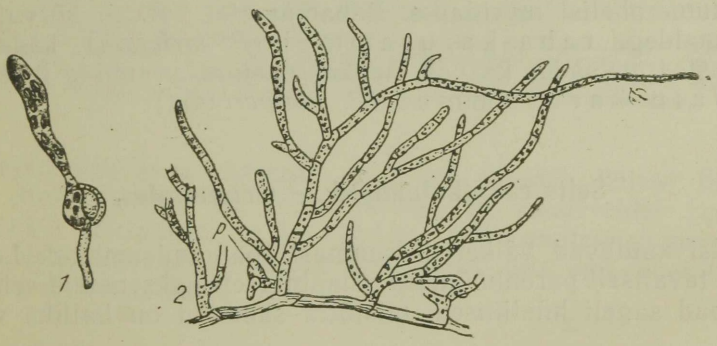
Urni ja kaane vahele jääb harilikult rida limastuvaid rakke, moodustades sõõri, mille kohal kaas eraldub urnist. Eoste väljutamise mehhanism on lehtsammaldel maksasammaldega võrreldes täiuslikum. Kui eosed on valminud, kuivab eoskoti sein ja lõhkeb. Eoste väljumist soodustab urni servas asetsevatest hambakestest suuääris (peristoom, joonis 186). Suuääris on tekkinud kõrvuti asetsevate rakkude seinapaksendeist. Nende rakkude seinte paksenemata osad rebenevad, säilivad ainult paksendid. Enamasti koosneb suuääris kahest osast — sisemisest (endostoomist) ja välimisest (eksostoomist). Karusammaldel on tugevate seinapaksenditega rakkudest tekkinud lihtne suuääris. Kuiva ilma puhul kõverduvad suuärise hambad väljapoole, eoskupra suue avaneb ja eosed pudenevad välja; niiskudes tõmbuvad hambad sissepoole kokku ning eoskupra suue sulgub.

Soodsates tingimustes (parajas niiskuses) idanevad eosed mõne tunni või mõne nädala pärast. Nende paks väliskest (eksiin) praguneb, õhukesest sisekestast (intiinist) ümbritsetud plasma



Joonis 186. Suuääris (peristoom):
1 — eksostoom; *2* — endostoom (*Mnium medium*); *3* — osa lihtsast suuäärisest (*Polytrichum commune*). (Brotheruse j.)

sopistub välja, pikeneb ning jaguneb, moodustades eelniidi (joonis 187). Tavaliselt on see harunenud niit, mis koosneb kloroplaste sisaldavatest rakkudest (nn. kloroneem) ja klorofüllituist, risoide moodustavaist rakkudest. Sageli tekivad eelniidil assimilatsioonipinna suurendamiseks lehekujulised väljakasved, mõnel liigil on eelniit tallusetaoline. Eelniidi kuju oleneb suurel määral keskkonnatingimustest.



Joonis 187. Helliku (*Funaria hygrometrica*) eose idanemine (*1*) ja eelniit (*2*); *p* — pung. (Sacki j.)

Pärislehtsammaldel esineb sageli apospooria — mõnest eoskupra osast (samba- või seinarakkudest) areneb sekundaarne eelniit, millest kujuneb diploidne gametofoor. Sel viisil kujunevad polüploidsed vormid. Polüploidsed vormid erinevad normaalsetest tugevama haabituse ja suuremate rakkude poolest. Üksikasjalikult uuris apospoorianähtusi käesoleva sajandi alguses belgia botaanik-brüoloog E. Marchall. Käesoleval ajal pööratakse suurt tähelepanu polüploidsete vormide tekkimise põhjuste, nende osatähtsuse selgitamisele liikide tekkimisel ning nende geograafilise leviku uurimisele.

Pärislehtsammalde alamklass jaotatakse mitmeks seltsiks peamiselt sporogooni ja gametofoori anatoomilise ehituse alusel.

Üheks primitiivsemaks peetakse seltsi ***Tetraphidales***. Eelniidi staadium on suhteliselt pikaajaline. Eoskupral on neli hulkrakset peristoomihammast, mis tekivad kaane pragunemisel neljaks osaks.

Omapärase rühma moodustab **hiidkupralaadsete** (***Buxbaumiales***) selts. Siia kuuluvad redutseerunud gametofooriga ja hästi arenenud mitmeaastase eelniidiga **hiidkupralised** (***Buxbaumiaceae***). Lehitu hiidkupar (*Buxbaumia aphylla*) on väike (1—2 cm kõrgune) saprofüütselt toituv kahekojaline metsasammal suure eoskupra ja redutseerunud gametofooriga.

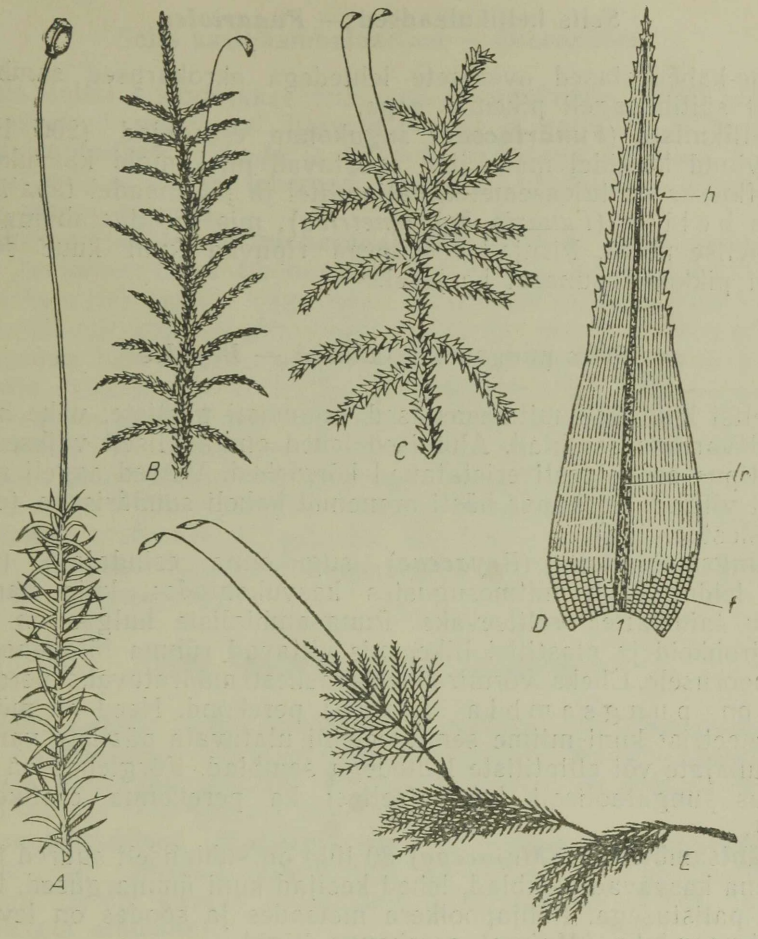
Selts karusamblalaadsed — *Polytrichales*

Selts sisaldab ühe sugukonna — **karusamblalised** (***Polytrichaceae***) 350 liigiga. Levivad peamiselt parasvöötmes, troopikas mägedes. Esindajate gametofoor on suhteliselt keeruka anatoomilise ehitusega, kuid sporogoon on lihtsa suuäärisega. Paleontoloogilised leiud, laialdane levik ja paljude tunnuste konservatiivsus tõendab, et karusamblalaadsed on ürgne rühm, mis evolutsioonis on arenenud anatoomilise ehituse täiustumise suunas. Meie flooras on hästi tuntud karusambla (*Polytrichum*) perekond. Harilik karusammal ehk käolina (*P. commune*, joonis 188, *A*) kasvab niisketes ja rabastuvates metsades, moodustades tumerohelisi murulaike. Rabamätastel kasvab kõrvuti turbasammaldega raba-karusammal (*P. strictum*), kadastikes ja liivastes metsades kasvab sinakasroheline, pruunide lehetippudega palu-karusammal (*P. juniperinum*).

Selts rahnikulaadsed — *Grimmiales*

Seltsi kuuluvad väikesed, enamasti padjandsamblad. Leherakud on tavaliselt parenhüümsed, ebaühtlaselt paksenenud seintega. Lehetipud sageli hüaliinsed, mistõttu samblad on hallika värvusega.

Tähtsaim 360 liigiga sugukond on **rahnikulised** (***Grimmiaceae***); levib peamiselt subarktikas ja parasvöötmes, troopikas mägedes.



Joonis 188. Pärislehtsamblad:
A — harilik karusammal (*Polytrichum commune*); *B* — palusammal (*Pleurozium schreberi*); *C* — metsakäharik (*Rhytidiadelphus triquertus*); *D* — lainja kaksikhamba (*Dicranum undulatum*) leht (suurend.) (*t* — tiivakrakud, *lr* — leherood, *h* — hambad); *E* — laanik (*Hylocomium splendens*).

Esindajad kasvavad enamasti kaljudel, kividel, kuival liivapinnasel. Meie flooras on paepaljandeil ja raudkividel tavalised rahniku (*Grimmia*) ja härmiku (*Rhacomitrium*) perekonna liigid. Nad kasvavad väikeste mätastena, mis omavahel liitudes võivad substraati katta ühtlase muruna.

Selts hellikulaadsed — *Funariales*

Ühe-kaheaastased ovaalsete lehtedega akrokarpsed samblad. Eelniit säilib sageli pikemat aega.

Hellikuliste (***Funariaceae***) sugukonna esindajad (200 liiki) on levinud kõikidel mandritel, eelistavad niiskemaid kasvukohti. Meie flooras on tuleasemetel, paljanditel ja jäätmaadel tavaliseks liigiks h e l l i k (*Funaria hygrometrica*), mis moodustab madala ererohelise muru. Pirnjad eoskuprad ripuvad kuni kuue sentimeetri pikkusel punasel harjasel.

Selts pungsamblalaadsed — *Bryales*

Seltsi kuuluvad mitmeaastased, enamasti püstiste, vähe harunenud vartega samblad. Alumised lehed on tavaliselt väiksemad, varretipus on selgesti eristatavad kõrglehed. Varred sageli risoididest viltjad. Eoskupar hästi arenenud kaheli suuäärisega (eksoja endostoomiga).

Pungsamblaliste (***Bryaceae***) sugukonna esindajaid (1350 liiki) leidub väga mitmesugustes kasvukohtades, kuid nad ei muutu taimkattes valitsevaks. Pungsamblaliste hulgas on rida vormirohkeid ja plastilisi liike, mis viitavad rühma fülogeneetilisele noorusele. Üheks vormirohkeks, raskesti määratavaks perekonnaks on p u n g s a m b l a (*Bryum*) perekond. Need on mõnest millimeetrist kuni mitme sentimeetrini ulatuvate püstiste vartega ja munajate või elliptiliste lehtedega samblad. Kõrglehed on varretipus pungataoliselt koos (sellest ka perekonna eestikeelne nimi).

Tähtsamblaliste (***Mniaceae***) 80 liiki on suhteliselt suured hõremuruna kasvavad samblad, lehed keeljad kuni ümmargused, tavaliselt palistusega. Põhjapoolkera metsades ja soodes on levinud t ä h t s a m b l a (*Mnium*) perekonna liigid.

Vildikuliste (***Aulacomniaceae***) sugukonna kahest perekonnast on põhjapoolkeral levinud vildiku (*Aulacomnium*) perekond. Meie rabastuvates metsades, siirde- ja madalsoodes on tavaline tihemuruna kasvav s o o v i l d i k (*A. palustre*). Liik on hästi tuntav kitsaste heleroheliste lehtede ja tugeva pruunika risoididest viltja varre tõttu.

Selts tiivikulaadsed — *Fissidentales*

Selts sisaldab ühe **tiivikuliste** (***Fissidentaceae***) sugukonna, mille suurim perekond t i i v i k (*Fissidens*) (kuni 700 liiki) on levinud peaaegu kogu maakeral.

Püstiste või tõusvate vartega mitmeaastased samblad, lehed asetsevad kahes reas. Vart ümbritsev lehelaba on varustatud tiibja väljakasvega — s e l g t i i v a g a, mis näib lehena. Sporogoon on lihtsa suuäärisega nagu eelmisel seltsil. Meil leidub tiivikuid niiskemates paikades, tüvealustel, kus nad kasvavad väikeste laikudena.

Selts kasikhambalaadsed — *Dicranales*

Siia seltsi koondatakse kuni seitse sugukonda, mille esindajad kasvavad maapinnal, harvem puudel ja kaljudel. Vähe harunenud, suhteliselt pikkade ja kitsaste lehtedega samblad. Lehtedes selgesti eristatav leherood, lehealusel tiivakrakud. Peristoom lihtne, harva puudub.

Jõhvsamblaliste (***Ditrichaceae***) sugukonnast levib meie loodudel ja loometsades tihemuruna kasvav l o o d - j õ h v s a m m a l (*Ditrichum flexicaule*). Väga laialt on levinud mitmesugustel, eriti lämmastikurikastel substraatidel punakaspruunide eoskupardega tihemuruna kasvav p u n a h a r j a k (*Ceratodon purpureus*).

Seltsi suurim, 1300 liigiga **kaksikhambaliste** (***Dicranaceae***) sugukond on levinud nii troopikas (enamasti mägedes), subtroopikas kui ka parasvöötmes. Meie flooras on tuntuim mitmel pool metsades leviv pikkade ristlaineliste lehtedega l a i n j a s k a k s i k h a m m a s (*Dicranum undulatum*, joonis 188, *D*). Väga sage kuivemates metsades, tüvealustel, kändudel ja varjukatel kividel on sirpjalt kõverduvate lehetippudega h a r i l i k k a k s i k h a m m a s (*D. scoparium*).

Selts õhikulaadsed — *Neckerales*

Õhikulaadsete seltsi koondatakse püstiste või roomavate vartega, mitmesuguse leheehitusega, kas puudel, kividel, maapinnal või vees kasvavad samblad. Peristoom kaheli või puudub hoopis. Seltsi kuulub rida väikesi sugukondi.

Lumilehikulised (***Hedwigiaceae***) on peamiselt troopikamäestikes levivad samblad. Sugukonna 50 liigist on põhjapoolkeral tuntuim kividel kasvav hüaliinsete lehetippudega l u m i l e h i k (*Hedwigia albicans*).

Parasvöötmes levib **hiissamblaliste** (***Leucodontaceae***) sugukond 43 liigiga. Siia kuuluvad enamasti puudel ja kividel hõreda polstrina kasvavad nöörjate okstega samblad. Lehtpuutüvedel moodustab suuri laike tumeroheline läiketu h i i s s a m m a l (*Leucodon sciuroides*).

Õhikulised (***Neckeraceae***) on peamiselt troopilised epifüütsed samblad (430 liiki). Meie flooras leidub lehtpuutüvedel l a m e l e h i k u t (*Homalia trichomanoides*) — varrel kaherealiselt asetsevate, veidi allapoole kõverdunud lehtedega. Harvem leidub kahvaturohelisi, pisut ristlaineliste laiade keeljate lehtedega s u l g j a t õ h i k u t (*Neckera pennata*).

Tüvikuliste (***Climaciaceae***) sugukonna 4 liiki on puukujulised risoomiga samblad. Meie flooras levib t ü v i k s a m m a l (*Climacium dendroides*) — varretipus ligistunud okstega ja tugeva maaaluse risoomiga sammal, mis kasvab enamasti niisketes metsades, puisniitudel ja veekogude kallastel.

Seltsi kuulub üsna erineva ehitusega samblaid, mis on laialt levinud mitmesugustes kasvukohtades. Leherakud on ümmargused, varustatud väljakasvetega või rombjad-prosenhüümsed, siledad. Suuääris pungsammalde tüüpi.

Ehmikuliste (***Thuidiaceae***) sugukonda kuuluvad mitmeti sulgjalt harunevate vartega, väikeste lehtedega ja parafüllidega samblad. Paljud neist on levinud karmides mäestikutingimustes, paljud kasvavad epifüütidena. Laialt on levinud ehmiku (*Thuidium*) perekonna liigid. Meil on tavalisemad metsades tüvealustel — tüve-ehmik (*T. recognitum*), kuivematel niitudel ja loodudel niidu- ja loodehmik (*T. philibertii, T. abietinum*). Sugukonnas tuntakse üle 200 liigi.

Tömpkaaneliste (***Amblystegiaceae***) sugukonda kuuluvad vaibana kasvavad väikesed või suured, enamasti niiskel maapinnal või vees ja epifüütidena kasvavad samblad. Üks suuremaid sugukonna esindajaid on skorpionsammal (*Scorpidium scorpioides*).

Niisketel niitudel ja madalsoodes on levinud sirbiku (*Drepanocladus*) perekonna esindajad, mida iseloomustavad sirpjalt kõverdunud lehed. Eriti tugevalt sirpjad lehed on harilikul sirbikul (*Drepanocladus uncinatus*). Tavaline sammal niisketes metsades ja veekogude kallastel on õrnroheline, jäigatipulise, sulgjalt haruneva varrega teravtipp (*Acrocladium cuspidatum*).

Kuldkollased või kollakasrohelised, varrest tilkjalt eemaldunud lehtedega on kuldsamblad (*Campylium*).

Lühikupralised (***Brachytheciaceae***) (550 liiki) on levinud kogu maakeral. Parasvöötmes on nad metsades ja soodes iseloomulikeks sammaldeks. Enamasti roomava, sulgjalt harunenud varrega, polstrina kasvavad samblad. Paljud kasvavad puudel, kändudel või kividel, nagu näiteks kollakasroheline, läikiv, tiheda polstrina substraati kattev paemeelik (*Homalothecium sericeum*).

Liigirikas (üle 200 liigi) ja laialt levinud on lühikupra (*Brachythecium*) perekond. Lehtpuutüvedel ja kividel on üsna harilik väike, läikiv, sulgjalt harunenud vartega kivi-lühikupar (*B. populeum*), tüvealustel, kõdunevatel kändudel ja metsavarel kasvavad harilik lühikupar (*B. rutabulum*) ja salu-lühikupar (*B. salebrosum*). Varjurikastes salumetsades on iseloomulik varrel kohevalt asetsevate lehtedega kähar salusammal (*Eurhynchium striatum*).

Väikesesse ***Entodontaceae*** sugukonda kuulub parasvöötme okasmetsades laialt levinud palusammal (*Pleurozium schreberi*, joonis 188, *B*). Punakate, tõusvate, sulgjalt harunenud vartega sammal moodustab metsa all sageli lausalise katte.

Ulmikuliste (***Hypnaceae***) sugukonna esindajad (ligi 640 liiki)

on polstrina või vaibana kasvavad samblad. Lehed lühikese rooga või roota, sageli sirpjalt kõverdunud. Siia kuulub puutüvedel, kändudel ja kividel tiheda läikiva polstrina kasvav läikulmik (*Hypnum cupressiforme*), mille lehed asetsevad varrel kaherealiselt kammitult.

Käharikulised (***Rhytidiaceae***) on suured, harilikult vaibana kasvavad metsa- ja niidusamblad. Tuntuimad esindajad on tikjalt eemaldunud lehtedega helerohelised samblad — metskäharik (*Rhytidiadelphus triquertus,* joonis 188, *C*) ja eelmisest väiksemate lehtede ja peenemate vartega niidukäharik (*R. squarrosus*).

Laanikuliste (***Hylocomiaceae***) väikesesse sugukonda (17 liiki) kuulub meie palu- ja laanemetsades kasvav tavaline tumeroheline, mitmeti sulgjalt, sümpodiaalselt harunevate okstega laanik (*Hylocomium splendens* ehk *H. proliferum,* joonis 188, *E*).

Lehtsammalde rakukestad sisaldavad turbasammaldele iseloomulikku sfagnooli- ja veel dikraanhapet, mistõttu nad kõdunevad halvasti ning on suhteliselt steriilsed.

Nende majanduslik tähtsus on väike. Varem kasutati neid täitematerjalina takkude asemel ehitusel.

Lehtsamblad on esimesed asukad kaljudel ja kividel, kogudes huumust ja valmistades ette pinda teistele kõrgematele taimedele. Paljudes parasvöötmemetsades ja arktika tundrates on lehtsamblad alustaimestikus valitsevateks taimedeks. Peale selle on mõned liigid või liikide rühmad pinnase omaduste näitajaks (indikaatoreiks), näiteks kuivendusastme näitajaiks. See võimaldab neid kasutada metsatüpoloogias kuivendusastmete ja isegi puistu tootlikkuse hindamisel.

Valdav enamik sammaltaimi on igihaljad taimed. Aastas esineb neil kaks intensiivset kasvuaega: varakevadine, mis algab, olenevalt klimaatilistest tingimustest, juba talvel või varakevadel (märtsis), ja suvine, mis algab juunis või juulis ning kestab septembrikuuni. Kevadel kasvav kevadvõsu muutub harilikult generatiivseks, kuna suvivõsu jääb tavaliselt vegetatiivseks. Suvist puhkeperioodi seletatakse ühelt poolt õhuniiskuse ja sademetehulga vähenemise ning temperatuuri tõusmisega, teiselt poolt aga suguorganite moodustumisega.

Sammaltaimede fülogenees

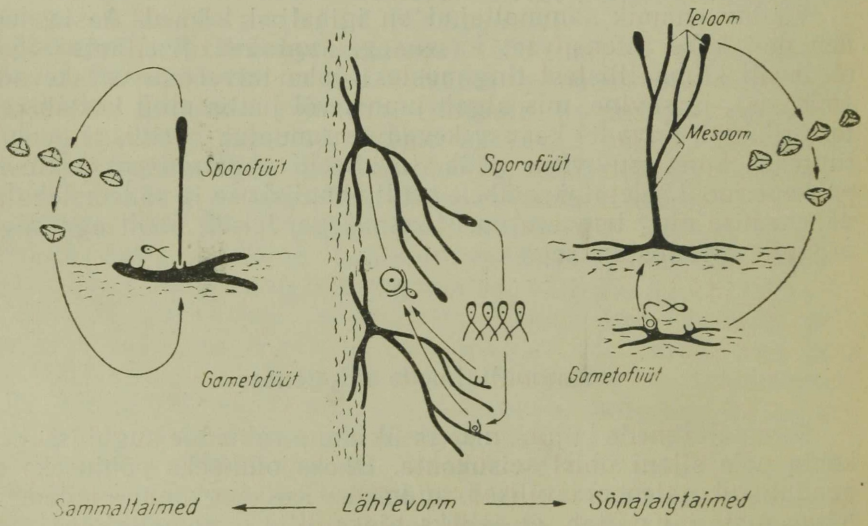
Sammaltaimede kujunemise ja üksikute rühmade sugulussuhete kohta pole siiani ühist seisukohta. Üheks oluliseks põhjuseks on puudulikud paleobotaanilised andmed. Keskaegkonna lademeist leitav materjal näitab, et selleks ajaks olid sammaltaimed mitmesse tänapäeval klassina eristatavasse rühma diferentseerunud. Järelikult kujunesid need rühmad juba vanaaegkonnas. Paleo-

soikumi esimesel poolel eksisteerisid tõenäoliselt vetikate ja arhegoniaatide vahevormid.

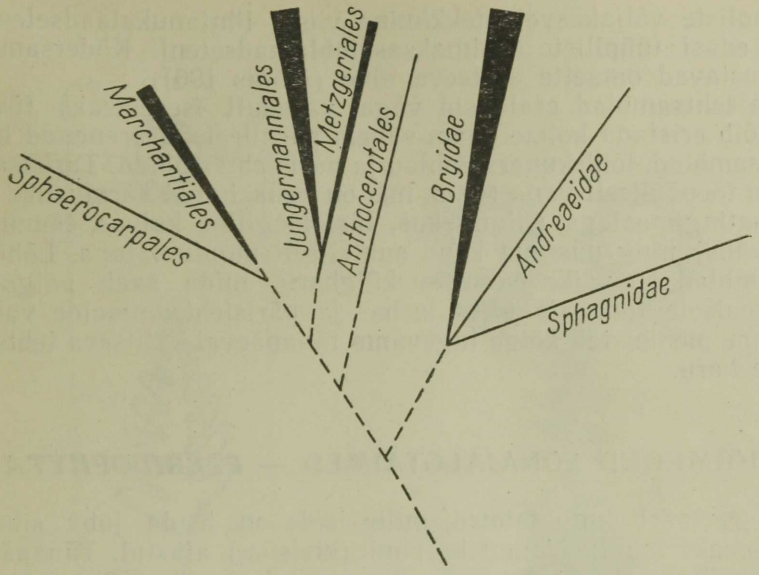
Enamik süstemaatikuid peab sammaltaimi monofüleetiliseks taimerühmaks, kus gametofüüdi arenemisfaas on muutunud valitsevaks. Üsna varakult on eraldunud vähemalt kolm iseseisvat haru: maksasamblad, kõdersamblad ja lehtsamblad, mille vahel üleminekuvorme pole leitud.

Kõrgemate taimede eellasteks peetakse üldiselt lihtsa ehitusega rohevetikaid. Sammaltaimed kui ühed lihtsamad kõrgemad taimed võisid varakult eralduda ühisest tüvest, milleks olid niitjad isomorfsed rohevetikad (gametofüüdi- ja sporofüüdifaas olid morfoloogiliselt ja füsioloogiliselt sarnased). Maismaatingimustes suurenes assimilatsioonipind esialgse talluse lamendumisel ning väljakasvete (fülloidide) kujunemisel. Arenesid katte- ja tugikude ning primitiivsed juhtkoeelemendid. Gaasivahetuse ja transpiratsiooni hõlbustamiseks arenesid õhulõhed. Sporofüüt jäi oma poolparasiitse asendi tõttu gametofoori suhtes suhteliselt lihtsaks. Täiuslikumaks on muutunud sporangiumi ehitus ja eoskupra avanemise ning eoste levitamise viisid. Tuntud saksa süstemaatiku ja fülogeneetiku W. Zimmermanni kõrgemate taimede arenemise skeem näitab veenvalt kahe erineva arenemisfaasi domineerimisega kõrgemate taimede kujunemist ühisest isomorfsest tüvest (joonis 189).

Mitmed süstemaatikud (nende hulgas ka A. Tahtadžjan) ei jaga sammaltaimede kujunemise klassikalist vaadet, vaid leiavad, et sammaltaimed kujuta-



Joonis 189. Kõrgemate taimede kujunemine. (Zimmermanni j.)



Joonis 190. Sammaltaimede fülogeneesi skeem.

vad ürgsetest ürgraigastest neoteenia teel (kõrvalekalded eellaste ontogeneesis, kusjuures gametofaas pikenes, sporofaas redutseerus) alguse saanud külgharu. Selle tõestuseks peetakse mõnede sammaltaimede sarnasust sõnajalgtaimede eellehega. Vahevormiks loetakse aga kõdersamblaid, mille sporofüüdil on sarnaseid jooni ürgraigastega. Sammalde arenemistsüklis seevastu on aga palju ühist vetikatega (näiteks niitvetikatega sarnanev eelniidistaadium). Viimasel aastakümnel intensiivistunud tsütoloogilised uurimised kinnitavad samuti oletust, et sammaltaimed on põlvnenud rohevetikaist.

Maksasammaldest peetakse ürgsemateks tallusvorme. Esimesed karbonist teadaolevad maksasamblad olid metsgeerialaadsetele lähedased tallustaimed. Hiljem, tõenäoliselt permis, arenesid tõelised helviksamblad ning keskaegkonna teisel poolel tüüpilised lehtvarrelised vormid.

Evolutsioon on viinud ühelt poolt kudede diferentseerumisele, mis on tõenäoliselt seotud ariidse (kuiva ja jaheda) kliimaperioodiga vanaaegkonna lõpus, teiselt poolt aga sporogooni ehituse täiustumisele eoste paremaks eraldamiseks. Täiuslikuma ehitusega eoskupraid leiame metsgeerialaadsetel ja lehtmaksasamblalaadsetel.

Helvikulaadsete seas moodustavad primitiivse rühma riktsialised, millel on säilinud mitmeid lihtsaid tunnuseid (lihtne tallus, ühekihiline sporogoonisein, elateeride puudumine, toiterakkude esinemine). Tervet helvikulaadsete seltsi tuletatakse primitiivsetest kerakupralaadsetest. Kolmetahulise kiirdraku arenemine ning

lehetaoliste väljakasvete tekkimine viisid lihttanukalaadseteni ja sealt edasi tüüpiliste lehtmaksasamblalaadseteni. Kõdersamblad moodustavad omaette asetseva tüve (joonis 190).

Ka lehtsamblad eraldusid väga varakult iseseisvaks tüveks, kus võib eristada kolme enam-vähem paralleelselt arenenud haru: turbasamblad, lõhiskuparsamblad ja pärislehtsamblad. Turbasamblad on tõenäoliselt vana rühm, mis on kohastunud äärmuslike kasvukohatingimustega (liigniiskus, füsioloogiline kuivus, lämmastikupuudus) ning püsinud kaua suhteliselt muutumatuna. Lõhiskuparsamblad on väike iseseisev külgharu, mida saab paigutada vahepealsete tunnuste tõttu turba- ja pärislehtsammalde vahele. Viimane moodustab kõige tugevama tänapäeval valitseva lehtsammalde haru.

HÕIMKOND SÕNAJALGTAIMED — *PTERIDOPHYTA*

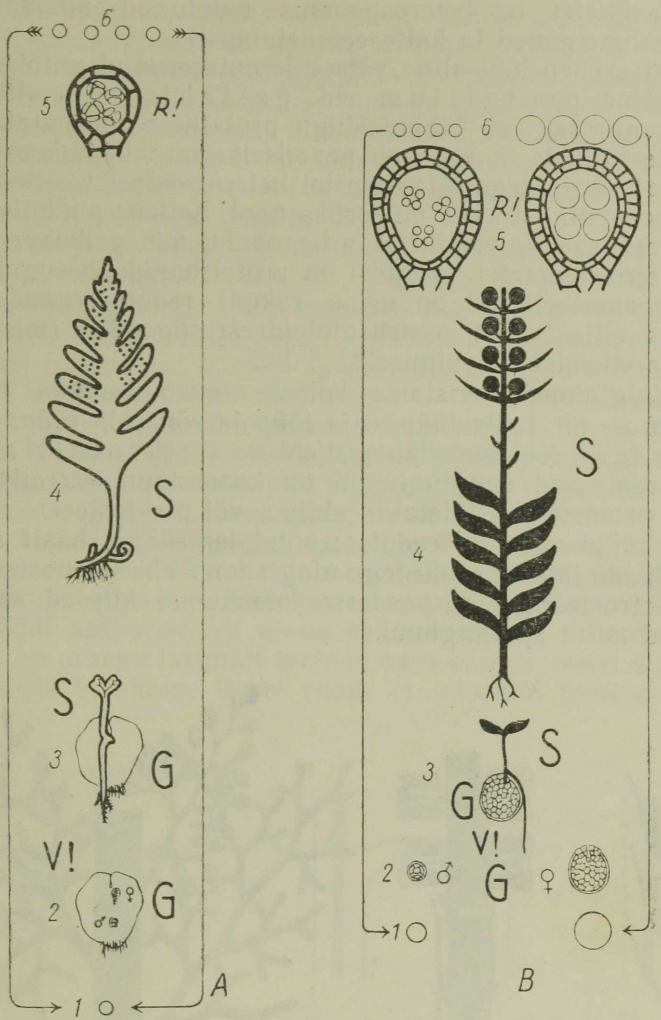
Ürgse päritoluga taimed, mille leide on teada juba silurist. Valitsevaks muutusid nad karboni (kivisõe-) ajastul. Tänapäeval on enamik sõnajalgtaimedest välja surnud (joonis 459).

Sõnajalgtaimede arenemistsüklis domineerib sporofüüdifaas (joonis 191). Sammaltaimedega võrreldes on sporofüüt muutunud morfoloogiliselt keerukamaks, mõõtmetelt suuremaks ja pikaealisemaks; ta esineb t ü v e n d i n a ehk k o r m u s e n a (*cormus*), mis koosneb vartest, lehtedest ja endogeenselt tekkivatest juurtest. Kuna sõnajalgtaimed paljunevad eoste abil, siis on nende kohta kasutatud ka nimetust t ü v e n d e o s t a i m e d.

Taimekeha suurenemine on tinginud ka anatoomilise ehituse täiustumise. Varre keskel on välja kujunenud steel, hästi on arenenud tugikude, paljudel esineb kambiumi ja teiskasvu. Juhtkoe ksüleemielementideks on trahheiidid (väga harva astriktrahheed).

Sporangiumid ehk eoslad asetsevad varreharudel või lehtedel, mida nimetatakse s p o r o f ü l l i d e k s. Ühe- või mitmerakukihilise seinaga sporangium areneb pindmisest rakkude rühmast või ühest rakust. Keskel tekib üks arhespoor, mis jaguneb eoste emarakkudeks (sporogeenne kude). Sporogeenset kude ümbritseb toitaineterikastest rakkudest tapetkiht (vt. Botaanika I, lk. 340). Hiljem lagunevad tapetkihi rakud ja arenevad eosed kasutavad ära rakuplasma. Iga eoste emarakk jaguneb meiootiliselt neljaks eoseks — tekib tetraad. Haploidsed eosed on gametofüüdifaasi esimeseks staadiumiks. Nad on üherakulised ja neid katab kahekihiline kest: sisemine — intiin (endospoorium) — ja välimine — eksiin (eksospoorium). Mõnel juhul katab eksiini veel tugev periplasmoodiumist tekkiv p e r i i n (perispoorium).

Sõnajalgtaimede seas on s a r n a s e o s e l i s i (h o m o s p o o r s e i d, i s o s p o o r s e i d) ja e r i e o s e l i s i (h e t e r o s p o o r s e i d) vorme. Esimestel arenevad sporangiumides ühesugused



Joonis 191. Sõnajalgtaimede arenemistsükli skeem:
A — homospoorne ja *B* — heterospoorne taim; *G* — gametofüüt; *S* — sporofüüt; *R!* — reduktsioonjagunemine; *V!* — viljastamine; *1* — eos (makro- ja mikrospoor); *2* — protallium arhegooni ja anteriidiga; *3* — protallium noore sporofüüdiga; *4* — täiskasvanud sporofüüt sporangiumidega; *5* — üksik(ud) sporangium(d) (eoste emarakud jagunevad neljaks eoseks); *6* — eosed. (Strasburgeri j.)

eosed, teistel sisaldavad mikrosporangiumid suuremal hulgal väikesi eoseid — mikrospoore ja makro- ehk megasporangiumid vähesel arvul makro- ehk megaspoore (4 või 1). Kõikides sõnajalgtaimede rühmades (klassides) leidub iseseisva evolutsiooniharuna kujunenud heterospoorseid vorme. Kõrgematel evo-

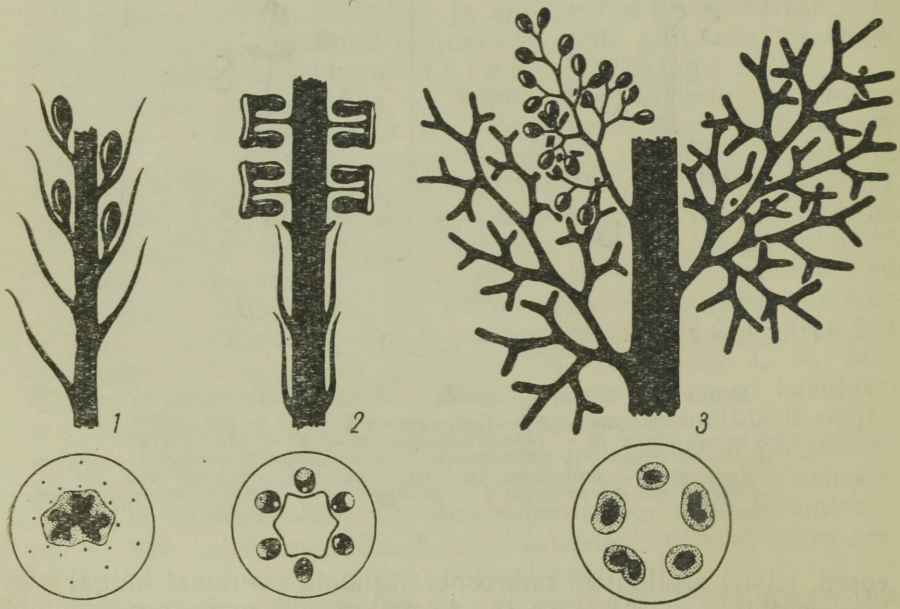
lutsiooniastmetel on heterospoorsus muutunud ainuvalitsevaks (paljasseemnetaimed ja katteseemnetaimed).

Eosest areneb lühiealine, vähe diferentseerunud, autotroofne või heterotroofne protallium ehk eelleht. Mõnemillimeetrise (harva sentimeetrise) läbimõõduga protallium meenutab maksasammalde tallust; ta koosneb peamiselt parenhüümkoest ja on varustatud risoididega. Maasisestel heterotroofsetel eellehtedel on kooselu seeneniidistikuga mükoriisa näol. Eellehe pindmistest rakkudest arenevad anteriidid ja arhegoonid, mis paiknevad eellehe koes. Heterospoorsetel vormidel on protalliumid ühesugulised, nii isas- kui emaseellehed on mõne rakuni redutseerunud. Pärast munaraku viljastamist areneb diploidsest sügoodist (mis on sporofüüdi arenemisfaasi alguseks) idu.

Sõnajalgtaimedel eristame kolme arenemissuunda esindavat võsutüüpi — nn. kolla tüüp, osja tüüp ja sõnajala tüüp.

Kolla tüüpi iseloomustab pisilehisus (mikrofüllia), sporofüllidel asetsevad sporangiumid on koondunud varretippudesse; steel on protosteelist tuletatav aktino- või plektosteel.

Osja tüüpi võsu on redutseerunud lehtedega, hästi arenenud sõlmekohtade ja sõlmevahedega ning sifono- ehk solenosteelist tuletatava artrosteeliga; eospeadesse koondunud kilpjad sporofüllid kannavad mitut sporangiumi.

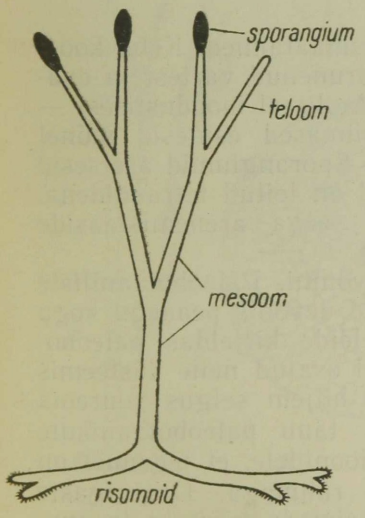


Joonis 192. Sõnajalgtaimede kolm võsutüüpi:
1 — kolla tüüp, *2* — osja tüüp, *3* — sõnajala tüüp (ülal osa fertiilsest võsust, all varre läbilõike skeem). (Zimmermanni j.)

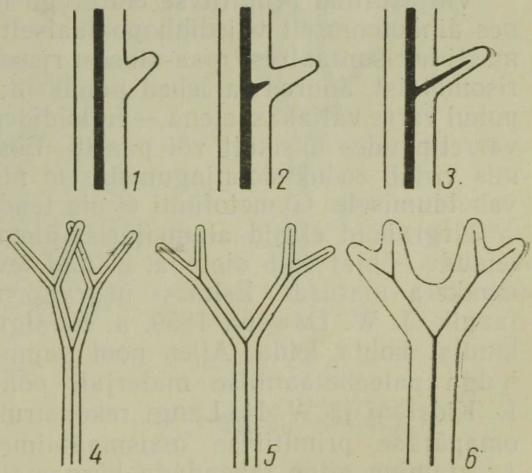
Sõnajala tüüpi võsu esindab suurlehisust (makrofülliat). Steel on omapärane, kontsentrilistest juhtkimpudest koosnev diktüosteel; sporangiumid on grupiti tavalistele lehtedele või suurtele, mitmeti harunenud sporofüllidele koondunud (joonis 192). Sporofüüdi arenemisfaasi domineerimisega kõrgemate taimede eellasteks peetakse hüpoteetilisi, dihhotoomselt harunenud vartega (teloomidega) ja neid ühendava mesoomiga taimi, mille maa-alused osad (risomoidid, juurte prototüübid) olid samuti dihhotoomselt harunenud (joonis 193).

Primitiivse sporofüüdi dihhotoomsete teloomide kasvukuhikud olid ühtlaselt arenenud (võrdne dihhotoomia ehk isotoomia). Harude ebaühtlase kasvu tõttu tugevnes osa teloome ja teine osa muutus külgharudeks. Kujunesid ebaühtlaselt dihhotoomselt (anisotoomselt) harunenud taimed. Järgmiseks astmeks evolutsioonis oli varre dihhopodiaalne harunemine — üks dihhotoomsetest teloomidest muutus teisest tunduvalt tugevamaks. Edasi kujunes tugevamast ja kauem kasvavast teloomist peatelg (monopoodium) ja piiratud kasvuga teloomid jäid külgharudeks — oksteks. Katteseemnetaimede sümpodiaalsed võsud on edasi arenenud monopoodiumist ja kujutavad kõrgemat astet võsu arenemises. Sõnajalgtaimede sporofüüt on enamasti monopodiaalselt harunenud, kuid esineb ka dihhotoomset ja dihhopodiaalset harunemist.

Sporofüüdi assimileeriva pinna suurenemise — lehtede tekkimise kohta on praegu laiemalt levinud kaks vaadet. Neist ühe järgi toimus lehtede tekkimine kahel viisil: 1) teloomid lamendusid ja



Joonis 193. Kõrgemate taimede hüpoteetilise sporofüüdi skeem. (Tahtadžjani j.)



Joonis 194. Fülloidide (*1—3*) ja lehtede (*4—6*) kujunemise skeem. (Tahtadžjani j.)

liitusid omavahel, moodustades suured lamedad lehed (makrofüllia); 2) teloomidel tekkisid väikesed väljakasved (enatsioonid), kuhu hiljem tungis ka juhtkimbu haru. Nii kujunes mikrofüllia. Teise vaate järgi on nii suured kui väikesed lehed arenenud teloomidest — esimesed ülalkirjeldatud viisil (1), teised aga teloomide reduktsiooni tõttu (joonis 194). Käesolevas õpikus on lähtutud esimesest seisukohast.

Sõnajalgtaimede tähtsus, võrreldes paljas- ja katteseemnetaimedega, on väike. Taimkattes on nad ainult kohati domineerivateks komponentideks. Rakenduslikku tähtsust, mida lähemalt käsitletakse üksikute rühmade juures, omavad vähesed liigid. Kõige olulisemat osa etendavad sõnajalgtaimed kõrgemate taimede fülogeneesi selgitamisel ja mõistmisel.

Sõnajalgtaimi süstematiseeritakse eri autorite poolt erinevalt. Hõimkond jagatakse kas neljaks, viieks või kuueks klassiks. Viimasel ajal käsitlevad mõned süstemaatikud (W. Zimmermann, A. Cronquist, A. Tahtadžjan) klasse iseseisvate hõimkondadena. Käesolevas õpikus peetakse otstarbekaks jaotada sõnajalgtaimede hõimkond viieks klassiks: 1) ürgraikad (*Psilophytopsida*), 2) raagraikad (*Psilotopsida*), 3) pärisraikad (*Lycopsida*), 4) kidad (*Sphenopsida*), 5) keerdlehikud (*Pteropsida*). Igaüks neist vastab ühele arenemissuunale, mis väljendub eelkõige erinevas võsutüübis. Arenemisfaaside vaheldumine, gametofüüdifaasi ja paljunemisorganite suur omavaheline sarnasus on küllaldaseks aluseks pidada sõnajalgtaimi ühte hõimkonda kuuluvaks. Siinkohal on arvestatud H. Reimersi ja A. Tahtadžjani süsteemi.

KLASS ÜRGRAIKAD — *PSILOPHYTOPSIDA*

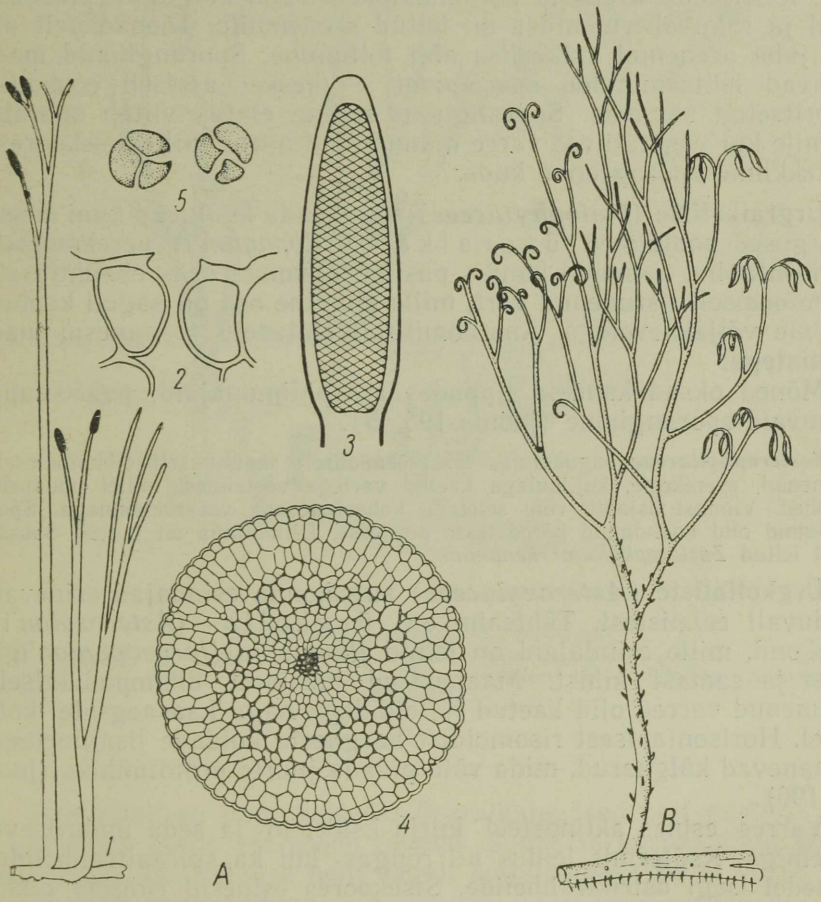
Väljasurnud primitiivse ehitusega maismaataimed. Keha koosnes dihhotoomselt või dihhopodiaalselt harunenud vartest ja enamasti horisontaalsest maa-alusest risoomitaolisest moodustisest — risomoidist. Juured ja lehed puudusid; viimased esinesid mõnel puhul varre väljakasvetena — fülloididena. Sporangiumid asetsesid varretippudes üksikult või paariti. Eoseid on leitud tetraadidena, mis viitab reduktsioonjagunemisele ning seega arenemisfaaside vaheldumisele. Gametofüüti ei ole teada.

Ürgraikad elasid alamsilurist ülemdevonini. Paleobotaaniliste leidude põhjal võib oletada, et nad levisid devonis peaaegu kogu maakera ulatuses. Esimesi ürgraigaste leide kirjeldas paleobotaanik J. W. Dawson 1859. a. Esialgu ei osatud neile süsteemis kindlat kohta leida. Alles pool sajandit hiljem selgus suurema hulga paleobotaanilise materjali põhjal tänu paleobotaanikute R. Kidstoni ja W. H. Langi rekonstruktsioonidele, et tegemist on omapärase primitiivse maismaataimede rühmaga. Ürgraigaste avastamine aitas lahendada kõrgemate taimede päritolu ja evolutsiooni küsimust.

Klassi kuulub praegu üks ürgraikalaadsete (*Psilophytales*) selts.

Seltsi kuuluvad keskmiselt meetrikõrgused maismaa-, osalt ka veetaimed. Neil olid juba diferentseerunud võsutüübid, mis esindasid sõnajalgtaimede vegetatiivsete organite peamisi evolutsioonisuundi. Seltsis eristatakse põhiliselt viit sugukonda, millest tähtsamad on kolm — *Rhyniaceae*, *Psilophytaceae* ja *Asteroxylaceae*.

Rüünialiste (***Rhyniaceae***) sugukonda kuuluvad seltsi primitiivsemad esindajad — väikesed niiskete kasvukohtade taimed. Tüüpiliseks perekonnaks on r ü ü n i a (*Rhynia*) kahe liigiga. *R. major* oli kuni poole meetri kõrguste ja 5 millimeetri jämeduste dihho-



Joonis 195. Ürgraikad.

A — rüünia (*Rhynia*): *1* — üldkuju; *2* — õhulõhe läbilõige; *3* — sporangiumi pikilõige; *4* — varre ristlõige; *5* — eosed; *B* — *Psilophyton princeps*. (*A* — Zimmermanni, Kidstoni, Langi, *B* — Dawsoni j.)

toomselt harunenud maapealsete varte ja horisontaalse risomoidiga taim. Risomoidi alumisel küljel olid üherakulised väljakasved — risoidid (joonis 195, *A*).

Vars ja risomoid olid diferentseerunud õhulõhedega epidermiks, kooreks ja primitiivseks protosteeliks, endoderm ja peritsükkel puudusid. Puiduosa koosnes rõngastrahheiididest, niineosa aga lihtsatest piklikest rakkudest.

Piklikud paksuseinalised kutiniseerunud epidermiga sporangiumid paiknesid varreharude tippudes. Sporangiumis arenesid eoste tetraadid, mis vabanesid tõenäoliselt sporangiumiseina lagunemisel.

Horneophyton (*Hornea*) sarnanes rüüniaga, kuid oli väiksem. Risomoidil arenesid parenhüümkoerikkad muguljad moodustised ja rakuvaheruumides on leitud seenehüüfe. Tõenäoliselt oli siin juba arenenud mükoriisa abil toitumine. Sporangiumid meenutavad lehtsammalde sporogooni — keskel asetseb eoskotist ümbritsetud sammas. Sporangiumi selline ehitus viitab sporangiumile kui vegetatiivse varre muundunud osale, mille sisekoorest on tekkinud sporogeenne kude.

Ürgraikaliste (***Psilophytaceae***) sugukonda kuuluvad kuni meetrikõrgused sootaimed ürgraika (*Psilophyton*'i) perekonnast. Horisontaalne risomoid kandis püstist, ülemises osas ebaühtlaselt dihhotoomselt harunenud vart, mille alumine osa oli sageli kaetud ogajate väljakasvetega. Anatoomiliselt ehituselt sarnanesid nad rüüniatega.

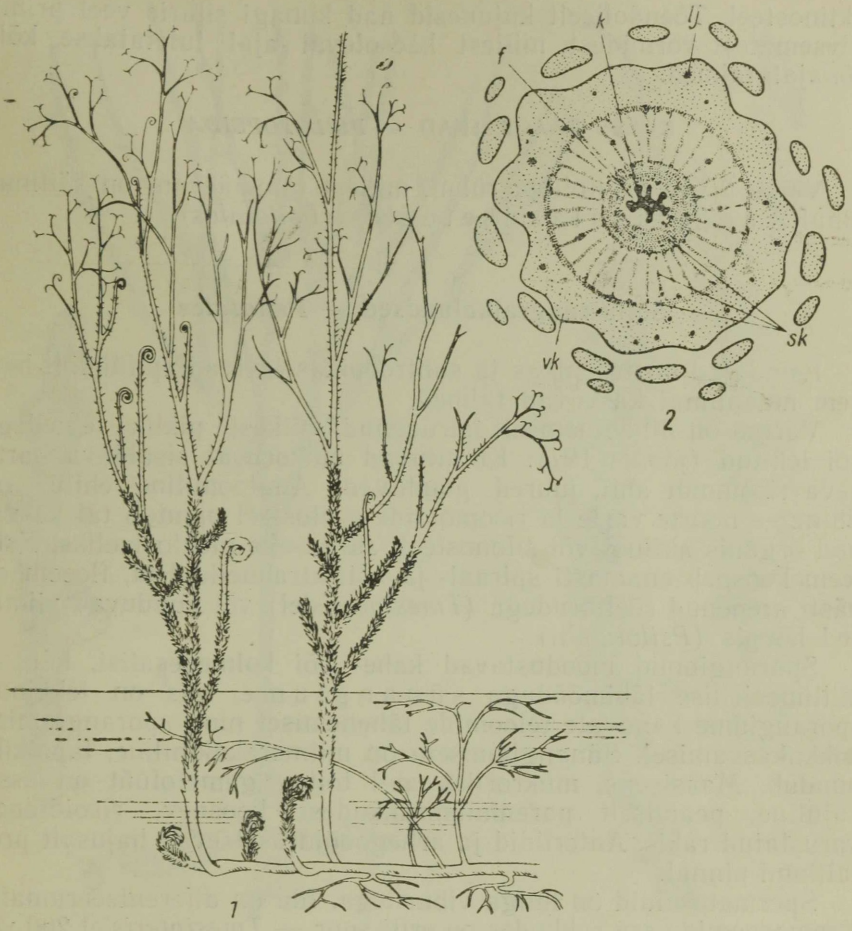
Mõned oksad kandsid tippudes äraspidimunajaid, paarikaupa rippuvaid sporangiume (joonis 195, *B*).

Zosterophyllaceae sugukonnas olid tõenäoliselt ebaühtlaselt dihhotoomselt harunenud, peenikeste, kutiikulaga kaetud vartega veetaimed, millel puudusid õhulõhed. Viimast asjaolu võib seletada kohastumisena veekeskkonnaga. Sporangiumid olid koondunud hõredatesse peadesse. Esindajana on tuntud Saksamaalt leitud *Zosterophyllum rhenanum.*

Ürgkollaliste (***Asteroxylaceae***) sugukonna esindajad erinevad tunduvalt eelmistest. Tähtsaim on ürgkolla (*Asteroxylon*'i) perekond, mille esindajaid on leitud *Rhynia* ja *Horneophyton*'iga ühest ja samast kihist. Maapealsed püstised, dihhopodiaalselt harunenud varred olid kaetud fülloididega nagu kaasaegsetel koldadel. Horisontaalsest risomoidist hargnesid koldade lisajuurtega sarnanevad külgharud, mida võib pidada juurte prototüübiks (joonis 196).

Varres esines aktinosteel kiirja ksüleemi ja seda ümbritseva floeemiga. Ksüleemis leidus nii rõngas- kui ka spiraaltrahheiide, mõnedel isegi astriktrahheiide. Sisekoores esinesid ringina piklikud õhuruumid, väliskoores leidus fülloididesse suunduvate juhtkimpude jälgi. Nii vartes kui ka lehtedes olid õhulõhed.

Sporangiumid asetsesid fertiilsete võsude tipul. Epidermirakud olid seinapaksenditega, mis aitasid sporangiumiseina rebestada.



Joonis 196. Ürgkold (*Asteroxylon*):
1 — üldkuju (*A. elberfeldense*); *2* — varre ristlõike skeem (*A. mackiei*); *k* — ksüleem, *f* — floeem, *sk* — sisekoor, *vk* — väliskoor, *lj* — lehejälg. (Kräuseli, Weylandi j.)

Ürgkollalised nagu teisedki ürgraikalaadsed olid niiskete üleujutatavate alade või soode taimed. Suure sarnasuse tõttu kollalaadsetega käsitletakse neid sageli kollalaadsete seltsi kõige primitiivsema sugukonnana.

Ürgraikalaadsete seltsi esindajad oli devonis juba hästi välja kujunenud, paljud isegi sekundaarselt kohastunud vee-eluga. Primitiivsete tunnuste kõrval esines mitmeid kõrgema arenemisastme tunnuseid, näiteks astrik- ja isegi poortrahheiidid ksüleemis ja

aktinosteel. Tõenäoliselt kujunesid nad kunagi siluris veel primitiivsematest vormidest, millest käesoleval ajal tuletatakse kõik sõnajalgtaimed.

KLASS RAAGRAIKAD — *PSILOTOPSIDA*

Väike ürgse päritoluga rühm, millest tänapäevani on säilinud ainult raagraikalaadsete selts (*Psilotales*).

Selts raagraikalaadsed — *Psilotales*

Esindajad on troopikas ja subtroopikas levivad epifüüdid, harvem maapinnal kasvavad taimed.

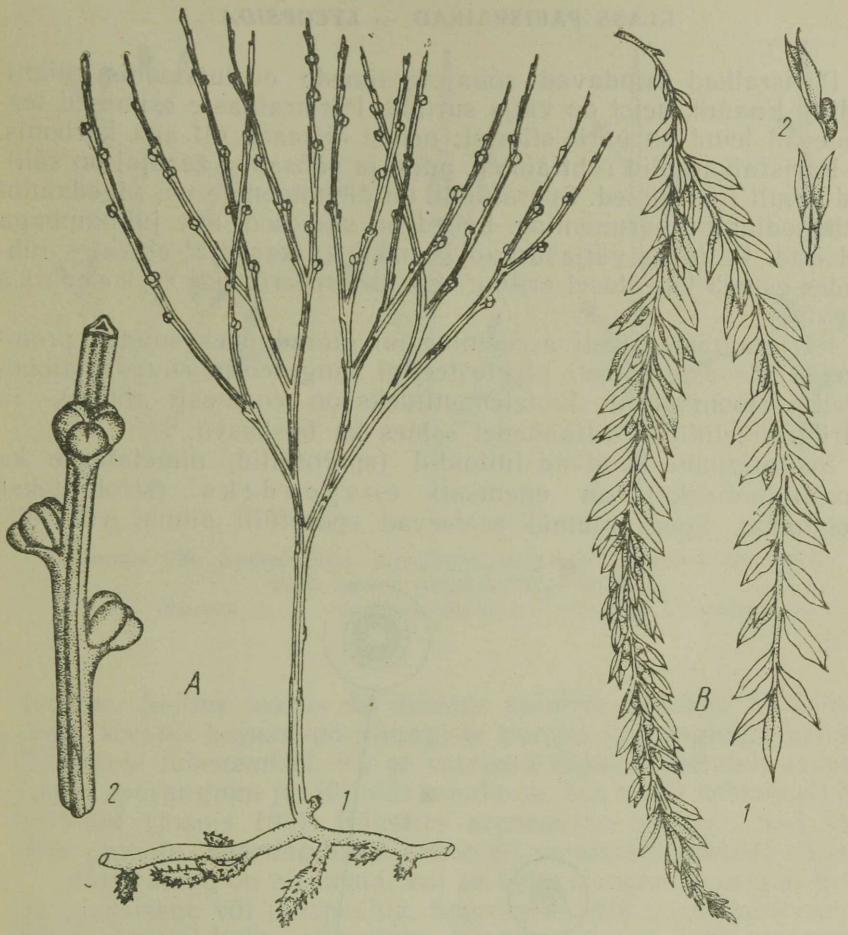
Varred on dihhotoomselt harunenud, väikeste piklike lehtedega või lehitud (joonis 197). Kinnituvad mükoriisat sisaldava haruneva risomoidi abil, juured puuduvad. Anatoomiline ehitus on lihtne — noorte varte ja risomoidide protosteel muutub täiskasvanud organis aktino- või sifonosteeli sarnaseks plektosteeliks. Ksüleem koosneb enamasti spiraal- ja astriktrahheiididest, floeem on hästi arenenud sõeltorudega (*Tmesipteris*'el) või puuduvad viimased hoopis (*Psilotum*'il).

Sporangiumid moodustavad kahe- või kolmepesalisi, kuni 4-millimeetrilise läbimõõduga sünangiume, mis on tekkinud sporangiume kandvate teloomide lähenemisel ning sporangiumide kokkukasvamisel. Sünangiumisein on mitmerakukihiline, tapetkiht puudub. Maasisene, mükroriisa abil toituv gametofüüt on ussikujuline, peamiselt parenhüümrakkudest koosnev, risoididega varustatud rakis. Anteriidid ja arhegoonid asetsevad hajusalt protalliumi pinnal.

Spermatosoidid on hulga viburitega. Idu on diferentseerumata. Kromosoomide arv rakkudes on eriti suur — *Tmesipteris*'el 200 või 400, *Psilotum*'il 100.

Raagraikaliste (***Psilotaceae***) sugukonna ainsa, raagraika (*Psilotum*'i) perekonna esindajad (4 liiki) on kolmekandiliste või lamedate vartega, redutseerunud lehtedega, 20 kuni 100 sentimeetri pikkused raagtaimed. Varres esineb aktinosteel. Vegetatiivse paljunemise vahendiks on risomoididel arenevad pungad. Sünangiumid on kolmepesalised. Raagraikad on levinud Austraalias, Uus-Meremaal, Jaapanis ja Floridas. Üks liik (*P. nudum*) esineb ka Hispaanias. *P. triquetrum* kasvab huumusrikkal maapinnal, *P. complanatum* on rippuvate vartega ja haruneva risomoidiga epifüüt.

Sammalraikaliste (***Tmesipteridaceae***) sugukonna ainuke liik sammalraigas (*Tmesipteris tannensis*) on vähe harunevate, nõrkade, kuni 40 sentimeetri pikkuste vartega epifüüt. Elliptilised, ogatipuga, veidi nahkjad lehed vahelduvad varre keskel kaheharu-



Joonis 197. Raagraikad:
A — Psilotum nudum: 1 — üldkuju; *2* — oks sünangiumidega; *B — Tmesipteris tannensis; 1* — üldkuju; *2* — sporofüllid sünangiumidega. (*A* — Engleri, Smithi, *B* — Tahtadžjani j.)

liste sporofüllidega, mis kannavad kahepesalist sünangiumi. Sammalraigas on levinud Polüneesias, Melaneesias ja Filipiinidel.

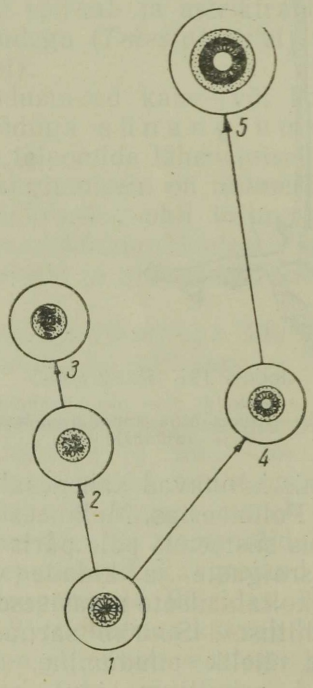
Raagraigaste asetus süsteemis pole päris kindel. Mõnikord paigutatakse klass pärisraigaste ja kidade vahele. Raagraigaste gametofüüt sarnaneb kollalaadsete maasisese gametofüüdiga. Sarnasust on ka steeli ehituses. Suurim sarnasus on raagraigastel ürgraigastega (juurte täielik puudumine, dihhotoomne harunemine, teloomsed lehed, primitiivne idu), erinevuseks on sünangiumide esinemine. Kõige tõenäolisem on pidada raagraikaid ürgraigaste järglasteks. Võib oletada, et ka ürgraigastel, nagu raagraigastelgi, oli risomoidiga morfoloogiliselt ja toitumiselt sarnane protallium.

Pärisraikad esindavad sõnajalgtaimede evolutsioonis mikrofülliat. Enamik neist on välja surnud. Pärisraigaste esimesed teadaolevad leiud on pärit silurist; nende õitseaeg oli aga karbonis.

Pärisraikad olid rohttaimed, puud ja põõsad. Kaasajal on säilinud ainult rohttaimed. Sporofüüdil on dihhotoomne või sagedamini dihhopodiaalne harunemine. Lehed on väikesed, ühe juhtkimbuga fülloidid. Paljudes väljasurnud ja osalt ka kaasajal elavates rühmades esineb lehealusel eriline vett absorbeeriv lise — k e e l e k e (*ligula*).

Pärisraigaste steeli arenemine on läinud ühes suunas protosteelist üle asterosteeli plektosteelini ning teises suunas sifonosteelini (joonis 198). Juhtelementideks on enamasti rõngas- ja astriktrahheiidid. Puittaimedel esines ka teiskasvu.

Sporangiume kandvad fülloidid (sporofüllid, nimetatakse ka sporofülloidideks) on enamasti e o s p e a d e k s (strobiliteks) koondunud. Sporangiumid asetsevad sporofülli pinnal või selle



Joonis 198. Steeli evolutsioon mikrofülsetel sõnajalgtaimedel:

1 — protosteel ürgraika eellasel; *2* — aktinosteel ürgraikal; *3* — plektosteel kollal; *4, 5* — suletud ja avatud sifonosteel soomus- ja pitsatipuul. (Fursajevi, Tarassovi j.)



Joonis 199. Sporofüllide arenemine raigastel (tipmiste sporangiumide asetus muutub külgmiseks):
1 — lähtetüüp; *2*, *3* — üleminekutüübid; *4* — kollatüüp. (Tahtadžjani j.)

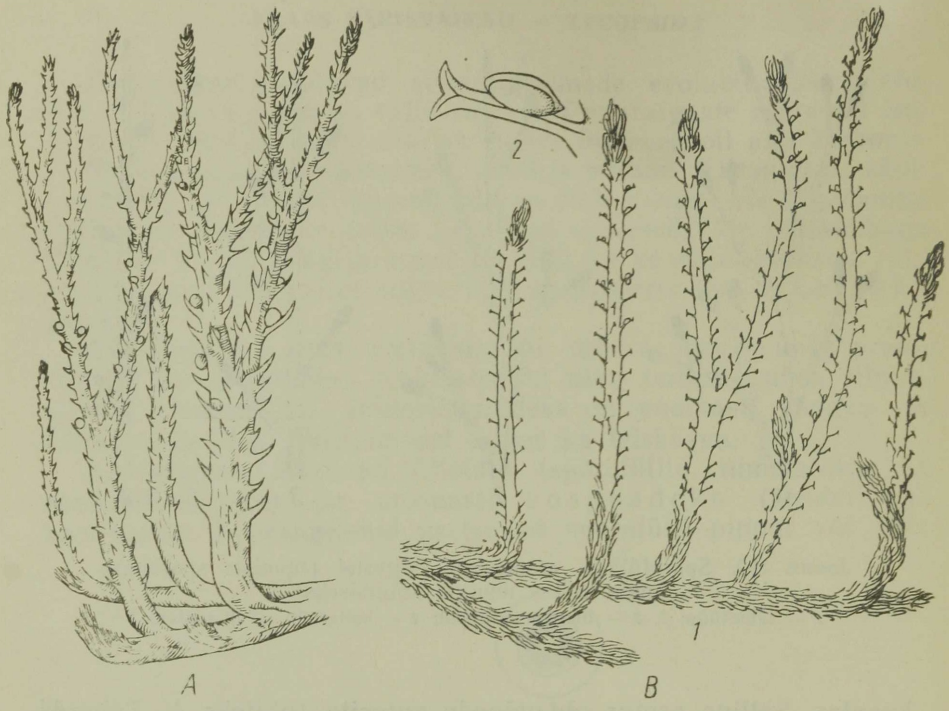
kaenlas. Selline asetus on mõnede autorite (näiteks A. Tahtadžjani) arvates kujunenud kunagiste tipmisi sporangiume kandvate teloomide lühenemisel, nii et varreosa lõpuks täielikult redutseerus ja sporangium jäi fülloidi kaenlasse, kus ta oli suhteliselt hästi kaitstud (joonis 199). Edasises arenemises nihkusid nad sporofülli pinnale. Sporangiumid arenevad pindmiste rakkude rühmast.

Pärisraikad on nii homo- kui ka heterospoorsed vormid. Eelleht on maasisene või maapealne. Spermatosoidid on primitiivsematel pärisraigsetel hulga viburitega, kõrgematel aga kahe viburiga.

Selts ogalehikulaadsed — *Baragwanathiales*

Seltsi esindajad olid vahevormideks ürgraigaste ja pärisraigaste vahel. Neid on leitud juba silurist. Sporofüüt oli dihhotoomselt harunenud ja fülloididega kaetud. Steel oli aktinosteeli tüüpi, sarnanes *Asteroxylon*'i steeliga. Sporangiumid asetsesid varrel fülloidide kaenlas või fülloidide lähedal.

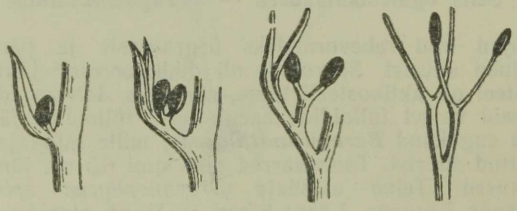
Seltsi kuulub sugukond ***Baragwanathiaceae***, mille esindajat *Baragwanathia longifolia*'t on leitud silurist. Taimevarred olid kuni 6,5 cm jämedused, fülloidid kuni 4 cm pikkused. Teine esindaja *Drepanophycus spinaeiformis* (joonis 200, *A*) on teada Euroopa, Lääne-Siberi ja Hiina alamdevoni ning Kanada keskdevoni lademeist. Sporangiumid asetsesid siin fülloidide pinnal. Teloomi teooria pooldajad (eeskätt W. Zimmermann) arvavad, et *Drepanophycus* on vahevormiks *Rhynia*-tüübi ja *Lycopsida*-tüübi vahel. Selle vaate järgi on nii fülloidid kui ka nendel asetsevad sporangiumid kujunenud teloomide reduktsiooni tagajärjel (joonis 201).



Joonis 200. *A* — ogalehikulised: *Drepanophycus spinaeiformis*. *B* — ürgsoomuspuulised: *Protolepidodendron scharyanum*
1 — üldkuju; *2* — sporofüll sporangiumiga (Krāuseli, Weylandi j.)

Selts ürgsoomuspuulaadsed — *Protolepidodendrales*

Alam- ja keskdevoni lademeist leitud, tõusvate, dihhotoomselt harunenud vartega taimed. Paljudel olid fülloidide tipud dihhotoomselt harunenud. Varresteel oli lihtne protosteel kolmekiirelise puiduosaga. Sporgangiumid asetsesid sporofüllide pinnal. Selgesti eristunud eospäid veel ei esinenud.



Joonis 201. Sporofüllide arenemine pärisraigastel. Fertiilsed teloomid redutseeruvad, steriilsed lamenduvad ja liituvad. (Zimmermanni j.)

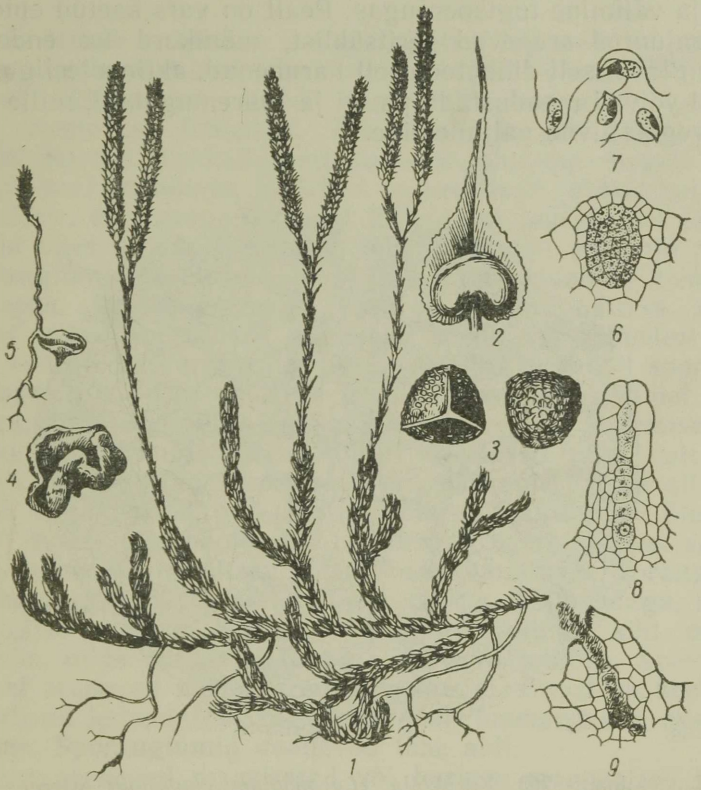
Seltsis on kirjeldatud üht sugukonda — **ürgsoomuspuulised** (***Protolepidodendraceae***). Tuntuim esindaja *Protolepidodendron scharyanum* oli 20 kuni 30 sentimeetri pikkuste tõusvate ja tihedalt fülloididega kaetud roomavate vartega taim (joonis 200, *B*).

Selts kollalaadsed — *Lycopodiales*

Rohttaimed, lehed (fülloidid) asetsevad varrel spiraalselt, peajuur puudub, esinevad ainult lisajuured.

Sporangiumid asetsevad sporofüllidel, mis enamasti moodustavad eospea. Kollalaadsed on homospoorsed. Gametofüüt on tavaliselt maasisene, harva maapealne, spermatosoidid hulga viburitega.

Kollalaadsed esinesid juba devonis, tänapäevani on säilinud



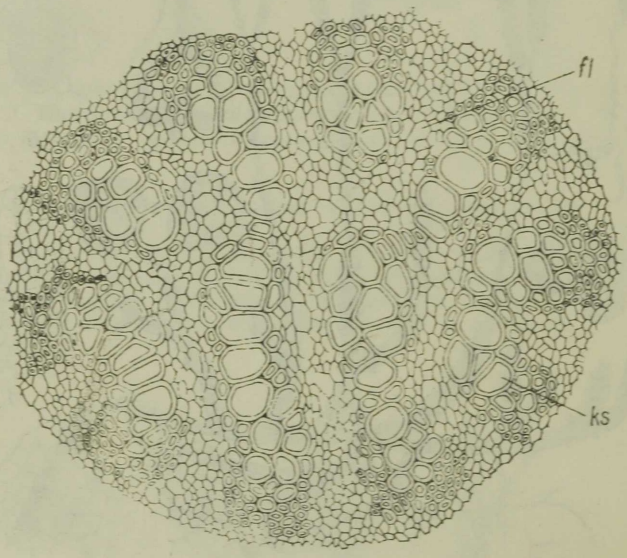
Joonis 202. Karukold (*Lycopodium clavatum*):
1 — taim eospeadega; *2* — sporofüll sporangiumiga; *3* — eosed; *4* — vana protallium; *5* — protallium noore sporofüüdiga; *6* — anteriid; *7* — spermatosoidid; *8* — arhegoon; *9* — viljastamiseks avatud arhegoon (Bruchmanni, Schencki j.)

vaid **kollaliste** (***Lycopodiaceae***) sugukond *, mille 200 liigiga k o l l a (*Lycopodium*'i) kollektiivperekond on levinud üle maakera, monotüüpne *Phylloglossum*'i perekond on levinud Austraalias, Uus-Meremaal ja Tasmaanias.

Kollad on dihhopodiaalselt (peaaegu monopodiaalselt) harunenud vartega madalakasvulised taimed (joonis 202). Suurim koldadest on 1,5 meetri kõrguste vartega *L. cernuum*. Maapealsete roomavate varte pikkus võib ulatuda kuni 9 meetrini. Varreosade abil toimub koldadel ka vegetatiivne paljunemine.

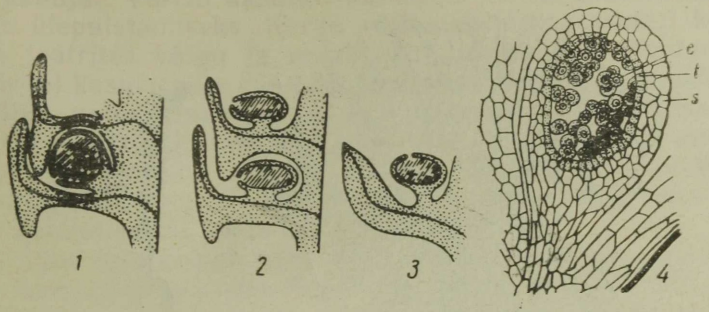
Noortes vartes esineb aktinosteel, mis mõnel juhul säilib ka täiskasvanud taimede vartes. Tavaliselt muutub aktinosteel plektosteeliks, kus puiduosa ribad vahelduvad niineosaga (joonis 203). Protoksüleem koosneb rõngas- ja spiraaltrahheiididest, metaksüleem suurematest astriktrahheiididest. Juhtkude on ümbritsetud peritsükli ja endodermiga. Kooreosas on tavaliselt arenenud sisemine ja välimine tugikoerõngas. Pealt on vars kaetud epidermiga.

Lisajuured arenevad peritsüklist, mõnikord ka endodermist. Nad on tavaliselt dihhotoomselt harunenud, aktinosteeliga. Noored juured võivad moodustada pungi ja juuremugulaid, mille abil toimub vegetatiivne paljunemine.



Joonis 203. Karukolla (*Lycopodium clavatum*) varre steeli ristlõige:
ks — ksüleem; *fl* — floeem. (Tahtadžjani j.)

* Viimasel ajal on sugukond jagatud kaheks: *Hupersiaceae* (*Hupersia* — ungrukold) ja *Lycopodiaceae* (*Lycopodium* — kold, *Diphasium* — vareskold, *Lepidotis* — sookold).

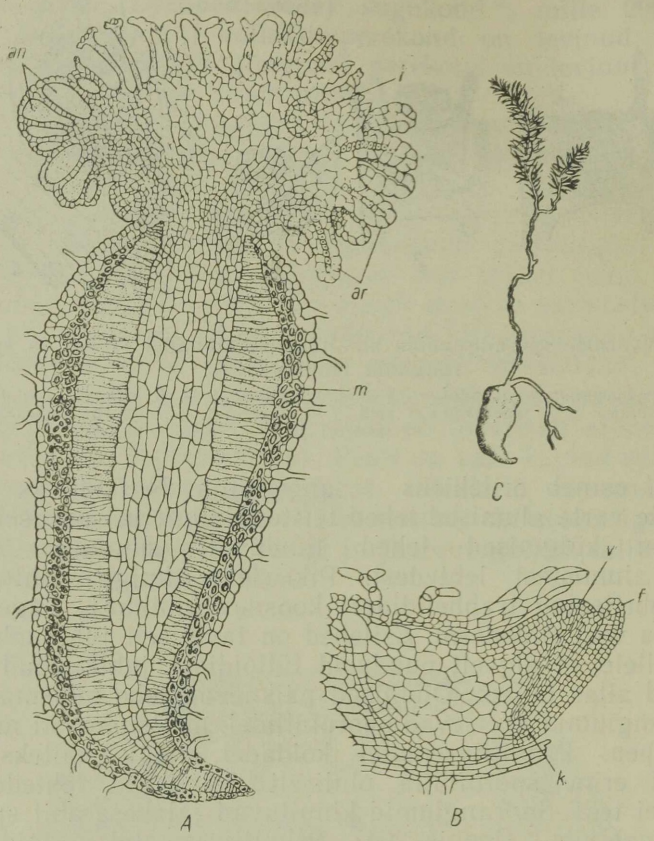


Joonis 204. Sporangiumide kinnitusviise koldadel (*1—3*) ja sporangiumi läbilõige (*4*):
1 — Lycopodium inundatum; 2 — L. cernuum; 3 — L. squarrosum; 4 — L. selago: s — sporangiumi sein, *t* — tapetkiht, *e* — eoste emarakud. (Boweri j.)

Sageli esineb erilehisus — anisofüllia. Nii näiteks erinevad roomavate varte alumised lehed teistest kujult ja suuruselt, vareskollal on külgmised lehed tunduvalt suuremad pealmistest ja alumistest lehtedest. Piki lehte kulgeb lihtne floeemiga ümbritsetud trahheiididest koosnev juhtkimp. Sageli piirab juhtkimpu veel endoderm. Esilehed on tavaliselt juhtkimbuta, mis viitab sellele, et algselt puudusid fülloidides juhtkimbud ja need kujunesid alles hiljem. Õhulõhed paiknevad lehe mõlemal pinnal.

Sporangiumid asetsevad sporofüllidel, mis enamasti moodustavad eospea. Primitiivsematel koldadel, nagu näiteks ungrukollal, ei erine sporofüllid oluliselt tavalistest lehtedest ning eospäid ei teki. Sporangiumid kinnituvad jalakese abil sporofüllidele kolmel viisil (joonis 204). Primitiivsematel vormidel kinnitub sporangium sporofülli aluse lähedal varrele. Arenemise jooksul nihkusid sporangiumid sporofülli kaenlasse ning sealt edasi sporofülli pinnale. Sageli moodustavad sporofüllid tipus allapoole suunatud väljakasveid, mis jäävad alumiste sporofüllide ülespoole pööratud tipust sissepoole. Nii moodustub sporofüllidest sporangiumide ümber hästi kaitsev kate. Täiskasvanult on sporangiumid kujult ümmargused või piklikud, 1—2,5 cm läbimõõduga, kaetud kolmekihilise kestaga. Sporangiumiseina sisemine kiht muutub tapetkihiks, mida arenevad eosed kasutavad toiduks. Sporogeensest koest arenevad meioosis eoste tetraadid. Eosed on ühelt küljelt tavaliselt kolmetahulised, teiselt poolt ümmargused, eksiin on mustriline. Sporangiumid avanevad lõhe abil.

Eostest arenevad maasisesed või harvem maapealsed protalliumid. Viimaseid esineb enamasti troopilistel koldadel. Maasisesed eellehed on tavaliselt muguljad, kahesugulised (joonis 205). Anteriidid ja arhegoonid arenevad eellehe ülemisel, laienenud osal. Alumises osas areneb mükoriisakude. Arhegoonid on suhteliselt pika kaelaga ja meenutavad sammaltaimede arhegoone. Ise-



Joonis 205. Karukolla (*Lycopodium clavatum*) protallium (*A*), idu (*B*) ja noor sporofüüt (*C*):
ar — arhegoon; *an* — anteriid; *i* — idu; *m* — mükoriisa; *f* — esimene leht; *k* — juur; *v* — vars. (Bruchmanni j.)

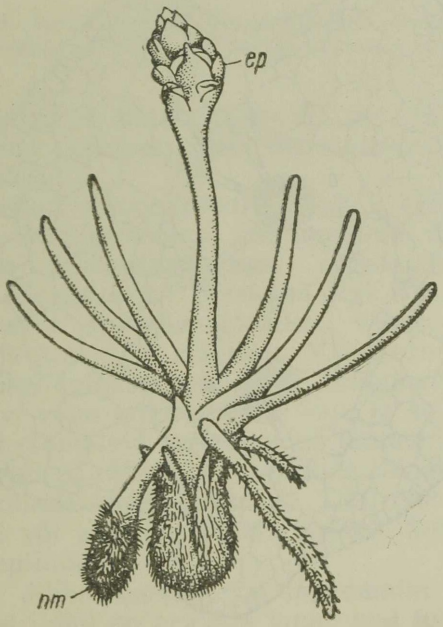
viljastamise vältimiseks valmivad kahe viburiga spermatosoidid anteriidides varem kui arhegoonides arenevad munarakud. Sügoodist areneb idu, mis diferentseerub suhteliselt aeglaselt idujalaks, -varreks ja esimeseks fülloidiks. Hiljem areneb varre alumisest osast ka esimene lisajuur. Peajuurt ei teki. Paljud kollad arenevad aeglaselt — mõnel liigil idanevad eosed alles kolme kuni kaheksa aasta pärast, protallium saab suguküpseks 6—15 aasta möödumisel. Üldiselt on maasisese protalliumi arenemine aeglasem klorofülli sisaldavast autotroofsest protalliumist.

Eesti flooras on viis kollaliiki. Tavalisem kollaliik on okasmetsades kasvav karukold (*L. clavatum*) — kuni kahe meetri pikkuse roomava ja ohtralt tõusvate vartega taim. Lehed lõpevad hüaliinsete tippudega, eospead asetsevad mitmekaupa pikal var-

relisel kandjal. Varem kasutati karukolla eoseid malmivalutöödel vormide ülepuistamiseks. Kerge süttivuse tõttu kasutati kollaeoseid ka teatrites välgu ja muude valgusefektide saavutamiseks. Tänapäeval kasutatakse eoseid farmaatsias *Sporae Lycopodii* nime all pillide valmistamiseks ja imikupuudrina. Nad sisaldavad rasvõlisid, suhkrut ja mitmeid alkaloide. Teine tavaline kuuse- ja segametsades kasvav kollaliik on kattekold (*L. annotinum*), mida kasutatakse nagu karukoldagi. Vanasti saadi tema lehtedest ja vartest sinist värvi.

Kuivades nõmmemetsades ja liivikutel kasvab vareskold (*Diphasium complanatum*). Soomusjad lehed on okstel neljas reas. Meie flooras esineb ta kahe selgesti eristatava varieteedina — nõmmevarieteedil (var. *tristachyum*) on tihedalt harunenud oksad ja maa-alune roomav vars, soomusjad lehed on väiksemad ja asetsevad varrel tihedamalt; metsavarieteedil (var. *anceps*) on seevastu hõredad, lehvikjalt asetsevad lamedad oksad ja sageli maapealne roomav vars. Varem, kui veel aniliinvärve ei tuntud, kasutati vareskolda rohelise värvi saamiseks.

Koldasid kasutatakse nende pikaajalise säilivuse tõttu sageli pärgade valmistamiseks ja vanikute punumiseks. Kuna kollad arenevad väga aeglaselt, on nad ohtra kogumise puhul hävimisohus.



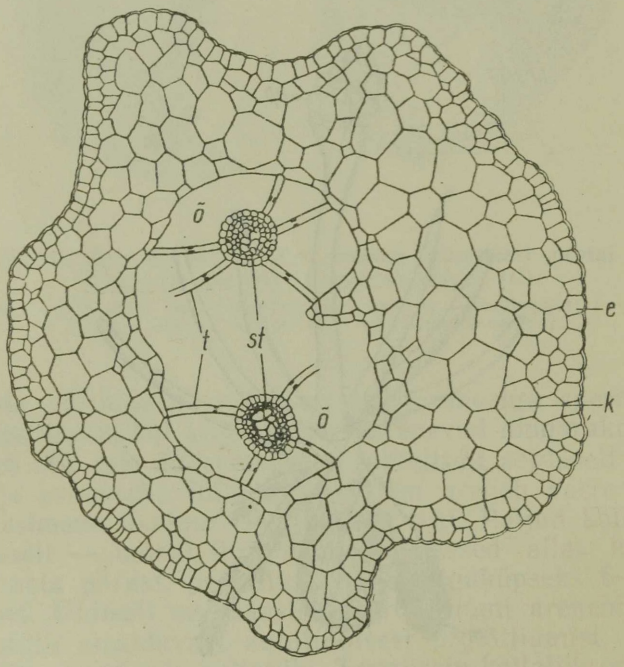
Joonis 206. *Phylloglossum drummondii*.
ep — eospea; *nm* — noor mugul. (Tahtadžjani j.)

Monotüüpne *Phylloglossum drummondii* on väike, mõne sentimeetri kõrgune, mugulja varre ja kasvukuhiku ümber asetsevate lehtedega taim (joonis 206). Varrest arenevad mõned lisajuured ja jalg, mis kannab järgmise aastani säilivat uut mugulat. Sporofüüdi maapealne osa sureb vegetatsiooniperioodi lõpul. Eospea koosneb ebamännasjalt paiknevatest sporofüllidest. Omapärane on sporangiumide asetus: alumises osas paiknevad nad sporofüllikaenlas või isegi varrel, ülemises osas aga sporofüllide pinnal. Protallium on osalt maapealne, osalt maasisene, mükoriisaga.

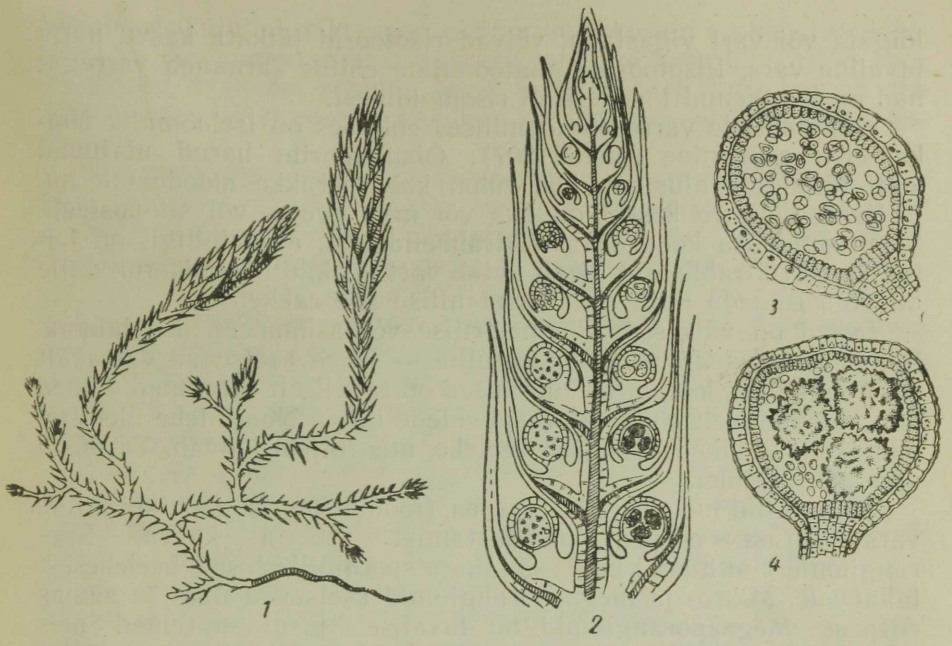
Kollalaadsed on arenenud tõenäoliselt *Baragwanathiales*'e seltsist, mille esindajad sarnanevad kollalaadsetega peaasjalikult sporangiumide asetuselt. Kollalaadsed on kaasajal suhteliselt primitiivne taimerühm, kus on säilinud rida algelisi tunnuseid, nagu dihhotoomne harunemine, aeglane arenemistsükkel, vähe diferentseerunud idu ja spetsialiseeritud levimisvahendite puudumine.

Selts selaginellilaadsed — *Selaginellales*

Seltsi kuuluvad mitmeaastased rohttaimed. Erinevalt eelmisest seltsist on siin fülloidid keelekesega. Esinevad erilised varrest eksogeenselt tekkivad r i s o f o o r i d (juurekandjad), mille otstes arenevad lisajuured.



Joonis 207. *Selaginella kraussiana* varre ristlõige:
e — epiderm; *k* — kooreosa; *õ* — õhukambrid; *t* — trahheekulid; *st* — steel. (Smithi j.)



Joonis 208. Koldjas selaginell (*Selaginella selaginoides*):
1 — üldkuju; *2* — eospea pikilõige; *3* — mikrosporangium; *4* — makrosporangium.

Selaginellilaadsed on heterospoorsed, sporofüllid moodustavad eospea. Eellehed on redutseerunud, spermatosoidid kahe viburiga nagu kollalaadsetelgi.

Fossiile on leitud alamkarbonist. Seltsi kuulub kaks sugukonda, neist üks, *Miadesmiaceae*, on täielikult välja surnud.

Selaginelliliste (***Selaginellaceae***) sugukonda kuulub üks selaginelli (*Selaginella*) perekond ligi 700 liigiga. Levivad enamasti varjukates troopikametsades, vähesed esindajad ka Euraasia ja Põhja-Ameerika mägedes. Väljasurnud liike tuntakse karbonist, neid ühendatakse perekonda *Selaginellites*.

Selaginellid on väga mitmesuguse kuju ja suurusega püsikud. Mõned on õrnad, samblaid meenutavad taimed, teised aga kuni kolme meetri kõrgused. Mõnede troopiliste liikide roomavad varred on ligi kahekümne meetri pikkused. Tihti moodustavad selaginellid maapinnal või kaljudel tiheda polstri. Suhteliselt vähesed selaginellid on epifüüdid.

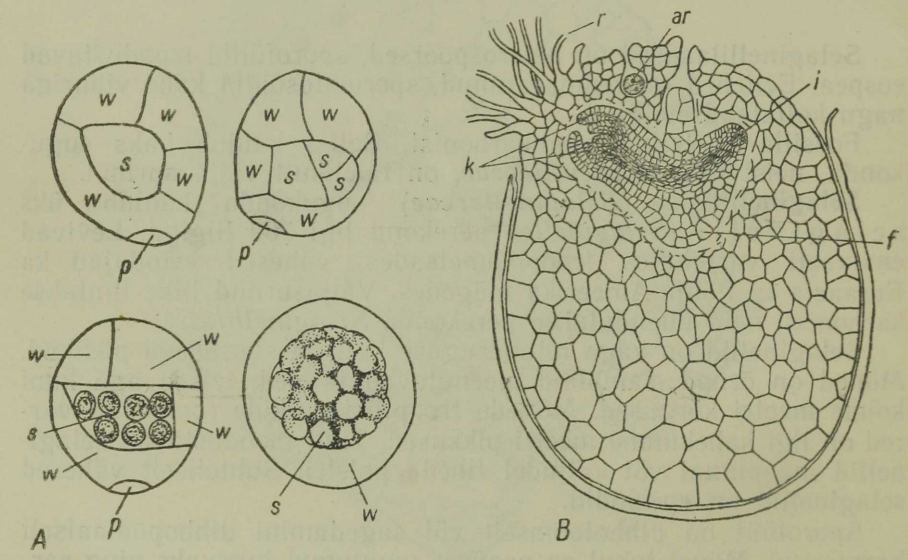
Sporofüüt on dihhotoomselt või sagedamini dihhopodiaalselt harunenud. Mõnel juhul on peavars muutunud tugevaks ning sarnaneb monopoodiumiga. Roomavate vartega taimedel arenevad varrel eksogeenselt juuri meenutavad lehitud risofoorid. Nende tippudest tekivad endogeenselt lisajuured. Kui risofoori tipp ära

lõigata või vart vigastada, võivad risofoorid jätkata kasvu nagu tavaline vars. Risofooride anatoomiline ehitus sarnaneb varrega; nad on kujunenud tõenäoliselt risomoididest.

Selaginellide varre anatoomilises ehituses on iseloomulik õhukambrite esinemine (joonis 207). Õhukambrite harud ulatuvad kuni fülloidide alusteni, kus rühm kobekoerakke moodustab nn. padjakese. Varre keskel on üks või mitu proto- või sifonosteeli. Steeli puiduosa koosneb astriktrahheiididest. Mõnel liigil on leitud ka astriktrahheesid. Pealt katab vart ühekihiline epiderm, mille all võib esineda mitu rida mehaanilise koe rakke.

Lehed on väikesed, sümmeetrilise või asümmeetrilise labaga. Roomavatel vartel esineb anisofüllia — lehed asetsevad vastakalt või neljas reas, kusjuures külgmised on tavaliselt suuremad. Lehed on anatoomiliselt ehituselt varjulehtede tüüpi. Noore lehe ülemisel pinnal aluse lähedal asetseb keeleke, mis hiljem kuivab. Ta püsib aga sporofüllidel.

Sporofüllid moodustavad eospea (joonis 208, *2*). Mõnikord võib vars pärast eospea moodustamist jätkata kasvu. Sporangiumid kinnituvad lühikese jalaga sporofülli alusele keelekesest tahapoole. Mikro- ja megasporangiumid asetsevad ühes ja samas eospeas. Megasporangiumid on tavaliselt pisut suuremad, neis tekib palju megaspooride emarakke, kuid tavaliselt areneb edasi ainult üks, andes neli megaspoori. Mikrosporangiumis areneb palju



Joonis 209. Selaginelli isas- ja emasprotallium:

A — *Selaginella stolonifera* mikrospoori idanemine (*p* — protalliumirakk, *w* — anteriidi seinarakud, *s* — spermageensed rakud); *B* — *S. martensii* emasprotalliumi läbilõige: *r* — risoidid, *ar* — arhegoon, *i* — arenev idu, *f* — suspensor, *k* — lehealgmed keelekesega. (*A* — Beljajevi, *B* — Bruchmanni j.)

tetraheedrikujulisi mikrospoore. Sporangiumisein on kaherakukihiline. Väline, tugevate seinapaksenditega rakkude kiht aitab sporangiumil avaneda, rebides seina katki. Mõnel liigil toimub see suure jõuga, nii et eosed paiskuvad kuni kümne sentimeetri kaugusele.

Mikrospoorist areneb redutseerunud isasprotallium (joonis 209). Spoori jagunemine algab juba sporangiumis — tekib läätsjas protalliumirakk, mida homologiseeritakse homospoorsete vormide eellehe vegetatiivsete rakkudega, ja anteriidirakk, millest arenevad anteriidiseinarakud ja neli või kaks spermageenset rakku. Edasine arenemine toimub juba maapinnal. Spermageensetest rakkudest tekivad kaheviburilised spermatosoidid, mis vabanevad eoskesta katkemisel. Mõnedel liikidel arenevad poolvalminud mikrospoorid edasi alles pärast megasporangiumile sattumist. See nähtus meenutab viljastamist seemnetaimedel.

Emasprotallium areneb megaspooris. Esialgu tekib palju tuumi, hiljem moodustub rakuline protallium, mis surub kasvades megaspoori seina katki. Protalliumi ülemises, nn. generatiivses osas arenevad arhegoonid, mille lühikesed kaelad ulatuvad eellehe koest välja. Protalliumi alumine, vegetatiivne osa talitleb toitekoena. Pärast munaraku viljastamist areneb sügoodist idu, kus on peale varre ja lehtede hästi arenenud suspensor (haustor) ja risofoori alge. Idu võib areneda ka apogaamselt. Sel juhul arenevad eospeades tavaliselt megasporangiumid.

Eestis leidub harva soomätastel ja niisketel niitudel k o l d j a t s e l a g i n e l l i (*Selaginella selaginoides*, joonis 208, *1*), mis on levinud põhjapoolkera parasvöötmes. Väliselt meenutab ta sookolda või sammaltaime. Euraasia mägedes levib *S. helvetica*. Troopilisi liike, nagu *S. martensii* ja *S. kraussiana* kasvatatakse sageli dekoratiivtaimedena kasvuhoonetes.

Selaginellilaadsed on evolutsioonis spetsialiseerunud heterospoorne kõrvalharu, mis tõenäoliselt on arenenud homospoorsete rühmadega ühistest esivanemaist.

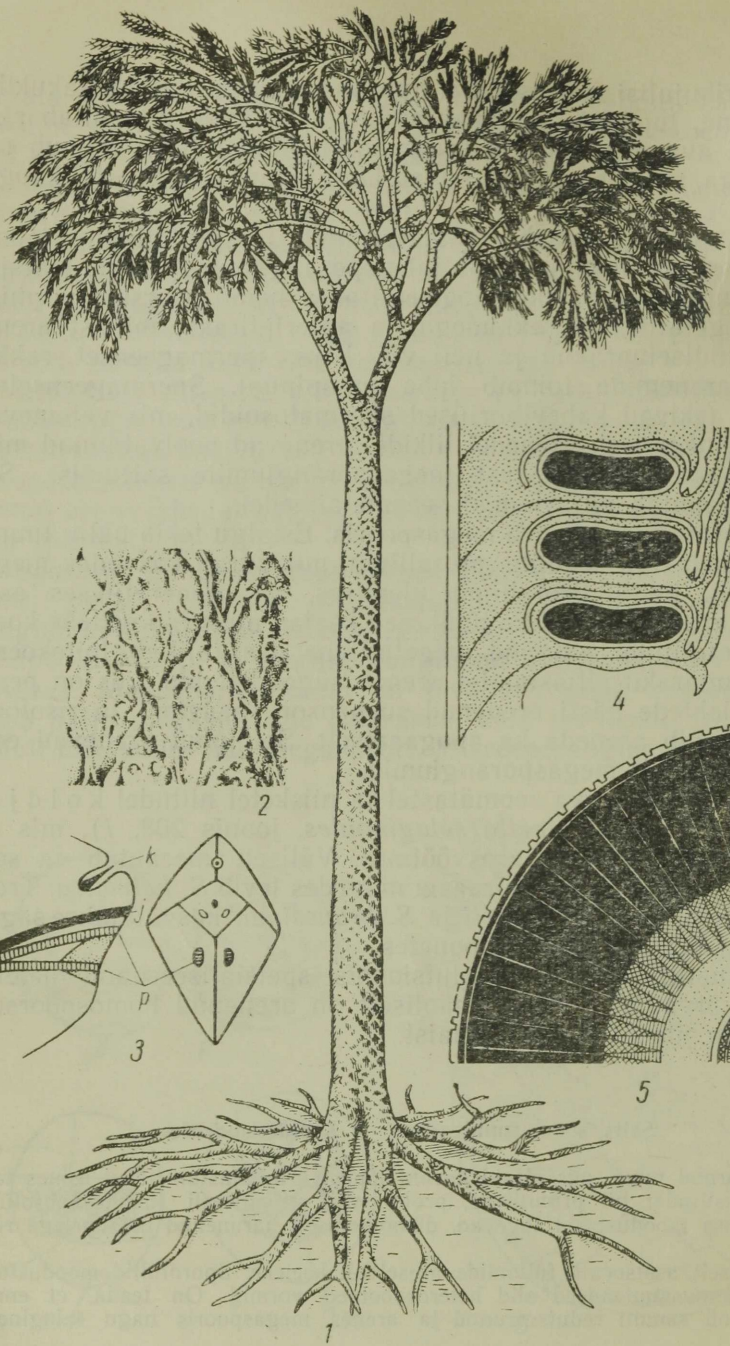
Selts soomuspuulaadsed — *Lepidodendrales*

Väljasurnud puud, mis elasid devoni lõpust kriidiajastuni. Neil esines teiskasvu, kesksilinder oli primitiivne, proto- või sifonosteeli tüüpi. Sporofüüdi maa-aluse osa moodustasid tugevad, dihhotoomselt harunenud lisajuurtega risofoorid.

Spiraalselt asetsevate fülloidide alusel oli keeleke. Sporofüllid moodustasid eospäid. Soomuspuulaadsed olid heterospoorsed vormid. On teada, et emasprotallium oli samuti redutseerunud ja arenes megaspooris nagu selaginellilaadsetel.

Tähtsamad sugukonnad on soomuspuulised (*Lepidodendraceae*), pitsatipuulised (*Sigillariaceae*) ja sammaspuulised (*Pleuromeiaceae*). Mõned süstemaatikud käsitlevad viimast sugukonda iseseisva seltsina *Pleuromeiales*.

Soomuspuuliste (***Lepidodendraceae***) sugukonda kuuluvad dihhotoomselt harunenud võraga suured puud, mis olid ohtralt levinud karboniajastu taim-



Joonis 210. *Lepidodendron aculeatum*:

1 — üldkuju; *2* — tüve pind «padjakestega»; *3* — «padjakese» ehituse skeem (*k* — keeleke, *j* — juhtkimbu arm, *p* — *parychnos*); *4* — strobili pikilõike skeem; *5* — varre ristlõike skeem; *s* — säsi, *mk* — metaksüleem, *tp* — teisprit, *k* — kambium, *f* — floeem, *p* — peritsükkel, *ek* — esikoor, *tk* — teiskoor (kork). (Hirmeri j.)

kattes. Nende tüvi ja vanemad oksad olid kaetud rombjate «padjakestega», mis puu kasvades suurenesid, puitusid ja muutusid tugevateks ja soomusjateks. «Padjakeste» ülemises osas asetsev lehearm tähistab lehe kinnitumiskohta (joonis 210). Juhtkimbu armist ülespoole jääb keeleke, allapoole aga kaks paari parenhüümkoeväädi jälgi, nn. *parychnos*, mida võib võrrelda kaasaegsete lehtpuude lõvedega. Need väädid said alguse kooreparenhüümist, lõppesid lehemesofüllis ja funktsioneerisid hingamiskoena. Selliseid parenhüümkoevääte leidub ka mõnel tänapäeval elaval kollal ja lahnarohtudel.

Soomuspuuliste varres oli hästi arenenud, kolmest kihist koosnev kooreosa, kus eriti paks oli tugikoena talitlev teiskoor (sisemine periderm). Steel oli suhteliselt väikese läbimõõduga (kuni 10 sentimeetrit) primitiivne sifonosteel (joonis 210, *5*).

Tüvi kinnitus maapinnale tugevate, dihhotoomselt harunevate risofooride abil, mis omakorda kandsid lisajuuri. Kuna risofoore leiti tüvest eraldi, kirjeldati neid *Stigmaria* nime all. Hiljem, kui paleobotaaniliste leidude arv suurenes, oli võimalik kindlaks teha, missugustele taimedele need osad kuulusid. Ka eospäid kirjeldati esmalt eraldi *Leptostrobilus*'e nime all.

Lineaalsed 1—50 sentimeetri pikkused lehed asetsesid spiraalselt peenematel okstel. Lehealusel olev keeleke paiknes sageli erilises süvendis, kus ta oli paremini kaitstud kuivamise eest. Arvatakse, et keeleke oli eritusorganiks. Õhulõhed asetsesid lehe alumisel pinnal. Ka see oli kohastumine kaitseks üleliigse auramise vastu.

Eospead, mille pikkus ulatus mõnel liigil üle 30 cm, asetsesid väikeste okste tippudes, kinnitudes jalakeste abil okstele või otse tüvele. Tihedalt asetsevate sporofüllide otsad käändusid ülespoole, kaitstes pealmisel pinnal olevaid sporangiume. Eospead sisaldasid nii mikro- kui megasporangiume. Sporangiumisein oli üherakukihiline, tema alusel ulatusid sporangiumi õõnsusse ebatäielikud vaheseinad — t r a b e e k u l i d, mis suurendasid eoste arenemiseks vajaliku tapetkihi pinda. Emasprotallium sarnanes selaginellide ja lahnarohtude eellehega.

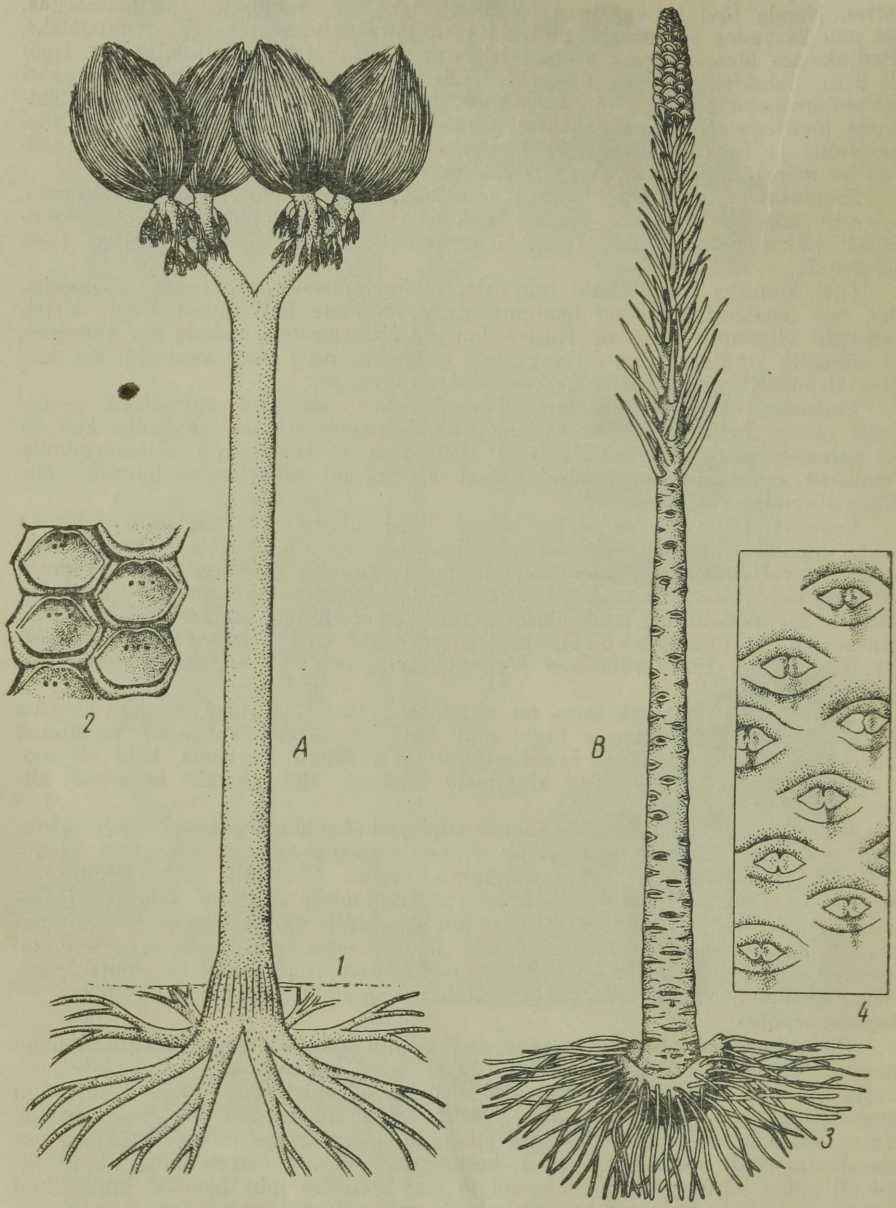
Sugukonna nimiperekonnas on kirjeldatud üle saja liigi. S o o m u s p u u (*Lepidodendron*'i) perekonna liigid olid kuni 40 meetri kõrgused soostunud troopiliste metsade asukad. *Lepidophloios* levis samuti karbonis, kuid oli soomuspuudest väiksem. Eospead kinnitusid jalakese abil okstele lehtedest allpool.

Omapäraseks rühmaks olid **soomusviljalised** (***Lepidocarpaceae***), mille sporofüüt meenutas soomuspuulisi, kuid erines megasporangiumi ehituselt. Sporofülli pinnal asetsevas megasporangiumis arenes täielikult välja ainult üks megaspoor. Emasprotallium jäi samuti sporangiumisse suletuks. Arhespoori valmimise ajaks oli sporangium ümbritsetud sporofülli väljakasvetega — nii tekkis seemnealgmetaoline moodustis, mis lõpuks emataimest vabanes. Seni on leitud ainult ühe perekonna (*Lepidocarpon*'i) liike Inglismaalt ja Põhja-Ameerikast karbonilademeist. Sageli eraldatakse sugukond iseseisvaks seltsiks — ***Lepidocarpales***.

Pitsatipuulised (***Sigillariaceae***) olid samuti kuni 30 meetri kõrgused puud nagu soomuspuulisedki (joonis 211). Tüvi oli vähe harunenud, «padjakesed» puudusid või olid nõrgalt arenenud. Mõnel juhul oli tüvi alusel laienenud nagu kaasaegsetel soo- ja lodumetsade puudel. Maa all olid võimsad risofoorid. Varre anatoomiline ehitus sarnanes pitsatipuuliste varre ehitusega: põhilise osa moodustas hästi arenenud teiskoor, keskselinder oli sifonosteeli tüüpi. Mõnel liigil oli pidev juhtkoerõngas katkenud ja olid tekkinud juba üksikud juhtkimbud (nagu eusteelis). Ksüleem koosnes astrik- ja osalt ka koobaspooridega varustatud trahheiididest.

Lehed olid soomuspuuliste lehtedest suuremad (isegi kuni meetri pikkused) ühe või kahe rooga (juhtkimbuga), kseromorfse ehitusega. Nende servad käändusid sageli allapoole, õhulõhed asetsesid lehe alumisel pinnal väikestes, tavaliselt karvadega ümbritsetud õnarustes.

Suured, kuni 20 cm pikkused eospead kinnitusid jala abil otse varrele või oksale. Sporangiumid asetsesid sporofüllide kaenlas. Valminult varisesid sporo-



Joonis 211. Pitsati- ja sammaspuu:

A — ***Sigillaria elegans***: *1* — üldkuju, eospead ripuvad, *2* — osa tüve pinnast; *B* — ***Pleuromeia sternbergii***; *3* — üldkuju (ca $\frac{1}{10}$); *4* — osa tüve pinnast lehearmidega. (*A* — Hirmeri, Koehne, *B* — Mägdefrau j.)

füllid koos sporangiumidega, eosed vabanesid tõenäoliselt pärast sporangiumi lagunemist. Erinevalt soomuspuulistest ei arenenud sporangiumis trabeekuleid.

Tuntuimaks perekonnaks on keskkarbonis laialt levinud pitsatipuu (*Sigillaria*). Perekonna fülogeneetiliselt nooremad liikmed elasid kuni alampermini. Paljud neist olid tõenäoliselt kserofüüdid.

Sammaspuuliste (***Pleuromeiaceae***) sugukonna esindajad olid kuni paari meetri kõrgused, harunemata tüvega, mille ülemises osas asetsesid veidi lihakad, keelekesega varustatud lehed. Keelekesest allpool oli näha lehearme. Varre alumine osa läks üle neljahõlmaliseks, paljude lisajuurtega risofooriks, mis sarnanes lahnarohtude vastava organiga. Varre keskel asetses suhteliselt nõrk aktinosteel; teiskasvu tagajärjel kujunes tugev periderm nagu soomuspuulistel.

Varretipus asetsesid tõenäoliselt kahesugulised eospead. Sporofüllid olid soomusjad, peaaegu ümmargused, sporangiumid sarnanesid lahnarohtude sporangiumidega — nad asetsesid sporofülli koes, sees olid trabeekulid.

Sammaspuulised olid kohastunud veel kuivemate tingimustega kui pitsatipuulised ning püsisid seetõttu viimastest kauem — triiaseni. Nende ehitus meenutab lihakaid soolakutaimi — halofüüte. Võib oletada, et sammaspuulised olidki rannikutaimed.

Sugukonnal on palju sarnaseid jooni lahnarohulistega. Vahevormideks võib pidada rannikuluidetel levinud väljasurnud *Nathosriana*'t, mis välisilmelt meenutab väikesi sammaspuid. Sammaspuuliste hilisem levik soomuspuulistest, nende ehituslikud iseärasused ja küllaltki suur sarnasus lahnarohulaadsete seltsiga annavad küllaldase aluse käsitleda neid iseseisva seltsina sammaspuulaadsed — ***Pleuromeiales***.

Selts lahnarohulaadsed — *Isoëtales*

Seltsi kuuluvad mitmeaastased rohttaimed. Lehed on keelekesega, risofoor redutseerunud. Lahnarohulaadsed on heterospoorsed vormid. Seltsi esindajaid tuntakse juba kriidiajastust.

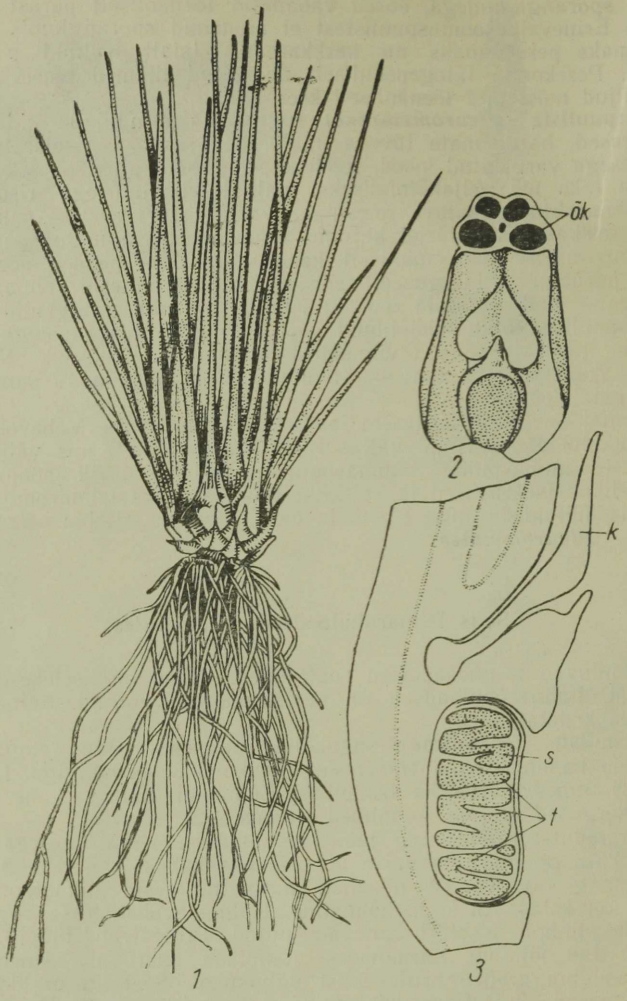
Lahnarohuliste (***Isoëtaceae***) sugukond on seltsi ainus sugukond, kuhu praegu kuulub lahnarohu (*Isoëtes*'e) perekond 60—70 liigiga. Levinud peamiselt parasvöötmes, harva ka troopikas. Enamasti kümne kuni mõnekümne sentimeetri kõrgused vee- ja sootaimed (joonis 212).

Vars on redutseerunud ning jämedaks muguljaks säilitusorganiks muundunud. Mõnikord on märgata varre ülemise osa kaheks jagunemist, mis viitab sellele, et kunagi olid varred pikemad ning harunesid dihhotoomselt. Varre alumine osa on kahe- või kolmehõlmaline. Hõlmadevahelistesse vagudesse kinnituvad pikad dihhotoomselt harunevad juured. Protosteeli tüüpi kesksilinder on alumises osas hõlmine, sarnanedes pikilõikes ankruga. Esineb teiskasvu, kusjuures kambium areneb esifloeemist väljaspool. Seetõttu eraldab ta sissepoole nii ksüleemi- kui floeemielemente, väljapoole ainult kooreparenhüümrakke. Juure anatoomiline ehitus sarnaneb ürgsoomuspuude juure ehitusega. Juure keskele tekib õhuruum, mistõttu protosteel surutakse juure ühele küljele.

Lahnarohtude lehed on mõne sentimeetri (jaapani lahnarohul — *I. japonica*) kuni ühe meetri pikkused, naaskeljad, alusel laienenud, kinnituvad tihedalt varrele.

Lehte läbib neli õhukanalit, keskel asetseb redutseerunud juhtkimp. Igal aastal arenevad uued lehed, vanad langevad järk-järgult ära, jättes varrele armid. Välimised lehed on megasporofüllid, neist seespool asetsevad mikrosporofüllid, keskmised on steriilsed või nõrgalt arenenud sporangiumidega. Sporofüüdi fertiilne osa on taandarenenud ning kujutab endast üht suurt eospead.

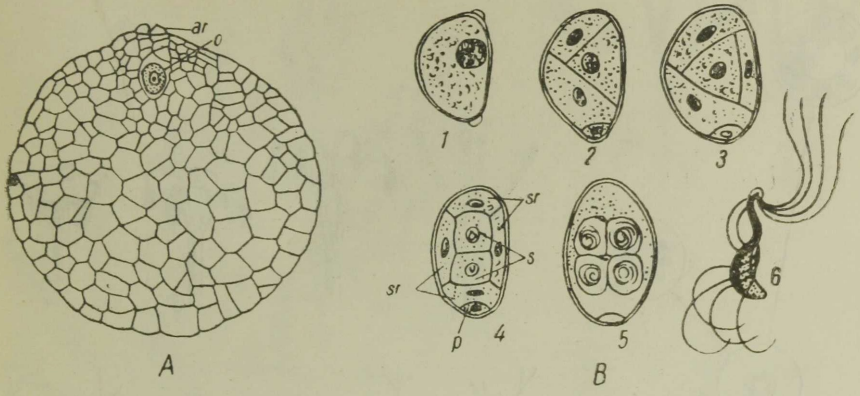
Sporangiumid asetsevad lehe alusel koopas (*fovea*), mis on eest kaitstud lehe väljakasvega. Koopa kohal asetseb keeleke. Lahnarohtude 4—7 mm pikkused sporangiumid on suurimad kaasaegsete sõnajalgtaimede seas. Sporangiumid on mittetäielike vaheseinte abil osadeks jaotatud. Vaheseinte väliskihi



Joonis 212. Järv-lahnarohi (*Isoëtes lacustris*):
1 — üldkuju; *2* — sporofülli alumine osa; *3* — sama pikilõikes; *ōk* — õhukambrid, *k* — keeleke, *t* — trabeekulid, *s* — sporogeenne kude. (Wettsteini j.)

rakud muutuvad tapetkihiks, suurendades seega sporangiumi toitekoe pinda. Megasporangiumis areneb 50—300 megaspoori, mikrosporangiumis mitusada tuhat mikrospoori. Eeosed vabanevad sporangiumist selle seina kõdunemisel. Veevormidel esineb sageli apospooria nähtus.

Protalliumid on tugevasti redutseerunud (joonis 213). Isasprotallium jääb eose sisse, koosneb ühest või kahest vegetatiivsest rakust ja ühest anteriidist, milles areneb neli hulgaviburilist spermatosoidi. Emasprotalliumi arenemine sarnaneb selaginelli eellehe arenemisega. Eoskestast ümbritsetud eelleht surub kasvades kesta katki ning moodustab ülemises, vabanenud osas ühe või mitu



Joonis 213. Lahnarohu (*Isoëtes*) emasprotalliumi (*A*) ja isasprotalliumi (*B*) arenemine:

1—5 — mikrospoori jagunemine; *6* — spermatosoid: *ar* — arhegoon, *o* — munarakk, *sr* — anteriidi seinarakud, *p* — protalliumirakk, *s* — spermageensed rakud. (*A* — Campelli, *B* — Beljajevi j.)

täielikult eellehes asetsevat arhegooni. Klorofülli eellehes ei teki. Sügoodist areneb idu, milles (erinevalt selaginelli idust) ei arene suspensorit.

Euroopas on laiemalt levinud järv-lahnarohi (*I. lacustris*). Teda leidub ka meil oligotroofsetes järvedes. Meil haruldane, kuid mujal Euroopas ja Põhja-Ameerikas oligotroofsetes, mudasema põhjaga veekogudes laialt levinud on muda-lahnarohi (*I. echinospora*). Erinevalt eelmisest liigist on tal megaspoorid tugevate ogadega.

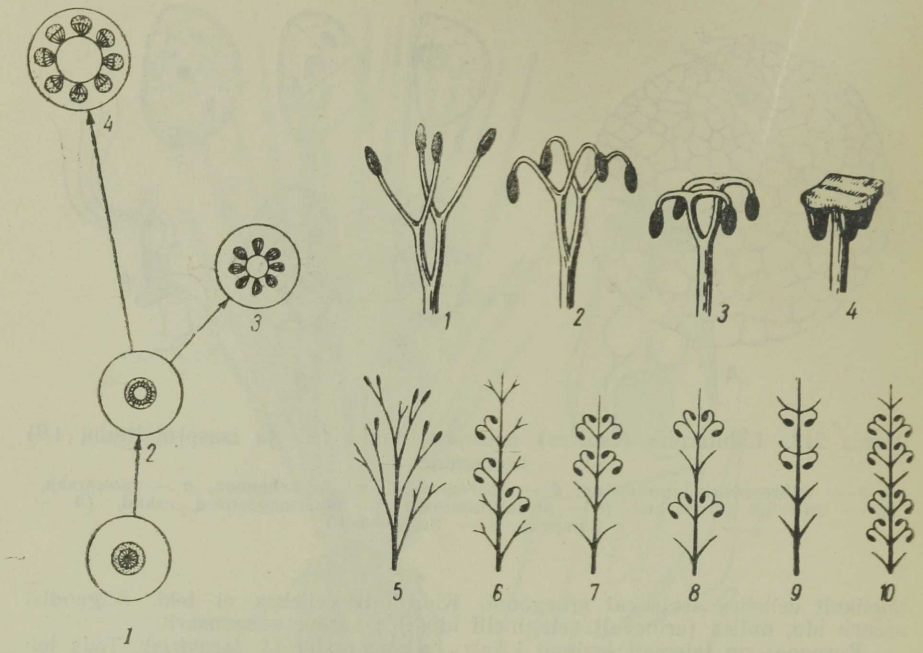
Lahnarohulaadsed on lõpplüliks evolutsiooniharus, kus on toimunud peale gametofüüdi ka sporofüüdi progressiivne redutseerumine. Selts on tuletatav *Pleuromeiaceae* esindajatega ühistest väljasurnud vormidest.

KLASS KIDAD — *SPHENOPSIDA*

Enamikus väljasurnud rühm, mis arenes paralleelselt päris-raigastega ja saavutas õitsengu karbonis. Iseloomulik on varte lülilisus — hästiarenenud sõlmed vahelduvad suhteliselt pikkade sõlmevahedega. Teloomse päritoluga lehed on väikesed või hoopis redutseerunud. Oksad ja lehed asetsevad enamasti männasjalt. Varresteel on sifonosteelist edasi arenenud artrosteel (joonis 214). Paljudel väljasurnud vormidel esines teiskasvu, kusjuures teiskoor oli puiduosaga võrreldes tugevamini arenenud ning talitles ka toesena.

Eospead paiknevad varre või selle harude tippudes. Sporofüllid, mis sageli vahelduvad steriilsete lehtedega, on enamasti kilpjad, tipmiste sporangiumidega. Ürgsematel vormidel olid sporofüllid steriilsete lehtedega kokku kasvanud (joonis 215).

Kidade seas on nii homo- kui heterospoorseid vorme. Protalliumid on maapealsed, ühe- või kahesugulised.



Joonis 214. Steeli evolutsioon kidadel:
1 — protosteel ürgraikal; *2* — sifonosteel ürgosjal; *3* — suletud artrosteel osjal; *4* — avatud artrosteel kalamiidil (Fursajevi, Tarassovi j.)

Joonis 215. Sporofüllide arenemine (*1—4*) ja eospeade tüüpe (*5—10*) kidadel:
1 — lähtetüüp; *2—3* — üleminekutüübid (ürgraikal); *4* — osja tüüp (kilpja sporofülliga); *5* — lähtetüüp; *6* — tähtkalamiidi tüüp; *7* — osja tüüp; *8* — *Calamostachys*'e tüüp; *9* — *Kallostachys*'e tüüp; *10* — *Phyllotheca* tüüp. (Zimmermanni j.)

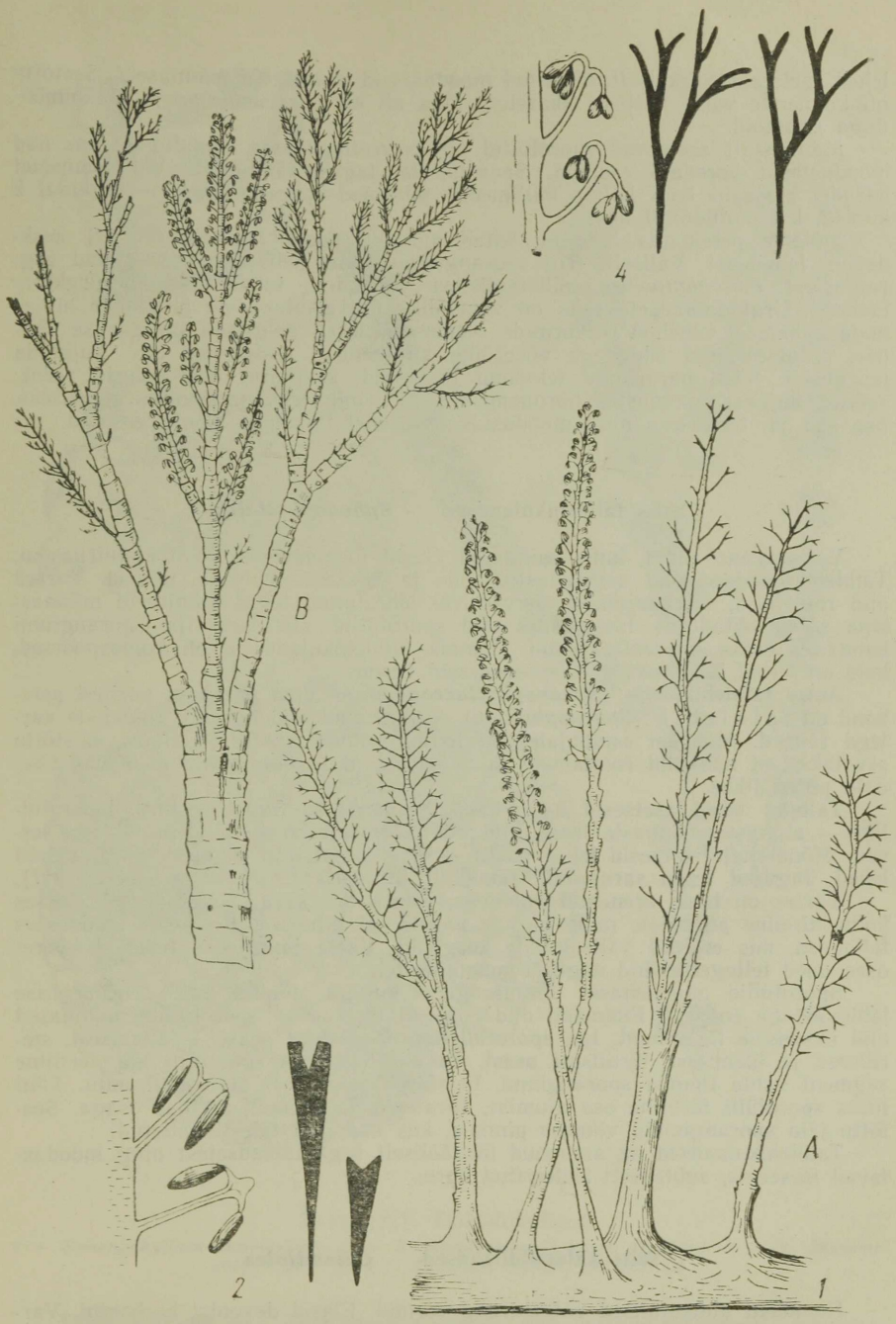
Klassis eristatakse nelja seltsi, millest kolm — *Hyeniales*, *Sphenophyllales*, *Calamitales* — on täielikult välja surnud, osjalaadsetest (*Equisetales*) on säilinud üks perekond.

Selts ürgkidalaadsed — *Hyeniales*

Primitiivne devonis levinud rühm. Esindajad olid dihhotoomselt või osalt dihhopodiaalselt harunenud vartega ja teloomsete lehtedega taimed. Teloomide männasjas asetus ei olnud veel lõplikult välja kujunenud.

Seltsi kuulub üks ürgkidaliste sugukond kahe perekonnaga. Mõned autorid eraldavad kummagi perekonna omaette sugukonda — ürgkidalised ja kalamofüüdilised.

Ürgkidalised (***Hyeniaceae***) olid mõnekümne sentimeetri kõrgused põõsakujulised taimed. Varred olid korrapäraselt dihhotoomselt harunenud (ürgkidal — *Hyenia*) või harunemine muutus varre ülemises osas dihhopodiaalseks (kalamofüütonil — *Calamophyton*, joonis 216). Viimase perekonna esindajate varred olid lülistunud sõlmevahedeks ja sõlmedeks, kuhu kinnitusid ühe sentimeetri pikkused dihhotoomselt harunenud lehed. Ürgkidade alumised



Joonis 216. Ürgkidalised:

A — Hyenia elegans (*1* — üldkuju, *2* — lehed ja sporofüllid sporangiumidega); *B — Calamophyton primaevum* (*3* — üldkuju, *4* — lehed ja sporofüllid sporangiumidega). (Kräuseli, Weylandi j.)

lehed asetsesid spiraalselt, ülemised moodustasid ebaselgeid männaseid. Seetõttu oli ka nende varre lülilisus ebaselge. Maa all oli paarisentimeetrilise läbimõõduga risomoid.

Männasjalt asetsevad sporofüllid olid varretippudesse koondunud, kus nad moodustasid hõredaid eospäid. Sporofüllide tagasikäändunud dihhotoomsetel harudel rippusid kuni kolme millimeetri pikkused sporangiumid — ürgkidal 2 kuni 3, kalamofüütonil üks.

Mõlema perekonna liike on leitud mitmelt poolt Lääne-Euroopast keskdevoni lademeist. Väliselt, eriti sporangiumide asetuselt, sarnanevad nad ürgraigastest *Psilophyton*'iga, milletaolistest vormidest tuletatakse ka ürgkidalaadsed. Ürgkidalaadsete selts on vahelüliks ürgraikalaadsete ja kidade hilisemate rühmade vahel. Vahevormide olemasolu aitab selgitada omapärase lülilise, redutseerunud lehtedega võsutüübi kujunemist, mida võib ette kujutada järgmiselt: hästi harunenud teloomid lühenesid, kusjuures osa harusid redutseerus, kujunes männasjas harunemistüüp. Enamik teloome muutus steriilseks, osa aga jäi fertiilseks ning moodustas omavahel liginedes lõpuks eospäid.

Selts talblehikulaadsed — *Sphenophyllales*

Väljasurnud rühm, mille esindajad elasid ülemdevonist kuni alamtriiaseni. Talblehikulaadsed olid arvatavasti soode ja niiskete metsade taimed. Varred olid roidelised, talvakujulised; terved või lõhestunud lehed kinnitusid männastena sõlmekohtadesse. Eeospeades olid sporofüllid steriilseks ja sporangiumi kandvaks osaks diferentseerunud. Enamik talblehikulaadseid oli homospoorsed, kuid on leitud ka üksikuid heterospoorseid vorme.

Ainsa **talblehikuliste** (***Sphenophyllaceae***) sugukonna paremini uuritud perekond on t a l b l e h i k (*Sphenophyllum*). Talblehikud olid nõrkade roideliste vartega taimed. Mõnedel esindajatel on leitud sõlmekohtades lisajuuri, mistõttu arvatakse, et nad olid ronitaimed ja moodustasid karboni-permi metsades tihedaid põõsastikke.

Talbjad lehed asetsesid 3—18-kaupa männases. Sageli esines heterofülliat — alumiste männaste lehed olid dihhotoomselt jagused, ülemised aga terved. Mõnel juhul erinesid lehed oksiti — ühel oksal olid jagused, teisel terved lehed. Jagused lehed sarnanesid täielikult liitumata teloomidega (joonis 217).

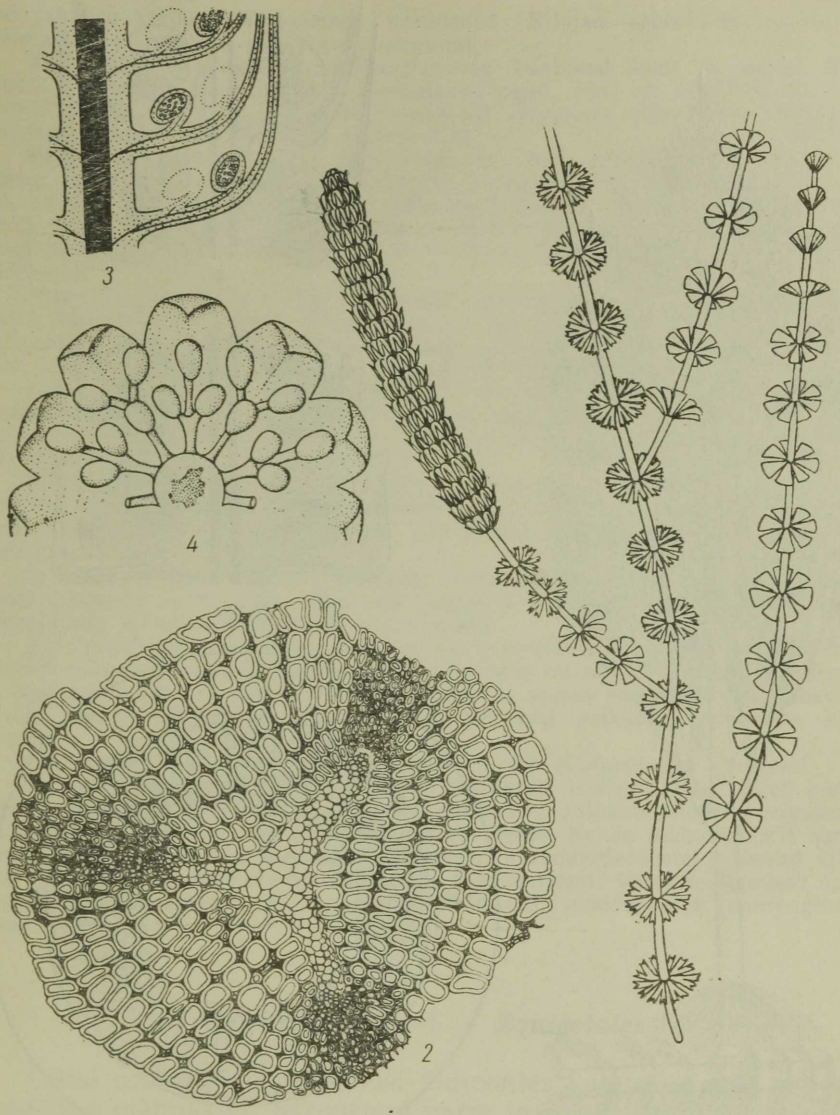
Varres oli hästi arenenud puiduosa, esines teiskasvu. Varre keskel asetses kolmekiireline puiduosa, mille harude vahele jäi niineosa. Koorosas moodustus fellogeen, mis eraldas välispinnale korgikihi. Varre jämenedes tekkisid kooreosas uued fellogeenikihid nagu seemnetaimedel.

Sporofüllid moodustasid mitmesuguse kujuga, umbes ühe sentimeetrise läbimõõduga eospäid. Enamasti olid eospead tihedad — sporofüllide männased olid üksteisele ligistunud. Iga sporofüll koosnes kahest osast — alumisest, steriilsest, ja ülemisest, fertiilsest osast. Tavaliselt kandis sporofülli iga fertiilne segment kahte tipmist sporangiumi. Fertiilseid segmente oli sageli mitu. Tihti liitus sporofülli fertiilne osa alumise, tavaliselt laienenud, steriilse osaga. Seetõttu jäid sporangiumid viimase pinnale, kus nad olid täiesti kaitstud.

Talblehikulaadsed on arenenud tõenäoliselt ürgkidalaadsetest ning moodustavad iseseisva, suhteliselt isoleeritud haru.

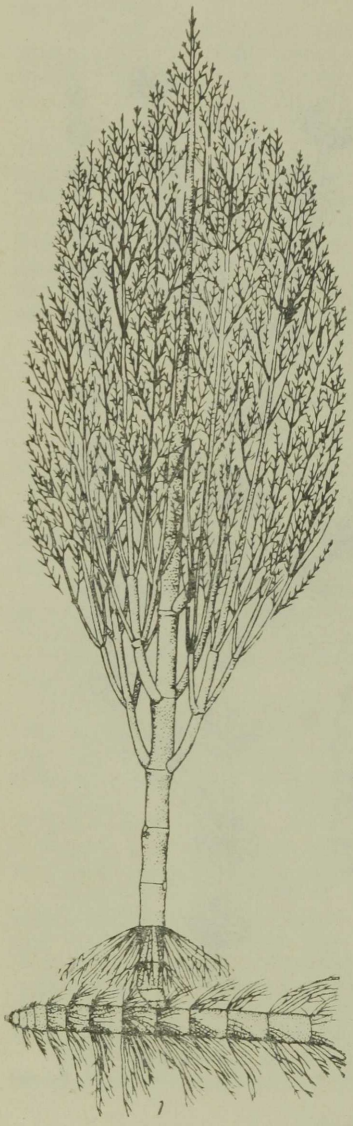
Selts kalamiidilaadsed — *Calamitales*

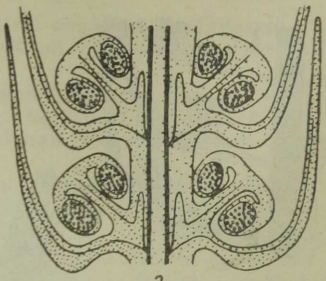
Enamasti puukujulised väljasurnud vormid. Elasid devonist karbonini. Varred roidelised, sageli tugevasti harunenud. Sõlmekohtadesse kinnitusid männasjalt väikesed lihtsad või dihhotoomselt harunenud lehed. Steel oli artrosteeli tüüpi, sageli esines teiskasvu. Maa-aluseks organiks oli rikkalike lisajuurtega horisontaalne risoom. Männasjalt asetsevad sporofüllid moodustasid eospäid. Seltsi esindajad olid nii homo- kui ka heterospoorsed vormid.

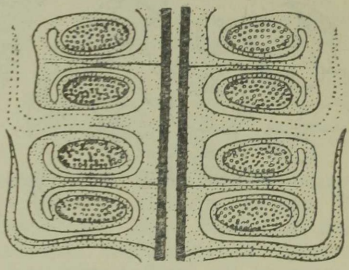


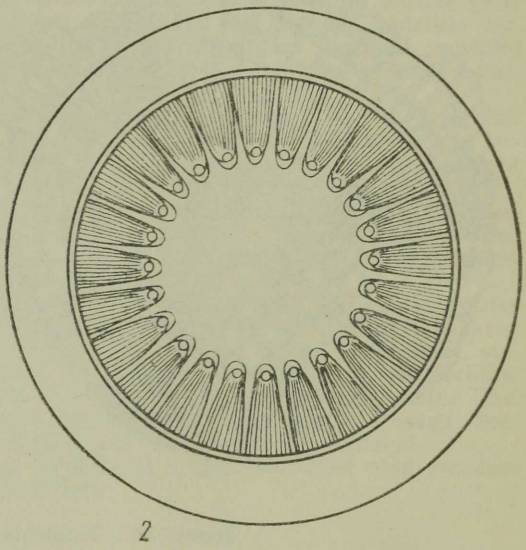
Joonis 217. Talblehikulised:
1 — *Sphenophyllum cuneifolium*; *2* — *S. plurifoliatum*'i varre ristlõige; *3* — *S. dawsonii* eospea piki- ja *4* — ristlõige. (Reedi, Hirmeri j.)

Tähtkalamiidilised (***Asterocalamitaceae***) olid levinud peamiselt alamkarbonis. Sporofüüt oli silinderjate roideliste vartega ja männasjate dihhotoomselt harunenud lehtedega. Paremini on tuntud tähtkalamiidi (*Asterocalamites*'e) perekond, mille esindajaid on leitud Euroopast, Väike-Aasiast ja Siberist. Tähtkalamiidil esines teiskasvu; lehed olid kuni viie sentimeetri pikku-









Joonis 218. *Calamites carinatus:*

1 — üldkuju; *2* — kalamiidi varre ristlõike skeem; *3—4* — eospeade tüübid. (Hirmeri, Zimmermanni, Scotti j.)

sed ja mitu korda dihhotoomselt harunenud. Kilpjad sporofüllid (neid oli männases 8—10) kandsid nelja sporangiumi.

Kalamiidiliste (***Calamitaceae***) sugukonda kuuluvad kuni 30 meetri kõrgused, karbonis elanud, hiidosje meenutavad puud. Tüvi oli roideline või sile, sõlmekohtades harunenud. Roided vaheldusid järgmises sõlmevahes nõgudega nii nagu kaasaegsetel osjadelgi (joonis 218).

Varre siseehitus meenutab tänapäeva osje, kuid kalamiitidel esines teiskasvu, mille tõttu arenes tugev periderm. Nagu teistelgi karboniaegsetel puudel, oli koor kalamiitidel ka toeks, mitte ainult kaitseks. Keskisilinder oli artrosteeli tüüpi — koosnes tihedalt üksteise kõrval asetsevatest kollateraalsetest juhtkimpudest. Teispuit koosnes astrik- ja poortrahheiididest ning seda läbisid säsikiired.

Maa all asetses kalamiidilistel sõlmekohtadesse kinnituvate lisajuurtega tugev horisontaalne risoom. Peenemates juurtes esines kolme- ja neljakiireline aktinosteel, jämedamates muutus puiduosa mitmekiireliseks ning keskel arenes säsi. Steeli ümbritses nagu osjadelgi kahekihiline endoderm.

Lehed olid üheraolised terved lihtlehed, mis sageli ümbritsesid tupena vart. Igasse sõlmekohta kinnitus ligi kümme (mõnikord ka rohkem) lehte. Epidermis oli rikkalikult õhulõhesid, mille sulgrakke kattis tugev kutiikulakiht. Epidermi all oli hästi arenenud sammasparenhüüm.

Kilpjad sporofüllid kandsid kilbikese alumisel küljel nelja sporangiumi. Eospäid oli kahte tüüpi: ühtedel kinnitusid sporofüllid täisnurgi eospea teljele ning vaheldusid steriilsete lehtedega, teistel olid nad nihkunud steriilsete lehtede kaenaldesse (joonis 218, *3*, *4*).

Igasse sporofülli läks üks juhtkimp, viimasel tüübil tegi see esmalt ülespoole suunatud lingu ning alles siis suundus sporofülli. See nähtus viitab sporofüllide asendi sekundaarsele muutumisele.

Kalamiidilised olid nii sarnas- kui ka erieoselised. Viimastel olid sporangiumid väliselt sarnased, nende asetus eospeades oli aga mitmesugune: mikro- ja megasporangiumid asetsesid läbisegi ühes ja samas eospeas, osa männaseid kandis mikro-, teine osa megasporofülle või nad paiknesid erinevates eospeades.

Sugukonda kuulub vormirohke k a l a m i i d i (*Calamites*'e) perekond.

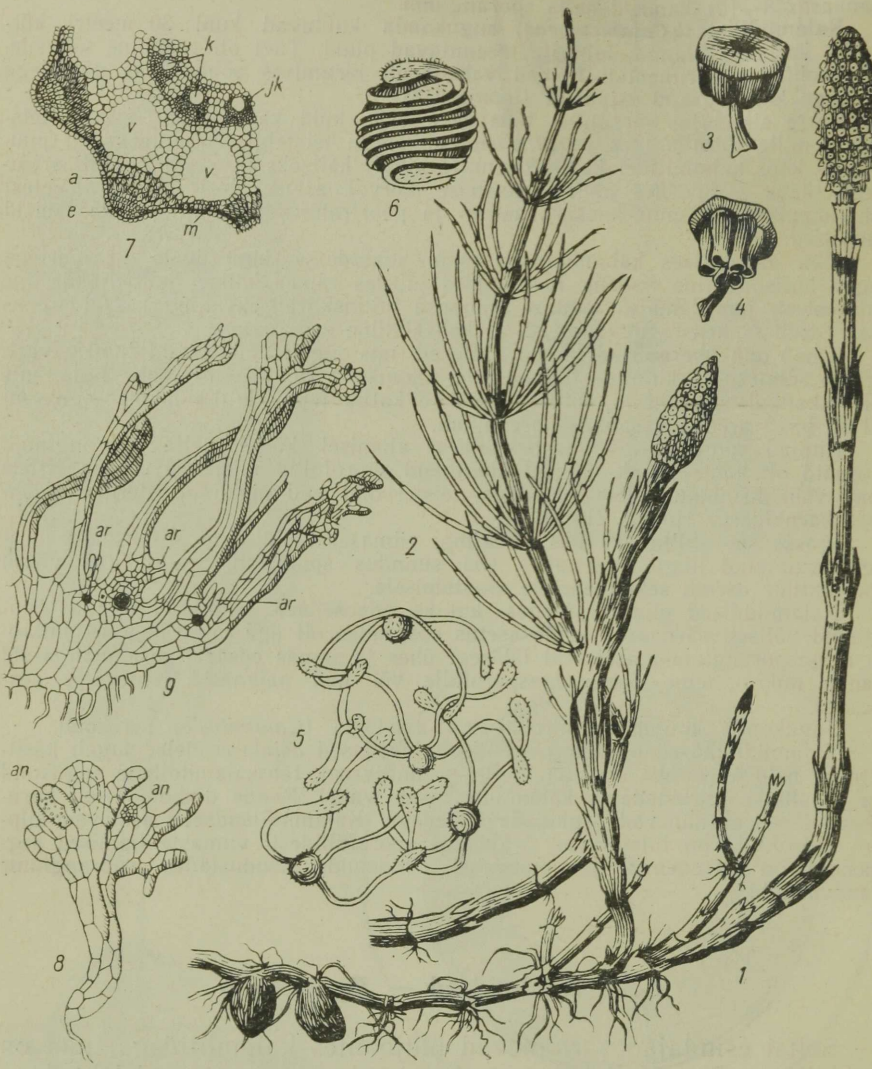
Kalamiidilaadsed on fülogeneetiliselt lähedased osjalaadsetele. Sageli käsitletakse neid koos ühe seltsina. Seltsi primitiivsem, tähtkalamiidiliste sugukond on vahelüliks ürgkidade ja kalamiidilaadsete vahel. Nende dihhotoomselt harunenud lehed sarnanevad ürgkidade lehtedega. Kalamiidilaadsetel esinevad kilpjad sporofüllid on tuletatavad ürgkidade sporofüllidest: viimaste tipmised segmendid on harunenud ja omavahel ühinenud, moodustades sporangiume kandva kilbi.

Selts osjalaadsed — *Equisetales*

Seltsi esindajad sarnanevad üldjoontes kalamiitidega: nad on roidelise, männasjalt harunenud varre ja redutseerunud lehtedega rohttaimed. Oluliseks erinevuseks on teiskasvu puudumine. Eospead asetsevad peavarre tipul, neis leidub ainult sporofülle. Eosed on morfoloogiliselt sarnased, kuid eellehed on ühesugulised.

Seltsi kuulub üks **osjaliste** (***Equisetaceae***) sugukond, millele liike on leitud alates karbonist, osa neist suri välja kriidis. Tänapäeval on sugukond esindatud ühe o s j a (*Equisetum*'i) perekonnaga (joonis 219).

Osjad (32 liiki) on levinud kogu maakeral, kuid enamikus põhja-poolkeral. Nende hulgas leidub soo-, metsa-, niidu- ja väga



Joonis 219. Põldosi (*Equisetum arvense*):

1 — fertiilne-(kevad-)võsu; *2* — steriilne (suvi-)võsu; *3—4* — sporofüllid sporangiumidega; *5* — eosed sirutunud ja *6* — kokkurullunud elateeridega; *7* — osa varre ristlõikest: *a* — assimilatsioonikude, *e* — epiderm, *m* — mehaaniline kude, *jk* — juhtkimp, *k* — karinaalkanalid, *v* — vallekulaarkanalid; *8* — isasprotallium anteriididega (*an*); *9* — emasprotallium arhegoonidega (*ar*).

kuivade kasvukohtade taimi. Nad on suvi- või talvehaljad, kuni meetri pikkuste vartega taimed. Suurimaks osjaks on troopilises Lõuna-Ameerikas leviv liaan — kuni 12 meetri pikkune hiidosi (*Equisetum giganteum*), mille varre läbimõõt ei ületa kolme sentimeetrit. Jämedaima varrega (läbimõõt kuni 10 sentimeetrit) on Mehhikos kasvav kahe meetri kõrgune *E. schaffneri.*

Varred on lülilised, roidelised, seest õõnsad. Sageli männasjalt harunenud okstega, mis mõnel liigil (näiteks metsosjal — *E. silvaticum*) võivad omakorda haruneda. Risoom samuti lülistunud, sõlmedest tekkivate lisajuurtega. Mõnel liigil (näiteks põldosjal) muunduvad risoomi väikeste külgharude sõlmevahed toitaineterikkaiks mugulaiks, mis on ka paljunemisvahendeiks.

Vart katab ränistunud epiderm, mille all on mehaaniline kude. Epidermi vagude külgedel süvendites või epidermirakkudega samas tasapinnas asetsevad õhulõhed. Põhilise osa koorest moodustab kanalitest läbistatud, klorofülli sisaldav parenhüüm. Kanalid asetsevad kohakuti varre vagudega (*valleculae*), mistõttu neid nimetatakse vallekulaarkanaliteks (joonis 219, 7).

Artrosteeli tüüpi steeli ümbritsevad endoderm ja ühekihiline peritsükkel. Mõnel liigil (näiteks metsosjal) esineb ka sisemine endoderm. Kollateraalsed juhtkimbud asetsevad varreroiete (*carinae*) kohal. Juhtkimpudes protoksüleemi elementide lagunemise tagajärjel tekkinud kanaleid nimetatakse seetõttu karinaalkanaliteks. Juhtkimbud kulgevad sõlmevahes harunematult, sõlmedes aga ühinevad, et järgmises sõlmevahes jälle moodustada üksikuid, eelmistega vahelduvalt asetsevaid juhtkimpe. Sõlmevahes kulgeb varre keskel säsirakkudest ümbritsetud tsentraalkanal, sõlmes on varre keskosa täidetud säsirakkudega. Tsentraalkanal puudub risoomis ja eospeas.

Redutseerunud lehed on ühe juhtkimbuga ja moodustavad sõlmede ümber tiheda tupe, mille alumisest osast tungivad varre männasjad harud kasvades läbi.

Eospea koosneb teljest ja selle ümber tihedate männastena asetsevatest kilpjatest kuuekandilistest sporofüllidest, mis kannavad alumisel pinnal 5—10 kotjat sporangiumi (joonis 219, *3*, *4*).

Sporangium areneb sporofüllikilbi servarakkudest. Täiskasvanud sporangiumil on spiraalsete paksenditega rakkudest ühekihiline sein. Sporangiumisein rebeneb kuivanud rakkudes tekkiva pinge ja eostemassi surve tõttu. Eoseid ümbritseb peale intiini ja eksiini veel periin, mis diferentseerub kaheks lindikujuliseks hügroskoopseks elateeriks. Niiskuse suurenedes keerduvad elateerid spiraalselt ümber eose, kuivades aga sirutuvad laiali. Seetõttu suureneb eoste maht ning nad surutakse sporangiumist välja ja kantakse tuulega laiali. Eosed sisaldavad klorofülli, mistõttu soodsates tingimustes idanevad kiiresti; ebasoodsates tingimustes kaotavad idanemisvõime juba mõne päeva pärast. Normaalsetes tingimustes arenevad pooltest eostest emas- ja pooltest isaseel-

lehed. Sageli sõltub eellehtede sugu keskkonnatingimustest. Ebasoodsates tingimustes (toitainete vähesus, halb valgustus jm.) areneb rohkem isaseellehti või arenevad ainult isaseellehed, väga heades tingimustes on aga emas- ja kahesugulisi eellehti rohkem. Mõnedel liikidel on eellehtede sugu genotüübiliselt määratud ega sõltu keskkonnatingimustest. Eellehed on maapealsed, lamedad, sageli lintjate harudega (joonis 219, *8*, *9*).

Anteriidid ja arhegoonid asetsevad eellehekoes, ainult arhegooni lühike kael ulatub pinnale välja. Valminud arhegooni kaela tipmised rakud keerduvad väljapoole ning tekkinud avausest pääsevad spiraalselt keerdunud ja viburite pärjaga varustatud spermatosoidid munarakuni. Pärast viljastamist areneb idu, mis sarnaneb *Isoëtes*'e ja *Tmesipteris*'e iduga; suspensorit ei arene, idu diferentseerub varreks ja leheks ning alumises osas juureks. Ühel ja samal eellehel võib edasi areneda mitu viljastatud munarakku. Seega annab üks gametofüüt mitu (isegi kuni 15) sporofüüti.

Üheaastaste maapealsete vartega osjade näiteks on meie flooras tavalised põldosi (*E. arvense*), metsosi (*E. sylvaticum*) ja aasosi (*E. pratense*). Kahel esimesel neist areneb varakevadel klorofüllitu, eospead kandev kevadvõsu. Hiljem areneb maa-alusest osast assimileeriv suvivõsu.

Mitmeaastase maapealse varrega osjadel asetsevad õhulõhed süvendites, mis vähendab transpiratsiooni. Tuntuim on tugeva ränistunud harunemata varrega raudosi (*E. hiemale,* tahvel V, *2*).

Osjade majanduslik tähtsus on väike. Tülikaks umbrohuks on sügaval asetseva risoomiga põldosi. Mets- ja põldosja suvivõsu tarvitatakse rahvameditsiinis diureetikumina; mõnel pool kasutatakse pehmeid noori võrseid hobuste söödana. Konnaosi (*E. fluviatile, E. limosum*) ja soo-osi (*E. palustre*) sisaldavad alkaloide, mis võivad põhjustada loomadel mürgistusi. Karedate ränistunud vartega osje on kasutatud mööbli ja parketi poleerimiseks ning metallesemete puhastamiseks.

Osjalaadsete selts on tuletatav kalamiidilaadsetest. Nad kujutavad endast mõõtmetelt taandarenenud kalamiidilaadseid, mis on suutnud paremini kohastuda hilisemate klimaatiliste tingimustega.

KLASS KEERDLEHIKUD — *PTEROPSIDA*

Keerdlehikud on suurim sõnajalgtaimede rühm. Tänapäeval tuntakse üle 10 000 keerdlehikute liigi, väljasurnud liike oli kahtlemata veelgi rohkem.

Sporofüüdi ehitus on mitmekesine. Iseloomulikud on suured lõhestunud spiraalselt asetsevad liht- või liitlehed. Vars on suhteliselt lühike, tavaliselt maa-alune, troopilistel vormidel ka tüve-

taoline. Lehed mono- või dimorfsed, sageli kannab osa lehesegmente sporangiume (lehe fertiilne osa), teised on aga tavalised rohelised lehesegmendid (lehe steriilne osa). Arenenumatel keerdlehikutel on sporangiumid gruppidesse koondunud, moodustades eoskuhja ehk sooruse. Viimaseid katab pealt sageli õhuke kate — loor ehk induusium.

Sporangiumid arenevad rakkude grupist (primitiivsematel keerdlehikutel) või ühest rakust. Sporangiumisein on mitme- või üherakukihiline. Primitiivsematel vormidel avanevad sporangiumid lõhega, teistel aga diferentseeruvad erilised rakud rõngaks ehk annuluseks, mis aitab sporangiumil avaneda. Keerdlehikud on valdavalt homospoorsed, vähe esineb heterospoorseid vorme.

Protallium on ürgsematel vormidel radiaalsümmeetriline, dihhotoomselt harunenud, suhteliselt aeglaselt arenev tallus; gametangiumid paiknevad hajusalt. Kõrgemalt arenenud keerdlehikutel asetsevad gametangiumid korrapäraselt väikestel lamedatel eellehtedel. Heterospoorsetel vormidel on eellehed ühesugulised, redutseerunud. Spermatosoidid on hulgaviburilised. Viljastatud munarakust areneb diferentseerunud idu, kus eristatakse idulehti, -vart, -juurt ja -jalga.

Keerdlehikute fülogeneesi selgitamisel ja süstematiseerimisel on olulisteks tunnusteks sporangiumide asetus, nende ehitus ja arenemine.

Keerdlehikute klass jaotatakse kolmeks alamklassiks: 1) esikeerdlehikud (*Primofilices*), 2) ebakeerdlehikud (*Eufilices*, *Eusporangiatae*) ja 3) päriskeerdlehikud (*Leptofilices*, *Leptosporangiatae*).

ALAMKLASS ESIKEERDLEHIKUD — *PRIMOFILICES*

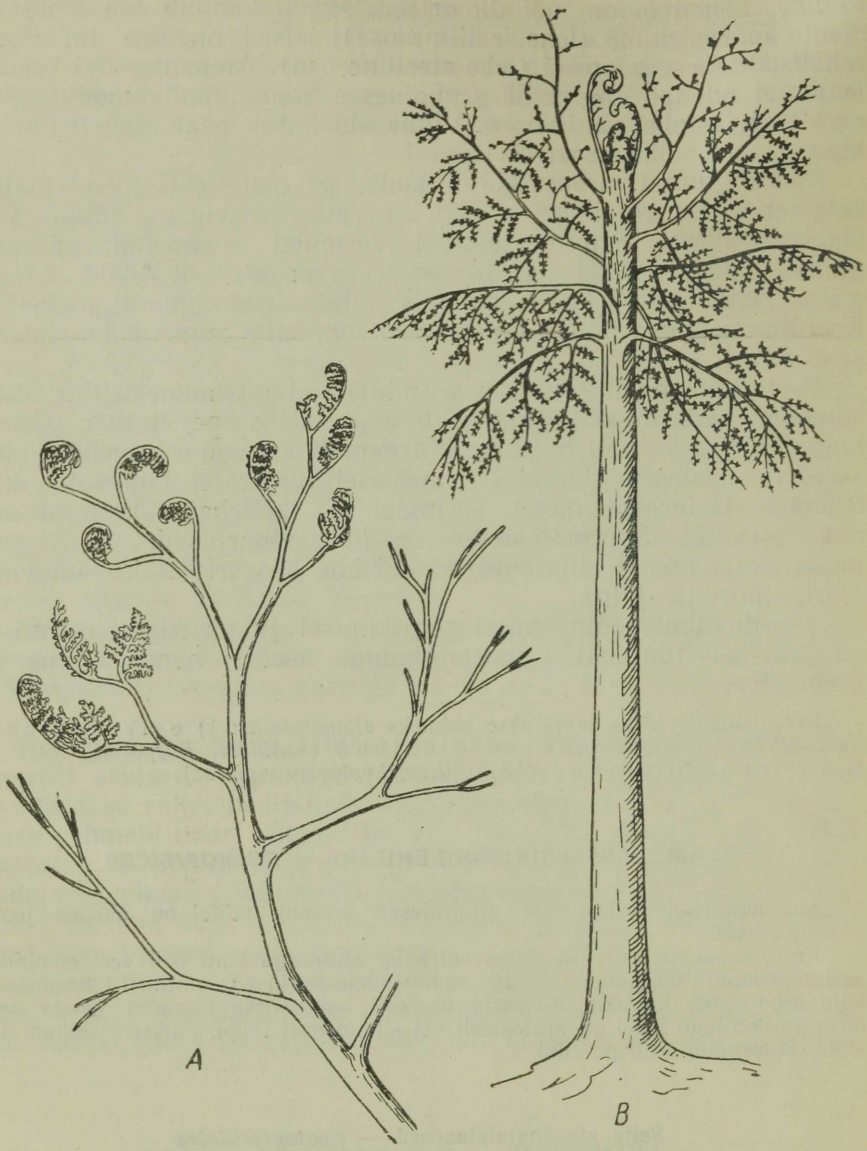
Siia kuuluvad väljasurnud primitiivsed vormid, millel on ühiseid jooni ürgraigastega.

Keerdlehikutele tüüpilisi dorsoventraalse ehitusega lehti neil veel ei olnud; assimilatsiooni ülesannet täitsid radiaalsümmeetrilised, mitmeti harunenud külgharud. Sporangiumid asetsesid üksikult külgharude tippudes, nende sein oli mitmekihiline. Steel oli protosteeli või sifonosteeli tüüpi. Esikeerdlehikud elasid keskdevonist kuni permini.

Selts algsõnajalalaadsed — *Protopteridales*

Algsõnajalalaadsed olid dihhopodiaalselt harunenud varte ja sageli lehekujuliselt lamedate külgharudega, mis meenutasid pärissõnajalaliste suuri sulgjalt harunenud lehti. Sarnasust suurendab veel asjaolu, et noorena olid külgharud spiraalselt keerdunud. Algsõnajalalaadsete lehetaolisi oksi (külgharusid) võib pidada hilisemate keerdlehikute lehtede eellasteks. Sporangiumid asetsesid peente külgharude tippudes.

Algsõnajalaliste (***Protopteridaceae***) sugukonna tähtsaima perekonna algsõnajala (*Protopteridium*) esindajaid on leitud mitmel pool Lääne-Euroopas, Kanadas, Hiinas ja Nõukogude Liidus Volga-aladel keskdevoni lademeist.



Joonis 220. Algsõnajalalaadsed:

A — *Protopteridium hostimiense* vars okstega (ca 1/4); *B* — *Aneurophyton germanicum* (ca 1/10). (Kräuseli, Weylandi j.)

Taimede maapealseteks osadeks olid dihhopodiaalsed varred, mis kandsid dihhotoomselt harunenud oksi (joonis 220, *A*). Kõige peenemad oksaharud olid lamendunud — lehetaolised. Piklikud sporangiumid asetsesid väikeste külgharude tippudes. Sporangiumi ühel küljel asetsesid erilised, tõenäoliselt avanemist soodustavad rakud.



Joonis 221. *Cladoxylon scoparium:*
sp — sporofüll sporangiumidega. (Kräuseli, Weylandi j.)

Sugukonna ***Aneurophytaceae*** esindajaid on leitud samuti keskdevoni lademeist Saksamaalt ja Põhja-Ameerikast. Need olid puukujulised, suhteliselt peene (kuni 1 cm läbimõõduga) varrega taimed (joonis 220, *B*). Varre ülemises osas moodustasid monopodiaalselt (näivalt sulgjalt) harunenud lehti meenutavad oksad krooni. Sporangiumid paiknesid sulgjalt asetsevate lehekujuliste segmentide tippudes.

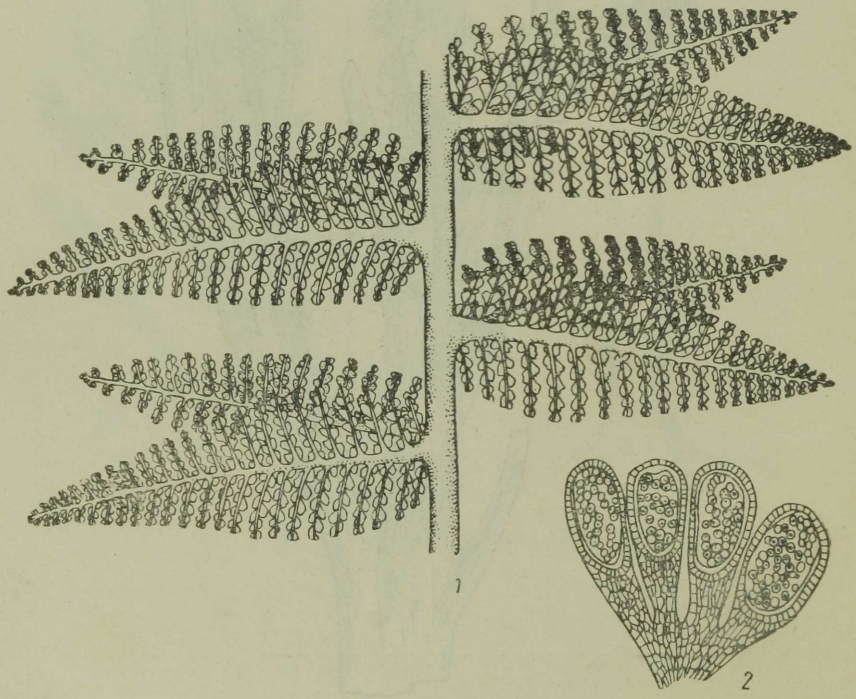
Varres kulges aktinosteel, hästi oli arenenud teispuit poortrahheiididega. Epidermi all asetses tugikude — sklerenhüüm.

Selts *Cladoxylales*

Seltsist on siiani teada ainult üks sugukond — ***Cladoxylaceae***. Perekond *Cladoxylon*'i on leitud ülemdevoni lademeist Põhja-Ameerikas, keskdevonist ning alamkarbonist Lääne-Euroopas.

Dihhotoomselt harunenud, kuni 2 cm jämeduste vartega primitiivsed taimed. Varsi katsid väikesed talbjad lehed, ülemises osas asetsesid tipmiste sporangiumidega lehvikjad sporofüllid (joonis 221).

Seltsi peetakse ürgsõnajalalaadsetest arenenud väikeseks kõrvalharuks.

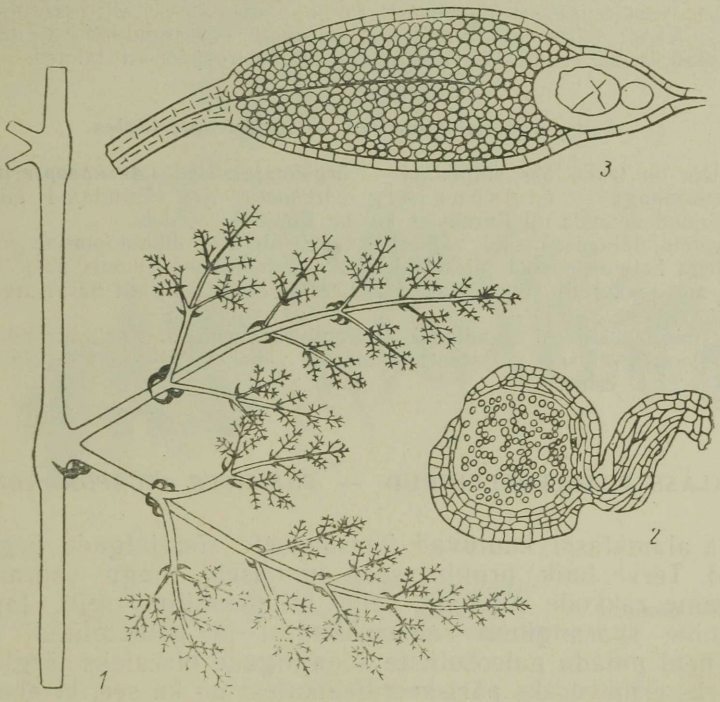


Joonis 222. *Zygopteris*'e (*Edapteris*) harunenud rahhis (*1*), *2* — sporangiumide grupp. (Hirmeri, Renaulti j.)

Selts seigsõnajalalaadsed — *Zygopteridales*

Seltsi esindajad olid levinud ülemdevonist permini, eriti rikkalikult aga karbonis. Nad olid suhteliselt väikesed, tugevasti harunenud püstiste või roomavate vartega taimed. Tüüpilisi lehti neil veel ei olnud, sporangiumid asetsesid tipmiselt, steel oli lihtne protosteel või sellest tuletatav aktinosteel.

Nende tunnuste poolest sarnanevad seigsõnajalalaadsete seltsi esindajad rohkem ürgraigastega kui tüüpiliste keerdlehikutega. Samas leidub neil aga mitmeid tunnuseid, mis aitavad selgitada tüüpiliste sõnajalgade ehituse kujunemist, eriti lehtede teket. Seigsõnajalalaadsete lehetaolised organid kujutavad endast korrapäraselt harunenud, noorena keerdunud okste (peente teloomide) kogumikku, mis meenutavad sulgjaid lehti. Selle organi alumist, jämedamat osa, mis peaaegu ei erine varrest, nimetatakse r a h h i s e k s. Rahhiseid oli mitut tüüpi: radiaalsümmeetrilisi, lamedaid (bilateraalseid), neljakandilisi. Vastavalt sellele asetsesid peenemad külgharud ümberringi (radiaalselt), paljudel aga kaherealiselt, s. o. ühes tasapinnas. Dihhotoomne harunemine asendus dihhopodiaalsega. Tipmised oksad lamendusid sageli ning liitusid omavahel suuremal või vähemal määral, nii et kujunes primitiivne lehelabataoline moodustis. Rahhisele kinnituvate okste edasise lamendumise ning serviti liitumise tulemusena võisidki kujuneda hilisematele vormidele iseloomulikud lihtlehed.



Joonis 223. *Stauropteris:*

1 — osa taimest (*S. burntislandica*); *2* — mikrosporangium (*S. oldhamia*); *3* — megasporangium (*S. burntislandica*). (Surange, Scotti, Waltoni j.)

Tipmised sporangiumid olid tavaliselt 1—2,5 mm pikkused, sageli gruppidesse koondunud, moodustades primitiivse sooruse. Mõnel juhul olid sporangiumid omavahel sünangiumiks kokku kasvanud. Sporangiumid avanesid primitiivse rõnga abil. On leitud nii hetero- kui ka homospoorseid vorme.

Seltsist on teada palju esindajaid, mis kuuluvad mitmesse sugukonda, kuid üksikasjaliselt on senini kirjeldatud ainult väheseid liike.

Seigsõnajalalisi (***Zygopteridaceae***) on leitud mitmelt poolt ülemdevoni, karboni ja permi lademeist. Paremini on kirjeldatud seigsõnajalga (*Zygopteris*). Rahhiste alumised osad ümbritsesid kuni 1,5 sentimeetri jämedusi lisajuurtega kaetud varsi, mis koos moodustasid kuni 20 sentimeetri jämeduse ebatüve. Varre anatoomiline ehitus oli lihtne — keskel asetses aktinosteel. Kähekihilise seinaga ja rõngaga varustatud sporangiumid asetsesid grupiti koos suhteliselt jämedate harude tippudes (joonis 222).

Sugukond **ristsõnajalalised** (***Stauropteridaceae***) sisaldab ühe perekonna — ristsõnajala (*Stauropteris*'e), mille esindajaid on leitud karboni lademeist Lääne-Euroopas ja Põhja-Ameerikas. Varsi, mis olid tõenäoliselt maasisesed, pole leitud. Rekonstrueeritud on alusel dihhotoomselt harunenud radiaalsümmeetrilise ehitusega lehetaolised organid (joonis 223). Nende pearoole (rahhisele) kinnitusid külgharud paariti (harunesid juba alusel dihhotoomselt) kord ühele, kord teisele rahhise küljele. Iga okstepaari alusel asetses abilehetaoline moodustis. Pealt vaadates moodustasid nad risti, millest on tuletatud ka rühma nimi (*stauros* — rist).

Juhtkude koosnes kaldristi või H-tähe kujuliselt asetsevast puiduosast ning puidukiirte vahele jäävast niineosast. Kõige peenematesse okstesse ulatus üks juhtkimp. Nende okste tipul asetsesid üksikult sporangiumid — mikro- ja megasporangiumid eraldi. Ristsõnajalad olid heterospoorsed taimed.

Selts ürgsõnajalalaadsed — *Archaeopteridales*

Seltsis on teada üks sugukond — **ürgsõnajalalised** (***Archaeopteridaceae***), ühe perekonnaga — ürgsõnajalg (*Archaeopteris*). Esindajad olid väga laialt levinud devonis nii Euraasias kui ka Põhja-Ameerikas.

Ürgsõnajalalaadsed olid väikesed kahelisulgjate, dihhotoomselt rooduvate lehekestega heterospoorsed niiskete kasvukohtade taimed (joonis 224). Piklikud (kuni 2 mm pikkused) sporangiumid asetsesid samuti sulgjalt harunenud sporofüllidel.

Ürgsõnajalalaadseid vaadeldakse üleminekuvormidena primitiivsete sõnajalgade ja makrofüülsete paljasseemnetaimede vahel, kuigi neil mingeid seemnealgmeid veel ei esine.

ALAMKLASS EBAKEERDLEHIKUD — *EUFILICES (EUSPORANGIATAE)*

Siia alamklassi kuuluvad kaasaegsete sõnajalgade ürgsemad vormid. Terve hulk primitiivseid tunnuseid, nagu sporangiumi arenemine rakkude rühmast, selle mitmekihiline sein, tapetkihi arenemine sporangiumi seinarakkudest ja gametofüüdi ehitus, lubab neid pidada paleosoiliste sõnajalgade otsesteks järglasteks. Oluliseks erinevuseks päriskeerdlehikutest on ka see, et ebakeerdlehikute lehed ei ole noorena spiraalselt keerdunud.

Kaasajal kuulub siia kaks seltsi — *Ophioglossales* ja *Marattiales*, mille esindajail on primitiivsete tunnuste kõrval mitmeid kõrgemale arenemistasemele iseloomulikke tunnuseid. Mõlemaid seltse vaadeldakse mõnikord ka iseseisvate alamklassidena — *Ophioglossidae* ja *Marattiidae*.



Joonis 224. *Archaeopteris:*
1 — steriilne, *2* — fertiilne lehcosa (*A. latifolia*); *3* — *A. hibernica* leheosa; *4* — mikro- ja megaspoor. (Arnoldi, Schimperi j.)

Seltsi kuulub **maokeeleliste** (*Ophioglossaceae*) sugukond kolme perekonnaga (kokku ligi 90 liiki).

Maokeelelised on mitmeaastased, sageli igihaljad rohttaimed, kasvavad maapinnal ja troopikas ka epifüütidena. Maa all asetseb suhteliselt lühike, püstine või poolviltune risoom, millest arenevad maapealsed lehed. Risoom on lihakas, sellel puudub pärissõnajalalaadsetele iseloomulik hästi arenenud mehaaniline kude. Noores risoomis on juhtkude protosteeli tüüpi, mis hiljem läheb üle ektofloidseks sifonosteeliks. Paljudel esindajatel leidub säsirakkude vahel trahheiide nagu väljasurnud seigsõnajalalaadsetel. Sugukonna suuremad esindajad erinevad teistest kaasaegsetest sõnajalgadest kambiumi esinemise tõttu.

Juured on lihakad, nõrgalt dihhotoomselt või monopodiaalselt harunenud ja moodustavad mükoriisa.

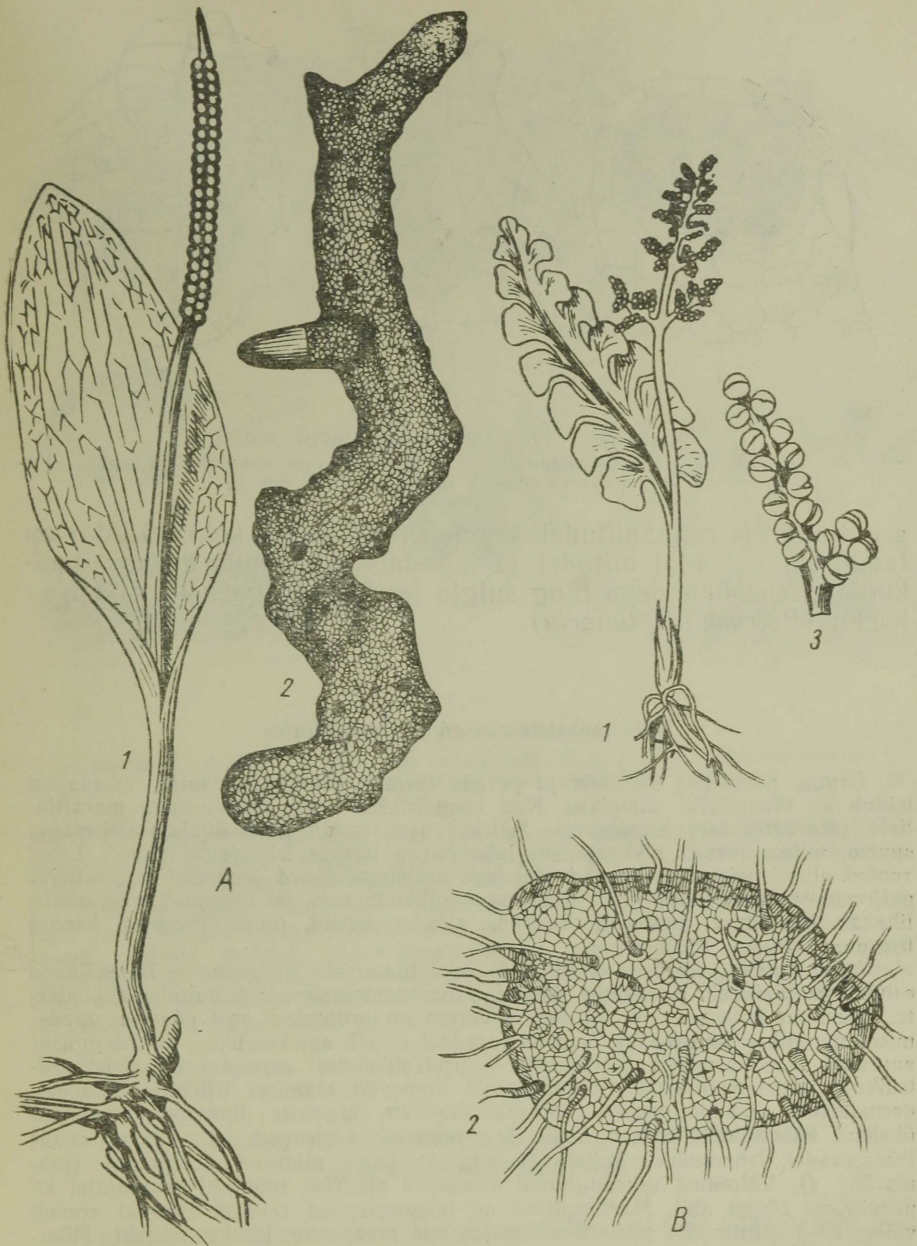
Maokeeleliste lehed on tavaliselt dihhotoomselt harunenud kaheks erinevaks osaks — sporangiume kandvaks fertiilseks ja assimileerivaks, steriilseks osaks. Kujult on nad varieeruvad — terved, liht- või liitsulgjad, sõrmjad; sageli on fertiilne leheosa redutseerunud (näiteks lihtmaokeelel — *Ophioglossum simplex*). Lehtede redutseerumine on seotud üleminekuga toitumisele mükoriisa abil. Anatoomiliselt on steriilne leheosa varjulehe tüüpi — diferentseerumata mesofülliga ja õhulõhedega ülemises ja alumises epidermis (joonis 225).

Kerajad, kuni 3 millimeetrise läbimõõduga sporangiumid asetsevad kahes reas, lühikeste külgharude tippudes (*Botrychium*), lehesegmenti peidetult või piki fertiilse leheosa serva (*Ophioglossum*). Iga sporangiumi juurde läheb juhtkimp, mis viitab sporangiumide kunagisele tipmisele asetusele ja seltsi primitiivsusele. Sporangiumis areneb 1500 kuni 15 000 spoori. Sporangiumid avanevad lõhe abil, mis tekib sporangiumi seinas asetsevate õhukeseseinaliste rakkude rebenemisel.

Protallium on maasisene, mitmeaastane, dihhotoomselt või ebaühtlaselt harunenud rakis, toitub mükoriisa abil. Ta võib areneda ka maapinnal. Sel juhul sisaldab eelleht klorofülli ning toitub autotroofselt. Gametofüüdi saprofüütne toitumine on tõenäoliselt evolutsiooni käigus kujunenud. Anteriidid on protalliumi koes; arhegoonid meenutavad osjade ja koldade arhegoone (joonis 226). Idu areneb aeglaselt; osal perekondadest moodustub suspensor, osal see puudub.

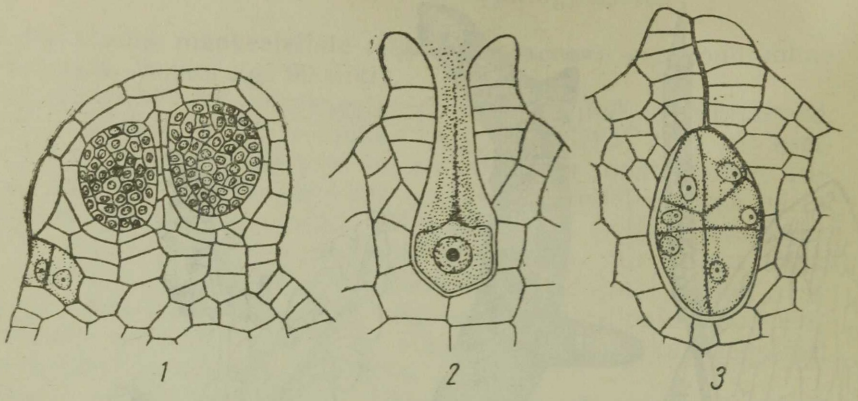
Monotüüpne *Helmithostachys*'e perekond on levinud Malaias ja Polüneesias. Kaks teist perekonda — maokeel (*Ophioglossum*) ja võtmehein (*Botrychium*) levivad kogu maakeral erilist majanduslikku ja taimkattelist tähtsust omamata.

Eestis on levinud lõhestumata lehelabaga harilik maokeel (*Ophioglossum vulgatum*). Rohkesti on teda Lääne-Eesti



Joonis 225. Maokeelelised:

A — Ophioglossum vulgatum: 1 — üldkuju (*a* — lehe steriilne, *b* — lehe fertiilne osa); *2* — protallium; *B — Botrychium lunaria. 1* — üldkuju; *2* — protallium; *3* — tükike lehe fertiilsest osast.



Joonis 226. Maokeeleliste gametangiumid:
1 — *Botrychium virginianum*'i anteriidid; *2* — *Ophioglossum vulgatum*'i arhegoon; *3* — *B. virginianum*'i embrüo. (Jeffrey, Bruchmanni j.)

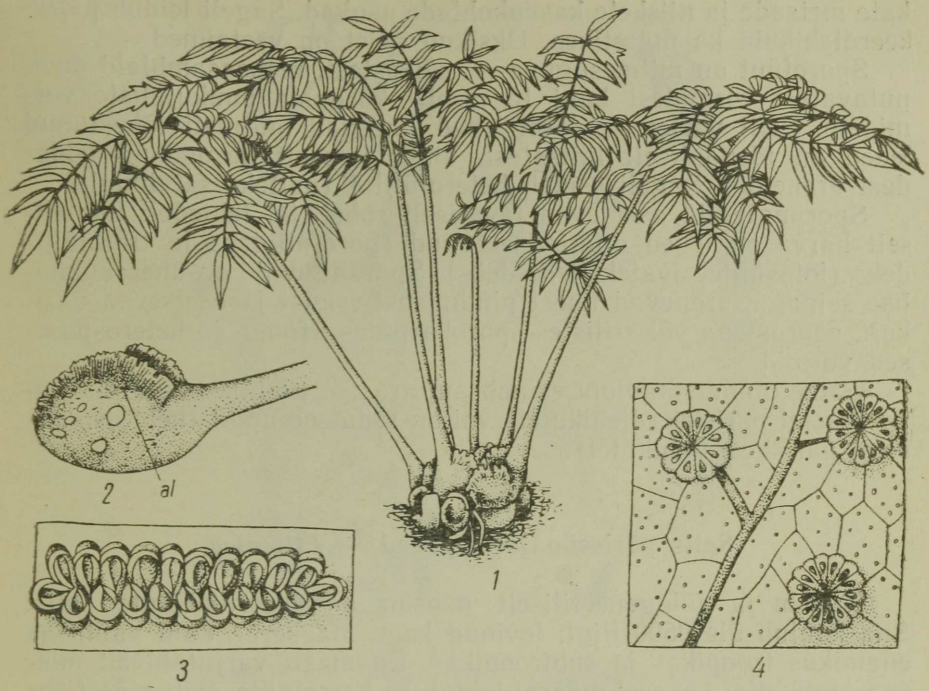
aruniitudel ja rannaniitudel. Võtmeheintest (meil kokku 6 liiki) on tavalisem kuivadel niitudel ja hõredais männikuis kasvav poolkuujate lehehõlmadega ning sulgja fertiilse osaga kuuvõtmehein (*Botrychium lunaria*).

Selts marattialaadsed — *Marattiales*

Ürgne, peamiselt karbonis ja permis levinud taimerühm, mille esindajaid leidub ka tänapäeval troopikas. Nad koondatakse kuue perekonnaga **marattialiste** (***Marattiaceae***) sugukonda. Väliselt sarnanevad pärissõnajalalaadsetega; suurte, mitme meetri pikkuste sulgjate, harva tervete lehtedega taimed. Leherootsu alusel esinevad tugevad abilehed, millel mõnikord arenevad vegetatiivse paljunemisvahendina pungad. Kuni meetripikkune vars on enamasti maa-alune, lihakas. Risoomist arenevad lihakad, väheharunevad, juurekarvadega kaetud lisajuured (joonis 227).

Anatoomilises ehituses on omapäraseks tunnuseks lüsigeensete limakäikude esinemine. Selliseid limakäike leidub paljasseemnetaimedest palmlehikulaadsetel. Steel on mitmesugune — noores varres on protosteel, mis edasises arenemises muutub sifonosteeliks. Suurtel vormidel esineb aga keerukas, mitmesuguses suuruses steeliharudega diktüosteel. Astriktrahheiidid sarnanevad päriskeerdlehikute juhtelementidega. Sporangiumid arenevad alumisel lehepinnal subepidermaalsete rakkude grupist. (Marattialaadsete organite tippudes puuduvad üksikud kiirdrakud.) Sünangiumid ja soorused asetsevad kas korrapäraselt leheservadel, leheroodude kohal või hajusalt kogu alumisel lehepinnal (joonis 227, *4*). Valminud sporangiumid avanevad pikilõhe, mõnedel esindajatel ka primitiivse rõnga abil. Marattialised on homospoorsed taimed. Eeosest areneb väike, 2—3 sentimeetri pikkune mitmeaastane maapealne lihakas eelleht. Mõnikord areneb eellehes ka seeneniidistik. Eellehe alumisel küljel arenevad anteriidid ja arhegoonid. Spermatosoidid on hulgaviburilised. Viljastatud munarakust areneb lihtne, varrest ja lehest koosnev idu, juur areneb hiljem endogeenselt.

Suurimad perekonnad on angiopteris (*Angiopteris*) ja marattia (*Marattia*). Angiopterise ligi 100 liigiga perekond on levinud troopilises Aasias.



Joonis 227. Marattialised:
1 — *Angiopteris erecta*; *2* — lehe alus abilehtedega (*al*); *3* — *A. crassipes*, soorus; *4* — *Cristensenia aesculifolia* sünangiumid. (Campelli, Engleri j.)

Põhja-Austraalias, Polüneesias ja Madagaskaril. Marattiad (ligi 60 liiki) on pantroopilise levikuga. Mõlema perekonna esindajad on tugevate kolmelisulgjate, kuni 7 meetri pikkuste lehtedega taimed.

Marattialaadseid tuletatakse iseseisva haruna algsõnajalalaadsetest. Mitmete tunnuste poolest sarnanevad nad maokeelelaadsetega (sporangiumid arenevad rakkude grupist, sporangiumisein on mitmekihiline, tapetkiht areneb seinarakkudest, esinevad abilehed), kuid erinevad sporangiumide asetuselt. Lehe ehitus ja mitmed anatoomilised tunnused (steeli ja trahheiidide ehitus) lähendavad marattialaadseid pärissõnajalalaadsetele.

ALAMKLASS PÄRISKEERDLEHIKUD — *LEPTOFILICES (LEPTOSPORANGIATAE)*

Tänapäeval suurim keerdlehikute rühm — ligi 10 000 liiki 270 perekonnast. Paljud esindajad on tuntud juba karbonist, rohkem permist ja ülemtriiasest.

Päriskeerdlehikud on mitmeaastased rohttaimed, levinud kogu maakeral. Rohkesti leidub neid troopikas, kus nad kasvavad epifüütidena või maapinnal. Parasvöötme liigid on enamasti varju-

kate metsade ja niiskete kasvukohtade asukad. Sageli leidub päriskeerdlehikuid ka mäestikes. Üksikud neist on veetaimed.

Sporofüüt on mitmesugune — väikestest, maksasamblaid meenutavatest vormidest kuni 15 meetri kõrguste puukujuliste vormideni. Eriti varieeruvad on lehed. Sulgjad, mitmeti lõhestunud lehed on tõenäoliselt lihtsatest, dihhotoomselt harunenud lehtedest arenenud. Sageli esineb heterofülliat (näiteks salviinial).

Sporangiumid asetsevad tavaliselt rohelistel lehtedel. Suhteliselt harva on lehed diferentseerunud sporofüllideks ja trofofüllideks (fotosünteesivateks lehtedeks). Sporangiumid on üherakukihilise seinaga, arenevad ühest pindmisest rakust ja asetsevad üksikult, soorustena või erilistes sporokarpides. Homo- ja heterospoorsed vormid.

Gametofüüdistaadium esineb autotroofse protalliumina (homospoorsetel päriskeerdlehikutel) või on redutseerunud (heterospoorsetel päriskeerdlehikutel).

Selts pärissõnajalalaadsed — *Filicales*

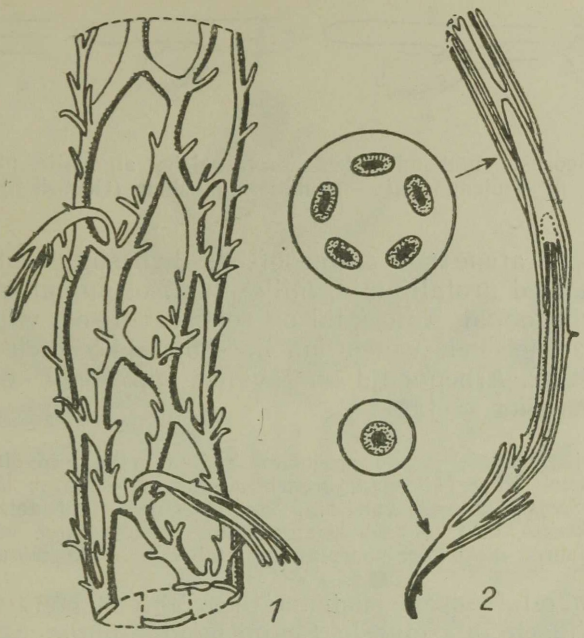
Suurim ja fülogeneetiliselt noorim päriskeerdlehikute selts. Siia kuulub üle 9500 liigi; levinud kogu maakeral, kuid valdavas enamikus troopikas ja subtroopikas. Enamasti varjutaluvad metsamesofüüdid; vähesel määral leidub ka kserofüüte, eriti mäestikes ja kaljupragudes. Troopilistest liikidest on paljud epifüüdid.

Pärissõnajalalaadsete fossiile on leitud rohkesti triiasest, permist, üksikuid isegi karbonist. Paljud sugukonnad on välja kujunenud arvatavasti kriidis.

Vegetatiivsetest organitest on varred tavaliselt nõrgalt arenenud, maasisesed, ulatudes mõnikord ka maapinnale. Sel puhul on nad kaetud vanade leherootsude, sõkalsoomuste ja lisajuurtega. Lehtede kuju ja suurus varieerub. Primitiivsetel esindajatel on dihhotoomselt rooduvad lehed, enamikul pärissõnajalalaadsetest on aga hästi arenenud pearooga liht- või liitsulgjad lehed, kus külgrood moodustavad füsioloogiliselt täiuslikuma roodudevõrgu, võrreldes teiste keerdlehikute esindajatega.

Seltsile on iseloomulik hästi arenenud polütsükliline diktüosteel (polüsteel) (joonis 228). Noortes vartes ning juurtes, samuti primitiivsetel esindajatel esineb lihtsamat tüüpi protosteel või sifonosteel. Juhtelementideks on suhteliselt lihtsad astriktrahheiidid, ainult kilpjalgadel on leitud primitiivsete astriktrahheide sarnaseid sooni.

Sporangiumid on õhukese ühekihilise looriga (induusiumiga) kaetud või loorita soorustesse koondunud, mis ürgsematel vormidel asetsevad lehe eri segmentidel tipmiselt. Evolutsiooni käigus on osa lehti jäänud steriilseks — täitma fotosünteesi ülesannet, teised kannavad sooruseid. Seltsile kõige tavalisem sooruste asetus

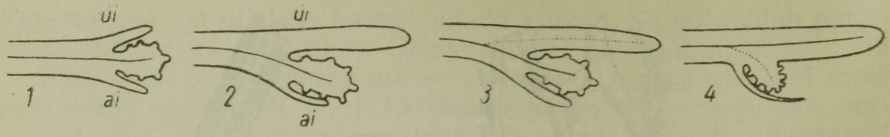


Joonis 228. Sugasõnajala (*Dryopteris cristata*) diktüosteel.

1 — külgvaates; *2* — protosteeli üleminek diktüosteeliks varre erineval kõrgusel. (Trolli j.)

on fotosünteesiva lehe servadel või alumisel pinnal (joonis 229). Lihtsamat tüüpi soorustes on vähe samaaegselt valmivaid sporangiume, mis asetsevad enam-vähem ühes tasapinnas. Arenemise jooksul on sporangiumide arv sooruses suurenenud. Et nad mahuksid vartega kinnituma, tekkis väljakasve — p l a t s e n t a, kuhu ulatub juhtkimp. Sellistes soorustes ei valmi kõik sporangiumid korraga, mistõttu ka eoste levimine toimub pikema perioodi jooksul. Soorust kattev loor areneb lehe epidermirakkudest või platsentast; ta on kas lihtne (soorust rõngana ümbritsev), ühelt poolt üle sooruse ulatuv või vihmavarjutaoline (keskelt platsentale kinnituv) (joonis 235).

Sporangium avaneb r õ n g a (annuluse) abil, mille moodustab U-kujuliselt paksenenud seintega, sporangiumi $^2/_3$ ulatuses ümbritsev rakkude rida. Rakuturgori langedes sopistuvad ülemised seinad sisse, rõngas tõmbub sirgu ja rebib sporangiumi seina katki sealt, kus rõngast ei ole, nn. s u u d m e (stoomiumi) kohalt. Eosed paisatakse hooga eemale. Mida täiuslikum on sporangiumide avanemis- ning levitamismehhanism, seda vähem areneb neis spoore.



Joonis 229. Sooruste nihkumine lehe servalt lehe alumisele pinnale (*1—4*): *üi* — ülemine, *ai* — alumine induusium. (Goebeli j.)

Spooridest arenevad autotroofsed, kahesugulised, enamasti südamekujulised protalliumid, mille alumisel pinnal tekivad anteriidid ja arhegoonid. Anteriidid on rohkearvulised, väikesed, spermatosoide areneb neis vähem kui lihtsamatel keerdlehikutel, mõnel juhul ainult 32. Arhegoonid on tavalise ehitusega, eellehe koest väljaulatuva pika kaelaga.

Sügoodi jagunemine ja idu arenemine toimub palju kiiremini kui näiteks maokeelelaadsetel. Kõige kiiremini areneb idujuur, mis tungib läbi arhegooniseina mulda. Seejärel pikeneb vars ning kasvab esimene leht. Jala abil kinnitub idu eellehe koesse, kust ta saab esialgu toitu. Idujuur sureb varakult, varrel arenevad lisajuured ning noor sporofüüt muutub iseseisvaks taimeks.

Pärissõnajalalaadsete süstemaatika tugineb põhiliselt sporangiumide ehitusele ja asetusele. Senini puudub ühtne, üldist tunnustust leidnud süsteem. Tavaliselt eraldatakse 10—11 sugukonda, millest käesolevas õpikus käsitletakse olulisemaid.

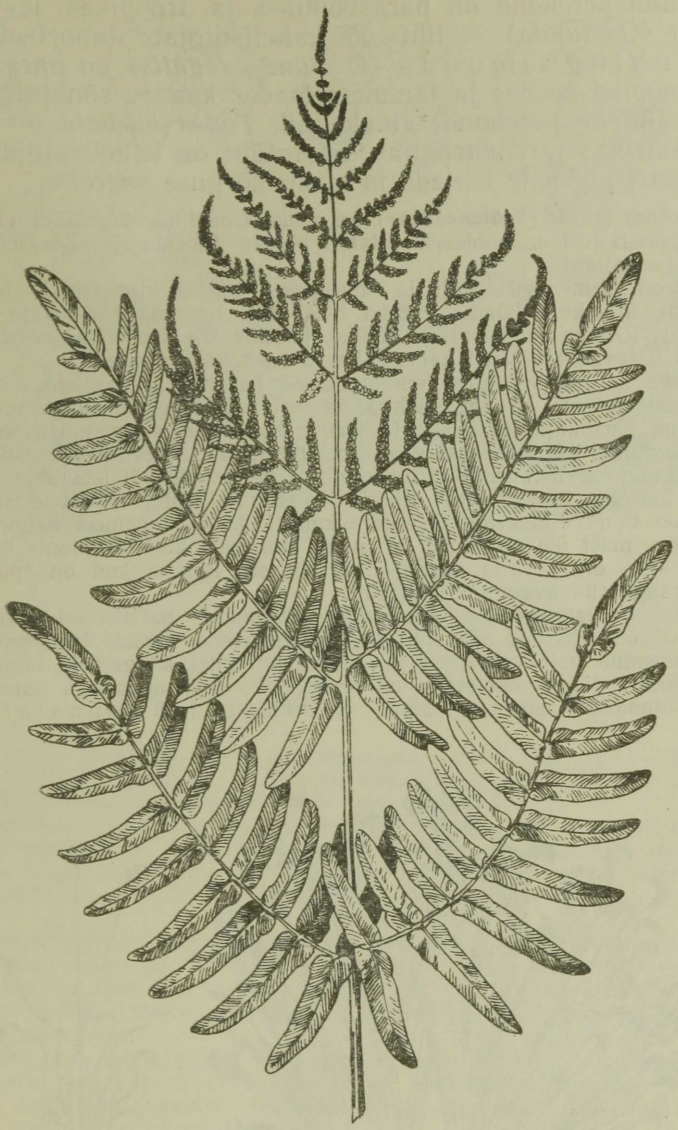
Osmundaliste (***Osmundaceae***) sugukond on üks vanimaid pärissõnajalalaadsete sugukondi. Fossiile on teada juba permist. Keskaegkonnas olid osmundalised laialt levinud ning etendasid tolleaegses taimkattes tähtsat osa. Viimasel ajal käsitletakse sugukonda ka iseseisva seltsina — *Osmundales*.

Osmundalised on mitmeaastased, harilikult lühikese jämeda varre ja suurte sulgjate liitlehtedega taimed. Vart katavad vanad leherootsud ja rohked lisajuured. Parasvöötme esindajail on vars enamasti maasisene, kuid troopilistel liikidel (näiteks *Todea*) on varred maapealsed, paari meetri kõrgused.

Lehed on liht- või kahelisulgjad, nahkjad või väga õhukesed, mõnerakukihilised. Sporangiumid asetsevad grupiti lehtede alumisel pinnal. Tüüpilisi sooruseid siin veel ei teki.

Osmunda perekonna liikidel esineb lehtede dimorfism: osa lehesegmente (sulglehekesi) on steriilsed, assimileerivad, osa lehesegmente on muundunud fertiilseks, neis arenevad ainult sporangiumid, lehelaba on sel puhul tavaliselt redutseerunud (näiteks *Osmunda regalis*, joonis 230); teistel (*O. cinnamomea*'l) on kogu leht jäänud sporofülliks.

Sporangiumid on üherakukihilise seinaga, lihtsa, paksukestalistest rakkudest rõngaga nagu marattialistel. Sporangiumide arenemine nii ühest epidermirakust kui ka rakkude rühmast on vahepealseks tunnuseks eba- ja päriskeerdlehikute vahel.



Joonis 230. *Osmunda regalis* (lehe tipus fertiilne osa).

Eosed arenevad kiiresti (24 tunni jooksul). Lamedad, kuni 5 cm pikkused eellehed sarnanevad marattialiste eellehtedega. Neis on leitud ka endotroofseid seeneniite. Anteriidid ja arhegoonid asetsevad pindmiselt eellehe alumisel küljel. Iduosad diferentseeruvad suhteliselt hilja, mis on üheks primitiivsuse tunnuseks.

Tuntuim perekond on parasvöötmes ja troopikas leviv osmunda (*Osmunda*) — liht- või kahelisulgjate dimorfsete lehtedega. Kuningosmunda (*Osmunda regalis*) on parasvöötme ja subtroopika soodes ja tammemetsades kasvav sõnajalg. *Todea* on monotüüpne perekond; ainuke liik *Todea barbata* on levinud Lõuna-Aafrikas ja Austraalias. Sporofüüt on kahelisulgjate, kuni kahe meetri pikkuste lehtede ja meetrikõrguse varrega.

Lõhissõnajalalised (***Schizaeaceae***) on väike troopiline sugukond (160 liiki). Levinud peamiselt lõunapoolkeral, ulatub põhjas Florida ja Texaseni, Madagaskarini ja Indiani.

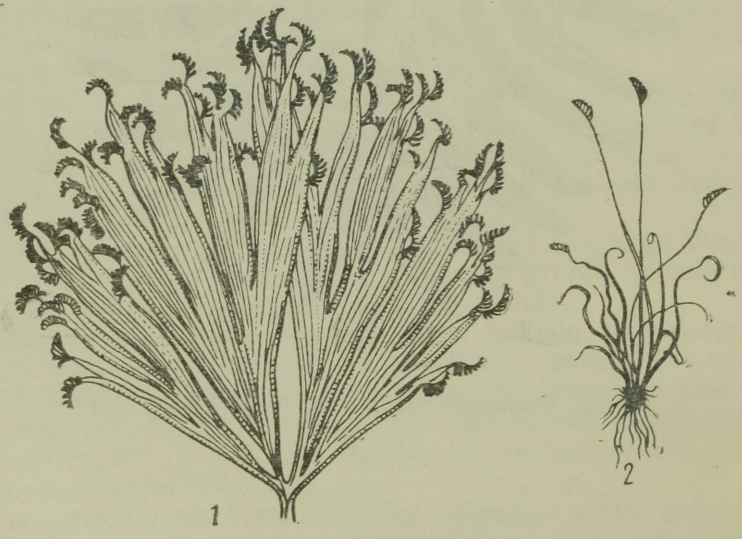
Lehed on mitmesuguse kuju ja suurusega — mõne meetri pikkustest (*Schizaea*) kuni üle kolmekümne meetri ulatuvate, liaanina roomavate lehtedeni (*Lycodium*). Risoom on harilikult lühike, püstine või horisontaalne. Leheroodu ja risoomi katavad tavaliselt karvad, harva ka sõkalsoomused.

Lehelaba on mitmesugune: dihhotoomselt harunevate roodudega, terve või dihhotoomselt jagune lihtleht, dihhopodiaalselt või sulgjalt harunenud liitleht. Lehelaba on harilikult steriilseks ja fertiilseks osaks jagunenud (joonis 231).

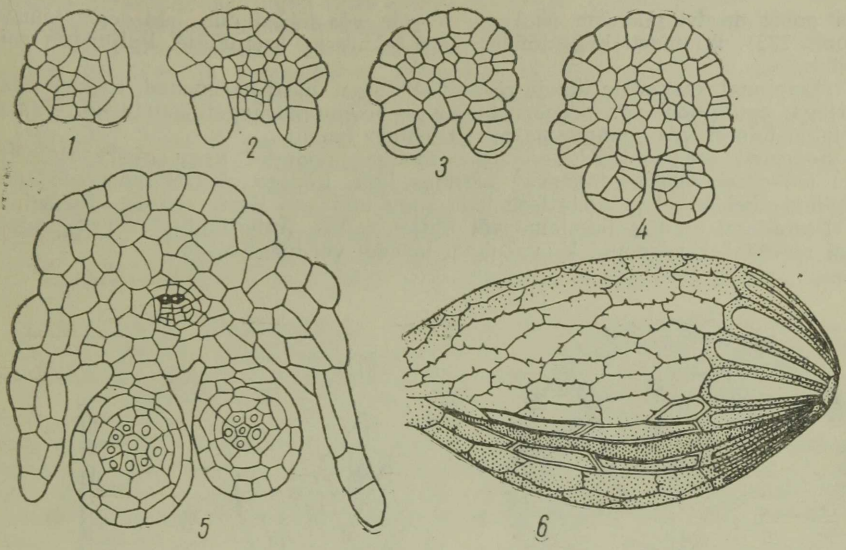
Sporangiumid ei moodusta veel sooruseid; nad asetsevad harilikult lehe alumisel pinnal serva lähedal ja on kaetud leheservaga või leherakkudest moodustunud kattega (ebalooriga). Kõigil lõhissõnajalalistel arenevad sporangiumid leheroo tipus asetsevatest servarakkudest, kuid arenemise käigus kasvab lehelaba serv neist üle ning nad nihkuvad alumisele küljele (joonis 232). Sporangiumid ise on jämeda varrega, massiivsed. Rõngarakud on sporangiumi tipus, sporangiumid avanevad lõhe abil.

Eellehed on lamedad rakised, kuid lõhissõnajala perekonnal niitjad. Niitjad eellehed on tekkinud tõenäoliselt kohastumisena niiskes keskkonnas, kusjuures arenemine pole esialgsest niitjast staadiumist kaugemale läinud.

Sugukonna tüüpperekonnaks on lõunapoolkera troopikas ja parasvöötmes leviv, dihhotoomselt harunenud dimorfsete lehtedega lõhissõnajalg (*Schi-*



Joonis 231. Lõhissõnajalalised:
1 — *Schizaea elegans*'i leht; *2* — *S. pusilla*. (Lotsy, Eamesi j.)



Joonis 232. Lõhissõnajalaliste sporangiumide arenemine:
1—5 Schizaea rupestris; *6 — S. bifida* täiskasvanud sporangium (avaneb pikilõhega). (Boweri, Smithi j.)

zaea). Põhja-Ameerikas levib põhjapoolkera ainuke liik p i s i - l õ h i s s õ n a j a l g (*Schizaea pusilla*) — niitjate, mõne sentimeetri pikkuste steriilsete ja pikemate fertiilsete lehesegmentidega taim (joonis 231, *2*).

Suurim perekond (ligi 90 liiki) on *Aneimia*. Levinud enamasti troopika kuivemates piirkondades. Sporofüüt tavaliselt sulgjate fertiilsete ja steriilsete leheosadega. *Lygodium*'i perekonna esindajad on troopikas ja subtroopikas levivad liaanid pikkade (15—30 meetrit) dihhotoomselt või sulgjalt harunevate lehtedega.

Gleiheenialiste (***Gleicheniaceae***) sugukond on nagu eelmisedki fülogeneetiliselt vana sugukond. Fossiilsete leidude järgi otsustades olid sugukonna esindajad levinud eriti ulatuslikult triiases (Gröönimaal, Kesk-Aasias, Euroopas). Kaasajal on ligi 130 liigiga sugukond levinud peamiselt troopikas ja lõunapoolkera parasvöötmes.

Lehed on suured, mõnel liigil mitme meetri pikkused kaheli-kolmelisulgjad, väga harva lihtsulgjad Lehe pearood on sageli ebadihhotoomselt harunenud. See on tingitud tipukasvu katkemisest, kusjuures kasvu jätkavad külgpungad, millest arenevad uued sulgjad harud.

Lehtede alumisel pinnal asetsevad külgroodude kohal loorita soorused, milles on vähe sporangiume, kuid seetõttu areneb igas sporangiumis palju eoseid (kuni 1024). Sporangiumi ümbritseb pidev rõngas, ainult sporangiumi tipus on mõni õhukeseseinaline rakk, kust sporangiumisein rebeneb lõheks.

Protallium sarnaneb marattia ja osmundaliste gametofüüdiga nii arenemiselt kui ehituselt.

Gleicheniaceae sugukond kuulub koos osmundaliste ja lõhissõnajalalistega seltsi primitiivsemate sugukondade hulka, kuigi esineb ka tüsistunud tunnuseid (lehtede monomorfism, sporangiumide koondumine soorustesse).

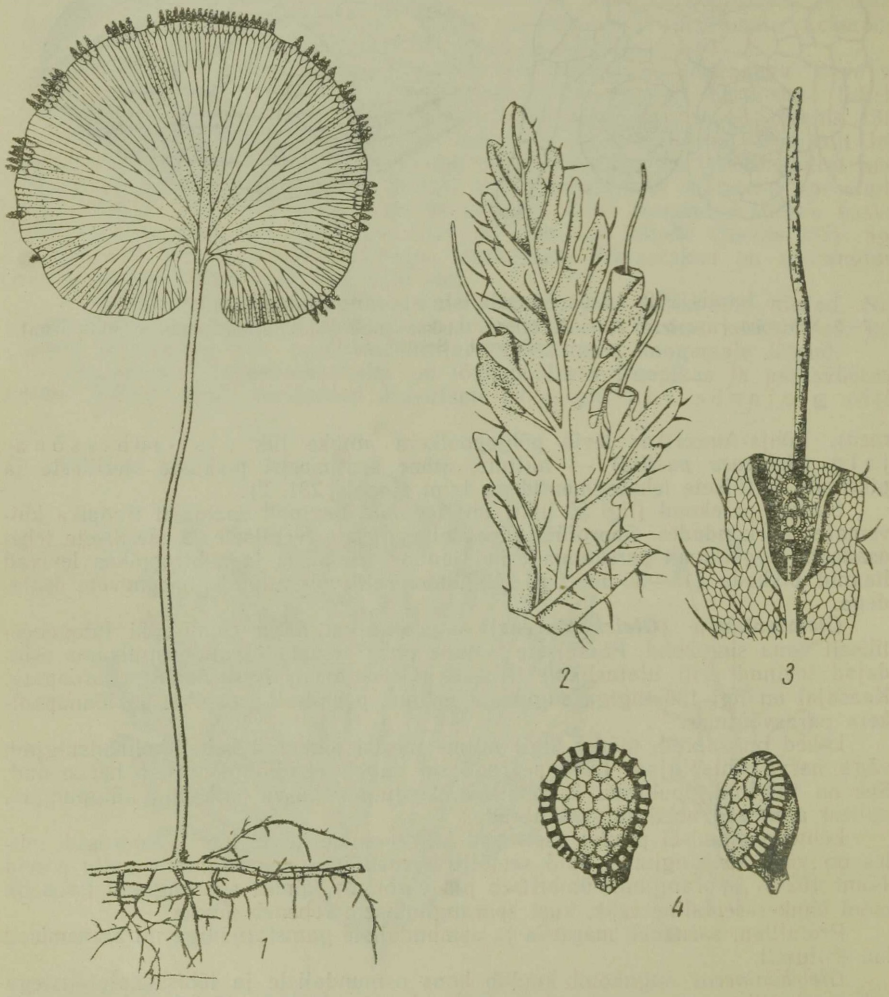
Nahksõnajalaliste (***Hymenophyllaceae***) sugukonda kuulub ligi 650 subtroopika ja troopika mäestike vihmametsade liiki. Nad on mõne millimeetri

kuni poole meetri pikkuste õhukeste tervete või lõhestunud lehtedega taimed (joonis 233). Enamasti hügrofüüdid, kuid leidub ka kserofüüte. Paljud on epifüüdid.

Maapinnal kasvavate liikide risoom on tugev, hästi harunenud, rohkete lisajuurtega; epifüütidel aga peenem, kusjuures lisajuured sageli puuduvad. Viimasel juhul toimub vee imamine peamiselt lehtede kaudu.

Soorused arenevad leheservadest, roodude tippudes nagu gleiheenialistel. Neid ümbritseb lehekoest kasvav karikjas loor. Rõngas asetseb poolviltu sporangiumi ühel küljel ja ümbritseb teda kogu ulatuses. Eoste arv on vähenenud.

Protallium on kas lai, lame või lintjas tallus. Anteriidid arenevad protalliumi servadel, arhegoonid kasvukuhiku lähedal või külgharudel.



Joonis 233. Nahksõnajalalised:

1 — *Trichomanes reniforme*; *2* — *T. alatum*'i leht soorustega; *3* — läbilõige soorusest; *4* — *Hymenophyllum tundbridgense* sporangium. (Baueri j.)

Sugukonnas on kaks tähtsamat perekonda. Nahksõnajala (*Hymenophyllum*) perekonna 300 liigist levib enamik troopikas. Euroopas esineb *H. tundbridgense*, Nõukogude Liidus leidub teda Batumi lähedal. Nahksõnajalgade loor on kahekõlmaline, platsenta lühike. Perekond *Trichomanes* (350 liiki) on samuti levinud troopikas ja subtroopikas. Induusium karikjas, pikenenud platsentale kinnitub rohkesti sporangiume. Sporofüüt väga varieeruv, mono- ja dimorfsete lehtedega. Ida-Aasias (Nõukogude Liidus Ussuurimaal), India ookeani saartel, Madagaskaril leviv *T. parvulum*'i sporofüüt on kuni 2,5 sentimeetri pikkuste lehvikroodsete lehtedega. Mitmetisulgjate lehtedega *T. radicans* levib kogu maakera troopilistel aladel, ulatudes põhjapoolkeral liirimaani ja Jaapanini.

Nahksõnajalalised on fülogeneetiliselt lähedased gleiheenialistele ja lõhissõnajalalistele. Sporofüüdi ja gametofüüdi ehitus ja arenemine on sarnane lõhissõnajalalistega, kuid anteriidi ja sporangiumi ehituses on rohkem ühiseid tunnuseid gleiheenialistega. Need kolm sugukonda on tõenäoliselt ühisest tüvest arenenud.

Diksoonialiste (***Dicksoniaceae***) sugukonna esindajad on puukujulised, peamiselt troopikas ja lõunapoolkera parasvöötmes levivad taimed. Tüvekujulist vart ümbritsevad surnud leherootsud, katavad karvad ja lisajuured. Varresteel on juba keeruline diktüosteel. Suured kaheli- kuni neljalisulgjad lehed on rosetina varre ülemisse ossa koondunud. Lehed on monomorfsed või on osa segmente fertiilsed, osa steriilsed. Soorused arenevad servmiselt roodude tippudes, ümbritsetud karikja või kahelihõlmise induusiumiga nagu nahksõnajalalistel. Sporangiumid kinnituvad platsentale pika varre abil: nad on enamasti hästi arenenud suudmega ja avanevad sooruses järk-järgult ristlõhe abil. Eelleht on lame, südamekujuline.

Diksoonialisi on ligi 40 liiki, suurima perekonna diksoonia (*Dicksonia*) liigid on levinud peamiselt Austraalias. Tuntuim on kuni Tasmaaniani ulatuv *D. antarctica*. Perekonnast *Cibotium* kultiveeritakse Kesk-Ameerikas liiki *C. scheidei* varres olevate tugevate kiudude tõttu.

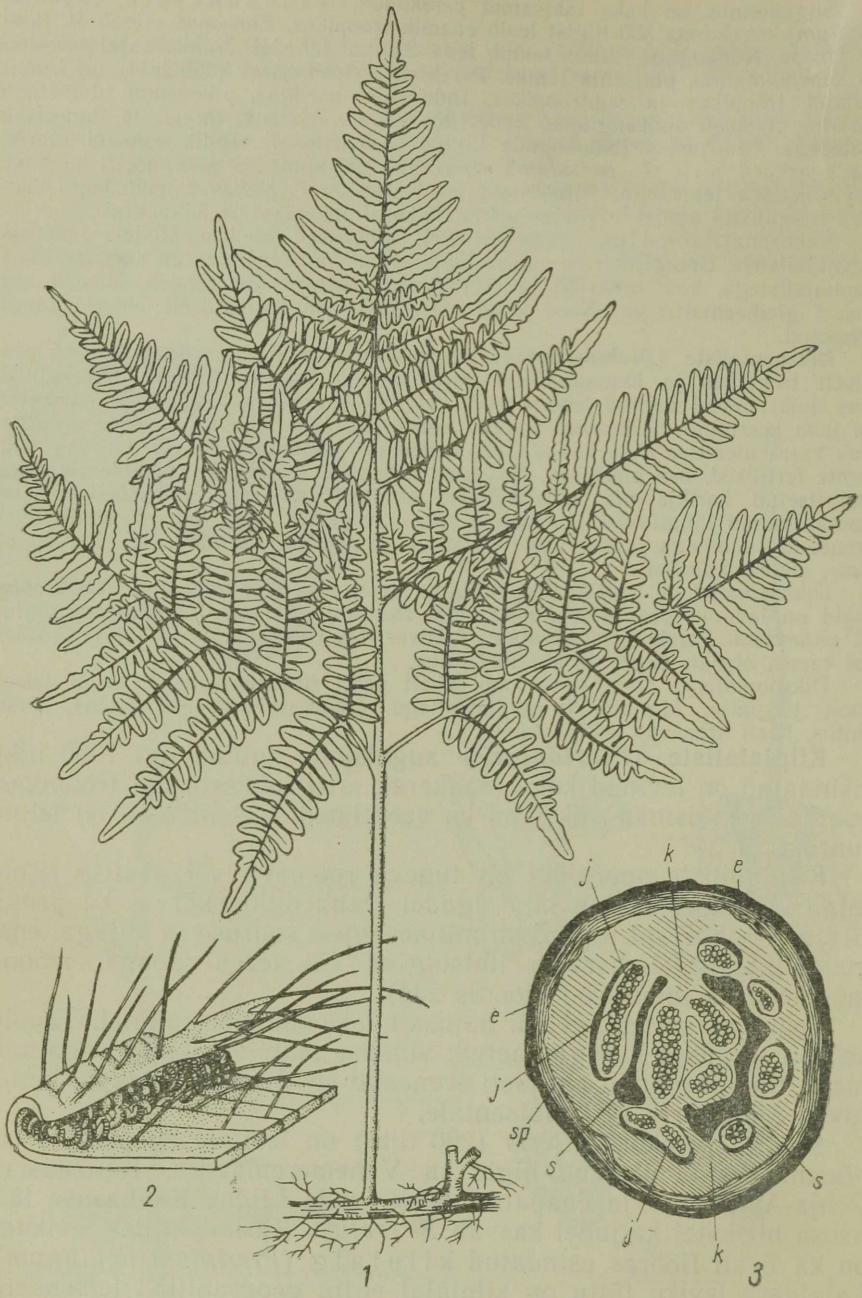
Diksoonialistel on ühiseid jooni ühelt poolt nahksõnajalalistega ja teiselt poolt järgmise, kilpjalaliste sugukonnaga (sooruste servmine asetus, nende ehitus, hästi arenenud diktüosteel).

Kilpjalaliste (***Pteridaceae***) sugukonda kuulub ligi 1300 liiki. Esindajad on levinud kogu maakeral, eriti rohkesti aga troopikas; enamikus maismaa-, üksikud ka veetaimed. Fossiilidena on leitud juurast.

Kilpjalaliste sporofüüt on tugeva roomava või püstise risoomiga. Juhtkoes leidub kilpjalgadel trahheiidide kõrval ka primitiivseid trahheesid. Lehed on mitmesuguse suuruse ja kujuga, enamasti liitsulgjad, harvem lihtsulgjad või terve labaga, mono-, mõnikord ka dimorfsed (joonis 234).

Soorused servmised või hajusalt lehe alumisel pinnal. Tavaliselt on soorused looriga kaetud; viimase taandarenemisel aga katmata. Sporangiumid on hästi arenenud suudme ja rõngaga, kinnituvad pika varre abil platsentale.

Suurim perekond *Pteris* (280 liiki) on levinud enamasti troopikamaades ja üksikud liigid ka Vahemeremaades, Kaukaasias, Põhja-Ameerikas ja Jaapanis. Nõukogude Liidus Kaukasuse lääneosa niisketel kaljudel kasvab *P. cretica*. Kosmopoliitse levikuga on ka Eesti flooras esindatud kilpjalg (*Pteridium aquilinum*). Laialdase leviku tõttu on kilpjalal palju geograafilisi teisendeid, mida käsitletakse ka iseseisvate liikidena. Kilpjalg on tugeva roomava risoomiga ja üldkujult kolmnurkse kaheli-kolmelisulgja lehelabaga, enamasti raiesmikes, kuivades metsades ja teeserva-



Joonis 234. Kilpjalg (*Pteridium aquilinum*):

1 — leht; *2* — lehe serv induusiumi ja sporangiumidega; *3* — läbilõige risoomist: *e* — epiderm, *sp* — sklerenhüüm, *k* — koor, *j* — juhtkimp, *s* — sisemised sklerenhüümplaadid. (Tahtadžjani, Schenki j.)

del kasvav taim. Sõorused asetsevad ridamisi lehe servas, kaetud loori ja noorena ka allakäändunud leheservaga. Kilpjala risoom on tärkliserikas, mistõttu seda kasutatakse toiduks näiteks Jaapanis, Austraalias ja Lõuna-Ameerikas. Ka noori lehti tarvitatakse Kaug-Idas toiduks. Tegelikult sisaldab risoom alkaloide ja sinihapet ning lehed mürgiseid parkhappeid, mistõttu kilpjalg kuulub mürktaimede hulka. Kariloomadel ja hobustel võib kilpjala söömisest esineda mürgistumist. Mitmete aluseliste omadustega ainete sisalduse tõttu vahutab kilpjala risoom veega pesemisel.

Omapärane on väike 5 liigiga troopiline *Ceratopteris*'e perekond, mille esindajad on tõelised hügrofüüdid — vee- ja sootaimed. Lehed on selgelt dimorfsed, steriilsetel lehtedel areneb hulgaliselt lisapungi, mille abil toimub vegetatiivne paljunemine. Sageli kasvatatakse *Ceratopteris*'e liike akvaariumides ja basseinides.

Kilpjalalised on põlvnenud tõenäoliselt diksoonialistega ühisest harust või isegi otse primitiivsetest diksoonialistest.

Sõnajalaliste (***Aspidiaceae***) * kuni 3200 liigiga sugukond on pärissõnajalalaadsete seltsis suurim.

Esindajad on levinud kogu maakeral, eriti rohkesti troopikas ja lähistroopikas. Fülogeneetiliselt on sõnajalalised eelmistega võrreldes noorem sugukond.

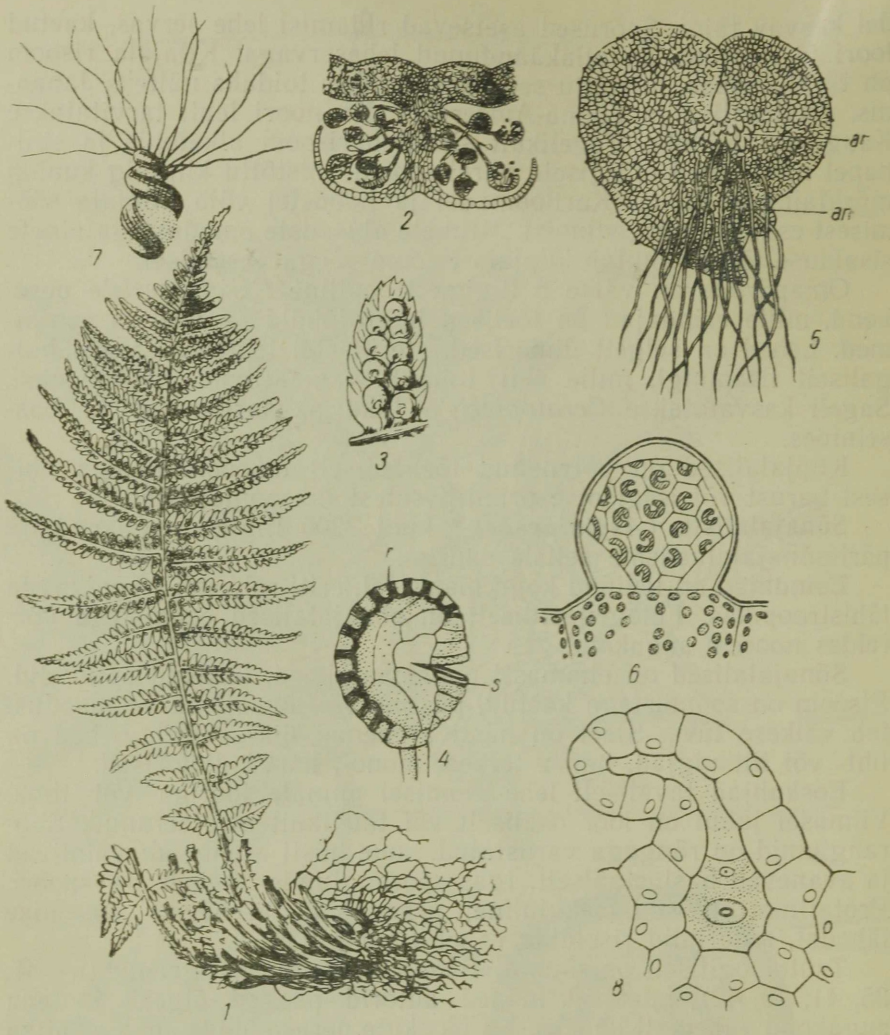
Sõnajalalised on enamasti maismaataimed, üksikud epifüüdid. Risoom on soomustega kaetud, püstine või tõusev, harva moodustab väikese tüve. Steel on hästi arenenud diktüosteel. Lehed on liht- või liitsulgjad, harva terved, mono-, harva dimorfsed.

Eoskuhjad tavaliselt lehe alumisel pinnal, looriga või ilma. Viimasel juhul on loor osaliselt või täielikult atrofeerunud. Sporangiumid on rõngaga varustatud, suue hästi arenenud; valmivad ja avanevad basipetaalselt. Igas sporangiumis areneb 64 spoori. Protallium on südamekujuline, arhegoonid arenevad sisselõike lähedal, anteriidid risoidide vahel (joonis 235).

Tsütoloogiliselt on sõnajalaliste sugukond heterogeenne (n=31, 35, 41, 40, 42), mistõttu mõned autorid peavad õigeks jaotada sugukond vähemalt kaheks. Ka üksikute perekondade süstemaatika pole lõplikult läbi töötatud.

Seni suurim (üle 500 liigi) sõnajala kollektiivperekond on jaotatud mitmeks iseseisvaks perekonnaks. Meie metsades on tavalised kolmetiste lehtedega habras harilik kolmissõnajalg (*Gymnocarpium dryopteris*), mets-soosõnajalg (*Thelypteris phegopteris*) ja suga-sõnajalg (*Dryopteris cristata*). Madalsoodes ja kaldavõsastikes kasvab harilik soosõnajalg (*Thelypteris palustris*). Üsna sageli leidub ka meetripikkuste lehtede ja neerja looriga maarjasõnajalga (*D. filix-mas*).

* «Eesti NSV flooras» ja «Eesti taimede määrajas» käsitletakse sõnajalaliste (*Polypodiaceae*) sugukonda laiapiiriliselt; see sisaldab kilpjalaliste, sõnajalaliste (kitsamas mõttes), raunjalaliste ja imaraliste sugukondi.



Joonis 235. Maarjasõnajalg (*Dryopteris filix-mas*):
1 — üldkuju; *2* — läbilõige soorusest; *3* — sulgleheke soorustega; *4* — sporangium (*r* — rõngas, *s* — suue); *5* — protallium (*ar* — arhegoonid, *an* — anteriidid); *6* — anteriid; *7* — spermatosoid ja *8* — arhegoon suurendatult. (Strasburgeri, Kny, Trolli j.)

Maarjasõnajala risoom on mürgine ning selle ekstrakti kasutatakse paelusside vastu. Farmaatsias tuntud *Rhizoma Filicis maris* nime all. Meil peetakse risoomi nädaohtlikuks kariloomadele, eriti sigadele.

Suur (600 liiki) ja laialt levinud on naistesõnajala perekond (*Athyrium*). Soorused on piklikud, loor kinnitub servast,

harva rudimenteerunud. Meie tavalisim sõnajalaline on kogu põhjapoolkeral leviv naistesõnajalg (*A. filix-femina*). Kaug-Idas tarvitatakse noori lehti pärast kupatamist toiduks. Risoomi kasutatakse ka paelusside-vastase vahendina.

Üle meetri kõrguste lehterjalt asetsevate dimorfsete lehtedega on laanesõnajalg (*Matteuccia struthiopteris*, tahvel VI, *1*). Sporofüllid arenevad trofofüllide lehtri keskel. Levinud põhjapoolses Euraasias ja Ameerikas. Risoomi keedist kasutatakse rahvameditsiinis sooltenugiliste ja lutikate hävitamiseks. Mõnel pool Kaug-Idas tarvitatakse noorte lehtede rootsusid pärast kupatamist toiduks. Väga sageli kasvatatakse laanesõnajalga dekoratiivtaimena.

Raunjalaliste (*Aspleniaceae*) sugukond sisaldab üle 700 troopikas ja parasvöötmes leviva liigi. Enamasti maas kasvavad liigid, kuid leidub ka epifüüte. Risoom roomav või püstine, lehed terved või sulgjad. Soorused asetsevad piki leheroodu, piklikud, enamasti looriga kaetud.

Perekond raunjalg (*Asplenium*) on levinud kogu maakera troopikas ja parasvöötmes. Paljud neist on epifüüdid. Lääne-Eestis esineb kohati müür-raunjalga (*A. ruta-muraria*, tahvel VI, *2*) ja pruun-raunjalga (*A. trichomanes*).

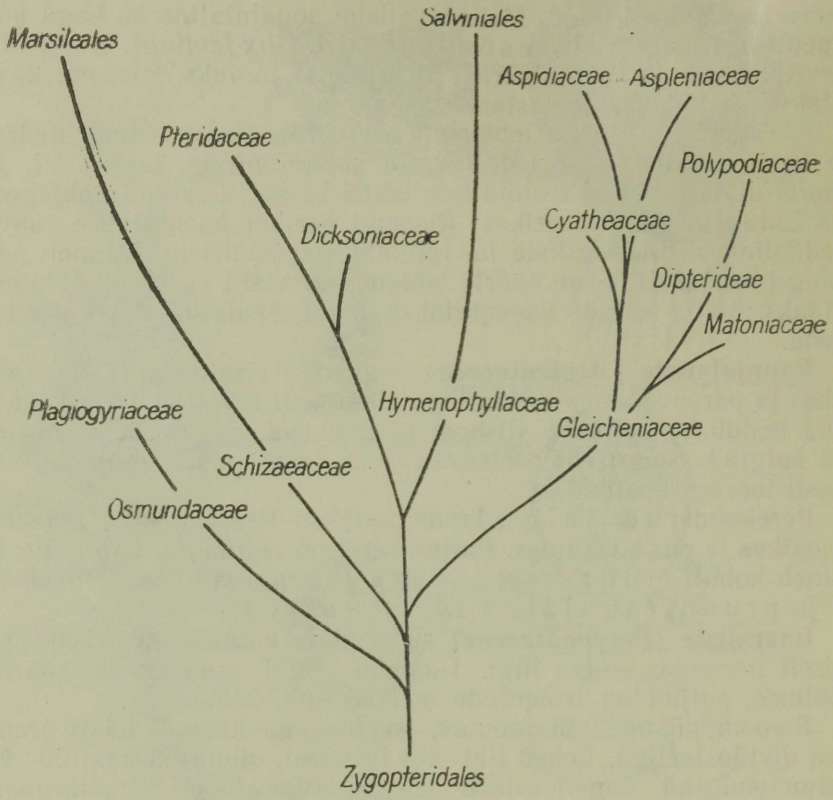
Imaraliste (*Polypodiaceae*) sugukonda kuulub üle 1200 peamiselt troopikas leviva liigi. Üksikud liigid esinevad ka parasvöötmes, paljud on troopiliste metsad epifüüdid.

Risoom püstine või roomav, soomustega kaetud, hästi arenenud diktüosteeliga. Lehed liht- või liitlehed, viimased kas liht- või mitmetisulgjad. Sageli esineb lehtede dimorfism. Ümmargused loorita soorused asetsevad korrapäraselt või hajusalt lehe alumisel pinnal. Sporangiumid on hästi arenenud suudmega, avanevad ristlõhega. Eoste arv on vähenenud, tavaliselt on neid 32.

Protallium on südajas, kuid õhem kui eelmistes sugukondades. Ta areneb kiiresti ja on lühiealine. Harilikult kahesuguline, kuid eritingimustes (näiteks halbades valgustingimustes) arenevad ühesugulised eellehed. Anteriidid moodustuvad varem, arhegoonid hiljem nooremal eelleheosal.

Üheks primitiivsemaks perekonnaks peetakse perekonda *Dipteris*, mis levib Himaalajas, Kagu-Aasias, Malaias, Uus-Kaledoonias. Lehed on sageli dihhotoomselt harunenud, sporangiumisuue nõrgalt arenenud.

Troopilises Aafrikas ja Austraalias on levinud dimorfsete lehtedega epifüüt *Platycerium*. Alalehed, nn. orblehed on steriilsed, laiad, sageli neerjad, vastu substraati surutud. Mõnel liigil, näiteks *P. grande*'l, võivad nad kinni hoida kuni 100 kg mulda. Fertiilsed lehed on ebaühtlaselt dihhotoomselt harunenud. Paljudel liikidel arenevad juurtel lisapungad, mille abil nad vegetatiivselt paljunevad. Sageli kasvatatakse neid kasvuhoonetes. Sellistest liikidest on tuntuim *P. alcicorne*.



Joonis 236. Päris-sõnajalalaadsete sugukondade sugupuu (Tahtadžjani j.)

Imara (*Polypodium*) perekond on levinud peamiselt troopilises Ameerikas, Aasias ja Polüneesias, Suurem osa neist on epifüüdid. Kivi-imar (*P. vulgare*) on levinud ka Eestis, kasvab rändrahnudel, kivimüüridel. Kivi-imarale väga lähedane liik *P. serratum* kasvab epifüüdina Krimmis ja Lääne-Kaukaasias.

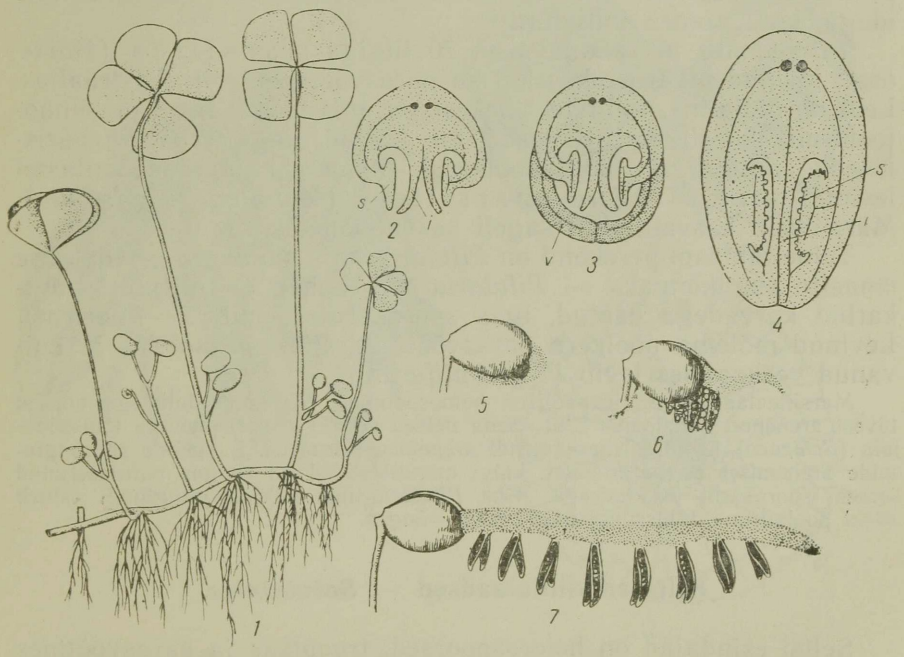
Kivi-imara risoom on magusamaiguline, sisaldab õunhapet ja parkhappeid, saponiini ja glütseriini. Tema keedist kasutatakse rahvameditsiinis astma ja külmetuse puhul. Lehed on alkaloidide sisalduse tõttu mürgised. Kariloomad neid ka tavaliselt ei söö.

Imaraliste sugukond on lähedane väikesele troopilisele *Matoniaceae* sugukonnale. Nad mõlemad on põlvnenud *Gleicheniaceae* sugukonnast (joonis 236).

Seltsi esindajad on heterospoorsed soo- ja veetaimed. Gametofüüt on redutseerunud, tema arenemine on kiirem, võrreldes teiste homospoorsete keerdlehikutega. Fossiile on leitud alates tertsiaarist, mil nad pidid olema juba laialdaselt levinud.

Seltsi kuulub 97 liigiga **marsiilealiste** (***Marsileaceae***) sugukond, mis on levinud kõikides maailmajagudes. Nad on enamasti horisontaalse varre ja pikarootsuliste lehtedega soo- ja veetaimed. Varre anatoomiline ehitus on veetaimedele iseloomulik: koores esineb aerenhüüm, steel on amfifloidse sifonosteeli tüüpi.

Leherootsude alumises osas asetsevad lühikestel harudel 1—3-kaupa piklikud või ümmargused moodustised — sporokarbid — tugeva kestaga ümbritsetud sooruste kogumikud (joonis 237). Sporokarbi arenemine näitab, et ta on kujunenud fertiilsest lehesegmendist, millel soorused paiknevad servmiselt ning on looriga kaetud. Sporokarbi edasi arenedes jagunevad välimised rakud kiiresti ja moodustavad tiibjaid väljakasveid, mis kasvavad oma-



Joonis 237. Neljalehene marsiilea (*Marsilea quadrifolia*):
1 — üldkuju; *2—4* sporokarbi kujunemise skeem: *s* — servmised soorused, *i* — induusium, *v* — tiibjas väljakasve; *5—7* sporokarbi avanemine (kõhrerõngas koos soorustega paiskub välja). (2—4 Eamesi j.)

vahel ja ka looriga kokku. Nii tekib suletud sporokarp. Piki sporokarbi seina tekib eriline hügroskoopne nn. kõhrerõngas, millele kinnituvadki soorused. Igas sooruses on 4—16 nii mikro- kui ka megasporangiumi. Nad on õhukeseseinalised, rõngata. Sporokarpi tungiva vee mõjul puhetub kõhrkude, surub seinale ning sporokarp avaneb kas ühe või nelja pikilõhe abil. Kõhrerõngas venib välja ning lõpuks sirgub. Soorused avanevad ja seejärel katkevad ka sporangiumide seinad. Mikrosporangiumis areneb kuni 64 spoori, megasporangiumis areneb lõplikult ainult üks tugeva, pealt limastuva kestaga kuni 600 μm suurune megaspoor.

Vette sattudes hakkavad spoorid kiiresti arenema — juba 24—48 tunni pärast moodustub morfoloogiliselt lihtne protallium. Isasprotallium koosneb ainult ühest kuni kahest vegetatiivsest protalliumirakust ning kahest anteriidi emarakust. Anteriidid on samuti redutseerunud: iga anteriid koosneb kolmest seina- ja ühest spermageensest rakust, mis annab kuni 16 spermatosoidi emarakku. Megaspoori ülemises osas areneb mõnest vegetatiivsest rakust koosnev emasprotallium, milles tekib üks redutseerunud kaelaosaga arhegoon. Arhegooni valmimise ajaks katkeb eoskest ning eelleht ulatub eosest välja. Sügoodi jagunemine algab 2—3 tundi pärast viljastamist. Idu sarnaneb homospoorsete keerdlehikute iduga, kuid areneb kiiremini.

Tähtsamaks perekonnaks on 70 liigiga m a r s i i l e a (*Marsilea*); levinud nii troopikas kui ka parasvöötmes, eriti Austraalias. Leht on neljatine, talbjate lehekestega, mis mõnel liigil on dihhotoomselt lõhestunud. Esilehed on niitjad nagu *Pilularia* pärislehed. Tuntuim on põhjapoolkeral tiikide ja järvede kallastel levinud n e l j a l e h i n e m a r s i i l e a (*Marsilea quadrifolia*). Marsiileaid kasvatatakse sageli kasvuhoonetes.

Teine tähtsam perekond on *Pilularia*, mis mõnikord eraldatakse omaette sugukonnaks — *Pilulariaceae*. Lehed on niitjad, sporokarbid karvadega kaetud, igas sporokarbis ainult 2—4 soorust. Levinud mõlema poolkera parasvöötmes. Euroopa soodes ja kuivanud veekogudes levib *P. globulifera*.

Marsiilealaadsed on tõenäoliselt homospoorsete lõhissõnajalalistega ühisest tüvest arenenud (vt. joonis 236). Seda näitab eelkõige sporokarbi ja lõhissõnajala (*Schizaea*) fertiilse lehesegmendi arenemise sarnasus. Ka nende sporangiumide arenemises on palju ühist, kuigi marsiilealistel on rõngas redutseerunud seoses sporokarbi tekkimisega. Ühe *Pilularia*-liigi mikrosporangiumil esineb siiski poolviltune, lõhissõnajalgade tüüpi rõngas.

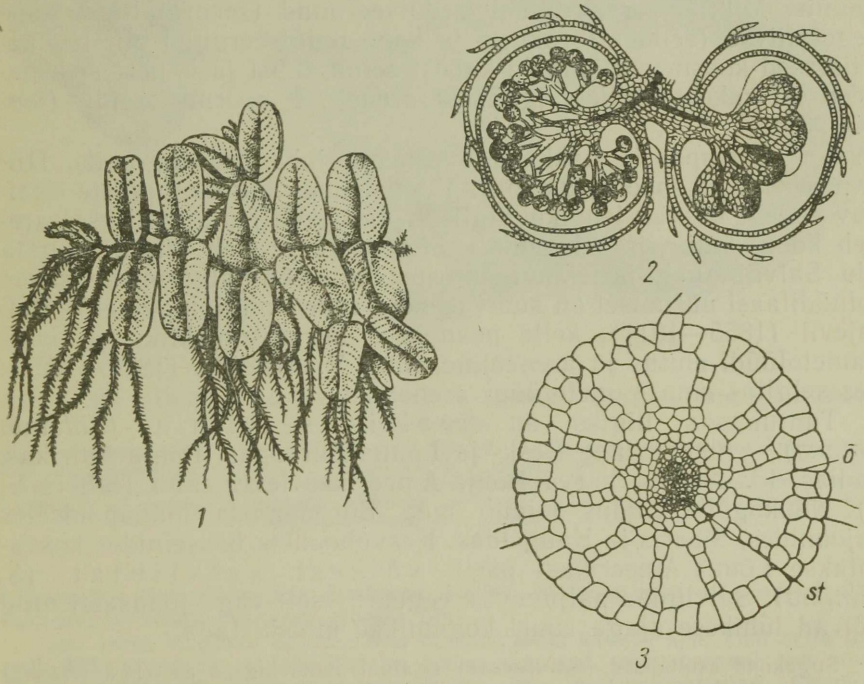
Selts salviinialaadsed — *Salviniales*

Seltsi esindajad on heterospoorsed, troopikas ja parasvöötmes levivad veetaimed, mille ehituses leidub mitmeid iseärasusi seoses kohastumisega veekeskkonnaga. Seltsi kuulub kaks teineteisele lähedast sugukonda: salviinialised (*Salviniaceae*) ja asollalised (*Azollaceae*).

Salviinialiste (***Salviniaceae***) sugukonnas on üks perekond s a l v i i n i a (*Salvinia*) 8 liigiga. Levinud troopikas (enamasti troopilises Aafrikas ja Ameerikas) ja ka mõlema poolkera parasvöötmes. Nende sporofüüt on ühe- või mitmeaastane, veepinnal ujuvate 10—15 cm pikkuste vartega ja dimorfsete lehtedega, juured puuduvad.

Varre anatoomiline ehitus on hügrofüütidele tüüpiline: sifonosteeli tüüpi kesksilinder on nõrgalt arenenud, puudub diferentseerunud peritsükkel, endoderm on ebaselgelt eristatav. Kooreosas on suured õhuruumid, epiderm puudub (joonis 238, *3*). Lehed asetsevad piki vart kolmekaupa männases: kaks külgmist on keeljad, ujulehed, kolmas, veesisene leht on jagunenud 8—12 niitjaks hõlmaks. Viimased täidavad juurte aset, omastades vett koos lahustunud ainetega, ühtlasi aitavad ujumisel tasakaalu säilitada.

Soorused asetsevad grupiti või ridadena veesiseste lehtede lühikestel külgharudel. Iga soorust ümbritseb kahekihiline loor, mille kihid on teineteisest õhuruumiga eraldatud. Loor kasvab sooruse aluselt karikjana ülespoole (nagu nahksõnajalalistel)



Joonis 238. Harilik salviinia (*Salvinia natans*):
1 — üldkuju; *2* — mikro- ja megasooruse läbilõige; *3* — varre ristlõige: *õ* — õhuruumid, *st* — steel. (Bischoffi, Luersseni, Tahtadžjani j.)

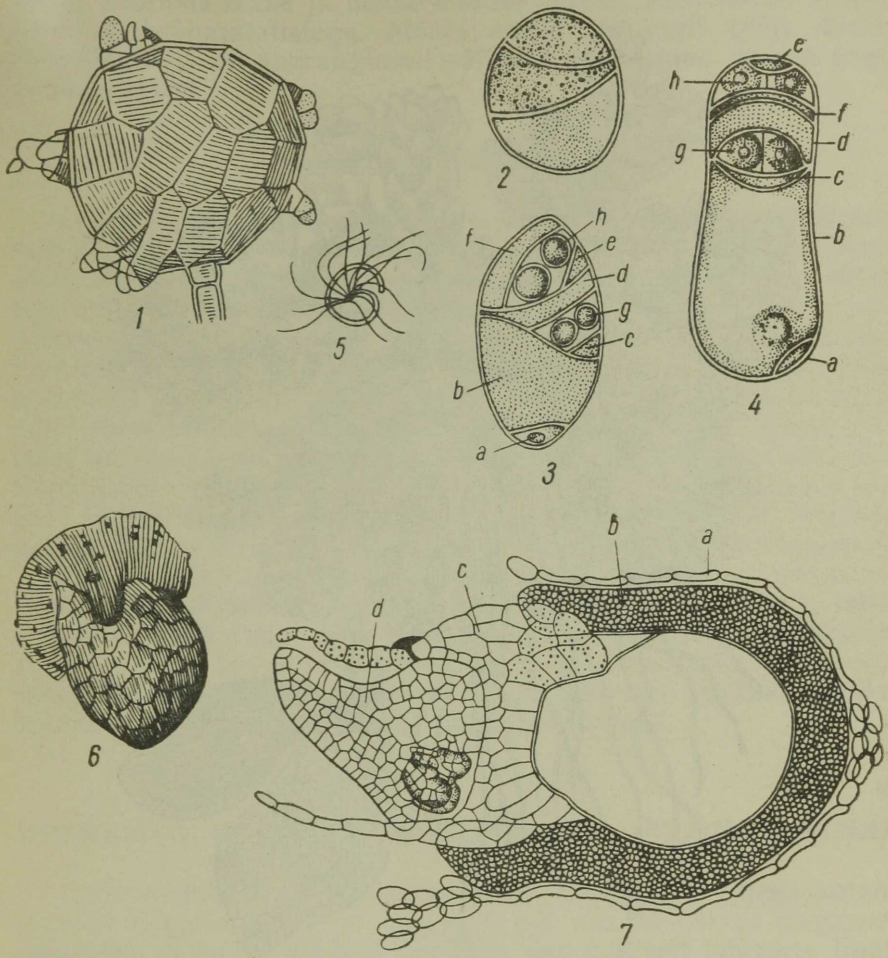
ning ümbritseb lõpuks soorust täielikult. Ümmargusi või munajaid karbitaolisi sooruseid nimetatakse ka sporokarpideks. Mikro- ja megasporangiumid asetsevad eraldi, kuid väliselt sarnastes soorustes. Kaks esimesena arenevat soorust ühel leheharul on tavaliselt megasoorused, ülejäänud mikrosoorused. Megasooruses on kuni 25 platsentale kinnituvat megasporangiumi, mikrosooruses mitu korda rohkem väikesi, harunenud vartel asetsevaid mikrosporangiume. Sporangiumidel on rõngas täielikult redutseerunud. Mikrosporangiumis areneb 64 mikrospoori, mis jäävad tapetkihi rakkudest tekkiva vahutaolise plasmamassi — massula sisse. Megasporangiumist tekib kuni 32 potensiaalset megaspoori, kuid lõplikult areneb neist ainult üks, ülejäänud surevad ja lagunevad. Koos tapetkihi rakkudega moodustavad nad protoplasmarikka periplasmoodiumi, mida arenev megaspoor kasutab kasvamiseks. Osa periplasmoodiumist muutub tugevaks perispooriumiks. Valminud soorused langevad sügisel tavaliselt veekogu põhja, kus sporangiumiseinast ümbritsetud eosed kerkivad pärast induusiumide kõdunemist uuesti veepinnale.

Gametofüüdifaas on salviinialistel samuti redutseerunud nagu marsiilealistelgi. Mikrospoorid hakkavad arenema juba sporangiumis. Mikrospoorist areneb redutseerunud isasprotallium kahe vegetatiivse (eellehe-) rakuga ja kahe redutseerunud anteriidiga. Viimased koosnevad kumbki kahest seinarakust ja kahest spermageensest rakust, millest igaühest areneb 4 spermatosoidi (joonis 239).

Ka megaspoorid hakkavad arenema juba sporangiumis. Hiljem rebenevad spoori- ja sporangiumiseinad ning kloroplaste sisaldav eelleht kasvab lehvikukujuliselt välja. Väljaulatuval osal areneb kolm kuni viis arhegooni. Sügoodist areneb lihtne juureta idu. Salviinialiste ja teiste heterospoorsete sõnajalgtaimede gametofüüdifaasi uurimisel on suuri teeneid vene embrüoloogidel V. Beljajevil (1855—1911), kelle peamiseks uurimisobjektiks oli isasgametofüüdi ehitus ja arenemine, ning V. Arnoldil (1871—1924), kes selgitas emasgametofüüdi arenemist.

Tuntuimaks liigiks on harilik salviinia (*Salvinia natans*) — üheaastane Kesk- ja Lõuna-Euroopas, Põhja-Aafrikas, Indias, Ida-Aasias, harva Põhja-Ameerikas leviv taim (tahvel V, *1*). Nõukogude Liidus leidub teda Euroopa-osa lõunapoolsetes rajoonides, Siberis ja Kaug-Idas. Kasvuhoonete basseinides kasvatatakse Lõuna-Ameerikast pärit väikest salviiniat (*S. minima*). Salviiniad paljunevad vegetatiivselt väga jõudsasti ning võivad lühikese ajaga suuri kogumikke moodustada.

Sugukond **asollalised** (*Azollaceae*) sisaldab kuue liigiga asolla (*Azolla*) perekonna. Nad on väikesed, mõne sentimeetri suurused, samblaid meenutavad veetaimed. Horisontaalsete harunenud varte ülemisele küljele kinnituvad lehed kahes reas, varre alumiselt küljelt areneb rikkalikult lisajuuri. Omapärase ehitusega lehed koosnevad kahest hõlmast (segmendist), millest alumine jääb vette, ülemine, õhulõhedega hõlm asetseb veepinnal. Viimasel on alumises osas

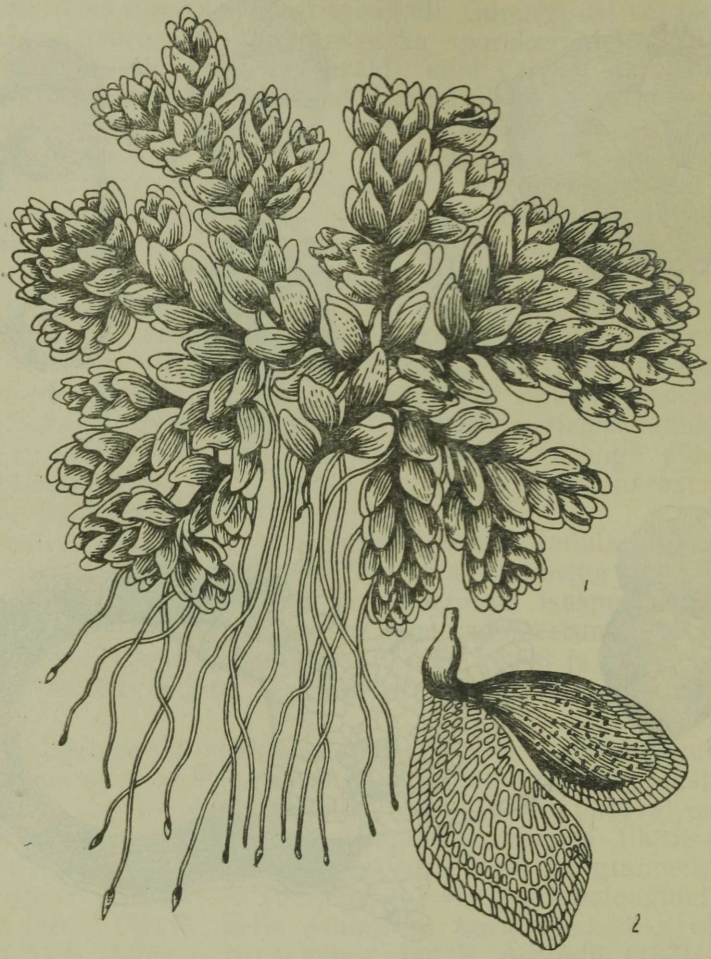


Joonis 239. Hariliku salviinia (*Salvinia natans*) isas- ja emasgametofüüdi arenemine:

1 — mikrosporangium idaneva mikrospooriga; *2* — jagunemisel tekkinud kolm rakku; *3—4* järgmised staadiumid: *a* — risoidirakk, *b* — vegetatiivne rakk, *c—f* anteriidide seinarakud *g—h* spermageensed rakud; *5* — spermatosoid; *6* — megasporangium emaseellehega; *7* — megaspoor areneva eellehega ja iduga: *a* — megasporangiumi sein, *b* — megaspoori kest, *c* — eelleht, *d* — idu.

õõnsus, kus elab sinivetikas *Anabaena azollae*. Alumine hõlm on enamasti ühe-rakukihiline veeimamisorgan (joonis 240).

Iga varre külgharu esimese lehe alumine hõlm kannab kaht kuni nelja soorust. Mikrosoorused on lehe ülemise hõlma suurused, megasoorused, mis sisaldavad ainult ühe megasporangiumi, on aga palju väiksemad. Erinevalt salviiniast, moodustab spoore ümbritsev vahutaoline mass ümmargusi, sageli ogajate väljakasvetega ümbritsetud tombukesi — massuleid. Väljakasved aitavad massuleid koos eostega megaspoori kestale kinnitada. Megasporangiumis areneb lõplikult üks plasmamassist ümbritsetud megaspoor. Viljastamine toi-



Joonis 240. *Azolla microphylla*:
1 — üldkuju ja *2* — leht (tugev. suurend.)

mub vee pinnal, kuhu kantakse emataimest vabanenud megasporangiumid. Nende juurde liiguvad vees hõljuvad mikrospooridega massulid. Sügoodist arenevas idus tekib erinevalt salviiniast ka idujuur.

Asollad on levinud parasvöötmes ja troopikas. Euroopasse on mitmeid liike (näiteks *Azolla caroliniana, A. filiculoides*) sisse toodud. Nad paljunevad vegetatiivselt väga kiiresti ning katavad veekogu pinna tihedalt, takistades gaasivahetust. Seetõttu on neid mõnel pool kasutatud malaariasääse vastsete hävitamiseks.

Salviinialiste selts on arenenud tõenäoliselt homospoorsetest nahksõnajalaliste taolistest vormidest veekeskkonnaga kohastunud kõrvalharuna (vt. joonis 236). Mõnikord täheldatakse asollal megasooruses megasporangiumi all ka mikrosporangiumide alg-

meid. Sooruste tekke ja nende ehituse poolest sarnanevad asollalised nahksõnajalalistega. Mõnel asollaliste liigil (näit. *Azolla microphylla*'l) on sporangiumil säilinud poolviltune rõngas nagu nahksõnajalal.

Sõnajalgtaimede fülogenees

Praeguse paleobotaanilise materjali põhjal võib sõnajalgtaimi tuletada ligi 450 miljonit aastat tagasi elanud ürgraigastest. Sealt edasi on nad arenenud põhiliselt kolme tüvena (joonis 459). Sporofüüt muutus järjest täiuslikumaks — osa teloome säilitas paljunemise funktsiooni, nendest kujunesid sporofüllid, osa muutus fotosünteesi organeiks, lehtedeks. Suured sünteloomsed (teloomide liitumisel tekkinud) lehed iseloomustavad keerdlehikute tüve, mille sõlmrühmaks on esikeerdlehikud (*Primofilices*). Sellest rühmast on omakorda alguse saanud kolm osaliselt tänapäevani säilinud haru — maokeelelaadsed, marattialaadsed ja päriskeerdlehikud. Esikeerdlehikud on ühtlasi rühmaks, millest võib tuletada paljasseemne- ja mõnede autorite arvates ka katteseemnetaimed.

Teises, suhteliselt väikeses, kidade tüves on toimunud teloomide reduktsioon. Sõlmrühmaks on ürgkidalaadsed (*Hyeniales*), selts, millest on tuletatavad kõik teised kidade seltsid. Ürgraika tüübist (*Asteroxylon*) tuletatava mikrofülse tüve sõlmseltsiks on *Baragwanathiales*, millest tuletatakse ka tänapäevani säilinud kollalaadsed, selaginellilaadsed ja lahnarohulaadsed.

HÕIMKOND PALJASSEEMNETAIMED — *GYMNOSPERMAE*

Paljasseemnetaimi iseloomustavad muundunud megasporangiumist kujunenud seemnealgmed, mis paiknevad megasporofüllidel, viimaste reduktsiooni tõttu aga näiliselt lühivõrse tipul. Seemnealgmest arenevad seemned, millega paljasseemnetaimed peamiselt paljunevadki. Käbid on ühesugulised (välja arvatud fossiilsetel ürgpalmlehikulaadsetel). Viljastamine toimub peaaegu eranditult tuule abil.

Mikrospoor (tolmutera) satub vahetult seemnealgmele, mille nutselli tipul ta avaneb ning areneb tolmutoruks; viimane tungib läbi nutsellikoe eelleheni (redutseerunud gametofüüdini), kandes isasgameedid munarakuni.

Paljasseemnetaimed on heterospoorsed taimed. Nagu sõnajalgtaimedel, valitseb nende arenemistsüklis sporofüüdifaas. Isas- ja emasgametofüüt on tugevasti redutseerunud, koosnedes ainult mõnest rakust. Seejuures ei katke seemnealgmest areneval emasgametofüüdil seos emataimega, vaid toimub megaspoori moodustumine ja selle kasvamine emaseelleheks (primaarseks

endospermiks). Kõrgemalt arenenud paljasseemnetaimedel on isasgameet redutseerunud kuni vegetatiivsete ehk protalliaalsete rakkude kadumiseni.

Paljasseemnetaimedel, eriti okaspuudel on võimalik hästi jälgida tolmutera tekkimist ja kujunemist. Seemnetaimede evolutsiooniliste seoste selgitamisel ja võrdlemisel sõnajalgtaimedega on väga tähtis liikuvate spermatosoidide olemasolu seltsides *Cycadales* ja *Ginkgoales*, millest tingitult mõned autorid on viimased eraldanud omaette hõimkonnaks. Teistel paljasseemnetaimede seltsidel on spermatosoidid kaotanud liikumisvõime ning seoses sellega on kujunenud tolmutoru. Muutunud on ka seemnealgme ehitus: ainult palmlehikutel on veel säilinud tolmukamber. Paljasseemnetaimedel on seega võimalik jälgida seemne evolutsiooni lihtsamatest seemnesõnajalgadest kuni kaasaegsete okaspuude kõrgesti arenenud, diferentseeritud embrüoga seemneteni.

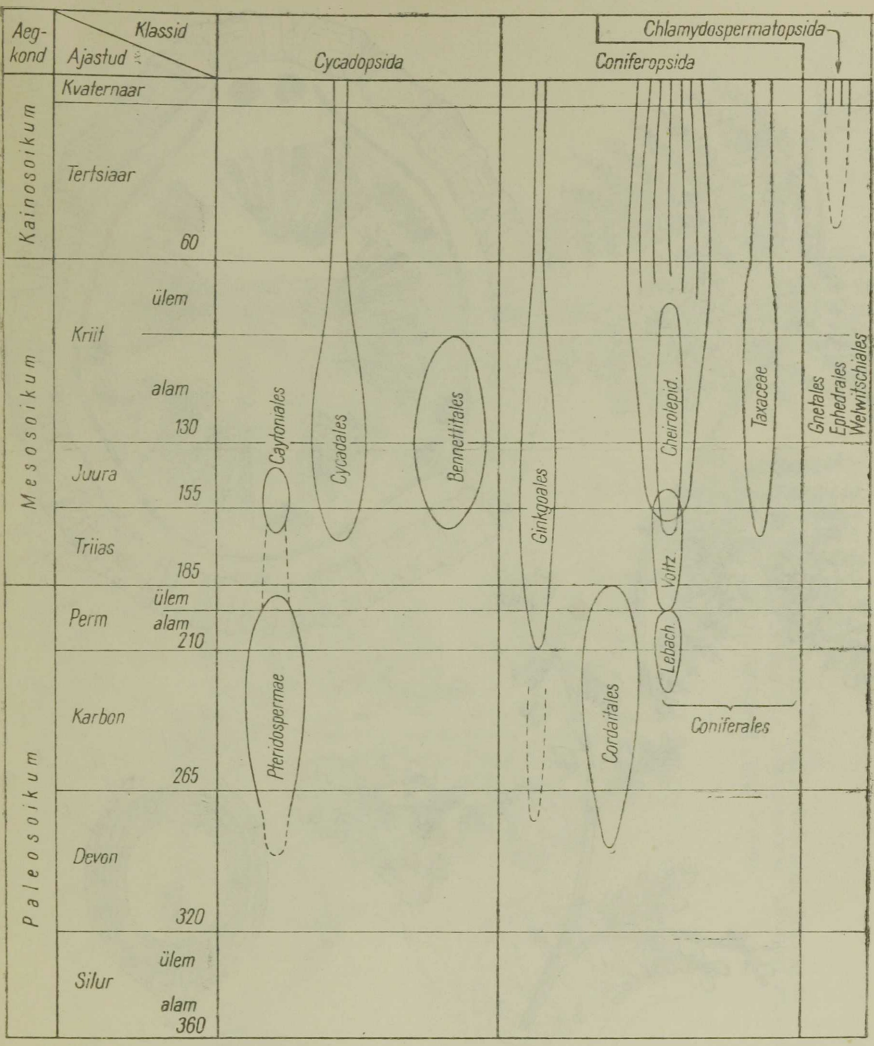
Puidus esinevad ringikujuliselt asetatud avatud juhtkimbud (eusteelitüüp), mille kambiumi kaudu toimub sekundaarne jämenemine. Puit on lihtsama ehitusega kui katteseemnetaimedel — ta sisaldab peaaegu ainult suurte koobaspooridega trahheiide ja sõeltorudel puuduvad saaterakud. Trahheed esinevad ainult vastaklehikutel.

Paljasseemnetaimed on väga vana rühm, mille fossiile leidub juba ülemdevoni ladestutes. Sellel suurel ja vanal taimerühmal puuduvad otsesed fülogeneetilised seosed kaasaegsete sõnajalgtaimedega, nad on juba devoni ajastul mitmest sõnajalgtaimede harust välja arenenud (joonis 241). Seemnesõnajalalaadsete (*Pteridospermae* ehk *Cycadofilicales*) ja ihnlehikulaadsete (kordaiitide) esinemise haripunkt langeb kivisöe ja permi ajastusse, kuna teiste arenemine toimus alles mesosoikumis, mõned neist (bennetiidid) surid välja juba kriidiajastul, teised (*Cycadales, Coniferales*) on aga püsinud kaasajani; eriti okaspuud on väga laialdaselt levinud kogu maakera paras- ja polaarvöötmes. Nende kõrgemate paljasseemnetaimede arenemine langeb ühte katteseemnetaimede ja kaasaegsete sõnajalgtaimede tekkimise ja kujunemisega.

Paljasseemnetaimede hõimkond jaguneb kolme klassi: palmlehikud (*Cycadopsida*) esindavad evolutsiooni suurelehelist liini; okaspuud (*Coniferopsida*) esindavad väikese- ehk pisilehelist liini; ebaokaspuud (*Chlamydospermatopsida*) ühendavad väga erineva leheehitusega väikesi rühmi.

KLASS PALMLEHIKUD — *CYCADOPSIDA*

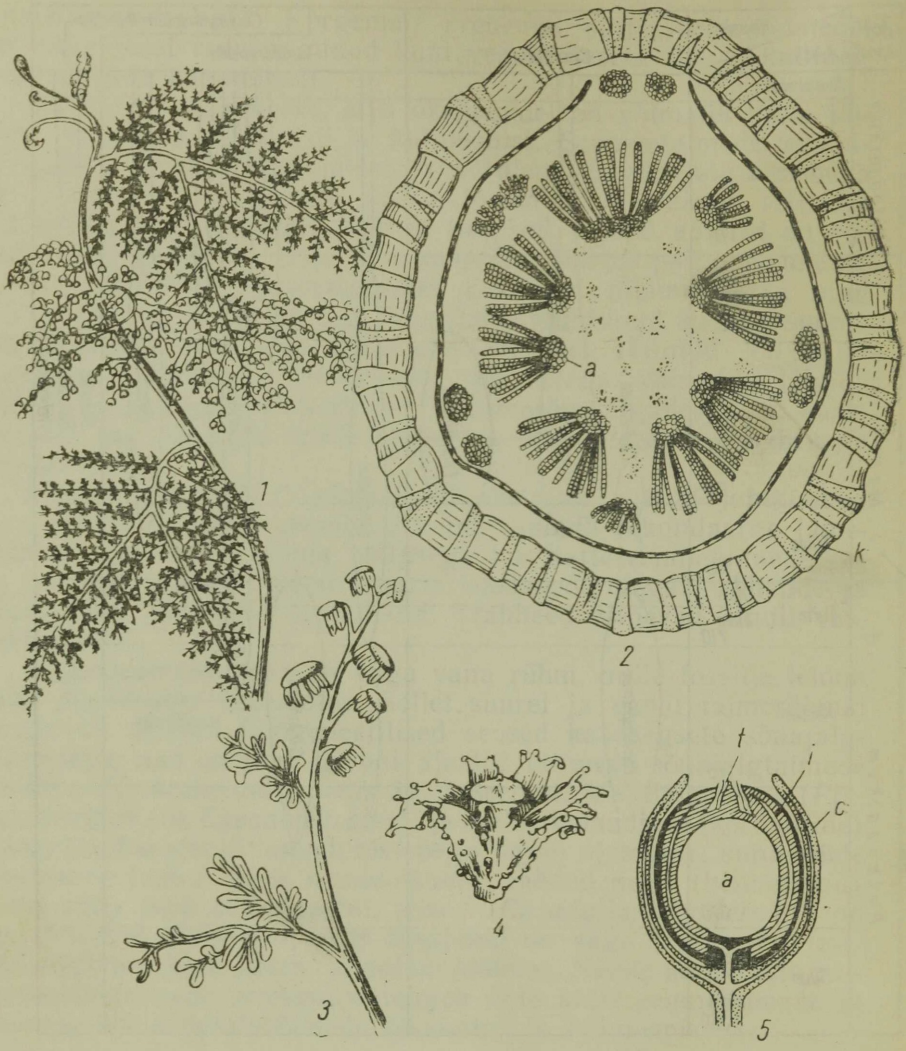
Lehed enamasti suured, rootsuga, harva rootsutud, meenutavad sõnajalgade lehti. Seemnealgmed (megasporangiumid) paiknevad sulgjatel megasporofüllidel, mis esinevad üksikult või moodustavad lihtkäbisid.



Joonis 241. Paljasseemnetaimede arenemise skeem (Kudrjašovi j.).

Selts seemnesõnajalalaadsed — *Cycadofilicales* *(Pteridospermae)*

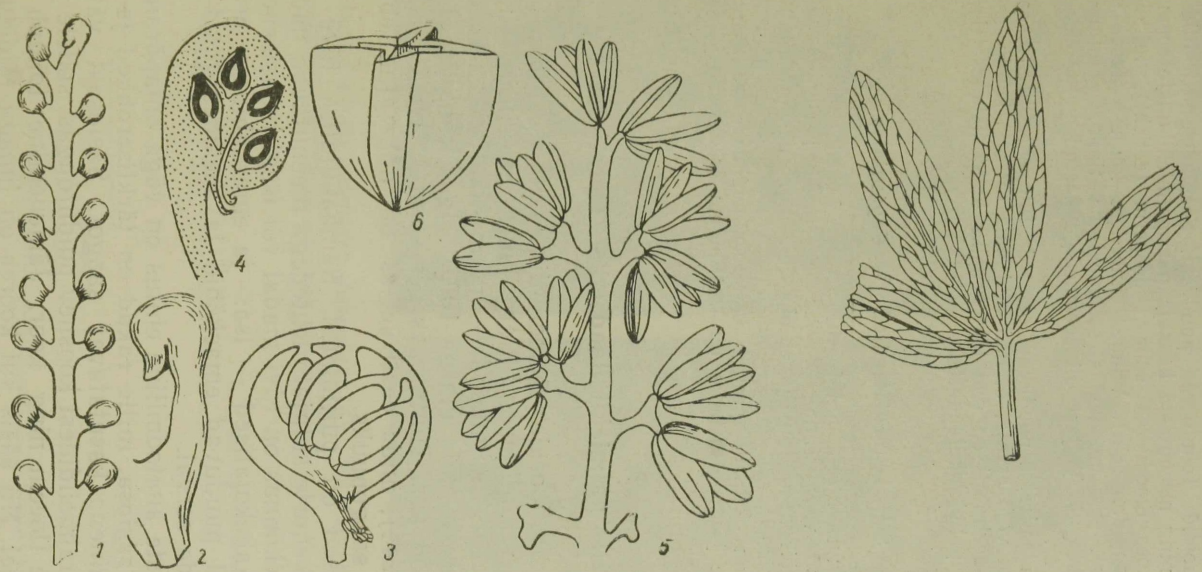
Mesosoikumis välja surnud fossiilne rühm, mille vanimad leiud kuuluvad ülemdevoni ja mis valitses kivisöe ja permi ajastul. Nad olid heterospoorsed, seemnetega paljunevad, väliselt kaasaegseid puukujulisi keerdlehikuid meenutavad puittaimed. Seemnesõnajalgadel esines kambium, trahheiididel oli mitu rida koobaspoore.



Joonis 242. *Calymmatotheca hoeninghausii:*

1 — lehe üldkuju; *2* — varre ristlõige: *a* — juhtkimbud, seespool esipuit, väljaspool liitubsellele teispuit, *k* — koor; *3* — mikrosporofüll, alusel steriilne osa, üleval fertiilne osa sporangiumidega; *4* — seemnealge (megasporofüll, mida ümbritseb lüdi); *5* — seemnealgme pikilõige: *a* — nutselli tsentraalne osa, *i* — integument, *c* — lüdi, *t* — tolmukamber.

Calymmatotheca hoeninghausii (joonis 242) oli kuni 4 cm läbimõõduga ogalise varrega ronitaim. Vars kandis suuri, noorelt tigujalt keerdunud, kahelikuni kolmelisulgjaid lehti, mille pearood harunesid enamasti dihhotoomselt. Harunemata või vähe harunenud varre sekundaarne jämenemine toimus kambiumi abil, mis moodustas sissepoole trahheiididest koosneva puidu ja väljapoole hästi arenenud kooreosa.



Joonis 243. Keitoonialaadsed:

1 — megasporofüll sulgjalt asetatud lüdidega (kuupulatega); *2* — üksik kuupula; *3*, *4* — kuupula pikilõikes; 5 — mikrosporofüll mikrosporangiumidega; *6* — poolitatud mikrosporangium. *Sagenopteris*'e perekonda kuuluva liigi leht. (Harrise, Thomase j.)

Mikrosporofüllid koosnesid steriilsest ja eoseid kandvast (fertiilsest) osast; steriilne osa koosnes sulgjalt lõhestunud lehekestest; fertiilsed segmendid olid kilbikesekujulised ja nende alumisel pinnal paiknes 6—7 kahepesalist mikrosporangiumi, mis olid täidetud arvukate mikrospooridega ja milles tõenäoliselt arenesid spermatosoidid. Tolmuterad puudusid. Seemnealgmed olid väikesed, 5,5 mm pikkused, ning meenutasid kaasaja pärispalmlehikuliste seemnealgmeid. Seemnealgme keskosa moodustas suur endosperm (eelleht), millele järgnes nutsell (megasporangiumi sein). Viimast ümbritses kogu ulatuses integument (seemnealgme kate), mis moodustas seemnealgme tipuosas tolmukambri ja mikropüüli (tolmukäigu). Väljast oli seemnealge kaetud lüditaolise moodustisega (joonis 242, *4*).

Seemnesõnajalalaadsetel puuduvad otsesed fülogeneetilised seosed sõnajalgtaimedega. Kuid võib arvata, et nad olid oma eellaste kaudu seotud ürgraigastega. Fülogeneetiliselt on nad lähtegrupiks keitoonialaadsetele, ürgpalmlehikulaadsetele ja palmlehikulaadsetele.

Selts keitoonialaadsed — *Caytoniales*

Triiasest keskjuurani esinenud fossiilne selts. Lehed enam-vähem nahkjad, rootsulised, sulgjad või sõrmjad, 3—6 osaga liitlehed (joonis 243). Mikrospoorid kahe õhupõiega nagu paljudel okaspuudel. Megasporofüllid olid väliselt katteseemnetaimede seemnealgmeid meenutavate megasporangiumidega. Keitoonialaadseid on ekslikult peetud katteseemnetaimede eellasteks; mikrosporofüllide ehituse järgi otsustades on nad pigem seemnesõnajalgadest arenenud.

Selts palmlehikulaadsed — *Cycadales*

Keskaegkonna floorale iseloomulik selts, vanimad fossiilid pärinevad triiasest, hiilgeaeg oli aga juura- ja kriidiajastul. Kaasajani on säilinud üks sugukond — **palmlehikulised** (***Cycadaceae***), kuhu kuulub 9 perekonda umbes 100 liigiga troopilises ja osalt subtroopilises vöötmes. Tuntumaks perekonnaks on p a l m l e h i k (*Cycas*, joonis 244), mida eesti keeles on nimetatud ebatäpselt rahupalmiks ja saagopuuks.

Palmlehikulised on puittaimed. Sambakujulise tüve ja selle tipus asetsevate suurte sulgjate lehtedega meenutavad nad palme, kuid mõnes perekonnas on tüvi madal või isegi maasisene. Palmlehikulised on kahekojalised — isas- ja emaskäbidega eri taimedel; palmlehikul puuduvad emaskäbid ja seemnealgmed asuvad makrosporofüllide serval.

Palmlehikuliste anatoomiline ehitus on väga omapärane. Tüve keskel on suur säsiosa, mille rakud on tärkliserohked ja millest saadakse toiduainena kasutatavat saagot. Säsiosast väljaspool asetseb kitsas, trahheiididest koosnev puidurõngas, sellele järgneb kambium, õhuke floeem ning koor. Jämenemine toimub sekundaarse kasvu teel. Nii säsis kui koores on limaga täidetud limakäigud. Tuntuima liigi — r a h u p a l m l e h i k u (*Cycas revoluta*) kodumaa on Jaapan, Hiina ja Filipiinid. See on mõne meetri kõrguse tüvega puu, mille läbimõõt võib ulatuda 1 meetrini. Tüve





1. Harilik efedra (*Ephedra distachya*). (V. Maavara foto.)
2. Siberi seedermänni (*Pinus sibirica*) oks käbidega. (V. Masingu foto.)



3. Fraseri nulu (*Abies fraseri*) oks käbidega. (K. Laari foto.)



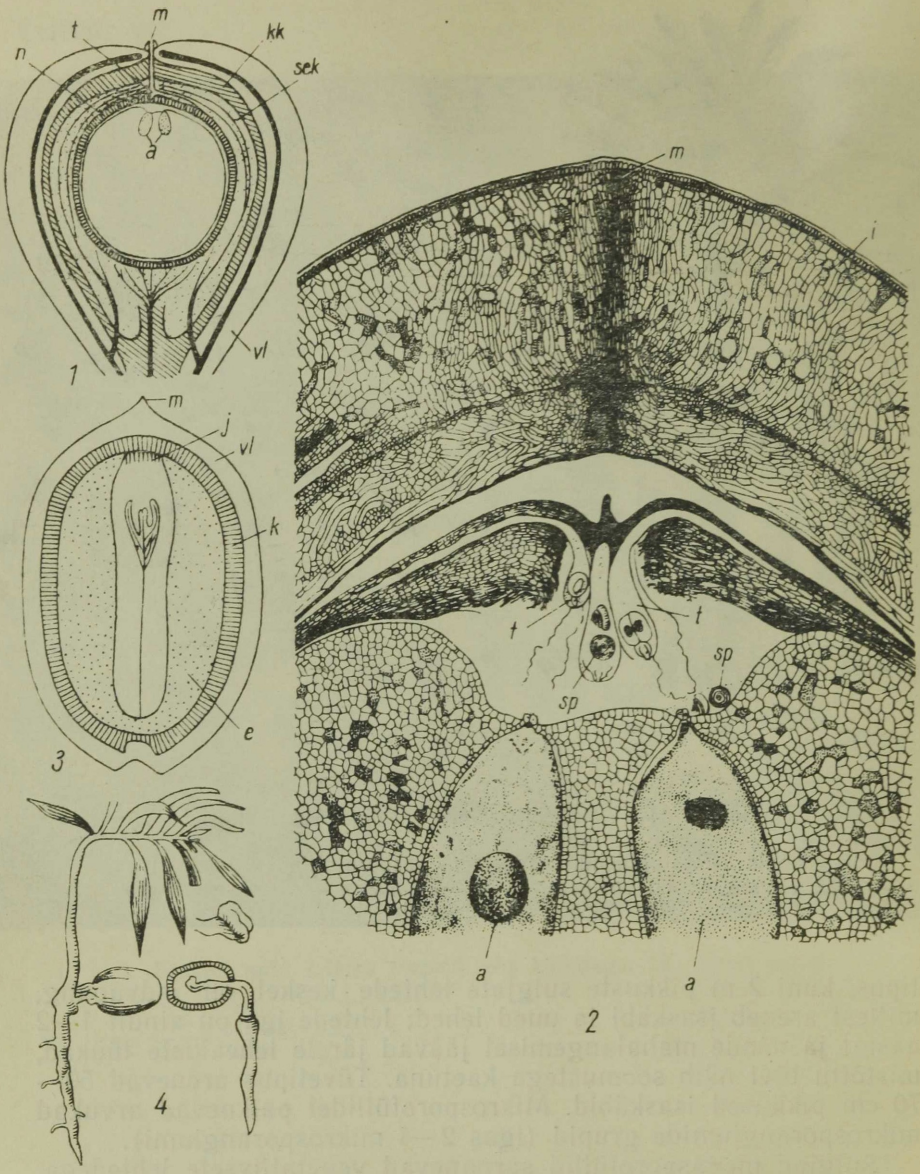


Joonis 244. Palmlehik (*Cycas*) Põhja-Austraalias.

Joonis 245. Palmlehikulaadsete megasporofüllid (viljalehed): *a — Cycas revoluta; b — C. circinalis; c — Dioon edule; d — Ceratozamia mexicana; e — Zamia skinneri.* (Strasburgeri, Schusteri j.)

tipus, kuni 2 m pikkuste sulgjate lehtede keskel on ladvapung, millest areneb isaskäbi ja uued lehed; lehtede iga on ainult 1—2 aastat ja nende mahalangemisel jäävad järele lehealuste tüükad, mistõttu tüvi näib soomustega kaetuna. Tüvetipus arenevad 50—70 cm pikkused isaskäbid. Mikrosporofüllidel paiknevad arvukad mikrosporangiumide grupid (igas 2—4 mikrosporangiumi).

Sulgjad megasporofüllid sarnanevad vegetatiivsete lehtedega, kuid on väiksemad, kollased või pruunikad (joonis 245). Megasporofülli alumises osas paiknevad valminult ploomisuurused megasporangiumid (seemnealgmed), 3—6-kaupa sporofülli kummalgi serval. Seemnealgme endospermi (seemne toitekude) tipuosas näeme kaht arhegooni. Integument koosneb kolmest kihist, millest sisemine ja välimine on lihakad ning keskmine puitunud. Seemnealgme integumendi tippu läbib mikropüül — nutsellini viiv kitsas

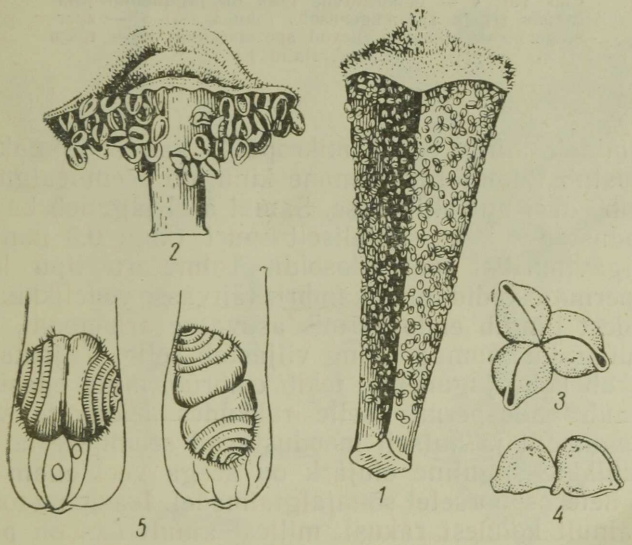


Joonis 246. Palmlehikulaadsete seemnealge ja seeme:

1 — *Cycas revoluta* megasporangiumi (seemnealgme) pikilõige: *vl* — lihakas välimine kiht, *sek* — sisemine lihakas kiht, *m* — mikropüül; *t* — tolmukamber; *n* — nutsell; *a* — arhegoonid; *kk* — kivistunud kiht; *2* — *Cycas revoluta* seemnealgme ülemise osa pikilõige; *a* — arhegoonid; *t* — tolmutorud; *sp* — spermatosoidid; *i* — integument; *m* — mikropüül; *3* — *Dioon edule* seemne pikilõike skeem; *j* — juur, *e* — endosperm; *k* — kivistunud kiht; *vl* — välimine lihakas kiht; *m* — mikropüül; *4* — seemne idanemine. (Stopesi, Chamberlaini, Pilgeri j.)

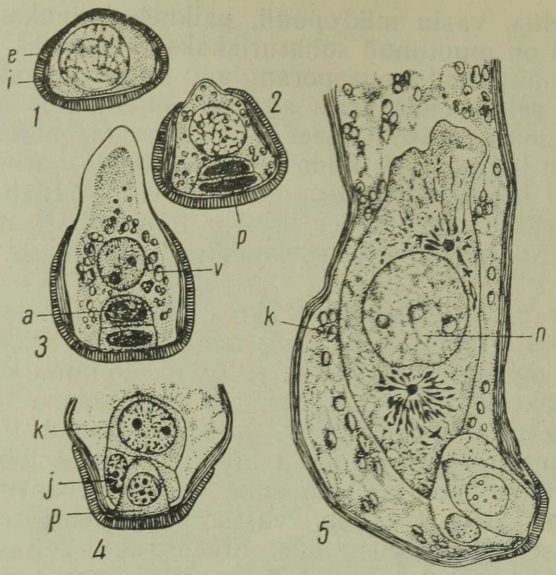
kanal. Nutsellis, vastu mikropüüli, paikneb tolmukamber, milles nutsellirakud on muutunud suhkrurikkaks vedelikuks. Seemnealge on samuti muundunud megasporangium: nutsell moodustab megasporangiumi seina, endosperm aga on eelleht, mis areneb ühest megasporangiumi (nutselli) sees asuvast megaspoorist. Uus moodustis on siin integument, mida ei esine teistel arhegoniaatidel. Megaspoor ei lahku megasporangiumist, vaid areneb selles nagu kõikidel paljasseemnetaimedel ja siin toimub viljastatud munaraku arenemine, mille vältel seemnealge kujuneb seemneks (joonis 246).

Mikrosporangiume kandvad mikrosporofüllid (tolmukad) paiknevad pikiteljel (joonis 247) ning moodustavad isaskäbi. Mikrosporofüllidel on steriilne tipuosa ja piklik kolmnurkne basaalne osa, mille tahkudel asetuvad enamasti gruppidena (soorustena) mikrosporangiumid (tolmukotid), mis sisaldavad hulga mikrospoore (tolmuteri). Mikrospoorid arenevad edasi juba mikrosporangiumis, mikrospoor jaguneb enne viimase avanemist kolmeks rakuks (joonis 248). Väiksem, vastu mikrospoori seina paiknev rakk on isaseellehe ainus vegetatiivne rakk, teisest, anteriidirakust arenevad spermatosoidid. Kolmandast, haustori- ehk tolmutorurakust areneb tolmutoru. Megasporangiumide avanemisel kanduvad tolmuterad tuule abil laiali ja osa nendest satub mega-



Joonis 247. Palmlehikulaadsete mikrosporofüllid ja mikrospoorid:

1 — *Cycas*'e mikrosporofüll; *2* — *Zamia* mikrosporofüll; *3* ja *4* *Zamia* soorused; *5* — *Zamia* liigi tolmutoru tipp spermatosoididega.

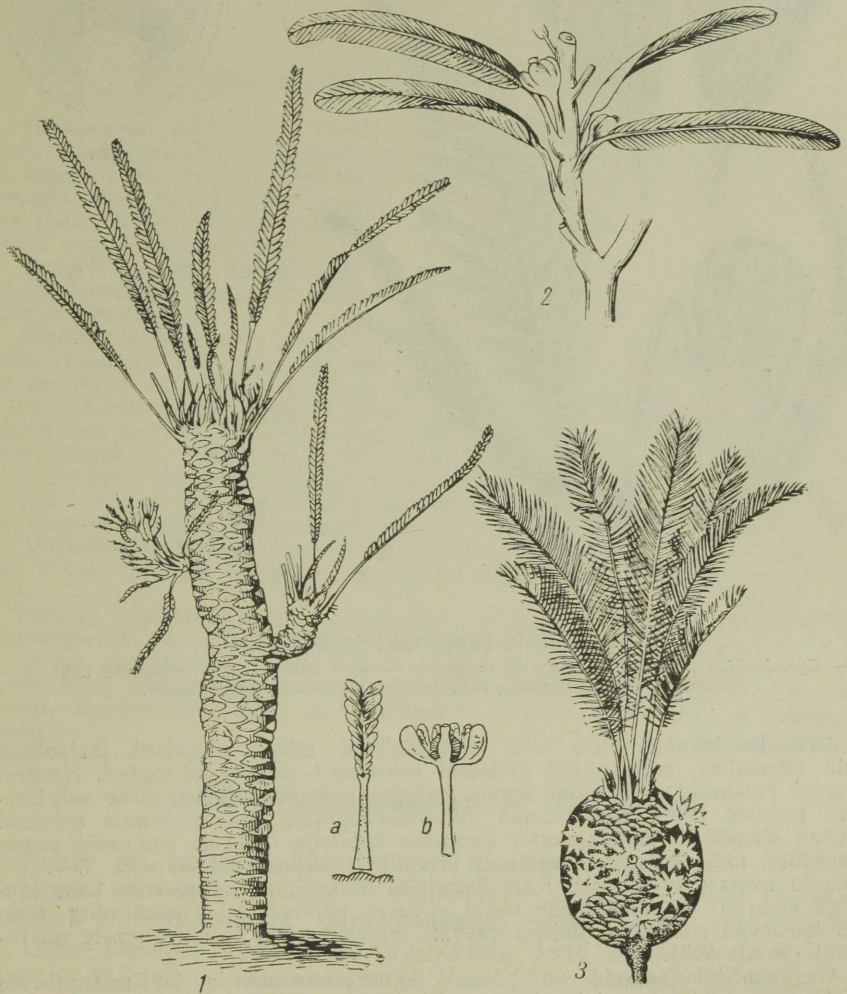


Joonis 248. *Dioon edule* isasgametofüüdi arnemine:
1 — mikrospoor (*e* — eksiin, *i* — intiin); *2* ja *3* — tolmutoru arenemise algus; peale ühe protalliumiraku (*p*) on kujunenud generatiivne rakk (*a*) ja vegetatiivne rakk (*v*); *4* — generatiivne rakk on jagunenud jalarakuks (*j*) ja spermageenseks rakuks (*k*); *5* — spermageensest rakust arenevad spermarakud; *n* — tuum (Chamberlaini j.)

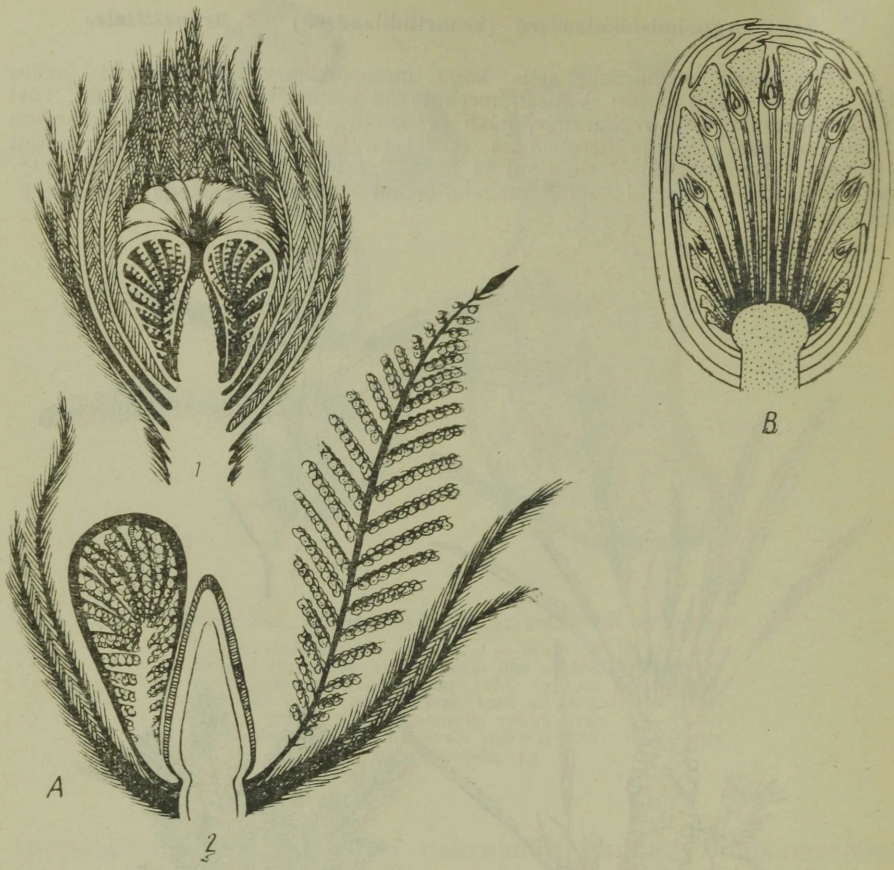
sporangiumidele ning edasi mikropüüli kaudu tolmukambrisse, kus moodustub tolmutoru. Viimane kinnitub seemnealgme kattele ning tungib edasi nutsellikoesse. Samal ajal jaguneb ka anteriidirakk, moodustades kaks suhteliselt suurt (kuni 0,3 mm läbimõõduga) hulgaviburilist spermatosoidi. Tolmutoru tipu lõhkemisel satuvad spermatosoidid tolmukambrit täitvasse vedelikku; üks spermatosoididest tungib endospermis asuvasse arhegooni, kus tuum ühineb munaraku tuumaga ning viljastab selle. Viljastatud rakutuum hakkab kohe jagunema, tekib embrüo, mille edasine arenemine toimub endospermis selle rakkudes leiduvate varuainete arvel. Integument ja nutsell moodustavad seemnekesta.

Palmlehikute suguline elujärk on seega veel enam redutseerunud kui heterospoorsetel sõnajalgtaimedel. Isasgametofüüt koosneb neil ainult kolmest rakust, millest ainult üks on protalliumi rakk, kuna kahte teist tuleb lugeda anteridiaalseteks. Emasgametofüüt, mille kogu arenemine kulgeb megasporangiumis, koosneb samuti väikeste rakkude rühmast. Ühtlasi näeme siin liikuvate spermatosoididega viljastamise reduktsiooni viimast näidet, kus spermatosoidid ujuvad arhegoonini vedelikus.

Väljasurnud, vormirohke selts kogu mesosoikumis; eriti levinud umbes 140 miljonit aastat tagasi. Väliselt meenutavad mõned neist palmlehikuid. Tüvi oli harunemata või väheharunev, hästi arenenud säsiga. Näiteks *Williamsonia* liikidel oli see kõrge ja harunemata, teistel (*Williamsonella*) ebadihhotoomselt harunenud (joonis 249). Tüve tipul ja harudel esinesid pikad lihtsad või sulgjad lehed, nii et tüvi oli kaetud mahalangenud lehtede tüügastega nagu palmlehikutelgi.



Joonis 249. Ürgpalmlehikulaadsed:
1 — *Williamsonia sewardiana* (*a* — üksik leht); *2* — *Williamsonella coronata* (*b* — kahesuguline käbi); *3* — *Cycadeoidea marshiana* üldkuju.



Joonis 250. Ürgpalmlehikulaadsed.

A — *Cycadeoidea dacotensis*'e käbi pikilõige: *1* — noor käbi ja *2* — arenenud käbi. *B* — *Cycadeoidea gibsoniana* käbi keskosa arenevate seemnetega.

Ürgpalmlehikulaadsetele olid iseloomulikud mõlemasugulised, õietaolised käbid (strobilid), mille alusel asetsesid spiraalselt sulgjad kõrglehed. Nendest seespool paiknesid käbi teljel samuti sulgjad mikrosporofüllid, mille sulglehekesed kandsid kahekaupa liitunud mikrosporangiume. Sporangiumeis arenesid arvukad õhupõiteta mikrospoorid. Koonilise käbitelje tipuosas paiknesid megasporofüllid, mille raagudel asetsesid torujalt laienenud väliskattega 6—7 cm pikkused megasporangiumid. Kate ümbritses nutselli, milles paiknes kahe idulehega embrüo. Seemnealgmete vahel esinesid viljatud, alt kitsad ning tipuosas laienevad soomused, millest vaevalt ulatusid välja seemnealgmete mikropüülid (joonis 250).

Ürgpalmlehikulaadseid on peetud katteseemnetaimede õit meenutavate käbide tõttu katteseemnetaimede ürgseteks eellasteks. Kuid arvestades taolise fülogeneesilt väga vana käbi spetsialiseerunud ehitust, on see hüpotees vaieldav. Kõige lihtsama ehitusega õistaimedel (magnooliatel) on õieosad asetatud spiraalselt, ürgpalmlehikutel aga tsüklilselt; seemnes puudus valku sisaldav toitekude. Nii ühed kui teised on kujunenud nähtavasti lihtsamatest seemnesõnajalgadest.

Lehed on väikesed, rootsuta, terved, süstjad, nõeljad (okkad) või soomusjad, harvem laiad ja jagused. Megasporofüllid on tugevasti muundunud ning hõredateks või ka väga tihedateks käbideks koondunud. Siia kuulub kolm seltsi: 1) ihnlehikulaadsed ehk kordaiidilaadsed (*Cordaitales*); 2) hõlmikpuulaadsed (*Ginkgoales*) ja 3) okaspuulaadsed (*Coniferales*).

Selts ihnlehikulaadsed — *Cordaitales*

Väljasurnud paleosoiline rühm, esines ülemdevonist kuni permi ajastu lõpuni; moodustas kivisöe ja permi ajastul põhja- ja lõunapoolkeral metsi, millest hiljem tekkis kivisüsi. Ihnlehikulaadsed olid enamasti suured, kuni 30 m kõrgused puud, tüve läbimõõt ulatus ühe meetrini. Saledad tüved harunesid alles tipul. Puidu ehituselt sarnanes osa neist okaspuudega; teistel oli suur säsiosa nagu palmlehikulistel.

Ihnlehikutel olid rööproodsed, harva dihhotoomselt roodunud, lineaalsüstjad, spiraalselt asetsevad väikesed või mõnel juhul kuni meetri pikkused lihtlehed (joonis 251).

Ihnlehikulaadsed olid kahekojalised puud. Isaskäbid olid koondunud tihedateks, kobaraid meenutavateks liitkäbideks. Isaskäbi teljel paiknesid spiraalselt asetsevad viljatud soomused ja mikrosporofüllid; viimaste tipus asetsesid 1—6-kaupa mikrosporangiumid (joonis 252). Poolemillimeetrise läbimõõduga mikrospoore ümbritses õhupõis. Isasgameet oli hulgarakuline, olles seega vähem redutseerunud kui kaasaegsetel okaspuudel. Emaskäbid sarnanesid väliselt isaskäbidega, kuid olid palju keerulisema ehitusega. Emaskäbi teljel asetsesid soomusjad lehekesed vaheldumisi lühivõrsetega, mille tipus oli üks tugevakestaline megasporangium (seemnealge).

Viljastamine toimus tõenäoliselt liikuvate spermatosoidide abil. Embrüod pole leitud; võimalik, et embrüo arenemine algas pärast seemnealgme varisemist.

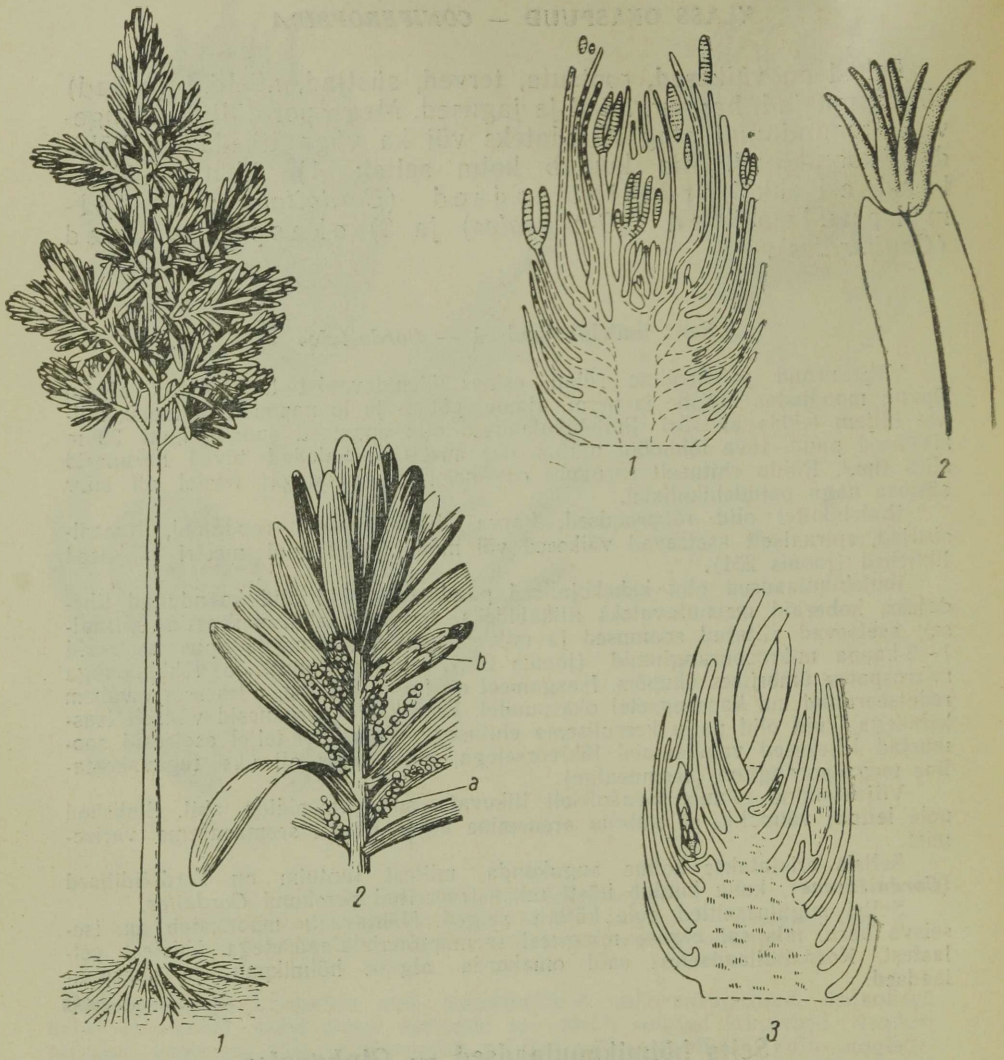
Seltsis eristatakse kolme sugukonda, millest tuntuim on **kordaiidilised** (***Cordaitaceae***), kuhu kuulub hästi rekonstrueeritud perekond *Cordaites*.

Seltsi sugulussuhted pole küllalt selged. Nähtavasti moodustab ta iseseisva haru, mis sai alguse mingitest seemnesõnajalalaadsetega ühistest eellastest. Kordaiidilaadsetest said omakorda alguse hõlmikpuu- ja okaspuulaadsed.

Selts hõlmikpuulaadsed — *Ginkgoales*

Selts oli permist kuni kriidi ajastuni laialdaselt levinud. Praegu on seltsi ainsaks esindajaks hõlmikpuu (*Ginkgo biloba*) **hõlmikpuuliste** (***Ginkgoaceae***) sugukonnast. Hõlmikpuu ei esine kusagil looduslikus taimkattes, kuid kultuuris ja metsistununa Hiinas ja Jaapanis on ta kuni 40 m kõrgune ja meetrilise tüveläbimõõduga. Nõukogude Liidus kasvatatakse hõlmikpuud Kaukaasias ja Krimmis. Soodsais kasvukohtades talub ka Eesti kliimatingimusi. Lääne-Euroopas kultiveeritakse alates 1727. aastast.

Hõlmikpuu on suvehaljas, tumehalli sileda koorega ja püra-



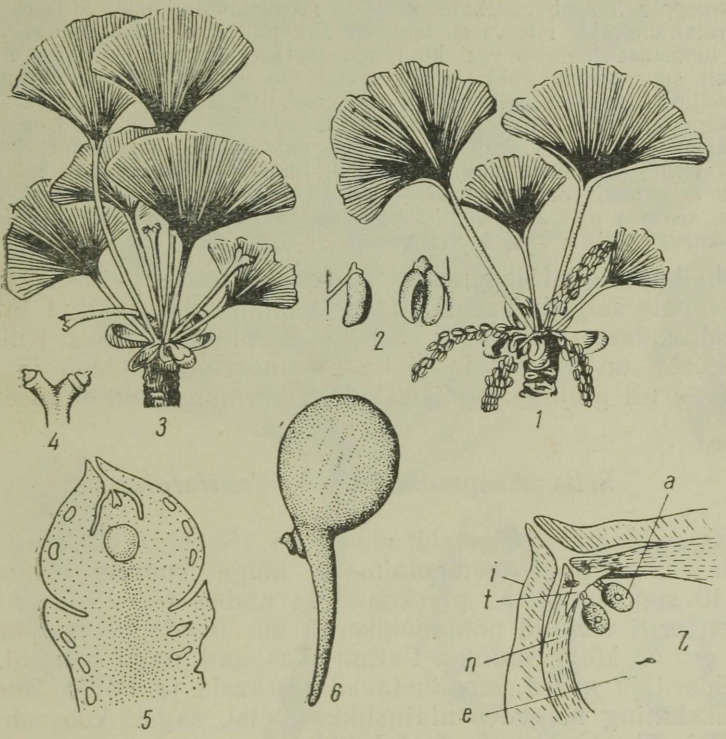
Joonis 251. Kordaiidilaadsed:
1 — kordaiidi üldkuju, *2* — oks lehtede ja käbide kogumikuga (*a*), *b* — vegetatiivne pung.

Joonis 252. *Cordaianthus williamsonii* käbide ehitus:
1 — isaskäbi pikilõige; *2* — mikrosporofüll mikrosporangiumidega; *3* — emaskäbi pikilõige.

miidja, vanemas eas kahara võraga puu. Tüve anatoomiline ehitus sarnaneb okaspuulaadsete tüve ehitusega. Esineb kahesuguseid võrseid — kiiresti kasvavaid pikkvõrseid ja tihedate sõlmevahedega lühivõrseid, mille tippudes asetsevad lehekimbud. Hõl-

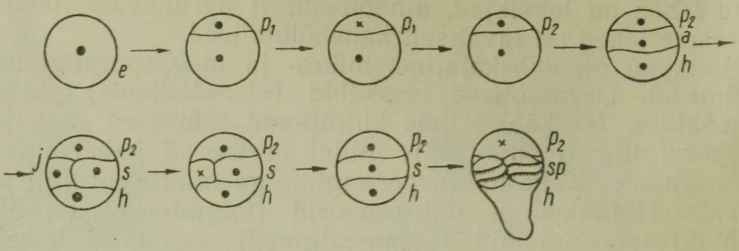
mikpuu lehed on lehvikjad, dihhotoomselt harunevate roodudega. Pikkvõrsete lehed on tavaliselt kahehõlmalised.

Hõlmikpuu on kahekojaline, mikro- ja megasporangiumidega eri taimedel. Urvataolised isaskäbid («isasõisikud») paiknevad lehekaenaldes. Isaskäbi teljele kinnituvad lühikesed raokujulised mikrosporofüllid (joonis 253), millel asetsevad kahekaupa mikrosporangiumid. Kahe mikrosporangiumiga mikrosporofüll vastab tolmukale. Hõlmikpuude mikrospoorid (tolmuterad) on õhupõiteta. Makrosporangiumid (seemnealgmed) asetsevad kahekaupa suhteliselt pikkade, lühivõrsetel lehekaenaldes paiknevate kandjate (makrosporofüllide) tipus, iga seemnealgme alusel võib näha ringikujulist padjakest. Hõlmikpuu seemnealgme ehitus sarnaneb palmlehikute seemnealgme ehitusega.



Joonis 253. Hõlmikpuu (*Ginkgo biloba*):

1 — lühivõrse emasurbadega; *2* — mikrosporofüll'd mikrosporangiumidega; *3* — lühivõrse emaskäbidega; *4* — kahest seemnealgmest koosnev emaskäbi; *5* — seemnealgme pikiõige; *6* — valminud seeme teise, kängunu seemnega; *7* — seemnealgme ülemine osa: *i* — integument; *n* — nutsell; *t* — tolmukamber; *e* — endosperm; *a* — arhegoonid.



Joonis 254. Hõlmikpuu (*Ginkgo biloba*) isasgametofüüdi arenemise skeem:

e — mikrospoor; p_1, p_2 — protalliumirakud; *h* — haustorirakk; *sp* — spermatosoid; *a* — anteriidirakk; *s* — spermageenne rakk. (Tarassovi j.)

Mikrospoor hakkab eelleheks arenema mikrosporangiumis. Alguses eraldub väike protalliumirakk, mis varsti laguneb. Eraldub teine protalliumirakk. Järelejäänud tuumaosa jaguneb veel kord, moodustades kaks rakku: üks neist on suhteliselt suur anteriidirakk, teine vegetatiivne rakk. Mikrosporangiumi avanedes väljuvad mikrospoorid sellest kolmerakulistena ning kanduvad tuulega seemnealgmetele, kus järgneb isasgameedi edasine arenemine (joonis 254). Tolmukambris areneb mikrospoorist pärast anteriidiraku jagunemist kaks primitiivset tüüpi, viburitepärjaga varustatud, liikuvat spermatosoidi, millest üks viljastab arhegoonis paikneva munaraku. Valminud seemne väliskest muutub lihakaks, sisekest aga kivistub; hästi arenenud endosperm ümbritseb ülemises osas paiknevat väikest kahe idulehega idu.

Hõlmikpuuliste fülogeneetilised seosed teiste paljasseemnetaimedega pole selged. Tavaliselt on hõlmikpuulisi püütud tuletada kordaiidilaadsetest, lähtudes sarnasusest puidu ehituses. Kuid hõlmikpuulistel on ühiseid jooni ka seemnesõnajalgadega ja palmlehikutega nii paljunemisviisis kui ka seemnealgme ehituses.

Selts okaspuulaadsed — *Coniferales*

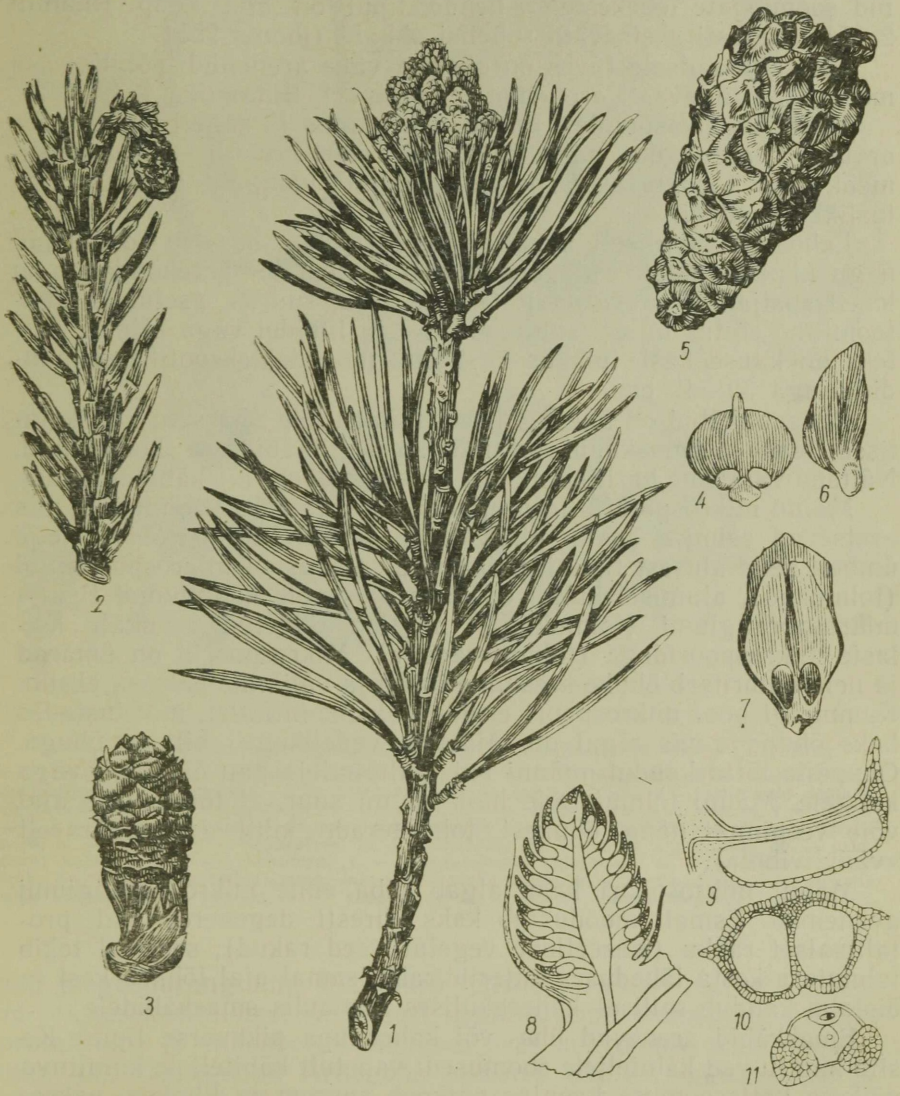
Okaspuulaadsete selts ehk okaspuud kitsamas ja tavalisemas tähenduses, on paljasseemnetaimede kõige suurem kaasaegne rühm 10 sugukonna, 55 perekonna ja umbes 600 liigiga. Okaspuud on eriti levinud põhjapoolkeral, kus nende perekondade ja liikide arv on kõige suurem. Paljud okaspuud, nagu männid, kuused, lehised ja nulud, moodustavad Euraasia ja Põhja-Ameerika tasandikel ning mägedes ulatuslikke metsi, sageli koosneb puurinne neis ühest või vähestest liikidest.

Lõunapoolkeral on okaspuud levinud parasvöötmes, Uus-Meremaal ja Tasmaanias, Tulemaal ja Patagoonias, kus nad samuti moodustavad metsi. Troopikamaades on okaspuud levinud mägedes.

Okaspuude harunemine toimub monopodiaalselt. Okste asetus on spiraalne, kuid spiraalid on sageli niivõrd ligistunud, et okste asetus on ebamännaseline, nagu araukaariatel, kuuskedel jt. Tip-

mine võrse säilib; kui ta hävib, asendab teda lähem külgmine haru. Seetõttu on okaspuude võra kooniline.

Võrsed on kas kõik ühetaolised (araukaarialistel ja jugapuulistel) või (enamikul) kahesugused — pikk- ja lühivõrsed. Pikk-



Joonis 255. Harilik mänd (*Pinus sylvestris*):

1 — oks isaskäbidega; *2* — oks ühe emaskäbiga; *3* — noor emaskäbi; *4* — seemnesoomus seemnealgmetega, *5* — valminud avanemata emaskäbi; *6* — seeme; *7* — arenenud seemnesoomus kahe tiivulise seemnega; *8* — isaskäbi pikilõike skeem; *9* — mikrosporofülli pikilõige; *10* — sama ristlõikes (näha 2 sporangiumi); *11* — mikrospoor (tolmutera).

võrsete kasv on piiramatu ja nad on kaetud arvukate, spiraalselt asetsevate, nõeljate, soomusjate või kilejate lehtedega; pikkvõrsete abil toimubki okaspuude põhiline juurdekasv. Lühivõrsed arenevad pikkvõrsete varakult varisevate soomuste kaenaldes, nad on lühikesed ja kasvavad pikkamisi. Lühivõrsete alumine osa on kaetud soomusjate lehekestega, nende tipul on aga kimp (männil 2—5) tihedasti asetsevaid rohelisi okkaid (joonis 255).

Okaspuulaadsete tüves on säsiosa vähe arenenud, põhilise osa moodustab tugevasti arenenud teispuit (vt. Botaanika I, lk. 242).

Enamikul okaspuudest on koores, puidus ja sageli ka lehtedes arvukalt vaigukäike, mis sisaldavad eeterlikku õli, vaike, palsameid; neist toodetakse tärpentini, kopaali, kampolit ja teisi väärtuslikke saadusi.

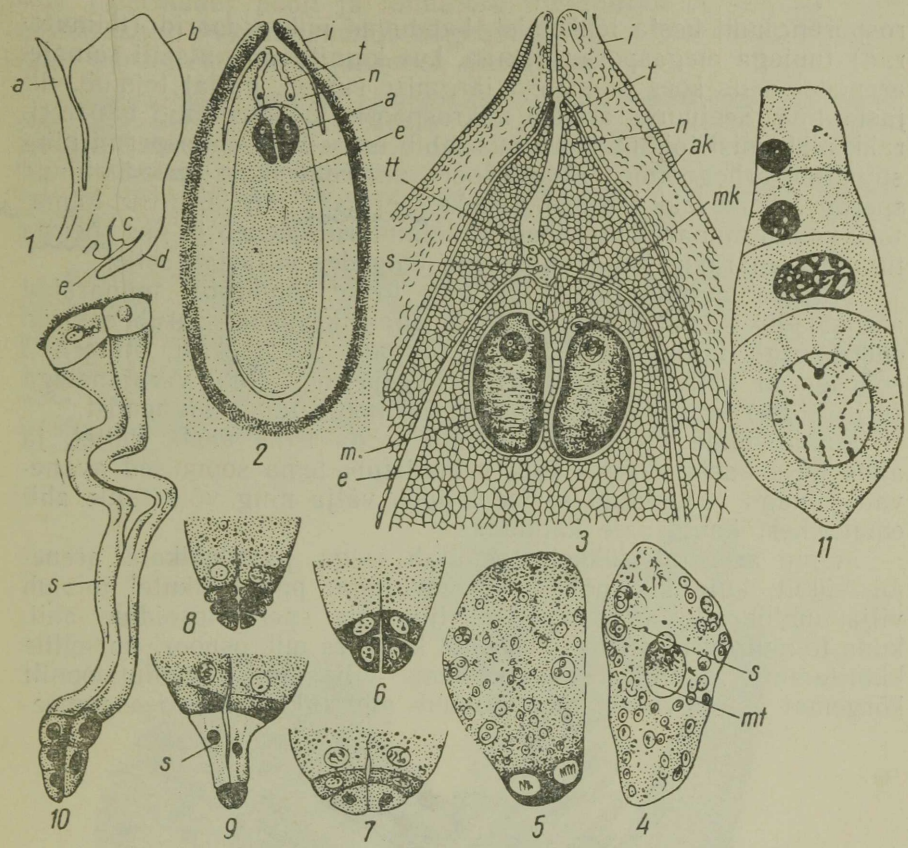
Lehed on tavaliselt kitsad, nõeljad okkad, harvem soomusjad nagu küpressilistel. Fülogeneetiliselt vanematel perekondadel on lehed süstjad (*Podocarpus*). Okaste kuju, suurus, asetus ja anatoomiline ehitus on eri sugukondadel ja liikidel väga erinev; näiteks on kuuseokaste pikkus 1—2 cm, mõnedel eksootilistel mändidel aga 30—40 cm.

Okaspuukäbid on ühesugulised, taimed ühe-, harvem kahekojalised. Isas- ja emaskäbid on mõnikord liitkäbidesse koondunud. Näitena vaatleme hariliku männi (*Pinus sylvestris*) käbide ehitust.

Männi mikrosporofüllid on tihedateks käbideks koondunud, mis asetsevad eelmise aasta pikkvõrsete alusel. Käbi läbiva telje ümber, selle alusest tipuni, paiknevad soomusjad mikrosporofüllid (tolmukad), alumisel küljel on kaks ülespoole käändunud tipuga mikrosporangiumi (tolmukotti), mis on täidetud arvukate kollaste mikrospooridega (tolmuteradega). Mikrospoorid on ümarad ja neid ümbritseb õhuke seesmine intiin ja välimine paksem eksiin. Kummalgi pool mikrospoori eraldub eksiin intiinist, moodustades kaks õhupõit, mis algul on täidetud vedelikuga, hiljem õhuga. Õhupõite tõttu kandub männi kui tuultolmleja puu õietolmu väga kaugele. Männi tolmuterade hulk on nii suur, et tolmlemise ajal võib veepinnal näha õhukest tolmuterade kihti (rahvapäraselt «väävlivihm»).

Männi mikrospoori kasv algab juba enne mikrosporangiumi avanemist. Esmalt moodustub kaks kiiresti degenereeruvat protalliaalset rakku (isaseellehe vegetatiivsed rakud), seejärel tekib tolmutera kesta läheduses anteriidirakk, samal ajal lõhkeb kest ja õietolm kandub sellises kaherakulises seisundis emaskäbidele.

Emaskäbid arenevad ühe- või kahekaupa pikkvõrse tipus. Ka siin kinnituvad käbiteljele soomused: vahetult käbiteljele kinnituva väikese kattesoomuse kaenlas paikneb suurem ja lihakas, paksenenud servaga s e e m n e - ehk v i l j a s o o m u s. Seemnesoomuse ülemisel pinnal paikneb kaks seemnealget, mille mikropüülid on allapoole, seemnealgme kinnituskohale suunatud. Seemnealge ise on ovaalne (joonis 256) ning kujutab endast muundu-



Joonis 256. Männi seemnealgme ehitus, viljastamine ja idu kujunemine:
1 — *Pinus laricio* noore käbi soomuste pikilõige: *a* — kattesoomus, *b* — seemnesoomus (viljasoomus), *c* — nutsell, *d* — integument, *e* — tolmukamber; *2* — valminud seemnealgme pikilõige: *i* — integument, *n* — nutsell, *e* — endosperm, *a* — arhegoon, *t* — tolmutoru; *3* — *Pinus sylvestris*'e seemnealgme ülemine osa tetrasel arenemisaastal: *i* — integument, *n* — nutsell, *e* — endosperm, *m* — munarakk, *mk* — mõhu kanalirakk; *ak* — arhegooni kaelarakud, *t* — tolmutoru, *s* — isasgameedid (spermad), *tt* — tolmutera tuumarakk; *4* — munaraku viljastamine: *mt* — munaraku tuum; *s* — spermad; *5—10* — viljastamise järjestikulised astmed; *s* — suspensor; *11* — musta männi megaspooride tetraad.

nud megasporangiumi. Pikilõikes näeme järgmist ehitust: keskel on õhukesekestalistest rakkudest moodustunud endosperm (emasprotallium) ja endospermi ülemises osas mikropüüli poole suunatuna kaks arhegooni. Arhegoon koosneb suurest munarakust ja tihedast plasmast. Munaraku kohal võib vahel näha ka vara degenereeruvat mõhukanalrakku. Endospermi ümbritseb nutsell, millele järgneb keskmises ja alumises osas nutselliga liitunud kate (integument), viimase tipus asetseb mikropüül.

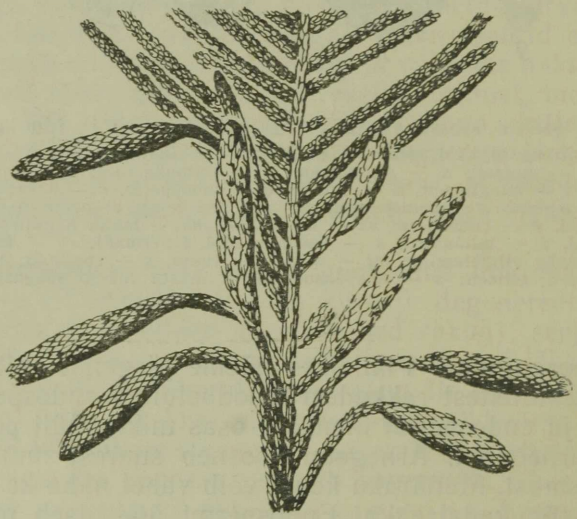
Männi viljastamine toimub järgmiselt: juunikuus, pärast mik-

rosporangiumi kesta lõhkemist, kanduvad mikrospoorid (tolmuterad) tuulega megasporangiumile, kus kinnituvad nutselli seinale, arenedes selle koes pikkamisi järgmise suveni, millal toimub viljastamine. Seejuures areneb mikrospooris moodustunud haustorirakk pikkamisi tolmutoruks, mis läbib nutselli ja endospermi ning suundub arhegoonile. Mikrospoori anteriidirakust moodustunud spermageenne rakk jaguneb kaheks spermaks, mis laskuvad tolmutoru kaudu munarakuni. Seejärel tolmutoru lõheneb ja üks sperma tungib munarakku ning viimasega ühinedes viljastab selle.

Viljastatud munarakust kujuneb loode (embrüo): munarakul areneb pikk lise (suspensor), mis edasi kasvades surub embrüo endospermi. Integumendist saab alguse seemnekest, nutsellist endospermi kattev õhuke kile. Endosperm täitub varuainetega (eriti õliga), mis hiljem võimaldavad noore taime arenemist.

Männikäbide valmimine toimub seega kahe aasta vältel, ja alles teise aasta sügisel käbi pruunistub, tema soomused avanevad, tiivaga varustatud seeme langeb välja ning võib tuule abil emataimest kaugemale kanduda.

Männi arenemistsükkel meenutab seega palmlehikute arenemistsüklit, kuid ühe põhilise erinevusega: palmlehikutel toimub viljastumine alles ürgsemal teel, liikuvate spermatosoidide abil, kuna tolmutoru ülesandeks on vaid kasvava mikrospoori nutsellile kinnitamine. Männil seevastu näeme viljastamise evolutsioonilt kõrgemat astet: viljastamine toimub siin liikumatute isasgamee-



Joonis 257. *Lebachia piniformis*'e fertiilse oksa alumine osa püstiste emaskäbide ja rippuvate isaskäbidega.

tide (spermade) poolt ja tolmutoru ülesandeks on juhtida need munarakuni. Männil puudub sügoodi puhkeseisund, see läbitakse alles pärast embrüo kujunemist seemnena.

Fülogeneetiliselt loetakse okaspuudest vanimaks **lebahhialiste** (***Lebachiaceae***) sugukonda, mis esines kivisöe ajastu nooremast järgust kuni alampermini. Lebahhialised meenutasid väliselt araukaariaid, nende teispuit oli väga primitiivne; vaigukäigud puudusid. Nad olid ühekojalised puud, nende isas- ja emaskäbid paiknesid okste tipus ja eriti emaskäbisid loetakse ehituselt praeguste okaspuude emaskäbide prototüübiks. Peaaegu kogu mikrospoori ümbritses õhupõis (joonis 257).

Araukaarialised (***Araucariaceae***) on väga vana igihaljaste okaspuude rühm, mille eellasi on leitud fossiilsetena triiase ja permi ladestutest. Praegu esinevad araukaariad lõunapoolkeral. Vegetatiivsete organite ehituses on neil rida primitiivseid tunnuseid: neil on teiste okaspuudega võrreldes suur säsiosa ja teispuidu trahheiidid on pikad (kuni 3 mm), meenutades kordaiitide



Joonis 258. Brasiilia araukaaria (*Araucaria angustifolia* ehk *A. brasiliensis*). Emaskäbi ja oks isaskäbiga.

ja lebahhialiste trahheiide. Teisparenhüüm puudub. Lehed on enamasti suured, laiad, kuid ka nõeljad ning paiknevad okstel tihedalt ja männasjalt. Araukaarialisi iseloomustab emaskäbi seemneja kattesoomuse liitumine; seemnesoomuse välisküljel on ainult üks anatroopne seemnealge (joonis 258).

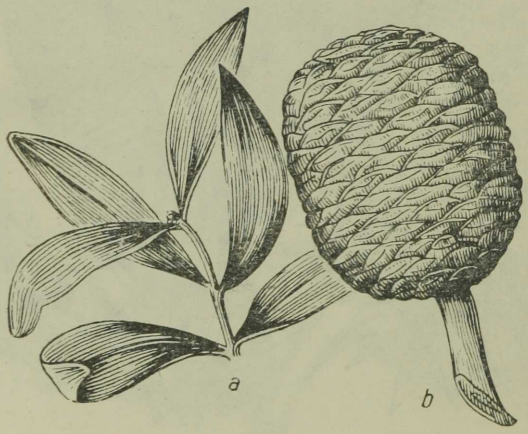
Araukaariad on valguslembesed puud; ökoloogialt meenutavad nad mõnevõrra mändi; nad moodustavad hõredaid metsi.

Tšiili araukaaria (*Araucaria araucana*) on levinud Tšiili Andides ja Argentiina edelaosas. Kuni 60 m kõrgune ja 1,5 m tüveläbimõõduga puu (tahvel VIII, *1*). Oksad kuuekaupa männases. Lehed munajassüstjad, nahkjad, 2—5 cm pikkused, püsivad 10—15 aastat. Emaskäbid munajad, kuni 10 cm läbimõõdus. Seemned söödavad ning on tähtis toiduaine oma kodumaal.

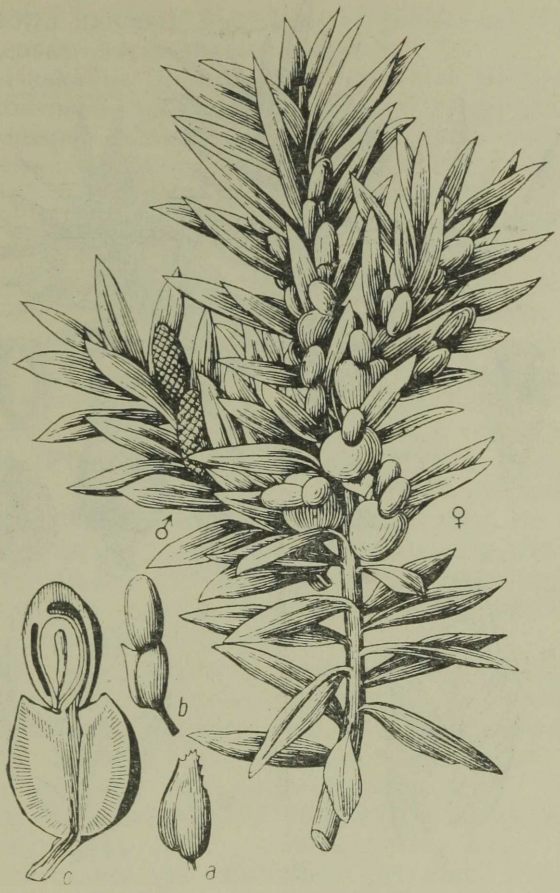
Araukaarialiste sugukonda kuulub perekond *Agathis*, mille liike tuntakse tavaliselt kauripuude nime all (joonis 259). Kasvavad ainult Filipiinidest Austraaliani ja Uus-Meremaani.

Araukaarialised omavad suurt majanduslikku tähtsust. Nende puit on väga väärtuslik ehituspuiduna, seemned söödavad. Kauripuudest saadakse kopaalvaiku, millest toodetakse kõrgekvaliteedilisi lakke ja värnitsaid.

Kivijugapuulised (***Podocarpaceae***) on võrdlemisi suur, 130-liigiline sugukond puittaimi lõunapoolkera mittetroopilistel aladel, eriti mägedes; osa liike ka Indias, Himaalajas, ka Jaapanis. Lehed soomusjad või nõeljad, harvem lamesüstjad kuni munajad, asetsevad spiraalselt; harva esinevad ka fülloklaadid. Tähtsam perekond on kõrgeväärtusliku puiduga kivijugapuu (*Podocarpus*, joonis 260).



Joonis 259. *Agathis macrostachys*:
a — oksa tipuosa; *b* — emaskäbi.

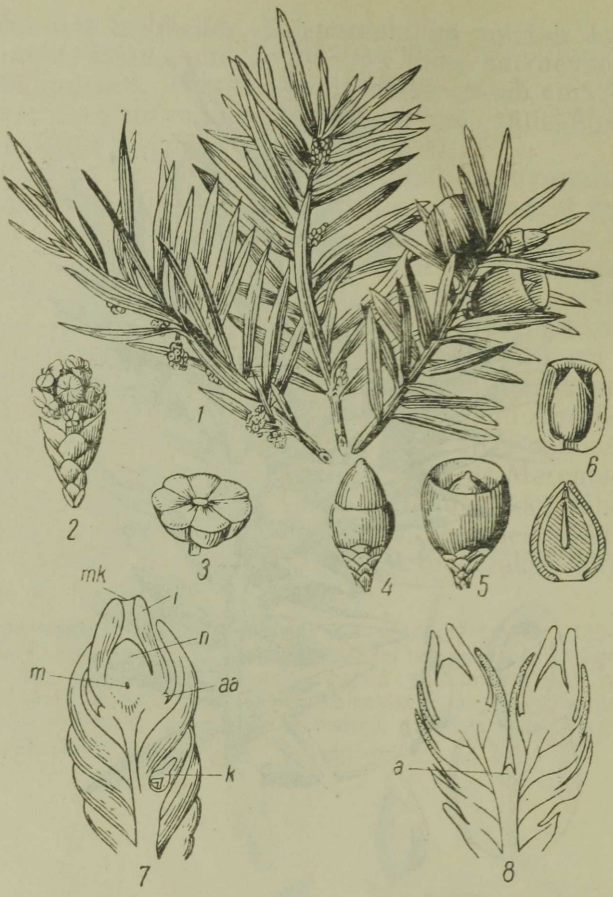


Joonis 260. *Podocarpus totara:*
a — mikrosporofüll; *b* — emasõis; *c* — vilja pikilõige.

Kivijugapuuliste emaskäbi sisaldab ristvastakuti männasjalt asetsevaid kattesoomuseid; viimaste kaenaldes paikneb üksainus püstine või allakäändunud seemnealge, mis valmides muutub lihakaks ning liitub kattesoomusega osaliselt või täielikult (nn. epimatsium).

Jugapuuliste (***Taxaceae***) sugukonda kuulub 4 perekonda, millest levinuim on jugapuu (*Taxus*), kuhu kuulub ka Eestis esinev looduskaitsealune harilik jugapuu (*Taxus baccata*, joonis 261). Sama jugapuuliik on levinud Kaukaasias, Krimmis, Ukrainas ja Lääne-Euroopa laialehistes metsades, samuti Põhja-Aafrika ja Väike-Aasia mägialadel.

Harilik jugapuu on väga pikaealine puu; üksikud isendid on kuni 20 m kõrgused ja ühemeetrise tüveläbimõõduga; selliste



Joonis 261. Jugapuu (*Taxus baccata*):

1 — isasoks (vasakul), emasoks (keskel), oks kahe valminud viljaga (paremal); *2* — isaskäbi mikrosporofüllidega, alusel viljatute soomustega; *3* — mikrosporofüll; *4* — emasvõrse noore seemnega; *5* — sama, valminud; *6* — poolitatud vili, all seemne pikilõige; *7* — emasvõrse pikilõige: *k* — paremale nihkunud kasvukuhik, *aa* — arilli alge, *n* — nutsell, *i* — integument; *mk* — mikropüül, *m* — megaspoor; *8* — kaks seemnealget, nende vahel kasvukuhik (*a*).

puude vanus on 2000—3000 aastat. Lehed on süstjad ning paiknevad okstel kahekaupa — peaaegu vastakuti. Puu on ühekojaline, tema isas- ja emaskäbid arenevad eri okstel. Puit on kollakaspunane, väga kõva ja vaatamata sellele, et ei sisalda vaiku, väga mädanemiskindel. Seetõttu on ta väärtuslik mööblipuit. Jugapuu on dekoratiivne, kuid väga mürgiste lehtedega.

Tertsiaaris olid jugapuud laialdaselt levinud Euraasias ja Põhja-Ameerikas, praegu on nad välja suremas, mida suurel määral põhjustab ka inimene; pärast raiet taastub jugapuu oma pikal-

dase kasvu tõttu halvasti. Meil levinud Saare- ja Hiiumaal ning mandri loodeosas, varjurohketes metsades.

Jugapuu isaskäbid (joonis 261) arenevad ühekaupa lehtede vahel. Nad koosnevad tihedasti asetatud mikrosporofüllidest. Mikrosporofüll koosneb lühikesest jalast, mis tipus lõpeb kilpja kettaga. Ketta aluskiljele kinnitub 6—9 rippuvat mikrosporangiumi. Neis arenevatel mikrospooridel ei ole õhupõisi.

Emaskäbid puuduvad. Seemnealge areneb ühe võrse ülemise soomuse kaenlas; hiljem nihkub võrse kasvukuhik kõrvale ja seemnealge kujuneb tipmiseks. Seemnealgme alusel areneb seda ümbritsev (kuid mitte sellega liituv) kausjas moodustis — seemnerüü ehk arill, mis seemne valmides värvub punaseks, on söödav ning meelitab ligi linde. Morfoloogiliselt vastab seemnerüü teiste okaspuude seemnesoomusele ja kivijugapuuliste osalt lihakale seemnesoomusele. Seemned on tugeva kattega, idu kahe idulehega.

Männiliste (***Pinaceae***) sugukonda kuuluvad enamikus igihaljad puud. Ainult lehis (*Larix*) ja ebalehis (*Pseudolarix*) on suvehaljad — nende okkad varisevad sügisel. Lehed on nõeljad või lamedad okkad, nende asetus spiraalne, üksikult pikkvõrsetel või kimpudena lühivõrsetel. Puit hästi nähtavate aastaringidega. Trahheiidide radiaalsetel seintel paiknevad koobaspoorid, enamasti üherealiselt, harvem kaherealiselt.

Männiliste mikrospooridel on enamasti kaks õhupõit. Enamiku männiliste valminud seemnetel on kilejas tiib, mis moodustub seemnesoomuse ülemistest kihtidest; tiib soodustab seemnete levimist tuule abil, ta puudub tegelikult suureseemnelistel okaspuudel, näiteks seedermändidel. Idul on 2—18 idulehte.

Männiliste rahvamajanduslik tähtsus on väga suur; nendest saadakse väärtuslikku tarbe- ja ehituspuitu, kütet. Nulgude ja kuuskede puitu kasutatakse tselluloosi ja paberi tootmiseks. Paljud neist sisaldavad vaike, palsameid jne.

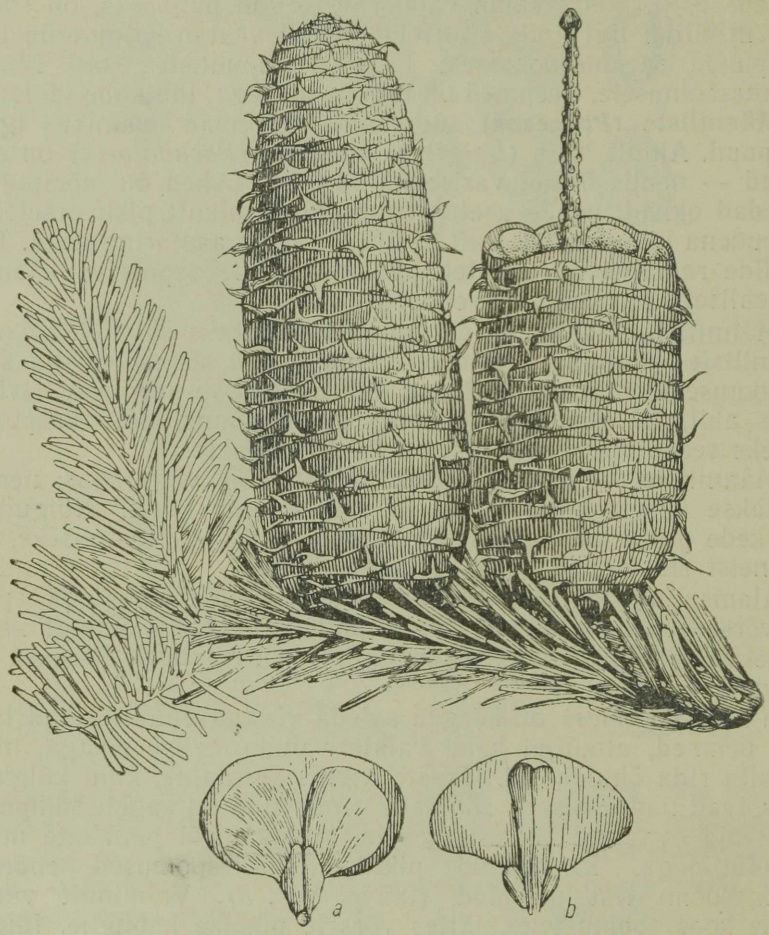
Alamsugukonda *Abietoideae* kuuluvad pikkvõrsetega puud, lühivõrsed neil puuduvad. Emaskäbid valmivad esimesel aastal. Emaskäbid on püstised (näiteks nulul) või rippuvad (kuusel, ebatsuugal).

N u l u d (*Abies*) on kõrged saleda võraga puud. Okkad lamedad, pehmed, allküljel kahe valkja vahakirmelise ribaga, milles on mitu rida õhulõhesid. Okaste asetus spiraalne, kuid külgharudel võivad nad asetseda rõhtsalt, nende tipp on sageli sämpunud. Isaskäbid ovaalsed või silinderjad, kollaste või punakate mikrosporofüllidega. Emaskäbid piklikud, kattesoomused enamasti seemnesoomustest pikemad (tahvel VII, *3*). Valminult variseb seeme koos soomustega, jättes võrsele püstise käbitelje. Idulehti neljast kümneni.

Nulu perekonda kuulub umbes 40 põhjapoolkeral, eriti mägedes levinud liiki. Kuni 30 m kõrgune s i b e r i n u l g (*Abies sibirica*) moodustab ulatuslikke metsi Nõukogude Liidu Euroopa-osa kir-

derajoonides ja Siberis. On varju taluv, eelistab toitaineterikast liivakivimulda ning on kontinentaalses kliimas külmakindel. Pehme, vaigukäikudeta puit sobib tarbe- ja ehituspuiduks, paberi tootmiseks. Okastest saadakse eeterlikku õli, millest toodetakse lakke. Noored okkad sisaldavad borneooli (kamprit). Eestis ilupuuna parkides.

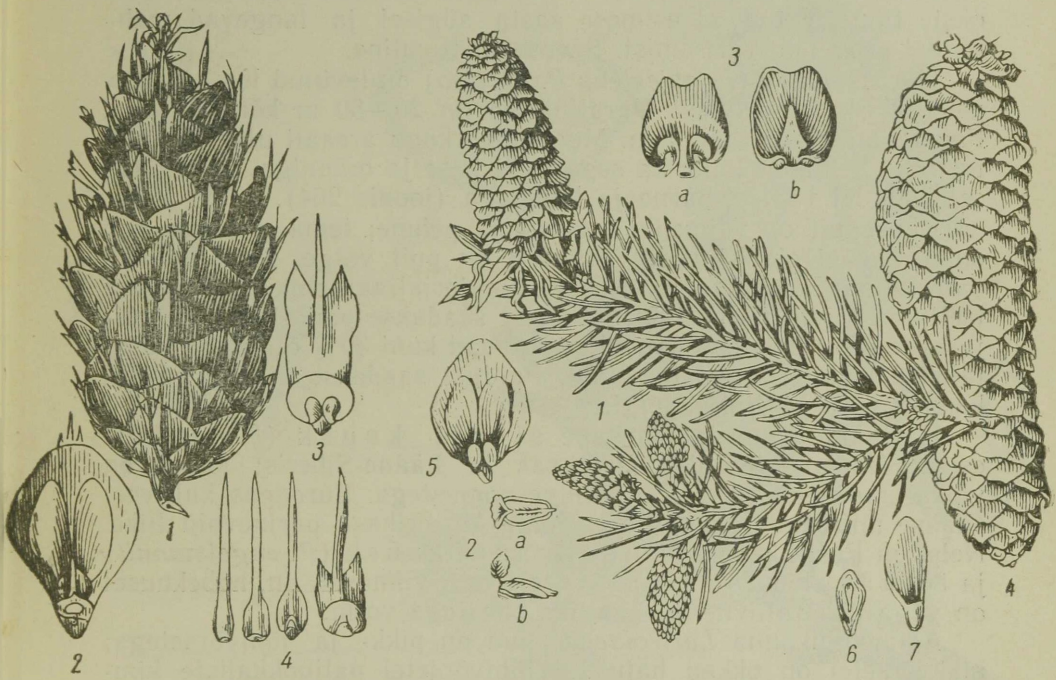
Valge ehk euroopa nulg (*A. alba*) esineb Lääne-Euroopas madalamast kuni kõrgema metsavööndini (300—2000 m). Nõukogude Liidus ainult Karpaatides; temast saadakse nn. strassburgi tärpentini.



Joonis 262. Kaukaasia nulg (*Abies nordmanniana*). Oks emaskäbidega, teine neist pooleldi varisenud seemnete ja soomustega: *a* — seemnesoomus siseküljelt kahetiivulise seemnega, *b* — seemne- ja kattesoomus välisküljelt.

Kaukaasia nulg (*A. nordmanniana*) (joonis 262) moodustab Kaukaasias metsi 200—2000 m kõrguses. Põhja-Ameerika arvukatest nululiikidest on Eestis sageli kultuuris palsaminulg (*A. balsamea*). Palsaminulust saadakse mikroskopeerimisel kasutatavat vaiku — kanada palsamit.

Perekond ebatsuuga (*Pseudotsuga*), laikuhikja võraga suured igihaljad puud, on levinud läänepoolses Põhja-Ameerikas ja Ida-Aasias. Okkad lamedad, emaskäbid varisevad tervelt, seemnesoomused terveservalised, kattesoomused seemnesoomustest pikemad, kolmetipulised. Seeme tiivuline. Ebatsuugade puit on väärtuslik. Roheline ebatsuuga (*P. taxifolia*) (joonis 263) pärineb Põhja-Ameerikast. Vanas Maailmas (ka Eestis) sageli ilupuuna kultuuris; puu kõrgus oma kodumaal võib ulatuda üle 100 meetri.



Joonis 263. Roheline ebatsuuga (*Pseudotsuga taxifolia*):
1 — emaskäbi, *2* — seemnesoomus siseküljelt kahe tiivulise seemnega; *3* — katte- ja seemnesoomus siseküljelt; *4* — (vasakult paremale) okaste üleminek (emasõie alusel) soomusteks.

Joonis 264. Harilik kuusk (*Picea abies*):
1 — oks noorte käbidega (üks suurem emaskäbi, kolm väiksemat isaskäbi); *2* — mikrosporofüll välisküljelt (*a*) ja servalt (*b*); *3* — seemnesoomus; *a* — siseküljelt, *b* — välisküljelt, kattesoomusega; *4* — valminud emaskäbi; *5* — soomus tiivuliste seemnetega; *6* — seeme (embrüoga) pikilõikes; *7* — tiivuline seeme.

Tsuuga (*Tsuga*) perekonda kuuluvad keskmised kuni suured igihaljad puud kuhikja või laipüramiidja võra ja peente rippuvate okstega. Okkad lamedad, enamasti kaherealise asetusega. Emaskäbid väikesed, rippuvad, mittelagunevad, kattesoomused seemnesoomustest lühemad. Kanada tsuuga (*T. canadensis*) on levinud Põhja-Ameerika idaosas; Euroopas ilupuuna kultuuris.

Kuuski (*Picea*) on ligi 50 liiki, levinud Euroopa, Aasia ja Põhja-Ameerika parasvöötmes. Eriti rohke on liikide arv Hiina kesk- ja lääneosa mägedes. Paljud liigid moodustavad ulatuslikke taigametsi madalikkudest mägialadeni. Kuused on kõrged, kuhikja võraga, monopodiaalse harunemisega puud. Okkad on neljakandilised või lamendunud, igal tahul valkja õhulõhede ribaga; püsivad puul 7—9 aastat. Kuuskede puit sisaldab vaigukäike, puiduparenhüüm puudub. Noorelt taluvad varju. Kuuse isaskäbid arenevad kaenlasisestena eelmise aasta võrsetel, paiknevad emaskäbidest madalamal. Noored emaskäbid arenevad eelmise aasta okste tipus, valmivad esimese aasta sügisel ja langevad maha pärast seemnete varisemist. Seeme on tiivuline.

Harilik kuusk (*P. abies* ehk *P. excelsa*) on levinud Kesk-Euroopast ja Skandinaaviast Uuralini. Ta on 20—50 m kõrgune puu, tüveläbimõõduga kuni 1 m. Moodustab kogu areaali ulatuses ulatuslikke puhtkuusikuid, ka segametsi kase ja männiga, lõunapoolsetel aladel vahtra, pärna ja tammega (joonis 264).

Kuusepuit on vaigurikas, kerge ja pehme; tema mehaanilised omadused ei ole kõrged. Värvuselt on puit valge, pisut kollaka varjundiga. Leiab kasutamist ehitusmaterjalina, temast toodetakse tselluloosi, paberimassi jne. Koorest saadakse parkaineid, koorest ja kändudest vaiku. Seemned sisaldavad kuni 30% õli, mida kasutatakse lakkide valmistamiseks. Puidust saadakse utmisel vaiku, kampolit, tärpentini ja pigi.

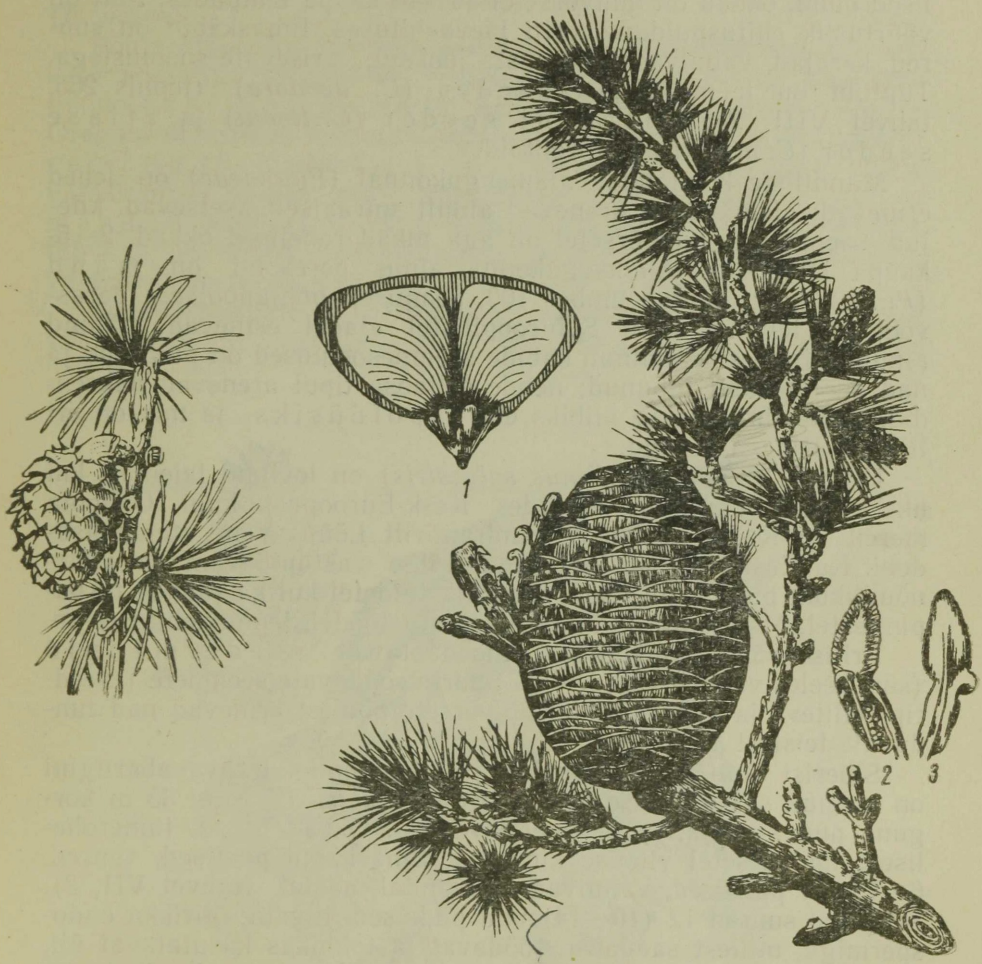
Harilikule kuusele lähedane siberi kuusk (*P. obovata*) esineb Nõukogude Liidu kirdeosas ja Lääne-Siberis; käbid on väiksemad, terveservaliste seemnesoomustega. Euroopas kultiveeritakse mitmeid Kanadast ja Põhja-Ameerikast pärinevaid liike. Neist on Eestis levinud Engelmanni kuusk (*P. engelmannii*) ja torkav kuusk (*P. pungens*); eriti viimasel, nn. hõbekuusel on väga dekoratiivne hõbehallide okastega vorm.

Alamsugukonna *Laricoideae* puud on pikk- ja lühivõrsetega; pikkvõrsetel on okkad hajusalt, lühivõrsetel paljuokkaliste kimpudena. Suurim neist on lehise (*Larix*) perekond, kuhu kuulub 20 Euroopas ja Põhja-Ameerikas levinud suvihaljast liiki.

Lehised on suured, 30—40 m kõrgused valguslembesed puud; nende puit on punakas, vaigurohke ning väga vastupidav mädanemisele, mistõttu on eriti eelistatud laevaehituses ning kaevandustes tugipuudena. Lehiste okkad on pehmed, helerohelised, allküljed valkjate õhulõheribadega. Isaskäbid moodustuvad üheaastastel või vanematel lühivõrsetel. Lehiste emaskäbid arenevad

lehistunud lühivõrsetel, valmivad esimesel aastal, kuid püsivad 2—3 aastat. Kattesoomused on enamikul liikidel seemnesoomustest pikemad.

Euroopa lehis (*Larix decidua*, joonis 265) on põhiliselt Alpide puu, Nõukogude Liidus levinud ainult Karpaatides. Nõukogude Liidu Euroopa-osas kasvab vene lehis (*L. rossica*),



Joonis 265. Euroopa lehise (*Larix decidua*) oks emaskäbi ja lühivõrsel asuvate okkakimpudega.

Joonis 266. Himaalaja seedri (*Cedrus deodara*) oks emaskäbi ja kahe isaskäbiga.
1 — seemnesoomus siseküljelt kahe seemnega; *2* ja *3* — mikrosporofüll kahelt küljelt.

Lääne-Siberis sellele väga lähedane siberi lehis (*L. sibirica*); Ida-Siberi ja Kaug-Ida dauuria lehis (*L. dahurica*), mis on seotud igikeltsa-aladega, ulatub puittaimedest Siberis kõige kaugemale põhja (72°30′ p. l.). Väärtusliku puidu tõttu kasvatatakse Eestis lehiseid metsakultuurides, dekoratiivse võra tõttu parkides. Erakordselt kõrge tootlikkusega on lehisepuistud Vigalas, Loodi Püstmäel jm., kus üksikute puude kõrgus ulatub 42 meetrini.

Seedrid (*Cedrus*) on suured, 40—50 m kõrgused laiavõralised puud, okkad on lühivõrsetel 30—40 kaupa kimpudes. Puit on väärtuslik ehituspuiduna, eriti laevaehituses. Emaskäbid on suured, kerajad, valmivad 2—3 aasta jooksul, varisevate soomustega. Tuntum on himaalaja seeder (*C. deodara*) (joonis 266, tahvel VIII, *2*); liibanoni seeder (*C. libani*) ja atlase seeder (*C. atlantica*) on reliktid.

Männiliste kolmandal alamsugukonnal (*Pinoideae*) on lehed erinevad: pikkvõrsetel arenevad ainult spiraalselt asetsevad, kilejad, soomusjad, lühivõrsetel on aga pikad rohelised okkad, 2—5-kaupa kimpudes. Alamsugukonna ainus perekond on mänd (*Pinus*), kuhu kuulub umbes 100, peamiselt põhjapoolkera parasvöötmes levinud liiki. Subtroopilistel aladel esinevad männid ainult mägedes. Valminud käbide seemnesoomused on puitunud ja nad on tihedasti liibunud; nende seljaosa tipul arenevad paksendid, mida nimetatakse kilbiks ehk apofüüsiks ja mis on eri liikidel erineva kujuga.

Harilik mänd (*Pinus sylvestris*) on levinud laiemalt kui ükski teine okaspuu, ulatudes Kesk-Euroopast kuni Ohhoota mereni ja Koola poolsaare tundrapiirilt Lõuna-Vene stepimetsadeni. Ka Eestis on harilik mänd kõige vastupidavam ja vähenõudlikum puuliik nii mererannikuil, luidetel kui ka rabade turbapinnastel. Männipuit on hinnaline ehitustöödel, lennukiehituses jm.

Erilise rühma mändidest moodustavad seedermännid (kõnekeeles vääralt «seedrid»). Suurte söödavate seemnete («seedripähklite») ja viieokkaliste lühivõrsete poolest erinevad nad tunduvalt teistest mändidest.

Siberist kuni Taga-Baikalini ja Mongoolia Rahvavabariigini on levinud siberi seedermänd (*P. sibirica*). Kuni 35 m kõrgune puu kuhikja, väga tiheda võraga. Okkad pikad, tumerohelised, lühivõrsetel viietise kimbuna. Emaskäbid püstised, suured, 6—13 cm pikkused, valmivad kolmandal aastal (tahvel VII, *2*). Seemned suured 12 (10—14) mm pikkused, tiivata; õlirikka endospermiga, millest saadakse söödavat ja tehnikas kasutatavat õli, Seedermänni puit on kerge, tihe, vaigurohke ning mitmeti kasutatav. Vaigust toodetakse tärpentini ja kampolit. Lääne-Euroopa Alpides esinev euroopa seedermänd (*P. cembra*) on madalamatüveline mägipuu. Mõlemat seedermänniliiki kultiveeritakse Eestis parkides ja puiesteedel.

Idapoolses Aasias, Ida-Siberist Kuriili saarte ja Jaapanini on

laialdaselt levinud põõsakujuline, suuri tihnikuid moodustav kääbus-seedermänd (*P. pumila*), mille seemned on väiksemad ning moodustavad tähtsa osa sooblite talvetoidust.

Kaukaasias esinevad mõned reliktsed, haruldased, looduskaitse all olevad männiliigid, nagu pitsunda mänd (*P. pithyusa*) Musta mere rannikul ja eldari mänd (*P. eldarica*) Gruusias.

Vahemeremaade floora iseloomulikke puid on omapärase laia võraga ja kitsatiivaliste söödavate seemnetega piinia mänd (*P. pinea*).

Põhja-Ameerika lääneosas esineb umbes kolmkümmend väikese areaaliga männiliiki. Väärtuslikku puitu annab sealsetest liikidest kollane mänd (*P. ponderosa*). Väga dekoratiivne on Oregoni mäestikus levinud hiigelsuur, kuni 90 m kõrgune suhkrumänd (*P. lambertiana*), mille seemned on söödavad ja puu vigastamisel saadav mahl suhkrurohke. Kanadas levinud valge mänd (*P. strobus*) on väga dekoratiivne puu, mis Eestis haigestub kahjuks koorepõletikku, mille tekitaja (*Peridermium strobi*) vaheperemeesteks on sõstra- ja karusmarjapõõsad.

Sooküpressiliste (***Taxodiaceae***) sugukonda kuuluvad nõeljate või soomusjate, spiraalselt asetsevate lehtedega suured puud. Pui-



Joonis 267. Ranniksekvoia (*Sequoia sempervirens*):
1 — oks väikeste isaskäbidega (*a*) ja suurte emaskäbidega (*b*); *2* — lehistunud võrse.

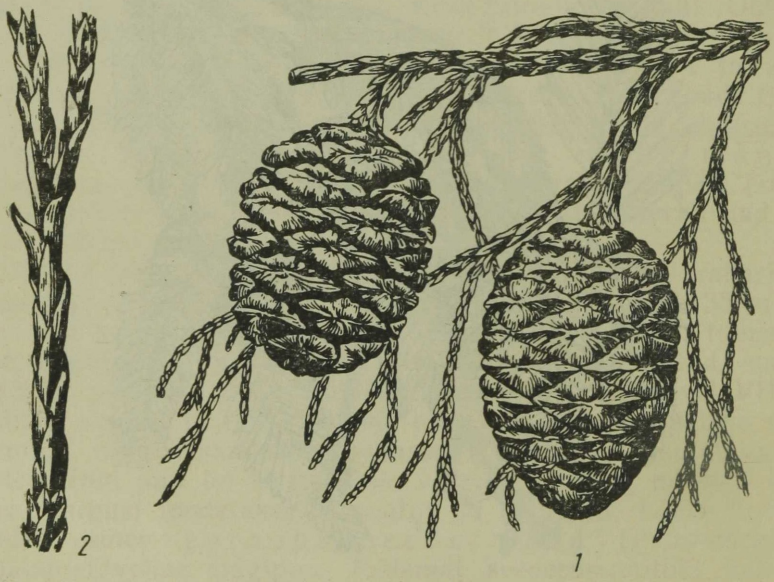
dus puuduvad vaigukäigud, aastaringid on hästi eristunud; enamasti heade tehniliste omadustega.

Isasgametofüüt on redutseerunud; protalliaalseid rakke ei kujune ja mõlemad isasgameedid on eri suurusega. Emaskäbid on enamasti väikesed, paiknevad üksikult võrsete tipus. Kattesoomused väikesed, tavaliselt seemnesoomusega liitunud. Paksude seemnesoomuste siseküljel paikneb 2—14 seemnealget.

Kõik 10 perekonda 16 liigiga on reliktid, jäänukid põhjapoolkeral tertsiaaris laialdaselt levinud okaspuudest. Vanimad fossiilid pärinevad nooremast triiasest.

Perekond sekvoia (*Sequoia*) on monotüüpne. Ainus liik on Põhja-Ameerikas Vaikse ookeani sademeterohketel rannikualadel metsi moodustav igihaljas ranniksekvoia (*Sequoia sempervirens*). Ta on kuni 100 m kõrgune, 5—9 m tüveläbimõõduga; vanus kuni 2500 aastat. Emaskäbid on ainult 2—3 cm pikkused, veidi piklikud, valmivad esimesel aastal (joonis 267).

Mammutipuude (*Sequoiadendron*) ainsaks säilinud liigiks on *S. giganteum* (joonis 268). Mammutipuu kasvab üksikpuuna ja väiksemate saludena Kalifornias, Sierra Nevada mäeaheliku läänenõlvadel. Puu on looduskaitse all, suuremad salud on kuulutatud rahvusparkideks. Suuremate mammutipuude kõrgus ületab 100 m, 10 m tüveläbimõõdu juures; kuni 50 m kõrguseni on suurte puude tüvi oksteta. Vanust hinnatakse kuni 4000 aastani. Emaskäbid on munajad, 3—8 cm pikkused, valmivad teisel aastal.



Joonis 268. Mammutipuu (*Sequoiadendron giganteum*):
1 — oks kahe emaskäbiga; *2* — lehistunud oksa tipuosa.



Joonis 269. Metasekvoia (*Metasequoia glyptostroboides*):

1 — oks emaskäbidega; *2* — kaks avanenud emaskäbi; *3* — oks isaskäbidega; *4* — isaskäbi; *5* ja *6* — kaks sporofülli mikrosporangium dega; *7* — seeme; *8* — osa võsust. (Hu ja Chengi j.)

Sekvoia ja mammutipuu liigid olid Euraasias laialdaselt levinud kuni pliotseenini. Fossiilseks peeti ka metasekvoiat (*Metasequoia glyptostroboides*). Alles 1944. a. avastati, et see liik kasvab väga haruldase reliktse puuna Kesk-Hiinas Sichuani ja Hubei provintsis, 700—1350 m kõrgusel, seega tõepoolest «elav fossiil». Puu sarnaneb sekvoiaga, kuid on suvihaljas; tema lamedate, kaherealiselt asetsevate okastega lühivõrsed varisevad sügisel (joonis 269).

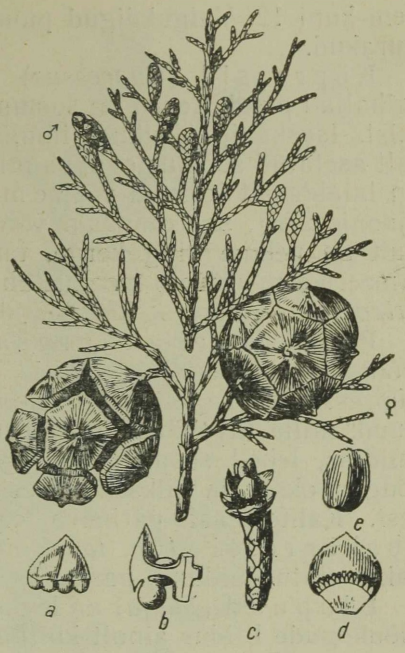
Sooküpressi (*Taxodium*'i) perekonda kuulub kolm Põhja-Ameerika kaguosas ja Mehhikos levinud reliktset liiki. Sooküpressid olid tertsiaaris Euroopas ja Aasias laialdaselt levinud ning surid välja jääajal. Harilik sooküpress (*T. distichum*) kasvab jõgede- ja ookeanirannikuäärsetes soodes ning tal on kuni 1,5 m kõrgused hingamisjuured (pneumatofoorid). Sooküpressi puit on pehme, kuid siiski mädanemiskindel (joonis 270). Mehhiko sooküpress (*T. mucronatum*) on jämedatüveline ja erakordselt pikaealine puu; tema vanust on hinnatud 4000 ja enama aastani.



Joonis 270. Harilik sooküpress (*Taxodium distichum*):
1 — oks isaskäbidega, selle vasaku haru alusel emaskäbid; *2* — oks kahe emaskäbiga, mille all esinevad lühivõrsed sügisel varisevad; *3* — peaaegu valminud emaskäbi: *a* ja *b* — mikrosporofüllid, *b* — avanenud mikrosporangiumidega; *c* — emaskäbi; *d* — megasporofüll kahe seemnealgmega; *e* — seeme; *f* — seemne pikilõige; *g* — seemne ristlõige.
(Richardi j.)



Joonis 271. Jaapani krüptomeeria (*Cryptomeria japonica*): keskel suurem oks isaskäbide ja ühe suure emaskäbiga; sellest vasakul õisik isaskäbidega: *a* — mikrosporofüll seljalt; *b* — sama mõhult; *c* — kattesoomus seljalt; *d* — sama soomus küljelt; *e* — seeme. (Pilgeri j.)



Joonis 272. Vahemere küpress (*Cupressus sempervirens*): üleval oks isaskäbidega, selle all oks kahe emaskäbiga, teine neist avanev; *a* — mikrosporofüll seljalt; *b* — sama pikilõikes; *c* — emasõis; *d* — seemnesoomus seemnealgmetega; *e* — seeme. (Richardi j.)

Krüptomeeria perekonna ainus liik (*Cryptomeria japonica*) kasvab Hiina kaguosas ja Jaapanis. Suur, kuni 45 m kõrgune puu. Isaskäbid paiknevad okste tipus okaste kaenaldes, emaskäbid võrsete tipus (joonis 271). Kasvatatakse ilupuuna parasvöötme lõunapoolsetes piirkondades.

Küpressiliste (***Cupressaceae***) sugukonnas on ühe- või kahekojalised igihaljad puud ja põõsad; lehed vastakuti või männasena, nõeljad või soomusjad. Sugukonda kuulub 145 liiki.

Isaskäbid üksikult, nende kilpjad, vastakuti või männastena asetsevad mikrosporofüllid kannavad 2—6 mikrosporangiumi. Mikrospoorid kerajad, õhupõiteta. Isasprotallium on redutseerunud, sellest ei arene protalliaalseid rakke ja mikrospoori jagunemisel kujunevad üheaegselt anteriidi- ja vegetatiivne rakk.

Emaskäbide katte- ja seemnesoomus on kogu ulatuses liitunud; sellised liitunud soomused paiknevad käbiteljel vastakuti või männasena, on nahkjad, puitunud (küpressil, elupuul) või lihakad, meenutades marja (kadakal). Seemnealgmeid enamasti 1—5, har-

vem kuni 12. Vaigukäigud puuduvad, kuid esinevad arvukad vaigurakud.

Küpressid (*Cupressus*) on püramiidse või laiuva võraga igihaljad puud. Lehed on soomusjad ja katavad katusekivijalt üksteist. Isaskäbid üksikud, tipmised. Emaskäbid ümarad, männasjalt asetatud soomustega, valmivad teisel aastal. Vahemeremaades on laialdaselt levinud vahemere küpress (*C. sempervirens*) (joonis 272), salekoonusja võraga 20—30 m kõrgune puu. Tema puit on pehme ning kerge, tarvitatakse mööblitööstuses. Põhja-Ameerika mäestikes moodustab metsi arisoona küpress (*C. arizonica*). Küpresse kasvatatakse sageli Krimmis ja Kaukaasias.

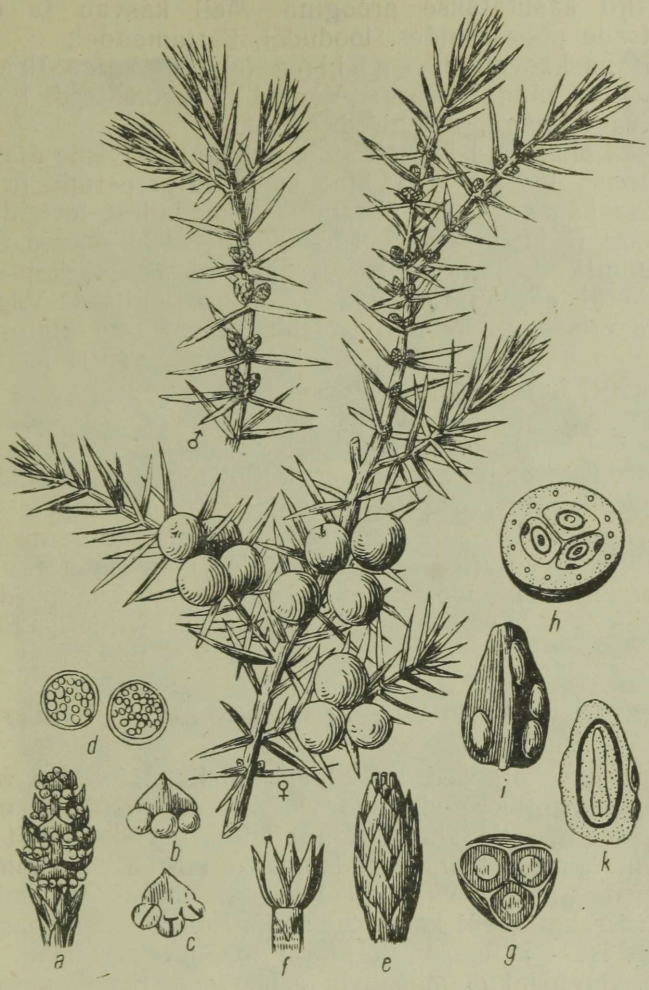
Perekonda ebaküpress (*Chamaecyparis*) kuulub kuus Põhja-Ameerikas, Jaapanis ja Taivani saarel esinevat liiki. Ebaküpressid on sageli väga suured, 40—60 m kõrgused igihaljad puud, mille tüveläbimõõt võib ulatuda kahe meetrini. Võra püramiidjas, lehed soomusjad. Küpressidest erinevad nad lamedate, longus okste ja väiksemate, esimesel aastal valmivate käbide poolest. Kaliforniast pärineva erakordselt vormirohke Lawsoni ebaküpressi (*Ch. lawsoniana*) puit on kerge, seda kasutatakse ehituspuiduna, parketiks jm.

Elupuud (*Thuja*) on levinud Põhja-Ameerikas ja Ida-Aasias. Nõukogude Liidus ainult kultuuris. Põõsad ja puud lamedate võrsetega, mida katavad vastakuti asetsevad soomusjad lehed. Harilik elupuu (*Thuja occidentalis*) on levinud Põhja-Ameerika idaosa okaspuumetsades. Kõrgus ulatub 12—20 m; puit kerge ja pehme, mädanemisele vastupidav. Talub hästi lõikamist, sobib elustaradeks. Ka Eestis kasvatatakse sageli kalmistuil; külmakindel.

Hiibapuu (*Thujopsis dolabrata*) pärineb Jaapani mägimetsadest, kus kasvab kuni 35 m kõrguseks, püramiidse võraga puuks. Perekonda vesiseeder (*Libocedrus*) kuulub 9 liiki, mis on laialdaselt levinud mõlema poolkera lähistroopilistel ja troopilistel aladel; keskmised kuni suured puud lamedate või neljakandiliste võrsetega ja kahekaupa asetatud soomusjate lehtedega. Põhja-Ameerika kõige läänepoolsematel aladel (Oregon, Kalifornia) moodustab metsi ning kasvab koos teiste okaspuudega kalifornia vesiseeder (*L. decurrens*), mida kultiveeritakse Nõukogude Liidus Kaukaasias ja Krimmi lõunarannikul.

Kadakad (*Juniperus*) on levinud Arktikast kuni subtroopiliste aladeni. Enamik kadakaid on levinud piiratult mägismaadel. Peaaegu kogu põhjapoolkeral on levinud vaid harilik kadakas (*Juniperus communis*) (joonis 273).

Kadakad on igihaljad põõsad või väheldased sirgetüvelised puud. Võra väga erineva kujuga, sõltudes okste asetusest. Lehed okstel kolmekaupa männases, nõeljad või soomusjad; viimasel juhul on noorte taimede lehed nõeljad. Isaskäbid paiknevad eelmise aasta võrsete tipus või üksikult või rühmiti lehe kaenaldes; käbid koosnevad mikrosporofüllide paaridest või männastest, neil on lühike jalg ja lai naast, mille allküljel on 3—6-kaupa asetsevad mikrosporofüllid.



Joonis 273. Harilik kadakas (*Juniperus communis*).

Keskel oks arenenud käbidega ning isaskäbidega tipul. Ülal vasakul väike oks isaskäbidega; *a* — isaskäbi, *b* — mikrosporofüll seljalt, *c* — sama siseküljelt, *d* — kaks mikrosporangiumi mikrospooridega, *e* — emaskäbi, *f* — seemnesoomused, üks neist alla käänatud. *g* — seemnealgmete ristlõige, *h* — poolitatud «vili», *i* — seeme, *k* — seemne pikilõige. (Bergi, Schmidti j.)

Emaskäbid paiknevad kaenlasiseste lühivõrsete tipus; alusel ümbritsevad neid viljatud lehed ja nad lõpevad enamasti kolmest soomusest koosneva männasega ja kolme, soomuste vahel paikneva seemnealgmega. Valminud käbi on kerajas, marjataoline; tema soomused on muutunud lihakateks, värvuselt mustad või punakad. Kadakate puit on suhteliselt tihe, lõhnav; v i r g i i n i a k a d a k a s t (*J. virginiana*) saadakse head pliiatsipuitu. Hariliku

kadaka vilju kasutatakse droogina. Meil kasvab ta enamasti männimetsade põõsasrindes, loodudel, karjamaadel.

Ilupõõsana kasvatatav s a b i i n a (ehk k a s a k a -)k a d a k a s (*J. sabina*) on madal põõsas. Võrsed tumerohelised, hõõrumisel ebameeldiva lõhnaga, mürgised.

Esimesed okaspuud ilmusid paleosoikumis, kivisöe ajastu lõpul (*Lebachiaceae, Voltziaceae*), kuid surid välja permis ja triiases. Suurem osa kaasaegsetest okaspuuperekondadest levisid laialdasemalt juura ja kriidiajastul. Põhjapoolkeral kujunesid iseloomulikeks männilised, jugapuulised, sooküpressilised, küpressilised; lõunapoolkeral araukaarialised ja kivijugapuulised. Väga laialdaselt olid okaspuud levinud tertsiaaris, kus nad ulatusid palju kaugemale põhja (Teravmägedeni, Gröönimaani) ja lõunasse (Antarktikani) kui kaasajal.

Kvaternaari korduvad jäätumised tingisid okaspuude leviku ahenemise ja liigilise koosseisu vähenemise, eriti Euraasias. Põhja-Ameerikas võisid okaspuud (nagu paljud teised rühmadki) mäestikkude meridionaalse asetuse tõttu jääaegadel kaugele lõunasse taganeda, jääaja üle elada ning säilitada palju suurema perekondade ja liikide arvu kui Euroopas. Sellega on seletatav selliste soojalembeste okaspuude, nagu sekvoiade, sooküpresside, tsuugade säilimine, mis tertsiaaris olid laialdaselt levinud ka Euroopas.

KLASS EBAOKASPUUD *(CHLAMYDOSPERMATOPSIDA)*

Väikesed kahekojalised puittaimed või liaanid lihtsa või haruneva tüvega. Vaigukäigud puuduvad. Lehed vastakud, mitmesuguse suurusega. Selle klassi esindajad erinevad kõigist teistest paljasseemnetaimedest nii morfoloogiliste kui ka embrüoloogiliste tunnuste poolest, nagu vastakud lehed, trahheede esinemine teispuidus, erilise kesta või katte esinemine mikro- ja megasporofüllide ümber, isas- ja emasprotalliumi tugev reduktsioon. Vastaklehikuil ja velvitšial ei moodustu arhegoone. Seega meenutavad nad mõnevõrra katteseemnetaimi, kuigi on kahtlemata paljasseemnetaimed. A. Tahtadžjan ja W. Zimmermann tuletavad neid bennetiitidest või viimasega ühistest primitiivsematest eellastest. Klassi loetakse kolm seltsi, igaühes üks sugukond ühe perekonnaga.

Selts efedralaadsed — *Ephedrales*

Ainus sugukond **efedralised** (***Ephedraceae***) ühe perekonnaga e f e d r a (*Ephedra*), kuhu kuulub üle neljakümne kserofiilse või poolkserofiilse, kogu maakera stepi- ja kõrbealadel laialdaselt levinud liigi.

Väliselt meenutavad efedrad osje, õistaimedest Austraalia

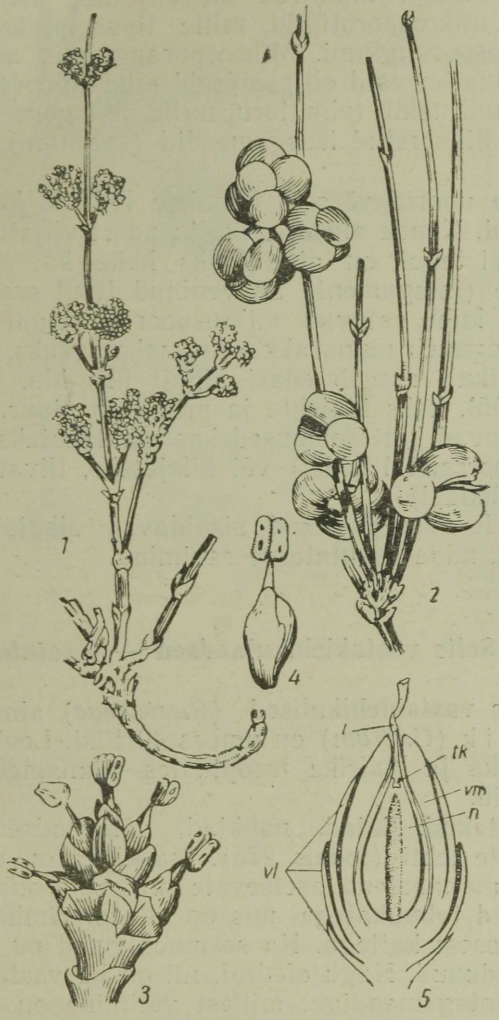


1. Araukaaria (*Araucaria*) Genfi botaanikaaias.



2. Himaalaja seedrid (*Cedrus deodara*) Batumi botaanikaaias. (E. Parmasto foto.)

kasuariine. Enamik on madalad, tugevasti harunevad põõsad, nagu Euraasia poolkõrbetes (hilisjääajal ka Baltimail) levinud harilik efedra (*Ephedra distachya*), mille kõrgus ulatub kuni 40 cm (tahvel VII, *1*). Varred on rohelised, roidelised. Lehed on väikesed, soomusjad, asetsevad vastakuti või 3—4-kaupa män-



Joonis 274. Harilik efedra (*Ephedra distachya*):

1 — oks isaskäbidega; *2* — oks emaskäbidega; *3* — emaskäbi; *4* — emasõis; *5* — seemnealgme pikilõige; *vl* — viljatud soomusjad lehed, *n* — nutsell, *vm* — väline integument, *tk* — tolmukamber, *i* — sisemine integument, mis tipul moodustab mikropüüli toru.

nases. Et lehed sageli vara varisevad, langeb fotosünteesi ülesanne peamiselt vartele. Seetõttu on varres hästi arenenud assimileeriv kude. Õhulõhed paiknevad enamasti sügaval varrekoes. Epidermi all, roietes on mehaanilise koe osad. Isaskäbid paiknevad 2—4-kaupa peentel okstel. Isaskäbi teljel on 2—8 paari soomusjaid lehekesi, millest alumised on viljatud; ülemiste lehekeste kaenaldes on mikrosporofüllid, mille tipus paikneb 2—8 kahepesalist mikrosporangiumi. Mikrosporangiumis areneb suur arv juba seal edasiarenevaid ellipsoidseid mikrospoore. Makrosporangiumini jõudnud, tekib tolmutoru, mille abil generatiivsest rakust moodustunud liikumatud isasgameedid (spermad) kantakse arhegoonini.

Emastaime noorte võrsete ülemiste lehtede kaenaldes arenevad emaskäbid. Nende alusel on mitu paari viljatuid soomuslehekesi. Emaskäbi teljel on ainult üks kahe kattega seemnealge. Sisemine kate (integument) on veninud tipul omapäraseks mikropüülitoruks, kuhu satuvad mikrospoorid (joonis 274). Pärast viljastamist jaguneb munarakk kaheksaks rakuks, tekib polüembrüoonia. Lõplikult areneb edasi ainult üks idu. Efedra idul on pikk hüpokotüül, kaks idulehte ja primaarne juur. Seemnete valmimisel muutuvad kattesoomused kas mahlakateks ja eredavärvilisteks (zoohoorsetel liikidel) või kilejateks, tiivataolisteks (anemohoorsetel liikidel).

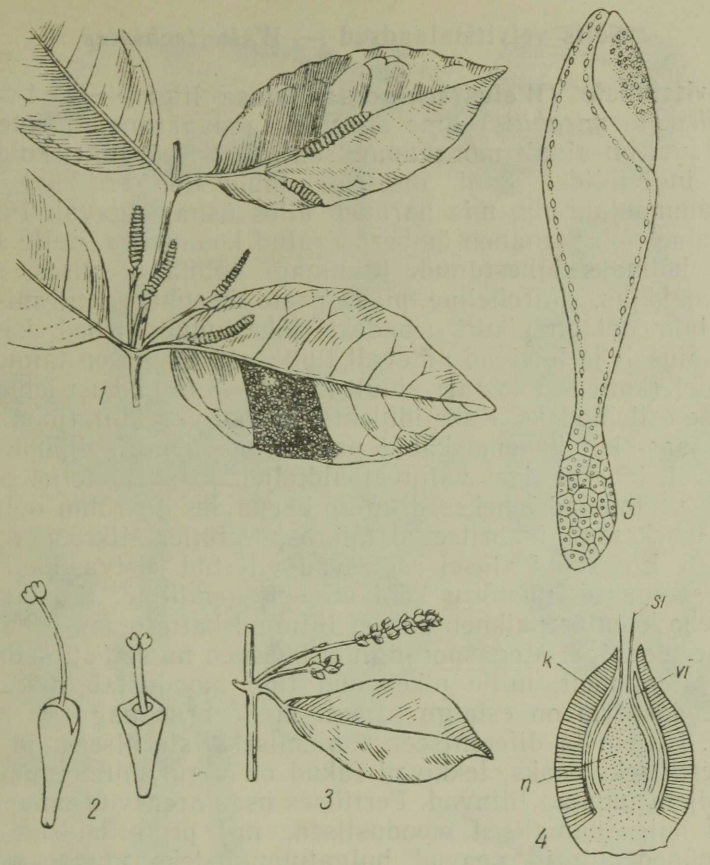
Efedraliikide noored oksad sisaldavad alkaloid efedriini ja selle isomeere, mida kasutatakse ravimina.

Selts vastaklehikulaadsed — *Gnetales*

Sugukonna **vastaklehikulised** (*Gnetaceae*) ainsas perekonnas vastaklehik (*Gnetum*) on umbes 40 liiki. Levinud Ida-Aasia, Lõuna-Ameerika ja Aafrika troopilistes vihmametsades. Enamik liike on liaanid.

Lehed vastakud, laiad, nahkjad, võrkroodsed, meenutavad kaheiduleheliste lehti (joonis 275). Isaskäbid on urvataolised — pika telje ja männastena asetsevate mikrosporofüllidega. Viimased sarnanevad tolmukatega, mis on alusel ümbritsetud kahest liitunud lehekesest kattega. Ka seemnealgmed on urvalaadseteks käbideks koondunud. Nagu efedral, nii on ka vastaklehikul seemnealge kahe integumendiga, millest välimine on lühem ja sisemine integumendi tipp moodustab pika mikropüülitoru. Mõlemad integumendid ja neid väljast õiekattelaadselt ümbritsev kate liituvad nutselliga selle alusel. Nutsellis kujuneb neli megaspoori, millest kolm ülemist hääbuvad ja alumine moodustab redutseerunud emasprotalliumi.

Vastaklehikuliikidel ei moodusta megaspoor koelist endospermi nagu teistel paljasseemnetaimedel. Vabad tuumad säilivad game-



Joonis 275. Vastaklehik (*Gnetum*):

1 — oks isaskäbidega; *2* — isasõis kahe katte ja erivanuselise tolmukaga, millel on kaks tolmukotti; *3* — oks emaskäbidega; *4* — seemnealgme pikilõige: *n* — nutsell, *k* — kate, *si* — sisemine integument mikropüüli toruga, *vi* — välisintegument, *5* — emaseelleht, alusel paljurakuline; ülemises osas tuumad, mis paiknevad plasma seinmises osas.

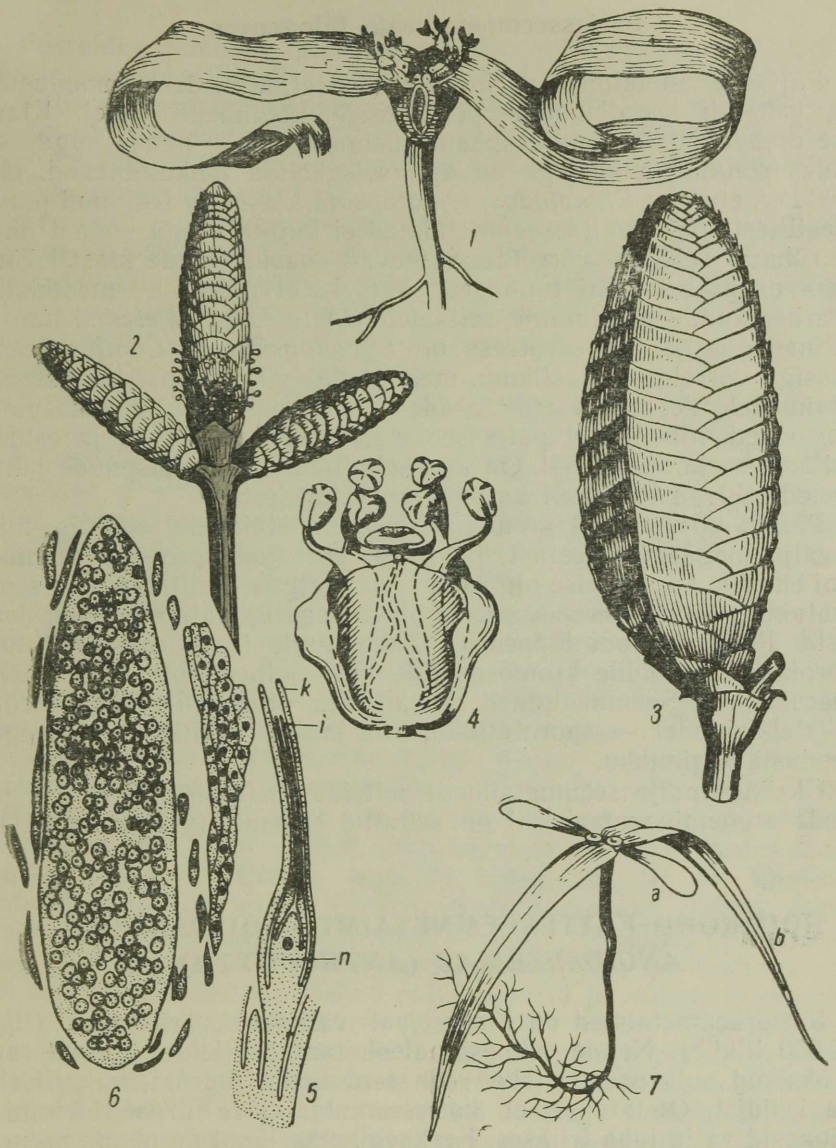
tofüüdi ülemises osas kuni viljastamiseni; alles pärast viljastamist tekivad rakud. Arhegoone siin ei arene. Munarakkudeks muutuvad endospermi 2—3 tuuma, mille ümber koguneb protoplasma. Seemnealge on kaetud paksu kattega, mis muutub seemne arenedes lihakaks, nii et väliselt meenutab seeme marja. Malai saarestikus kasvava *Gnetum gnemoni* seemned on söödavad. Toiduks tarvitatakse ka keedetud lehti.

Velvitšialiste (*Welwitschiaceae*) ainsa liigi — velvitšia (*Welwitschia mirabilis*) ilme on väga omapärane. Taime maapealne tüvi on ainult mõnekümne sentimeetri kõrgune, kuid vanematel indiviididel kuni meetrise läbimõõduga. Tüvi jätkub pika sammasjuurena, mis haruneb alles üsna sügaval. Puitunud maapealne tüvi sarnaneb ümberpööratud koonusega, mille serv on kaheks hõlmaks lõhestunud. Kummagi hõlma ülemisest servast väljub nahkjas, siniroheline, pikka paela meenutav leht, mis vanematel taimedel on pikuti ribadeks lõhestunud; lehed kasvavad juurde aluselt ja hävivad pidevalt tipuosast. Seega on taimel kogu elu kestel (kuni 100 aastat) ainult kaks 2—3 m pikkust lehte, mida peetakse esilehtedeks. Kaks idulehte kaovad varakult (joonis 276).

Nii isas- kui ka emaskäbid paiknevad rühmiti, dihhotoomselt haruneval, lehekaenlast väljuval üldteljel. Isaskäbi teljel on paarikaupa soomusjad lehekesed, mille kaenaldes on rühm nelja soomusja lehekesega ümbritsetud mikrosporofülle. Mikrosporofüllide arv on 6. Emaskäbi alusel asetsevad viljatud, ristvastakuti paiknevad soomused, mistõttu käbi on neljakandiline. Iga soomusja kandelehe kaenlas paikneb kahest liitunud kattesoomusest ümbritsetud seemnealge. Megasporangium koosneb nutsellist; seda ümbritseb integument, mille pikenenud tipp moodustab mikropüülitoru. Endosperm on esialgu samuti nukleaarne nagu vastaklehikutelgi. Hiljem ta diferentseerub alumiseks, steriilseks, ja ülemiseks, fertiilseks osaks; tekkivad rakud on algul mitmetuumalised, kuid hiljem tuumad liituvad. Fertiilses osas arenevad omapärased torujad hulgatuumalised moodustised, nn. protalliaalsed torud, mida mõned autorid peavad hulgatuumalisteks munarakkudeks. Kui protalliaalne toru puutub kokku mikropüülil areneva tolmutoruga, lahustuvad nende vaheseinad ning üks protalliaalse toru rakkudest tungib tolmutorru ja ühineb seal spermatuumaga (velvitšial tekivad spermatuumad, seega isassugurakud ei eristu). Pärast viljastamist liigub sügoot jälle protalliaalsesse torru tagasi ning idu arenemine toimub endospermis. Velvitšia viljastamisprotsess on üks omapärasemaid seemnetaimedel, erinedes kõikidest teistest selle poolest, et munaraku tuum liigub isassuguraku tuuma juurde, ja mitte vastupidi nagu tavaliselt.

Seemnealgme kattesoomus muutub kilejaks ning jääb seemne külge. Seemned levivad tuule abil. Tolmlemine võib aga mõnede autorite arvates toimuda ka käbides parasiteeriva putuka *Odontopus expunctulatus* abil, kelle kehal on leitud tolmuteri.

Velvitšia esineb piiratud alal kliimaliselt jahedas Namiibi kõrbes Edela-Aafrikas, ainult kuni 100 km laiuses rannikupiirkonnas.



Joonis 276. Imeline velvitšia (*Welwitschia mirabilis*):

1 — noor õitsev emastaim; *2* — osa isaskäbist; *3* — emaskäbi; *4* — isasõis kuue mikrosporofülliga: keskel redutseerunud seemnealge; *5* — emasõie pikilõige; *i* — integument, *k* — kate, *n* — nutsell; *6* — emasgametofüüt vabade tuumade staadiumis; *7* — idand kahe lühikese idulehe (*a*) ja arenevate pärislehtedega (*b*).

Paljasseemnetaimede fülogenees

Paljasseemnetaimed pärinevad sõnajalgtaimedest, moodustades vahelüli keerdlehikute ja katteseemnetaimede vahel. Klasside omavaheliste sugulussuhete küsimuses ning nende suguluse suhtes sõnajalgtaimedega on aga seisukohad lahkuminevad. On mõeldav, et kolm *Chlamydospermatopsida* klassi on tekkinud polüfüleetiliselt ja et paljasseemnetaimed ei kujuta seega endast ühtset rühma. Teistega võrreldes esinevad ebaokaspuude klassil kõrgema organisatsiooni tunnused — õiekatet meenutav moodustis ja arhegoonide puudumine seltsidel *Gnetales* ja *Welwitschiales*. Ka nende viljastumisprotsess on *Cycadopsida* ja *Coniferopsida* klassiga võrreldes täiuslikum, meenutades viljastumist katteseemnetaimedel. Vegetatiivsetes osades iseloomustavad ebaokaspuid juhtsooned, mis teistel paljasseemnetaimedel puuduvad ja esinevad katteseemnetaimedel. On aga selgunud, et ebaokaspuude juhtsooned tekivad erinevalt katteseemnetaimedest.

Pärast viljastamist areneb paljasseemnetaimedel embrüo, mis ei välju megaspoorikestast, ja kogu viljastumisprotsess toimub kuni embrüo kujunemise alguseni seemnealgmes, millel ei kao seost emataimega, nii et arenev seeme püsib sageli emataimel enam kui aasta. Puhkeperioodi lõppedes areneb diploidsest embrüost uus sporofaas. Diploidne kromosoomide arv redutseerub vaid eoste emarakkudes. Seemnealgmed võivad olla tipmised või areneda erilistel lehtedel — sporofüllidel, mis kunagi ei liitu serviti ega moodusta sigimikku.

Üksikute paljasseemnetaimede seltside vastastikused suhted ja nende arenemine maakeral on esitatud skeemil (vt. joonis 241).

HÕIMKOND KATTESEEMNETAIMED (ÕISTAIMED) — *ANGIOSPERMAE (ANTHOPHYTA)*

Katteseemnetaimed on tänapäeval valitsevaks rühmaks (ligi 240 000 liiki *). Nende esimesi paleobotaanilisi leide (tolmuterad ja üksikud sulgroodsed lehed) on seni teada juurast, hulgaliselt aga kriidist. Oletatakse, et katteseemnetaimede ürgsed vormid kujunesid välja juba triiases. Keskaegkonna lõpul on nende arenemine olnud väga kiire ja ulatuslik. Nad osutusid väga plastilisteks, kohanemisvõimelisteks organismideks suhteliselt kuiva kliima ja intensiivse päikeseradiatsiooniga keskkonna tingimustes. Nad kohastusid päikeseenergia maksimaalseks kasutamiseks, kujunes välja foto- ja termoperiodism, ainevahetus intensiivistus, kogu arenemistsükkel muutus lühemaks.

* Liikide arv on eri autoritel erinev: Engleri j. (1964) on katteseemnetaimi ligi 220 000, Voronovi j. (1963) kuni 300 000.

Võrreldes eelmiste taimerühmadega, on oluliseks anatoomiliseks erinevuseks täiuslike juhtsoonte — trahheede arenemine.

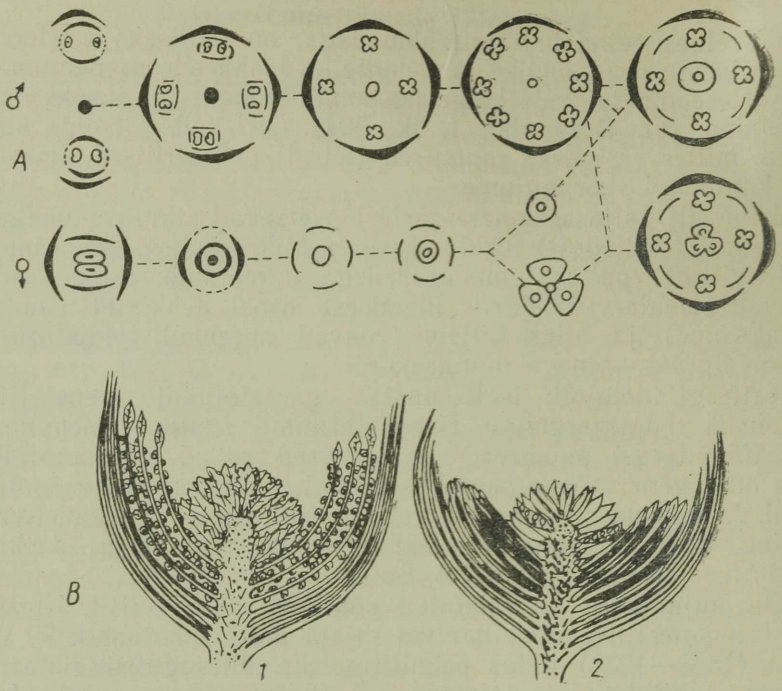
Katteseemnetaimede kõige iseloomulikumaks tunnuseks on õie esinemine (vt. Botaanika I, lk. 324). Õisi võib võrrelda strobilitega, milles välimised soomused (lehed) on steriilsed, sisemised aga kannavad sporangiume.

Erinevalt paljasseemnetaimedest asetsevad siin seemnealgmed viljalehest (-lehtedest) tekkinud pesas. Mikrospoorid, mida me siin analoogiliset paljasseemnetaimedega nimetame tolmuteradeks, satuvad esmalt viljalehtede ülemisest osast tekkinud suudmele (emakasuue) ja alles hiljem jõuavad spermad tolmutoru abil seemnealgmes areneva munarakuni.

Katteseemnetaimi iseloomustab gametofüüdi arenemisfaasi äärmuslik redutseerumine. Isasprotalliumil (mille arenemine toimub tolmuteras) puuduvad vegetatiivsed rakud, emasprotallium koos oma generatiivse osaga esineb kaheksatuumalise lootekoti kujul. Arhegooni siin enam ei arene. Küll esineb aga kaheliviljastamine, mille tulemusena tekib kõrvuti sügoodiga sekundaarne endosperm (vt. Botaanika I, lk. 367).

Õie kujunemist on seletatud põhiliselt kahel viisil. Klassikalise fülogeneetilise süstemaatika rajaja austria botaanik R. Wettstein (1863—1931) pidas primitiivseteks ühesugulisi lihtsa õiekattega tuultolmlejate taimede õisi (nagu näiteks pajulaadsetel, pöögilaadsetel, nõgeselaadsetel). Kahesugulised õied on tema arvates tekkinud paljasseemnetaimede õisiku — pseudantiumi muundumisel (seetõttu nimetatakse Wettsteini 1900. aastal avaldatud teooriat õietekke pseudantiumiteooriaks). Lähtetüübiks on sel juhul võetud ebaokaspuude esindaja efedra tüüpi strobil («õisik»). Efedra isaskäbi kattesoomustel on tendents redutseeruda, tolmukatel (mikrosporofüllidel) aga liituda. Wettstein kujutaski isasõie kujunemist üksikute tolmukate liitumisena, kusjuures kujunesid neljapesalised tolmukapead; iga tolmuka alusel olevad väikesed kattelehed redutseerusid ja säilisid suuremad, mis moodustasid isasõie katte (joonis 277). Edaspidises arenemises lõhenesid tolmukad seoses tuultolmlemisega pikuti ja nende arv suurenes. Putuktolmlemisele üleminekul muutus osa tolmukaid kroonlehtedeks. Ka emasõied arenesid katetega ümbritsetud seemnealgmest, kusjuures katted redutseerusid aegapidi ning emasõied liitusid isasõitega. Wettstein püüdis õie kujunemist seletada kaasaegsete vormide abil, arvestamata neidki väheseid paleobotaanilisi andmeid, mis sajandi lõpul olemas olid.

Hoopis vastupidistest seisukohtadest lähtusid nn. strobilaar- ehk euantiumiteooria rajajad paleobotaanikud N. Arber ja J. Parkin, kes toetusid eeskätt paleobotaanilisele materjalile. Selleks ajaks (1907. a.) oli juba rekonstrueeritud ürgpalmlehikute esindajaid. Strobilaarteooria järgi kujutab katteseemnetaimede õis endast paljasseemnetaimede strobiliga võrrel-



Joonis 277. Õie kujunemise skeemid:
A — Wettsteini, *B* — Arberi ja Parkeri järgi: *1* — hüpoteetiline proantostrobil, *2* — euantostrobil.

des muundunud kahesugulist strobilit, nn. euantostrobilit. Viimasele on evolutsioonis eelnenud proantostrobil, mis erineb euantostrobilist kokkukasvamata makrosporofüllide (viljalehtede) poolest, s. t. neil puudub emakas. Siia tüüpi kuulub selts *Bennettitales*, mida teooria rajajad peavad väga lähedaseks katteseemnetaimede hüpoteetilistele esivanematele — *Hemiangiospermae* rühmale. Proantostrobili koonusja telje ülemises osas asetsesid makrosporofüllidel (viljalehtedel) katmatult seemnealgmed, neist allpool aga lehekujulised mikrosporofüllid paljude mikrosporangiumidega (tolmukottidega). Sellised strobilid tolmlesid putukate abil. Evolutsiooni käigus keerdusid viljalehed kaitseks välistingimuste ja eeskätt seemnealgmeist toituvate putukate vastu serviti kokku ning tekkis emakas. Tolmukotid liitusid üksteisega, moodustades tolmukapea ja sporofülli vegetatiivsest osast kujunes tolmukaniit. Proantostrobilit ümbritsevad kattelehed (soomused) muundusid aga õiekatteks. Hiljem võis osa tolmukaid jääda steriilseks ning muunduda samuti kattelehtedeks. Nii kujutatakse strobilaarteooria järgi kahesugulise euantostrobili teket. Tänapäevani säilinud primitiivse õietüübi näiteks on magnoolia õis. Sellistest

primitiivsetest õitest on evolutsioonis kujunenud kogu katteseemnetaimede õite mitmekesisus.

Strobilaarteooriat, mis oli sammuks edasi katteseemnetaimede süstemaatika arenemises ja taimeriigi fülogeneesi mõistmisel, tunnustas enamik süstemaatikuid.

Tänapäevani on lahendamata katteseemnetaimede eellaste küsimus. Strobilaarteooria järgi on selleks ürgpalmlehikulaadsetesarnased vormid, kuid uued paleobotaanilised leiud on näidanud, et ürgpalmlehikulaadsete kõrval on rida teisi rühmi, millest võiks tuletada katteseemnetaimi. Mõned süstemaatikud-fülogeneetikud otsivad eellasi otse ürgraigaste hulgast, teised peavad nendeks väikest *Caytoniales* rühma, kus seemnealgmed olid suletud sigimikutaolisse moodustisse. Kuid need oletused pole veel kuigi veenvad.

Kõikidel seemnetaimedel on hulk sarnaseid tunnuseid nii anatoomilises ehituses kui ka paljunemisorganite ehituses ja arenemises, mistõttu on loomulik oletada nende ühtset päritolu. Rühmaks, millest paralleelselt paljasseemnetaimedega võiks tuletada katteseemnetaimi, oleks primitiivne seemnesõnajalalaadsete rühm, kus esinesid veel astriktrahheiidid ja vabad mikrosporangiumid.

Enamik autoreid peab katteseemnetaimi monofüleetiliseks taimerühmaks, s. t. nad on tekkinud ühest populatsioonist või ühest populatsioonide rühmast. Selle tõestuseks peetakse kahekordset viljastamist, mida ei esine kuskil mujal taimeriigis, emaka ja tolmuka ehituse ühtsust ning trahheede esinemist kõikidel katteseemnetaimedel. On vähe tõenäoline, et erineva päritoluga rühmades, sõltumata üksteisest, võiksid kujuneda selliste keerukate tunnuste ühesugused kombinatsioonid.

Katteseemnetaimede tekkekoha kohta on samuti erinevaid arvamusi: ühed autorid peavad selleks arktilisi piirkondi, teised aga troopilisi ja subtroopilisi maid. Möödunud sajandi teisel poolel ja käesoleva sajandi alguses oli laialt levinud hüpotees katteseemnetaimede kujunemise kohta põhjapoolkera polaar- ja parasvöötmes (holarktikas), kust nad mitme lainena levisid üle kogu maakera. Kuid hilisemad uurimused on näidanud, et nende piirkondade kliimaatilised tingimused pole olnud sobivad uute klasside ja hõimkonna kujunemiseks. Botaanilised leiud näitavad arktiliste piirkondade floora vaesust ja sekundaarset iseloomu kriidis ja tertsiaaris.

Palju tõenäolisem on katteseemnetaimede hälliks pidada troopilisi ja mussoonkliimaga subtroopilisi piirkondi. Eriti viimastes piirkondades on reliktidena säilinud palju katteseemnetaimede ürgseid perekondi. Rikkalikult leidub selliseid relikte Ida- ja Kagu-Aasias ja Põhja-Ameerika kaguosa mägistes piirkondades. Ka senine paleobotaaniline materjal kinnitab seda oletust.

Esialgses tekketsentris kujunesid pikaajalise arenemise vältel põhilised katteseemnetaimede eluvormid, tekkisid liigid, millel

oli küllalt suur kohanemisvõime temperatuuri, niiskuse ja teiste keskkonnatingimuste kõikumisega ning otsese päikesekiirgusega. See andis neile eelise paljas- ja sõnajalgtaimede ees ning võimaluse levida suhteliselt kiiresti väga laialdastel maa-aladel.

Primitiivseteks katteseemnetaimedeks peetakse igihaljaid, tervete sulgroodsete lehtedega puid, mille õied olid kahesugulised lahklehise katte ja paljude generatiivsete õieosadega. Täpse ettekujutuse saamist esialgsetest katteseemnetaimedest raskendab asjaolu, et kaasajal pole teada ühtki esindajat, millel oleksid olemas kõik primitiivsed tunnused. Kõikidel tänapäeval elavatel primitiivsetel vormidel on ürgsete tunnuste kõrval evolutsiooni seisukohalt ka tüsistunud tunnuseid.

Katteseemnetaimed jaotatakse tavaliselt kahte klassi: üheidulehelised (*Monocotyledoneae*) ja kaheidulehelised (*Dicotyledoneae*). Enamik kaasaegseid süstemaatikuid tunnistab üheiduleheliste teket primitiivsetest kaheidulehelistest juba kriidieelsel perioodil. Edaspidi nad evolutsioneerusid iseseisvate harudena. Sageli ei käsitletagi kahe- ja üheidulehelisi klassidena, vaid katteseemnetaimede evolutsiooni harudena.

Valitseva rühmana maakera taimkattes on katteseemnetaimedel suur tähtsus orgaanilise aine moodustamisel, päikeseenergia akumuleerimisel ning atmosfäärihapniku bilansi tasakaalustamisel. Nad moodustavad põhilise osa tööstuslikust taimsest toorainest ning inimeste ja loomade toidust. Lähemalt käsitletakse üksikute esindajate praktilist tähtsust sugukondade kirjeldamisel.

Käesolevas õpikus käsitletakse seltse metoodilistel kaalutlustel suuremamahulistena, kui seda tehakse paljudes uusimates süsteemides (näiteks A. Tahtadžjani 1966. a. ilmunud süsteemis). Seetõttu vastavad mõned õpikus käsitletud seltsid A. Tahtadžjani süsteemi ülemseltsidele. Seltside järjestamisel on (väikeste muudatustega) arvestatud R. Soó süsteemi (1961, vt. lk. 697). Seltside nimetamisel on arvestatud nomenklatuurse tüübi printsiipi, kusjuures traditsioonilised ja seni laialt kasutatavad nimetused on antud sulgudes. Hõimkondade ja klasside puhul on jäädud traditsiooniliste nimetuste juurde. Arvulised andmed liikide ja perekondade kohta on võetud A. Tahtadžjani järgi.

KLASS KAHEIDULEHELISED — *DICOTYLEDONEAE*

Kaheidulehelised, kuhu kuulub enamik katteseemnetaimi — ligi $^3/_4$ katteseemnetaimedest, on kujult ja eluvormilt väga mitmekesine taimerühm. Välisest mitmekesisusest hoolimata on neil suur hulk ühiseid tunnuseid. Idus on kaks idulehte, idujuur areneb tavaliselt edasi peajuureks ning kujuneb sammasjuurestik. Varres esineb eusteel, teiskasv toimub floeemi ja ksüleemi vahel asetseva kambiumirõnga abil. Lehed on enamasti sulg- ja sõrm-

roodsed (või nendest tulenevalt sõlmus-, võrk- jne. roodsed). Sageli abilehtedega ning suhteliselt harva lehetuppedega. Õied on tüüpiliselt viietised või neljatised. Kaheidulehelistel on esindatud kõik platsentatsiooni ja viljade tüübid.

Biokeemiliselt iseloomustab kaheidulehelisi mitmete, sugukonniti spetsiifiliste ainete, nagu näiteks kautšuki, alkaloidide, glükosiidide, vaikude jne. süntees.

Klass jagatakse metoodilistel kaalutlustel sageli kaheks rühmaks: lahkkroonlehised (*Choripetalae*) ja liitkroonlehised (*Sympetalae*). Esimesse rühma koondatakse alamal arenemisastmel olevad lahklehise õiekattega seltsid. Siia loetakse ka lihtsa õiekattega ja kattetute õitega seltsid, mis omakorda koondatakse *Apetalae* rühma. Liitkroonlehiste rühma kuuluvad liitlehise kattega tüsistunud arenemisastmel olevad seltsid.

Mitmetes varasemates süsteemides käsitletakse neid rühmi alamklassidena. Selline käsitlusviis on liiga kunstlik ja käesoleval ajal juba vananenud, sest ühte alamklassi on koondatud fülogeneetiliselt üksteisest kaugel olevad seltsid.

Kaheiduleheliste rühmas eristatakse kolme evolutsioonisuunda: loomtolmlemist, mida iseloomustab õie sügomorfsus, õieosade reduktsioon ja liitumine, nektari esinemine, silmatorkava õiekatte või õisikute kujunemine nagu näiteks astrilaadsetel; tuultolmlemist, kus vastupidi eelmisele suunale on tendents õiekatte lihtsustumisele ja redutseerumisele, näiteks pöögilaadsete, nõgeselaadsete seltsides, ja isetolmlemist, mida esindavad kitsalt spetsialiseerunud suletud õiekattega rühmad nagu näiteks oalaadsed (vt. Tolmlemine. Botaanika I, lk. 360). Vesitolmlemist esineb kaheidulehelistel harva.

Selts magnoolialaadsed — *Magnoliales*

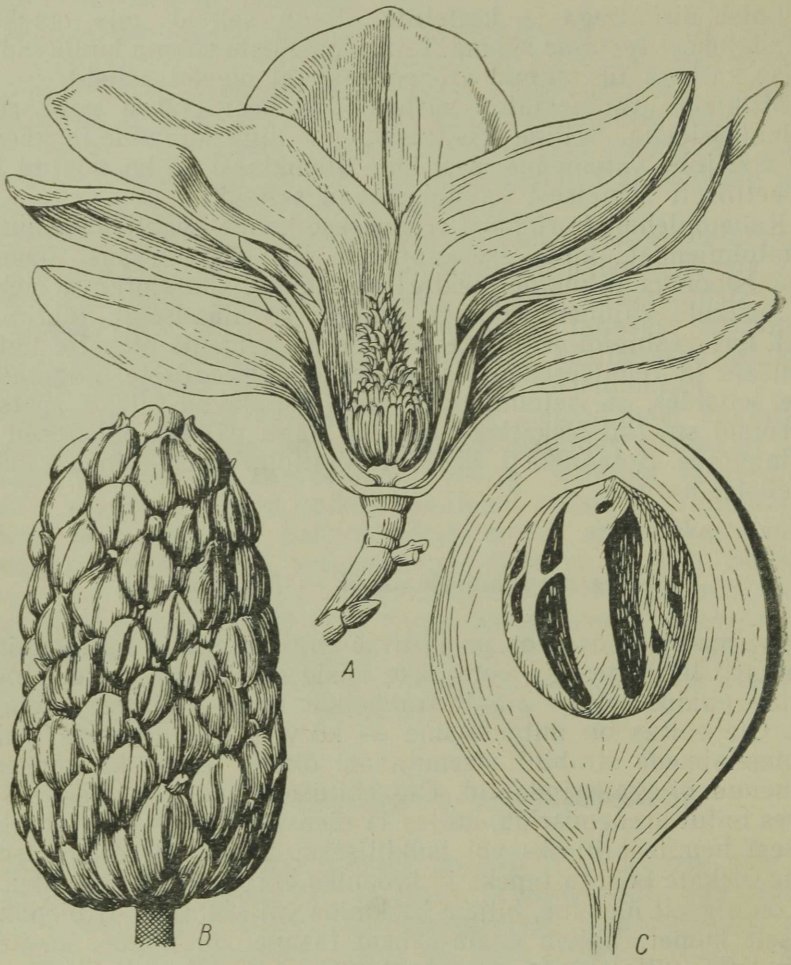
Magnoolialaadsed on primitiivse ehitusega katteseemnetaimed, enamasti lihtlehtedega, eeterlikke õlisid sisaldavad puud. Mõnede liikide puidus leidub ainult trahheiide nagu paljasseemnetaimedel. Õie ehitus on mitmekesine — kõrvuti primitiivsete paljasseemnetaimede strobilit meenutavate õitega leidub ka kõrgemalt arenenud õitega esindajaid. Õie ehituse alusel eristatakse seltsi piires mitut arenemisrida, milles 1) õieosade asetus muutub atsüklilisest hemitsükliliseks või tsükliliseks; 2) algselt diferentseerumata õiekate eristub tupeks ja krooniks või kaob; 3) sigimiku asetus on algselt ülemine, hiljem keskmine või alumine; 4) õiepõhi on algselt kumer, hiljem enam-vähem tasane või nõgus, kusjuures tolmukate, viljalehtede, seemnealgmete arv väheneb üheni.

Seltsi kuulub üle kahekümne, enamasti vähese liikide arvuga sugukonna, mis on levinud peamiselt troopikas ja subtroopikas, harva parasvöötme lõunapoolsetes piirkondades.

Seltsi esindajaid (magnoolialisi, annoonalisi jt.) on fossiilidena leitud juba kriidi lademeist Euroopas, Põhja-Ameerikas, Kaug-Idas, Austraalias ja isegi Grööonimaal ning Teravmägedel.

Magnoolialaadsete seltsil on palju ühiseid jooni tulikalaadsete seltsiga, mistõttu neid on mõnikord käsitletud koos hulkviljaliste (*Polycarpicae*, *Polycarpales*) seltsina.

Magnoolialised (***Magnoliaceae***) on igihaljad või heitlehised, enamasti suurte lihtlehtedega puud ning põõsad. Lehtedes leidub eeterlike õlide mahuteid. Õied on kahesugulised, harilikult suured, üksikult või hõredais õisikuis. Õieosade arv on ebakindel: õie kat-



Joonis 278. Magnoolialaadsed.
A — *Magnolia precia* õis; *B* — *M. grandiflora* kogukukkurvili; *C* — *Myristica fragrans*'i vili avatult (keskel seeme arilliga).

telehti on harilikult 6—12, kusjuures need paiknevad sageli kolmekaupa ringides, mõnel juhul moodustab kõige välimine ring selgesti eristatava õietupe. Õiepõhjale spiraalselt kinnituvaid tolmukaid ja viljalehti on palju; harva on viljalehti kaks või üks, vabad või kokku kasvanud; seemnealgmeid on samuti palju või on nende arv redutseerunud kaheni (ka üheni). Vili on koguvili, koosneb osakukrutest või -pähklikestest. Seemnete endosperm sisaldab õli.

Sugukonda kuulub 10 (12) perekonda 215 liigiga, mis on levinud peamiselt mägistel aladel Lõuna-, Kagu- ja Ida-Aasias ning atlantilises Põhja-Ameerikas. Tuntuim on magnoolia (*Magnolia*) perekond, mille liike kasvatatakse ilutaimedena Kesk- ja Lõuna-Euroopas ning Nõukogude Liidu lõunarajoonides. Eriti dekoratiivne on Floridast pärit, kuni 10 cm läbimõõduga, valkjasroosade õitega suureõieline magnoolia (*Magnolia grandiflora*), mille õisi kasutatakse parfümeerias. Taime kuni 7 cm pikkune koguvili meenutab käbi, mille alusel on selgesti märgata tolmukate ja õiekattelehtede arme (joonis 278). Osaviljade avanedes vabanevad punased, pehme seemnekestaga seemned, jäädes esialgu rippuma seemnejala ja -õmbluse juhtkimpudest moodustunud elastse niidi otsa.

Põhja-Ameerika idaosas leviva teravalehise magnoolia (*M. acuminata*) puitu kasutatakse tarbepuiduna; tema koguvili meenutab kurki. Hiinas ja Põhja-Ameerika kaguosa metsades kasvab väärtusliku puiduga, tulbiõisi meenutavate õitega tulbipuu (*Liriodendron tulipifera*), mida ilutaimena kultiveeritakse ka Nõukogude Liidus Musta mere rannikul (joonis 279).

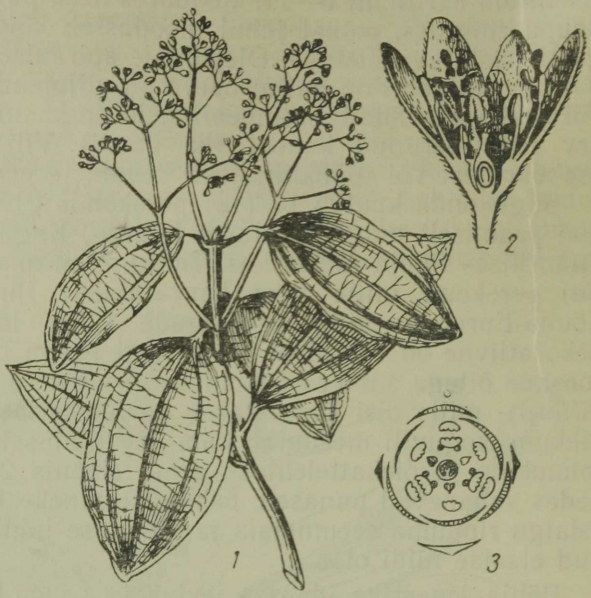
Troopiline sugukond ***Winteraceae*** on tunnustelt eelmise sugukonnaga üsna sarnane. Siia kuuluvad enamasti väikeste õitega ja rootsuta lehtedega puud ja põõsad, mille puidus puuduvad trahheed, esinevad aga koobaspooridega trahheiidid nagu paljasseemnetaimedel. Mõnel liigil pole viljalehed täielikult kokku kasvanud. Tuntuim on perekond *Drimys*, mille esindajad on levinud Vaikse ookeani saartel, Kesk- ja Lõuna-Ameerikas. *D. winteri* koorest saadakse nn. magalhãesi kaneeli — raviainet. Varem kasutati taime skorbuudivastase vahendina.

Annoonaliste (***Annonaceae***) sugukonda kuuluvad abilehtedeta, vahelduvate lihtlehtedega, rikkalikult eeterlikke õlisid sisaldavad puud, põõsad ja liaanid. Õied hemitsüklilised; tupeks ja krooniks eristunud õiekate on kolmeliikmelistes ringides. Tolmukaid palju või 3—6, viljalehti ja seemnealgmeid palju, mõnedel viimased redutseerunud üheni. Esineb tolmukate ja viljalehtede alumiste osade kokkukasvamist. Vili enamasti koguvili osakukrutest ja -pähklikestest, mõnikord ka lihakas kogumari.

Sugukonna 2000 liiki on peamiselt troopika vihmametsade taimed, ainult vähesed levivad subtroopikas ja parasvöötmes. Tähtsaim on troopilises Ameerikas ja Aasias esinev annoona (*Annona*) perekond, mille lihakad koguviljad on söödavad. Lääne-Indiast pärineva *Annona muricata* kuni 2-kilosed viljad on tuntud hapuõuna (soursop'i) nime all, kaneelõunteks (ingl. k. sugar apple) nimetatakse *A. squamosa* vilju. *Xylopia* perekonnas moodustab pikenenud õiepõhi ülal lohu, kuhu kinnituvad viljalehed. Troopilises Aafrikas kasvava *X. aethiopica* viljadest saadakse nn. ginea pipart. Muskaadi aseainet (kalabaši muskaati) saadakse Lääne-Aafrika liigi *Monodora myristica* suurtest, marjataolistest, hiljem puituvatest viljadest.



Joonis 279. Tulbipuu (*Liriodendron tulipifera*) õitsev oks.



Joonis 280. Kaneelipuu (*Cinnamomum zeylanicum*): *1* — õitsev oks; *2* — õis läbilõikes; *3* — õiediagramm.

Muskaadiliste (***Myristicaceae***) sugukonda kuuluvad vahelduvate, mõnikord näivalt vastakute lehtedega puud ja põõsad. Ühe- või kahesugulised väikesed õied on tähk- või kobarõisikuis. Õiekate on kolmetine, tolmukad on toruks liitunud. Vili lihakas või puitunud, seemneid ümbritseb seemnerüü — arill. Anatoomiliselt ehituselt sarnaneb eelmise sugukonnaga, kuid õie ehitus on rohkem spetsialiseerunud.

Sugukonda kuulub ligi 380 liiki, mis levivad troopilistes vihmametsades. Suurim perekond on Lõuna-Indias, Polüneesias ja Kirde-Austraalias leviv *Myristica*. Tähtis troopiline kultuurtaim on Moluki saartelt pärit muskaatpähklipuu (*M. fragrans*), mille seemneid tuntakse muskaatpähklite nime all (joonis 278, *C*). Seemneid, eriti punast seemnerüüd kasutatakse vürtsina. Peale selle saadakse seemneist õli (*Oleum Nucistae*, *Oleum Myristicae aetherum*) ja muskaatvõid. Seemneid kasutatakse ka ravimina (nn. *Macis*).

Ida- ja Kagu-Austraalias ning Uus-Gineal esinev väike sugukond ***Eupomatiaceae*** sisaldab ühe perekonna *Eupomatia*, mille esindajad on puud või väikesed põõsad. Nende õitel puudub õiekate, kuid osa näärmekaid kõlutolmukaid (staminoode) on kroonlehtede taoliseks muutunud, mis on ilmseks tõendiks, et kroonlehed kujunevad ka tolmukaist. *Eupomatia*-õisi tolmeldavad sama perekonna putukad, mis tolmeldavad Aafrikas levivaid ürgseid palmlehikuid perekonnast *Encephalartos*. See näitab, et *Eupomatia* on ürgne perekond, mille õis mõnevõrra sarnaneb palmlehikute strobilitega.

Väändikuliste (***Schizandraceae***) sugukonna 47 liigist on tuntud Ida- ja Kagu-Aasias ning Nõukogude Liidu Kaug-Ida segametsades leviv liaan hiina sidrunväändik (*Schizandra chinensis*), mille puitunud, kuni 2 cm jämedune vars kasvab 10 meetri pikkuseks. Valminud koguvili koosneb punastest marjadest. Nii viljad kui seemned, millest valmistatakse ravimpreparaate, vererõhu alandamiseks ning hingamise ergutamiseks, sisaldavad sidrun-, õun- ja teisi happeid, eeterlikke õlisid, rasvu, suhkrut ja parkaineid.

Lõuna- ja Ida-Aasias, Põhja-Ameerika lõunaosas ning Kesk-Ameerikas leviva **aniisipuuliste** (*Illiciaceae*) sugukonna ainukese perekonna *Illicium* esindaja täht-aniisipuu (*I. verum*) kogukukkurvilju kasutatakse vürtsina ja farmaatsias (*Fructus Anisi stellati*). Nii viljad kui ka lehed sisaldavad täht-aniisiõli. Jaapanis leviva liigi *I. religiosum* viljad on mürgised.

Väändikulisi ja aniisipuulisi ühendatakse viimasel ajal *Illiciales* seltsi, mis on arenenud magnoolialaadsetest.

Loorberilised (*Lauraceae*) on vahelduvate, harva vastakute, enamasti terveservaliste või lõhestunud lehtedega puud, põõsad ja ka liaanid. Lehed sisaldavad rikkalikult eeterlike õlide mahuteid. Õied asetsevad lehekaenlais kobarõisikuis. Õied tsüklilised, kolmetise õiekattega, ühe- või kahesugulised. Tolmukaid, millest osa on sageli staminoodideks muundunud, on tavaliselt 3 kuni 4 ringi. Tolmukotid avanevad klappidega. Viljalehed ja seemnealgmed on üheni redutseerunud; vili mari või luuvili, sageli ümbritsetud lihaka või luustunud õieteljega.

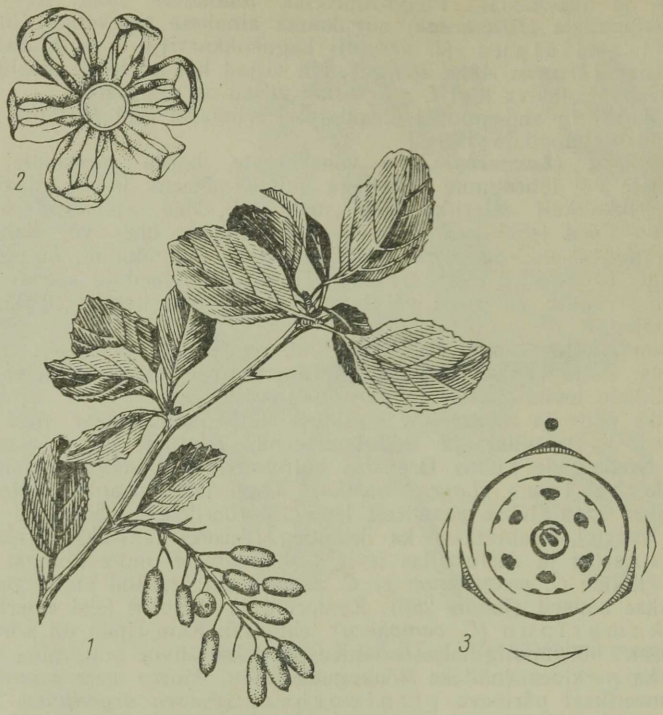
Sugukond, kuhu kuulub ligi 2000 liiki, on levinud peamiselt troopikas ja subtroopikas. Paljud neist on Kesk- ja Lõuna-Ameerika vihmametsade asukad. Üksikute liikide levila ulatub ka parasvöötmesse.

Eeterlike õlide ja mõruainete sisalduse tõttu kasutatakse neid peamiselt vürtsi-, osalt ka tehniliste ja toidutaimedena. Tuntuim on Vahemeremaades leviv (ka Nõukogude Liidus Gruusias kultiveeritav) igihaljaste nahkjate lehtedega loorberipuu (*Laurus nobilis*). Kogu taim sisaldab eeterlikku õli, kuid vürtsina kasutatakse peamiselt lehti (loorberilehed). Seemned sisaldavad kuni 25% rasvõli, kasutatakse ka droogina. Teiseks tähtsaks perekonnaks on Indias, Ida-Aasias ja Austraalias leviv *Cinnamomum*, mille Hiinast ja Tseilonilt pärit liikide *C. aromaticum* ja *C. zeylanicum* (tuntud kaneelipuuna) koorest saadakse kaneeli (joonis 280). Kampriõli ja mitmeid teisi eeterlikke õlisid saadakse kampripuu (*C. camphora*) lehtedest. Kampripuu on kiirekasvuline, kuni 50 meetri kõrgune igihaljaste lehtedega dekoratiivne puu, mida sageli kasvatatakse ka parkides (näiteks Nõukogude Liidus Musta mere rannikul). Troopilisest Ameerikast pärineva pirnloorberi (*Persea drymifolia*) mahlaseid, õlirikkaid, kreeka pähkli maiguga vilju tuntakse avokaado pirnide nime all. Kultiveeritakse troopikas ja subtroopikas.

Kukerpuuliste (***Berberidaceae***) sugukonnas on välja kujunenud õieosade tsükliline asetus koos õieosade arvu vähenemisega. Sageli leiame kolmetisi õisi, kusjuures tupplehed on kroonjalt värvunud ja kroonlehed meenäärmeteks muundunud. Tolmukad (neid võib olla kuni 18, tavaliselt 6) on harilikult kahes ringis. Lühikese kaelaga emakad on moodustunud ühest viljalehest. Seemnealgmed, mille arv on sageli üheni vähenenud, paiknevad piki mõhuõmblust või sigimiku alusel. Vili kukkurvili, mari, harvem pähklike. Seemned hästi arenenud endospermiga ja väikese sirge eoga. Sugukonna esindajad sisaldavad alkaloid berberidiini.

Kukerpuuliste sugukonna 650 liiki on mitmeaastased, vahelduvate liht- või sulgjate liitlehtedega rohttaimed ja põõsad. Nad on levinud peamiselt põhjapoolkera parasvöötmes. Üksikud liigid ulatuvad ka lõunapoolkerale.

Tuntuim on kukerpuu (*Berberis*) perekond, mille liigid on lühivõrsetel asetsevate lehekimpude ja kollaste õitega põõsad. Õied kolmetised, õiekate neljas ringis ($K_3+_3C_3+_3$). Tolmukate niidid on kergesti liikuvad: kui nektarit imev putukas puudutab tolmukaniitide alust, pöörduvad tolmukad kiiresti sissepoole, lüües peaga vastu putukat ning tolmukapea avatud klappidest pudeneb õietolmu putukale selga (joonis 281).



Joonis 281. Harilik kukerpuu (*Berberis vulgaris*):
1 — oks viljadega; *2* — õis pealtvaates; *3* — õie diagramm.

Meie flooras esinev leheasteldega varustatud harilik kukerpuu (*Berberis vulgaris*) on kõrrerooste vaheperemeheks. Haiguse levimise vältimiseks tuleb teda teraviljapõldude lähedalt hävitada. Taime hapumaigulisi marju, mis sisaldavad mitmeid happeid (sidrunhapet, viinhapet, õunhapet) ja suhkruid, kasutatakse keediste ja kondiitritoodete valmistamiseks.

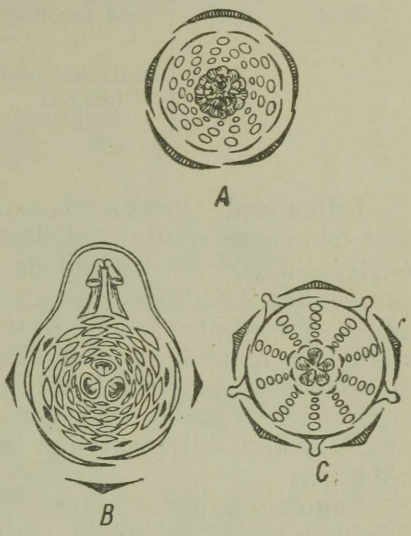
Sulgjate läikivate nahkjate lehtedega läiklehist mahooniat (*Mahonia aquifolium*) kasvatatakse meil sageli ilupõõsana. Tema kodumaal, Põhja-Ameerika lääneosas, kasutatakse vilju veini valmistamiseks.

Kukerpuuliste suhteliselt primitiivsemateks esindajateks peetakse Jaapanis esinevat perekonda *Glaucidium*, millel on lihtne neljaliikmeline õiekate, palju tolmukaid ja kolmest kuni ühest viljalehest apokarpne emakkond. Põhja-Ameerikast pärineval kilpjal jalglehel (*Podophyllum peltatum*) on õiekatte osas juba välja kujunenud kolmetine tsüklilisus, kuid tolmukkond on veel hulgaliikmeline (joonis 282). Samuti puuduvad meenäärmed. Taime risoome kasutatakse farmaatsias lahtistina. Nii õie ehituse

kui ka sõrmjalt lõhestunud lehtede poolest sarnanevad need taimed lihtsamate tulikalistega, mistõttu neid võib vaadelda vahevormidena tulikaliste ja tüüpiliste kukerpuuliste vahel. Paljud süstemaatikud, nende hulgas ka A. Tahtadžjan, käsitlevad kukerpuulisi tulikalaadsete seltsis.



Joonis 282. Kilpja jalglehiku (*Podophyllum peltatum*) oks õiega.



Joonis 283. Tulikaliste õiediagramme: *A — Adonis annua; B — Aconitum napellus; C — Aquilegia vulgaris.* (Eichleri j.)

Selts tulikalaadsed — *Ranunculales*

Seltsi kuuluvad peamiselt parasvöötme rohttaimed; leidub ka väikesi puid, põõsaid ja liaane. Õied tsüklilised või hemitsüklilised, harvem asetsevad õieosad spiraalselt. Õiekate harilikult kaheli, mõnikord ka lihtne. Tolmukaid ja emakaid tavaliselt palju, kuid mitmes sugukonnas väheneb nende arv ning viljalehti võib olla ka üks. Iseloomulik on mitmesuguse kujuga staminoodidest või õiekattelehtedest tekkinud meenäärmete (nektaariumide, «meelehtede») esinemine. Seemned on varustatud endospermiga.

Tulikalaadsete selts, nagu magnoolialaadsedki, on üks primitiivsemaid katteseemnetaimede seas. Mõlema seltsi arenemine on kulgenud tõenäoliselt paralleelselt, kusjuures sarnaste tunnuste kõrval esineb mitmeid olulisi erinevusi (vt. järgnev tabel).

	Magnoliales	*Ranunculales*
Eluvorm	puittaimed	peamiselt rohttaimed
Sisaldised	eeterlike õlide esinemine	eeterlike õlide puudumine
Meenäärmed	meenäärmeid vähe	õies mitmesuguse kujuga meenäärmed
Õied	õied tavaliselt atsüklilised	suhteliselt vähe atsüklilisi õisi
	tolmukaniidid sageli lehetaolised	laiade tolmukaniitidega tolmukaid vähe

Tulikalised (***Ranunculaceae***) on tervete või mitmeti lõhestunud lehtedega rohttaimed, harva ka liaanid. Abilehed puuduvad. Õisi palju või väheneb nende arv 1—2-ni, õieosade asetus spiraalne, hemitsükliline või tsükliline. Õiekate lihtne või kaheli, tupp sageli kroonjalt värvunud, sisemised kattelehed võivad nektaariumideks muunduda. Tolmukaid harilikult palju, sageli esinevad staminood-nektaariumid. Viljalehti palju või üks, harilikult vabad (tahvel IX, *2*, joonis 283). Seemnealgmeid samuti palju või ainult üks. Vili koguvili (osaviljad kukrud, pähklikesed, marjad), luuvili või kupar.

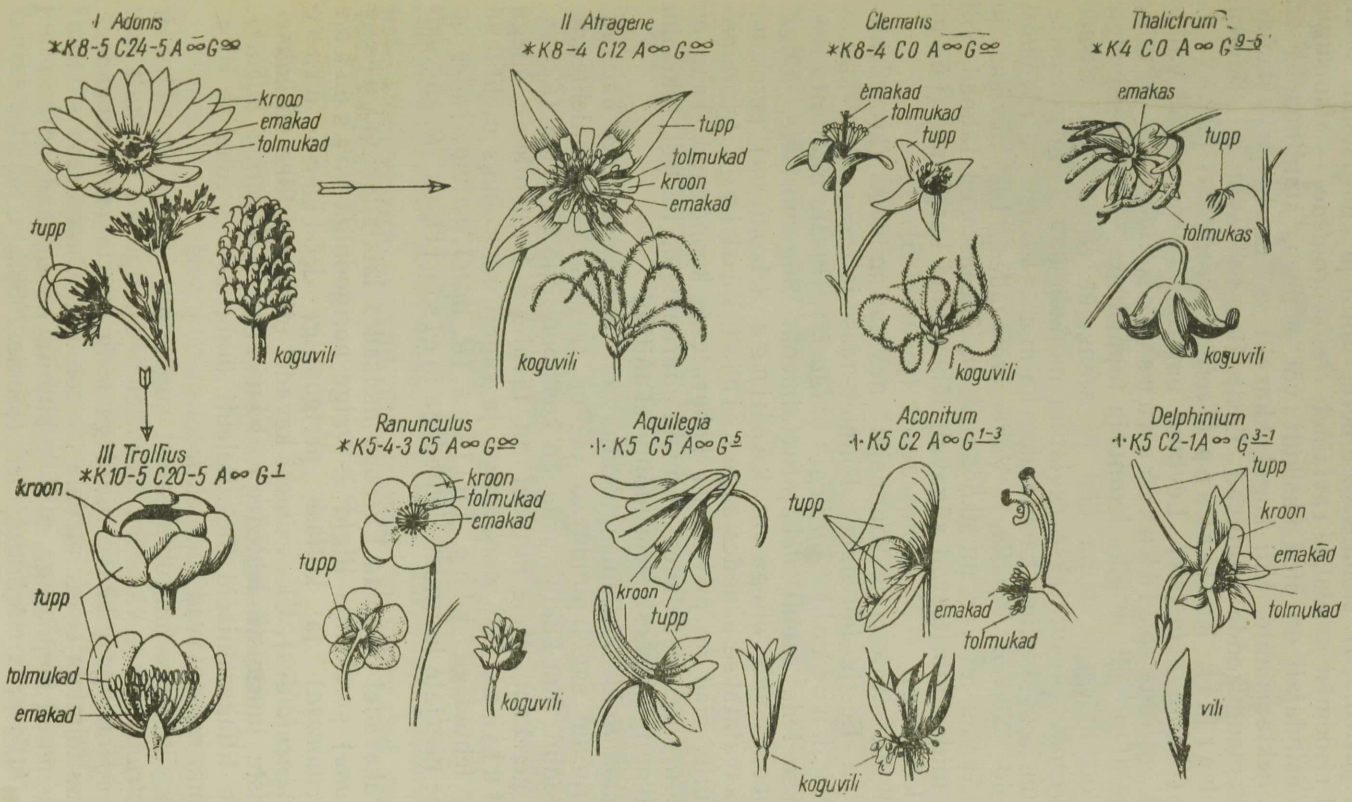
Sugukonna piires toimub õieosade arvu vähenemine, kuhikja õiepõhja lamendumine ja aktinomorfse õie sügomorfseks muutumine. Koos sellega kujuneb välja ka õieosade tsükliline asetus (joonis 284). Õied asetsevad üksikult või hõredais õisikuis (ebasarikas, kobaras või pöörises). Enamik sugukonna liike on putuktolmlejad, harva tuultolmlejad. Tolmeldajateks on nii nektarist kui tolmuteradest toituvad putukad.

Varres on juhtkimbud sageli mitmes ringis, nagu see on tavaline üheidulehelistel, ning trahheeseintes on tavaliselt lihtpoorid.

Paljud tulikalised sisaldavad alkaloide ja glükosiide, mida kasutatakse ravimite valmistamisel. Kuna mõruained annavad taimele kibeda maigu ja esineb ka mürgiseid liike, siis kariloomad harilikult tulikalisi ei söö.

Tulikalised on seltsi suurim sugukond, kuhu kuulub üle 2000 liigi. Nad on levinud peaaegu kogu maakera ulatuses, enamikus põhjapoolkeral, ulatudes mägedes 6000 m kõrguseni. Sugukonnas eristatakse peamiselt vilja ehituse alusel kolme alamsugukonda*: *Hydrastoideae* — õied üksikult, vili kogumari või kupar. Esinda-

* Eri autorid eristavad alamsugukondi mitmeti. Näiteks käsitletakse esimest alamsugukonda sugukonnana *Hydrastidaceae* ja tulikaliste sugukond jagatakse õite, viljade ja tsütoloogiliste erinevuste alusel neljaks alamsugukonnaks: *Helleboroideae*, *Ranunculoideae*, *Thalictroideae*, *Coptidoideae*.



Joonis 284. Tulikaliste õie evolutsioon.

Adonis—Thalictrum suunas toimub õiekrooni reduktsioon ja üleminek tuultolmlemisele; *Trollius—Delphinium* suunas õiekatte muutumine sügomorfseks, kroonlehtede muundumine nektaariumides. (Zukovski j.)

jaks on Põhja-Ameerikas ja Ida-Aasias leviv alkaloididerikas perekond *Hydrastis*; *H. canadensis*'e berberidiini ja hüdrastsiini sisaldavast risoomist saadakse raviainet.

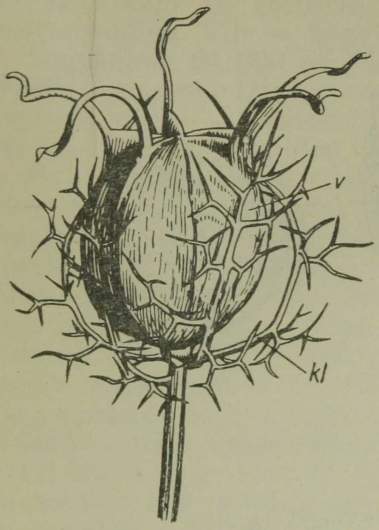
2. *Helleboroideae* — alamsugukonna esindajail on õied üksikult või õisikus, staminoodid on sageli nektaariumid. Vili kogukukkurvili või mari, harva kupar. Siia alamsugukonda kuuluvad Eesti flooras tavalised taimed, nagu harilik kullerkupp (*Trollius europaeus*) ja varsakabi (*Caltha palustris*). Levinud umbrohi Euroopas ja Väike-Aasias on hari-põldkukekannus (*Consolida regalis*), mille sinakaslillad õied on pika kannusja tupplehega — nektaariumiga. Taim on mürgine, tema õisi ja seemneid (*Flores et Semen Calcatrippae*) kasutatakse ravimina mõnede nahahaiguste vastu. Vürtsina ja meditsiinis kasutatakse ka mustköömne (*Nigella*) seemneid (*Semen Nigellae*). Vahemeremaades, Ida-Aafrikas ja Lääne-Aasias levivad mustköömned on üheaastased taimed, vili kupar, mida ümbritsevad sügavalt lõhestunud kõrglehed (türgi mustköömen — *N. damascaena*) (joonis 285).

Tsükliliste õitega ja kannusjate nektaariumidega (kroonlehtedega) on Eestis hõredates lehtmetsades ja võsastikes kasvav harilik kurekell (*Aquilegia vulgaris*). Ilusate õite tõttu kasvatatakse teda sageli dekoratiivtaimena. Sügomorfsete, kingakesi meenutavate õitega on käokinga (*Aconitum*) perekond. Meil kasvatatakse aedades sageli sinist käokinga (*A. napellus*), mille õied on pikkadesse kobaratesse koondunud. Taim on väga mürgine, sisaldades mitmeid mürkaineid, millest tähtsaim on eriti hingamiskeskusele mõjuv akonitiin.

3. *Ranunculoideae* alamsugukonnas on õied õisikus või üksikult, nektaariumid sageli puuduvad või on tavalisteks kroonlehtedeks muundunud. Siia kuulub peaaegu kosmopoliitne tulika (*Ranunculus*) perekond. Meie niitudel on tavalised kuldkollaste õitega kuldtulikas (*R. auricomus*) ja sageli umbrohuks muutunud jaguste lehtedega kibe tulikas (*R. acer*), salumetsades on tavaline neerjate juurmiste lehtedega metstulikas (*R. cassubicus*).

Varakevadel õitsevad Euroopa metsades laialt levinud ülase (*Anemone*) perekonna liigid — valge perigooniga võsaülane (*A. nemorosa*) ja kollase perigooniga kollane ülane (*A. ranunculoides*). Üks esimesi kevadel õitsevaid liike on kolmehõlmaliste juurmiste lehtedega sinilill (*Hepatica nobilis*). Sinilille lillakassiniseid õiekattelehti ümbritseb 3 rohelist kõrglehte, mis meenutavad tupplehti.

Üks vähestest tuultolmlejatest sugukonnas on ängelhein (*Thalictrum*), mille väikesed õiekattelehed langevad varakult ära. Tolmukad on aga pikkade niitidega ning suurte tolmukapeadega nagu tuultolmlejatele taimedele iseloomulik. Omapärase silinderjalt pikenenud õiepõhjaga, millele kinnituvad emakad, on hiiresaba (*Myosurus minimus*) õied (joonis 286).



Joonis 285. *Nigella damascaena* vili (*v*) kõrglehtedega (*kl*). (Lippmaa j.)



Joonis 286. *Myosurus minimus*'e õis (pikenenud õiepõhjal emakad).

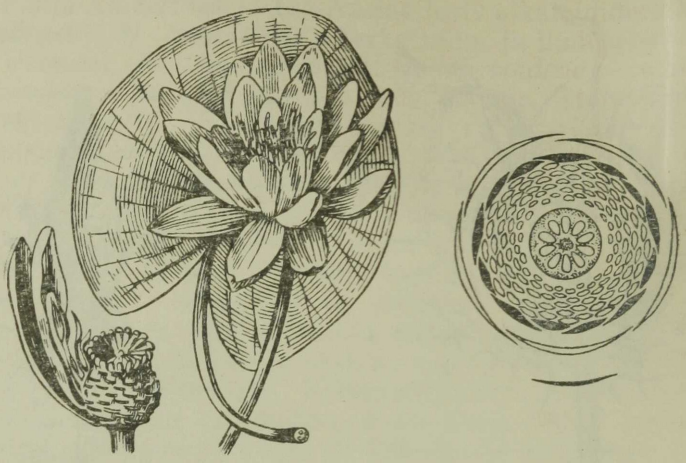
Ravimtaimedest on tuntuim tugeva risoomiga varakevadel õitsev kevadadoonis (*Adonis vernalis*). See rohkete kollaste kroonlehtedega taim levib Euroopa lõunapoolsetel aladel ning Siberis, olles sage põhjapoolsetes steppides. Tema ürdis (*Herba Adonis vernalis*) sisalduvatest glükosiididest valmistatakse ravimpreparaati adonisiidi, mida kasutatakse peamiselt südamehaiguste raviks.

Särjesilmad (endine iseseisev perekond *Batrachium*; praegu kuuluvad perekonda *Ranunculus*) on väikeste valgete õitega valdavalt peenjaguste veesiseste, harvemini laiemahõlmaliste ujulehtedega püsikud, mis levivad nii mage- kui merevees (vt. värvitahvel).

V Selts vesiroosilaadsed — *Nymphaeales*

Primitiivne katteseemnetaimede selts, kuhu kuuluvad veetaimed. Õis põhiliselt kolmetine, vars üheiduleheliste tüüpi ataktosteeliga.

Paljud süstemaatikud tuletavad üheiduleheliste taimede rühma kas otse vesiroosilaadsetest või nendega ühistest eellastest, kusjuures mõned, näiteks A. Tahtadžjan, jagavad rühma koguni kaheks seltsiks — *Nymphaeales,* mis moodustab ühise tüve üheidu-



Joon. 287. Valge vesiroos (*Nymphaea alba*):
üksik leht, õis ja sigimik, millel näha õiekatte lehtede ja tolmukate spiraalne asetus. (Karsteni j.)

Joon. 288. Kollase vesikupu (*Nuphar luteum*) õiediagramm:
tolmukad paiknevad rohkearvuliselt ja mitme ringina ümber emakkonna. (Eichleri j.)

lehelistega, ning seltsiks *Nelumbonales*, mis kujutab evolutsioonis üht väikest kõrvalharu.

Vesiroosiliste (***Nymphaeaceae***) sugukonda kuuluvad mitmeaastased tugeva risoomiga vee- ja sootaimed, millel on mitmeid kohastumisiseärasusi seoses eluga veekeskkonnas. Sageli esineb heterofülliat — pikarootsulised nahkjad ujulehed on ümmarguse või kilpja labaga: vartes, lehtedes ja seemnetes leidub rikkalikult õhuruume. Juhtkimbud asetsevad korrapäratult ning neis puudub kambium. Idus areneb ainult üks iduleht. Juhtkimpude asetus, kambiumi puudumine ja embrüonaalse arenemise sarnasus üheiduleheliste taimedega lubab oletada vesiroosiliste ja üheiduleheliste taimede, eriti konnarohulaadsete (*Alismales*) seltsi ühist päritolu.

Vesirooside üksikult asetsevad õied on pikaraolised, ulatudes veepinnale. Õieosade asetus spiraalne, hemitsükliline või tsükliline (joonis 287 ja 288). Õiekate tavaliselt kaheli, sageli värvunud tupega. Tupplehti 3 kuni 6, kroonlehti 5 kuni palju, tolmukaid palju, sageli staminoodideks muundunud. Näiteks võib vesiroosi perekonnas näha üleminekut tolmukatelt staminoodideks ja edasi kroonlehtedeks, kusjuures tolmukaniit laieneb ning tolmukapea redutseerub. Emakkond lahkviljalehine või liitviljalehine. Esimesel juhul on sigimikud õiepõhja sisse vajunud, emakakaelad vabad, liitviljalehisel emakkonnnal puuduvad emakakaelad ning harudega emakasuue asetseb otse sigimikul. Seemnealgmeid palju

(harva 1 kuni 3), asetsevad laminaalselt ning on kaetud kahe integumendiga. Vili — koguvili või lihakas marjataoline vili.

Sugukonna 60 liiki on põhiliselt troopikataimed, kuid mõned, näiteks vesiroosid (*Nymphaea*), on kosmopoliidid — levivad kogu maakera ulatuses. Vesiroosilised on ürgne rühm. Fossiile on leitud juba kriidist, tolmuteri isegi juura lademeist.

Meie jõgedes ja järvedes esineb kaks perekonda — kollaste õitega vesikupp (*Nuphar*) ja valgete õitega vesiroos (*Nymphaea*). Kollane vesikupp (*Nuphar luteum*) on levinud kogu Euroopas ja Põhja-Aafrikas, valge vesiroos (*Nymphaea alba*) on aga kosmopoliit. Nende risoome söövad paljud loomad, nagu mügri, ondatra, kobras ja isegi põder, karu ning metssiga. Troopilistest vesiroosilistest on tuntuim Amasoonase jõgikonnas kasvav kilpjate, kuni paarimeetrise läbimõõduga ujulehtedega amasoonase viktooria (*Victoria amazonica*). Taime kuni 40-sentimeetrise läbimõõduga valged või roosakad õied avanevad ainult öösiti ning õitsevad lühikest aega. Pärast õitsemist vajub õis vee alla, kus valmivad seemned. Amasoonase viktooriat kasvatatakse ilutaimena tiikides ja kasvuhoonetes.

Lootose (*Nelumbo*) perekonna esindajate koguvili koosneb paljudest laienenud õiepõhjas asetsevatest pähklikestest, nii et valminud koguvili meenutab dušisõela. Troopilises Aasias ja Austraalias levib roosade õitega india lootos (*Nelumbo nucifera*, tahvel IX, *1*) ja Põhja-Ameerikas kollaseõieline *N. lutea*. Nõukogude Liidus leidub india lootost Volga deltas, Kaspia mere edelarannikul ja Hanka järvel Kaug-Idas. Jaapanis ja Koreas kasvab ta ainult kultuuris. Varem oli lootos levinud ka Lõuna-Euroopas ja Egiptuses, kuid hävitati intensiivse korjamisega.

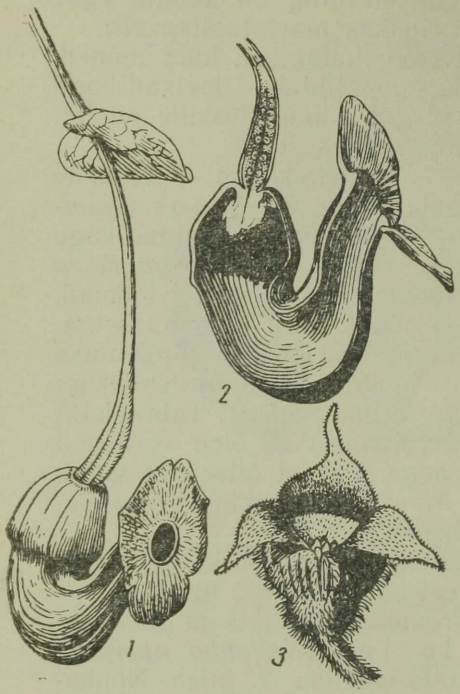
Omapärase lihtsa kolmetise õiega on troopilises ja subtroopilises Ameerikas kasvav *Cabomba*. Lihtne õiekate (P3+3) ümbritseb kolme tolmukat ja kolme apokarpset emakat. *Cabomba*'t kasvatatakse akvaariumides.

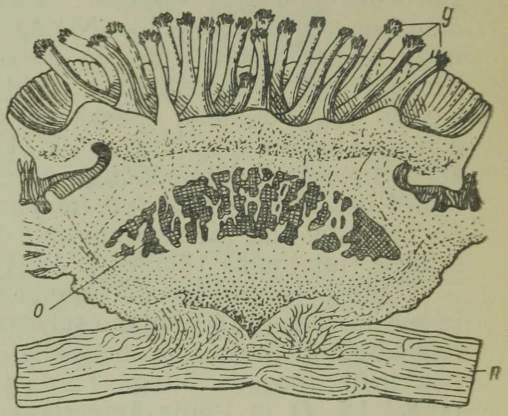
Vesiroosiliste sugukonnale on lähedane **kardheinaliste** (*Ceratophyllaceae*) sugukond, kuhu kuulub üks peaaegu kosmopoliitne perekond kardhein (*Ceratophyllum*). Kardheinad on niitjate männasjate lehtedega ühekojalised, ühesuguliste õitega veetaimed; õiekate lihtne, isasõies tolmukaid 10—16, emasõies üks emakas, vili ogadega pähklike. Eestis esineb räni-kardhein (*C. demersum*).

Selts tobiväädilaadsed — *Aristolochiales*

Magnoolialaadsetele lähedane, ilmselt neist põlvnev selts. Õie ehitus aktino- või sügomorfne, kolmetine, tupp kroonjas. Sigimik alumine, rohkete seemnealgmetega. Õites leidub tihti teravalõhnalisi amiine, mis meelitavad juurde putukaid.

Tobiväädilised (*Aristolochiaceae*) on autotroofsed rohttaimed või puitliaanid, kokku 600 liiki. Tobiväät (*Aristolochia*) on liaan omapärase lõksõiega, mille sügomorfne õiekate on nagu toru, millesse putukaid meelitatakse lõhnaainetega; õiekatte alumine osa on põisjalt paisunud, sellest pääseb putu-





Joonis 289. Õie ehitus tobiväädilistel:
1 — *Aristolochia macropylla* õis; *2* — seesama, läbilõikes; *3* — *Asarum canadense* õis. (Wettsteini j.)

Joonis 290. Raitlille (*Rafflesia*) emasõis läbilõikes:
õiekate kõrvaldatud; *g* — emakad; *c* — sigimik rohkete seemnealgmetega; *n* — peremeestaime juur, millesse on tunginud raitlille juhtkimbud. (Browni j.)

kas välja alles pärast putkekarvade närbumist. Kõik kuus tolmukat on kasvanud emaka külge (joonis 289, *1*, *2*).

Eesti flooras kuulub sellesse sugukonda ainult madal metsataim harilik metspipar (*Asarum europaeum*). Lehed ja õied on terava, pipart meenutava lõhnaga. Õied on madalal maapinna lähedal, kolmetised, pruunid, 12 vaba tolmukaga; tolmeldatakse sipelgate ja nälkjate poolt (joonis 289, *3*). Lehed on neerja kujuga, tumerohelised, läikivad. Metspipar kasvab ainult viljakamates metsatüüpides.

Raitlillelised (***Rafflesiaceae***) on lihakad klorofüllita tüve- ja juureparasiidid (55 liiki). Võsu on lühike või puudub, juur tungib peremeestaimede kudedesse ja imab toitaineid. Arnoldi raitlill (*Rafflesia arnoldii*) Sumatral on maailma suurima õiega taim; tema lihakarva ja raipelõhnalise õie läbimõõt ulatub ühe meetrini (joon. vt. Botaanika I, lk. 210). Parasitismile spetsialiseerumine on siin jõudnud kõrgeimale astmele: taim koosneb ainult õiest (viljast), mis kinnitub hüüfitaoliste juhtkoekiudude varal vahetult peremehe juurele (joonis 290).

Selts dilleenialaadsed — *Dilleniales*

Suhteliselt primitiivne magnoolialaadsetest tuletatav selts, mis erineb viimastest peamiselt tsütoloogiliselt, tolmuterade ehituselt ja näärmerakkude puudumise tõttu. Dilleenialaadsetest tuletatakse omakorda naistepunalaadsete ja kannikeselaadsete selts.

Dilleenialaadsed on troopikas ja subtroopikas levivad puud, põõsad, poolpõõsad, liaanid, harva rohttaimed. Õied enamasti kahesugulised, spiraalselt (harva tsükliliselt) asetseva lahklehise õiekattega; mõnel juhul täheldatakse kõrglehtede üleminekut tupplehtedeks. Tolmuk- ja emakkonnas esineb ilmne reduktsioonitendents — hulkliikmeliselt tolmukkonnalt viie või kolme tolmukani, viljalehtede puhul kuni ühe viljaleheni. Sigimikus on seemnealgmeid palju või üks. Seemned on väikese iduga, kuid hästi arenenud endospermiga. Sageli esineb seemnekestaga tihedalt liitunud arill (nagu muskaadilistelgi).

Dilleenialised (***Dilleniaceae***) on seltsi suurim sugukond (ligi 530 liiki). Kahesugulised (harva ühesugulised) õied on kobar- või ebasarikjatesse õisikutesse koondunud. Õiekate kaheli, kattelehtede arv varieeruv (tavaliselt 5). Tolmukaid palju. Sageli nad koonduvad viide gruppi, kusjuures igas grupis võib tolmukate arv üheni redutseeruda. Viljalehti samuti palju või üheni redutseerunud. Vili kogukukkurvili, pähklike või mari.

Üheks tuntumaks perekonnaks on troopikas leviv d i l l e e n i a (*Dillenia*). *Dillenia indica*'t kultiveeritakse söödavate marjade tõttu. Nii *Dillenia* kui ka Lõuna-Ameerikast pärit *Curatella* puit on hästi töödeldav.

Mõned autorid loevad siia seltsi ka **pojengiliste** (***Paeoniaceae***) sugukonna, kuhu kuulub meil ilutaimena kasvatatav, mitmetijaguste lehtede ja kukkurviljaga p o j e n g i (*Paeonia*) perekond. Varem paigutati see perekond peamiselt morfoloogiliste tunnuste alusel tulikaliste hulka, kuid ta erineb viimastest nii anatoomiliselt, palünoloogiliselt kui ka tsütoloogiliselt. Mõnedes uuemates süsteemides käsitletakse seda monotüüpset sugukonda iseseisva seltsina — *Paeoniales*.

Selts pipralaadsed — *Piperales*

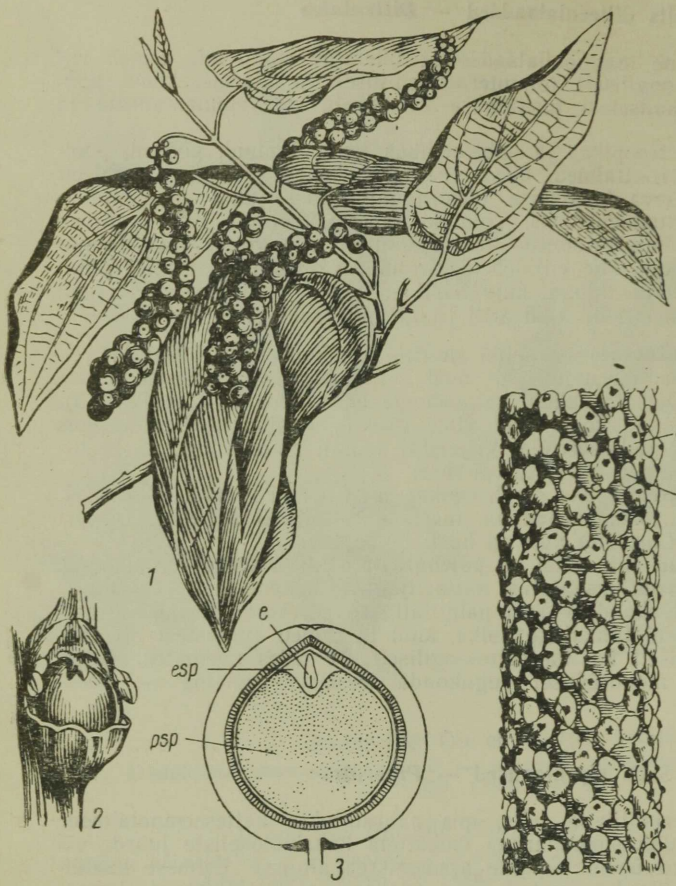
Väga omapärane primitiivne selts, mis paigutatakse katteseemnetaimede algusse kas iseseisva evolutsiooniharuna õiekatteta kaheiduleheliste juurde või võhaliste poole suunduva üheiduleheliste arenemisrea algusse. Esimese kaalutluse kasuks räägivad sellised tunnused nagu apokarpsus ja abilehtede olemasolu, teise arvamuse poolt aga juhtkimpude kulg, õisiku ehitus ja õie kolmetine ehitus. Idulehti võib olla (isegi ühes perekonnas) kaks või üks ja vastavalt sellele on pipralaadsetel suur sarnasus nii teatavate kahe- kui üheiduleheliste idanditega. A. Tahtadžjan vaatleb seltsi magnoolialaadsetest arenenud iseseisva evolutsiooniharuna.

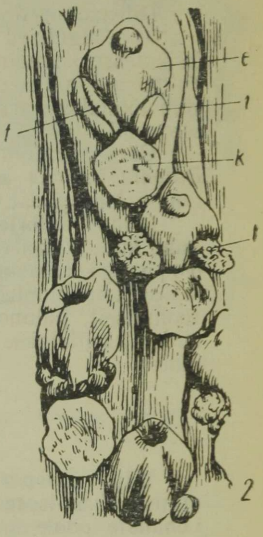
Õis on väike, täielikult katteta, paljas, tolmukaid 1 kuni 10, viljalehti 1 kuni 4, need on vabad või liitunud. Õisik — tähk. Seemnes on nii perisperm kui ka endosperm. Lehed terved, vahelduvad. Esineb õlirakke.

Saururaceae sugukond on nii väike (6 liiki) ja meile kauge, et ei vääriks nimetamistki, kui mitte just selles ei avalduks ülalnimetatud üleminekulised jooned üheiduleheliste ja kaheiduleheliste (eriti loorberiliste) vahel. Tolmukaid enamasti 6, kahes ringis, emakkond apokarpne. Väikesed soodes kasvavad rohttaimed, ilmselt vanad reliktid.

Pipralised (***Piperaceae***) veenavad veel enam selles, et tegemist on evolutsiooniharuga, millel pole selgelt võimalik eristada ühe- ja kaheidulehelisi. Siin on ligi 2000 liiki troopilisi taimi, enamasti roht- ja ronitaimi (tahvel X, *2*).

M u s t p i p a r (*Piper nigrum*) on südajate lehtedega rohtne liaan Indoneesiast (joonis 291). Pisikesed õied on hulganisti pikal sabataolisel peaõisikul, osalt aga tungivad selle lihakasse telge, muutes õisiku tõlvikule lähenevaks. Õied on ühe poolkuuja kandelehe kaenlas ja pealt osaliselt kaetud veel kahe soomusega, mida on raske teiste sugukondade õieosadega homologiseerida.





Joonis 291. Must pipar (*Piper nigrum*):
1 — viljuv võrse; *2* — üksik õis; *3* — vilja pikilõige; *e* — embrüo, *esp* — endosperm *psp* — perisperm. (Brilloni j.)

Joonis 292. Võhalehine peperoomia (*Peperomia arifolia*):
1 — tõlviku keskosa; *2* — sama, suurendatult: *e* — emakas, *t* — tolmukas, *k* — õie kandeleht (soomus). (Lippmaa j.)

Kolmest tolmukast areneb välja kaks eespoolset. Emakas on lühike, laia, kolmeneljahõlmalise suudmega. Tuultolmlemine. Vili on lihakas, üheseemneline. Noored viljad lähevad kuivatatuna müügile tavalise musta pipra nime all; küpsed, hästi arenenud perispermiga seemned annavad valget pipart. Ka teised pipraperekonna liigid annavad mitmesuguseid «india» vürtse. Lõuna- ja Kagu-Aasias näritakse seedimist soodustavat ja näljatunnet vaigistavat beetlit, mille üheks olulisemaks koostisosaks on *P. betle* lehed.

Fülogeneetilise süstemaatika seisukohalt on eriti huvitav peperoomia (*Peperomia*, joonis 292) oma idulehtede varieeruvuse ja juhtkimpude asetuse poolest (viimased on lahtised nagu kaheidulehelistel, kuid paiknevad hajusalt nagu üheidulehelistel).

Väike selts, mille fülogeneetiline kuuluvus on vaieldav. Varasemates süsteemides paigutati need sugukonnad roosõieliste lähedusse, uuemal ajal aga paigutatakse nad puidu algelise ehituse tõttu magnoolialaadsete lähemate järglaste hulka.

Õied on väikesed, valdavalt ühesugulised, viietised, kuid rohkete reduktsioonitendentsidega, seoses üleminekuga putuktolmlemiselt tuultolmlemisele. Paljud süstemaatikud peavad seda seltsi oluliseks vahelüliks tuultolmlejate puude sugukondade fülogeneesis.

Siia kuuluvad väikesed sugukonnad, millest väärivad nimetamist vaid mõned.

Nõiapähkliliste (***Hamamelidaceae***) hulka kuulub lepaga sarnanev virgiinia nõiapähklipuu (*Hamamelis virginiana*). Põhja-Ameerika põõsas, mis on märkimisväärne talvise õitsemise tõttu raagus puul; tema kollased õied avanevad novembris ja detsembris. Lehti ja koort kasutatakse meditsiinis verejooksu sulgevate ravimite valmistamiseks (*Folia et Cortex Hamamelidis*). Samasse sugukonda kuulub ka subtroopiline ambrapuu ehk stooraksipuu (*Liquidambar*), tuntud oma palsamvaigu (stooraksi e. stüüraksi) poolest. Idapoolses Taga-Kaukaasias kasvab metsana kõvapuiduline raudpuu (*Parrotia persica*), mille nimi on pandud Tartu ülikooli rektori G. Fr. Parroti mälestuseks, kes selle oma reisilt kaasa tõi.

Plaataniliste (***Platanaceae***) sugukonna nimiperekond plaatan (*Platanus*) on lehtede poolest vahtrat meenutav laiavõraline puiesteepuu Kesk-Aasias ja Lõuna-Euroopas iseloomulike rippuvate õisikute, hiljem kerajate vilikondadega.

Selts roosilaadsed — *Rosales*

Roosilaadsete seltsi kuuluvad nii eluvormidelt kui ka ehituselt väga erinevad taimed. Õied on valdavas enamikus kahesugulised, aktinomorfsed; õiekate koosneb enamasti viietisest tupest ja kroonist. Tolmukate arv väga erinev — vastab kroonlehtede arvule, on viimasest kaks või mitu korda suurem või on ebamäärane. Viljalehti (emakaid) on enamasti võrdselt kroonlehtedega. Viljalehed lahklehised (apokarpne emakkond) või liitunud (tsönokarpne emakkond), asetsevad ringina või pisut spiraalselt. Seemnealgmeid igas sigimikupesas enamasti kaks, mõnikord ka mitu, viljalehe servale kinnitunud. Roosilaadsete õite ehituses on suur tähtsus õiepõhjal, millest oleneb viljade mitmekesisus; õiepõhi võib olla kuhikjas, ketta- või peekrikujuliselt laienenud, nii et algselt ülemine sigimik võib arenedes muutuda keskmiseks või alumiseks. Viljad on väga erinevad — kukkurviljadest luuviljadeni.

Vaatamata suurtele erinevustele, moodustavad roosilaadsete seltsi kuuluvad sugukonnad fülogeneesilt siiski loomuliku rühma, mille primitiivsemad taksonid on võrdlemisi lähedased tulikalaadsetele (näiteks maranad tulikatele).

Roosõieliste (***Rosaceae***) sugukonda kuuluvad suve- ning igihaljad puittaimed ja püsikud, harva üheaastased taimed. Veelgi harvem ronitaimed. Enamasti vahelduvad lehed vabade või leherootsuga liitunud abilehtedega, harva võivad abilehed ka puududa.

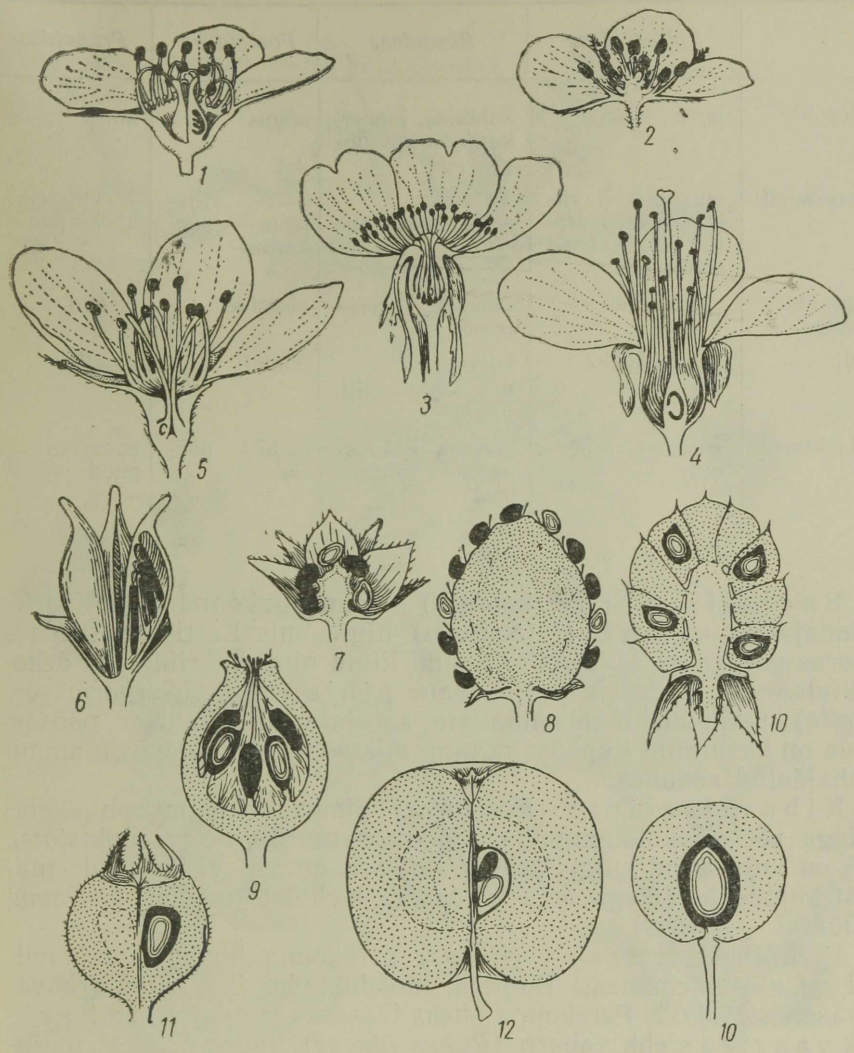
Õied üksikult või õisikutena, peale väheste erandite aktinomorfsed, enamasti kahesugulised, põhiliselt viietised, võrdse arvu kroon- ja tupplehtedega, sageli ka välistupega; vähestel puuduvad kroonlehed (kortsleht). Välistupp areneb siis, kui päris-tupplehtedel on veel abilehed: ühe tupplehe parempoolne ja järgmise vasakpoolne abileht moodustavad liitudes ühe välistupelehekese.

Roosõieliste õietelg on laienenud lamedaks, karikjaks või liudjaks õiepõhjaks, mille ülemisele servale kinnituvad tupplehed ning sissepoole kroonlehed ja tolmukad. Sageli liituvad nende alumised lehed ning moodustavad serva ümber õiepõhja, mistõttu lame õiepõhi näib nõgusana (näiteks enelalistel). Õiepõhi võib olla ka poolkerajas või kuhikjalt pikenenud (vaarikal). Välistupe esinemisel on sellel lehti võrdselt tupplehtedega ja nad vahelduvad viimastega: kroonlehed omakorda vahelduvad tupplehtedega ning on enamasti silmapaistvalt värvunud. Tolmukaid on kroonlehtedega võrdselt, 2 või 4 või enam korda rohkem kui kroonlehti. Viljalehtede arv kõigub ühest paljuni; viljalehed vabad või üheks emakaks liitunud, emakakaelad väljuvad enamasti viljalehtede tipust või ka nende mõhuküljelt. Viljad on kukkurviljad, pähklikesed, luuviljad; nad võivad moodustuda ka õiepõhja osavõtul, kui see laieneb ning muutub lihakaks koguviljaks (maasikal) või õunviljaks (õun, pirn) (joonis 293). Enamasti puudub seemnetel endosperm.

Sugukonda kuulub üle 3000 liigi. Mitmele perekonnale (viirpuu, kibuvits, maran, kortsleht) on omane suur polümorfism. Kortslehti (*Alchemilla*) iseloomustab somaatiline partenogenees — nendel puudub suguline paljunemine ja looted hakkavad arenema viljastamata munarakust. Roosõieliste liigid on levinud peaaegu kogu maakeral, eriti põhjapoolkera parasvöötmes ja troopilistes mäestikes. Primitiivse õie- ja viljaehitusega liikide kõrval esineb progressiivseid, spetsaliseerunud vorme. Hoolimata putuktolmlemisest, on õite spetsialisatsioon siiski suhteliselt väike. Ühtedelt liikidelt (näiteks kibuvits) saavad tolmeldajad ainult õietolmu, teistelt ka mesinestet (nektarit), mida eritab õiepõhjal, tolmukate ja viljalehtede vahel paiknev ringikujuline ketas. Mõnedel roosõielistel on täheldatud ka isetolmlemist. Toomingal ja pihlakal võib näha, kuidas tolmukad emakasuudme suunas sissepoole käänduvad, samal ajal pöördub ka emakasuue ühe tolmuka poole nii, et emkasuue ja tolmukott kokku puutuvad. Selline mehhanism esineb ka kortslehtedel, mille seemned arenevad partenogeneetiliselt. Tuultolmlemine on roosõielistel haruldane ning esineb mõnel mustnupul (*Poterium*).

Sugukonna majanduslik tähtsus on suur, eriti parasvöötmealadel, kus peaaegu kogu puuviljandus ja marjakasvatus rajaneb roosõielistel. Roosõielised on rikkad vitamiinidest, orgaanilistest hapetest ja eeterlikest õlidest. Eriti perspektiivikas on puuviljanduses perekondade- ja liikidevaheline ristamine.

Roosõieliste õite ja viljade erinevuse ja suure liigilise mitme-



Joonis 293. Roosõieliste õite ja viljade ehitus:
1 — Spiraea lanceolata; 2 — Fragaria vesca; 3 — Rosa canina; 4 — Pyrus communis; 5 — Cerasus avium; 6 — Spiraea; 7 — Potentilla; 8 — Fragaria; 9 — Rosa; 10 — Rubus; 11 — Mespilus; 12 — Malus syvestris; 13 — Prunus. (Vilja- ja seemnekesta kivisrakkude osa must.)

kesisuse tõttu on sugukond jagatud alamsugukondadeks; neid alamsugukondi on mõnikord käsitletud ka omaette sugukondadena.

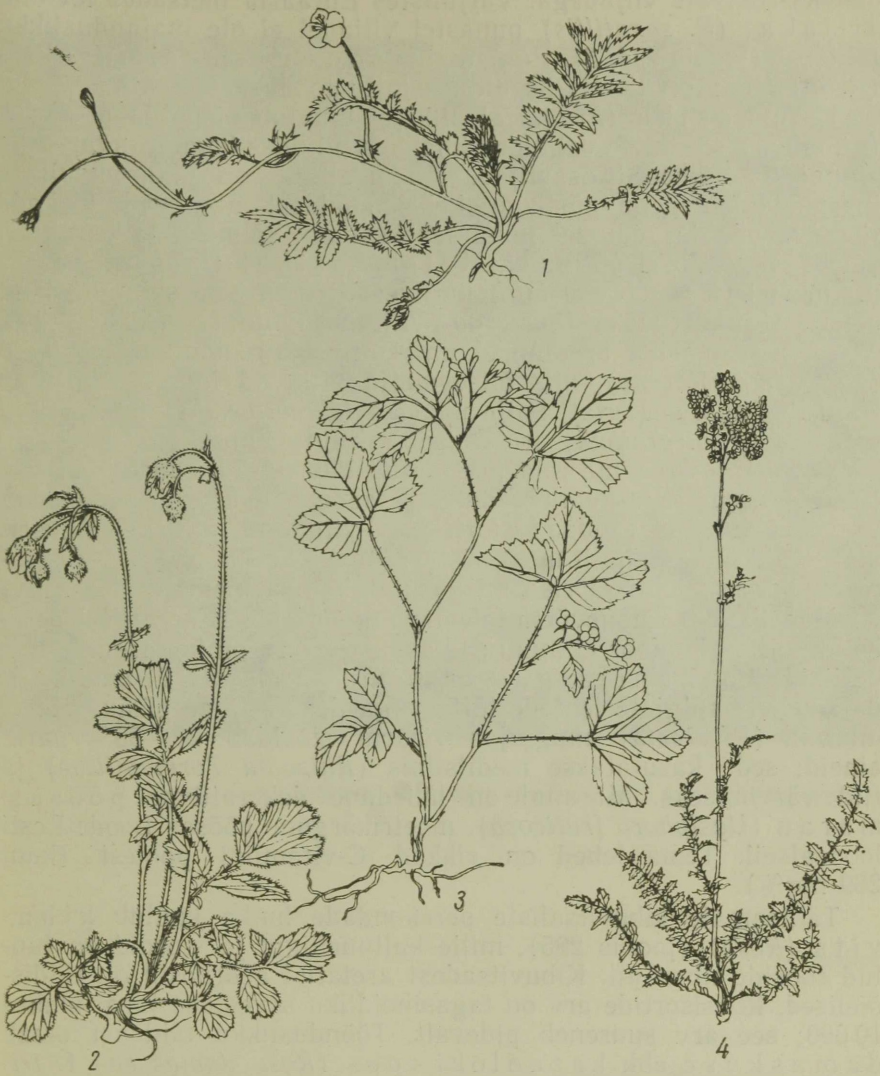
Järgnevas tabelis on esitatud alamsugukondade olulised tunnused.

	Spiraeoideae	*Rosoideae*	*Pomoideae*	*Prunoideae*
Õiepõhi	lame	kuhikjas, kumer, karikjas või nõgus	nõgus	lame
Emakkond	enamasti 5 viljalehte, apokarpne või osaliselt sünkarpne	viljalehti palju, apokarpne	5—2 viljalehte, sünkarpne	1 viljaleht, apokarpne
Sigimiku asetus	kesk mine	ülemine, keskmine	alumine	ülemine
Vili	kogukukkurvili	koguseemnis, koguluuvili, tõrsik	õunvili	luuvili
Eluvorm	enamasti põõsad	põõsad, kääbuspõõsad, rohttaimed	puud, põõsad	enamasti puud

Enelaliste (*Spiraeoideae*) alamsugukonna tüüpilisteks esindajateks on enela (*Spiraea*) liigid, mis Eesti spontaanses flooras puuduvad, kuid mille paljud liigid ning hübriidid on dekoratiivtaimed. Enelatele on lähedane pihlenelas (*Sorbaria sorbifolia*), pihlakalehti meenutavate sulgjate liitlehtedega põõsas, mida on kasutatud ilupõõsana ning mis poolmetsikult püsib ammu mahajäetud aedades.

Kibuvitsaliste (*Rosoideae*) alamsugukonnas on enelalistega võrreldes toimunud enamiku seemnealgmete reduktsioon, vili on kujunenud sulgviljaks. Mõnikord on vili varustatud emakast kujuneva jätkega, mis soodustab levimist (mõõlal — *Geum*, drüüasel — *Dryas*).

Vormirohke muraka (*Rubus*) perekonna lihakad osaluuviljad on alusel enamasti liitunud, moodustades koguvilja (rahvapäraselt «marja»). Perekonna üheks tähtsaks esindajaks on harilik vaarikas ehk vabarn (*Rubus idaeus*), juurevõsudest paljunev, kaheaastaste säsikate vartega põõsas, mis õitseb ja viljub teisel aastal. Koguviljad sisaldavad viinamarja-, puuvilja- ja roosuhkrut; neid kasutatakse värskelt või töödeldakse konservideks ning keedisteks. Kuivatatuna on nad higileajavaks droogiks (*Fructus Rubi idaei*). Peale kultiveeritavate, sageli hübriidse päritoluga sortide esineb vaarikas parasvöötmes looduslikult mitme geograafilise rassina. Samasse perekonda kuuluvad ka murakad. Pärismurakatel on viljad enamasti mustad või mustpunased; koguluuviljad on lihaka õiepõhjaga liitunud ega lange selle küljest ära nagu vaarikatel. Ulatuslikult on Euraasias ning Põhja-Eestis levinud põldmurakas (*Rubus caesius*), söödavate, eriti keedis-



Joonis 294. Roosõielisi rohttaimi:
1 — Potentilla anserina; 2 — Geum rivale; 3 — Rubus saxatilis; 4 — Filipendula hexapetala.

teks ja konservideks kasutatavate viljadega. Rikas on murakaliikide poolest Kaukaasia. Kultuurmurakad (nn. pamplid) on väga levinud Uues Maailmas, olles seal parim konservitööstuse tooraine. Rabades ja tundras kasvab söödavate viljadega rabamurakas (*R. chamaemorus*), kollaseviljaline madal taim, eriti kee-

disteks sobivate viljadega. Varjulistes Euraasia metsades levinud lillaka (*R. saxatillis*) punastel viljadel ei ole majanduslikku tähtsust (joonis 294, *3*). Põhjamaine soo- ehk mesimurakas (*R. arcticus*) on Eestis harulduse tõttu looduskaitse all.

Ka maasika (*Fragaria*) liikidel muutub õiepõhja pikendus (günofoor) seemnete valmides lihakaks, liitudes koguviljaga, mille pinnal on väikesed osaviljad. Maasikaliigid on pikarootsuliste, juurmiste lehtedega püsikud. Lehekaenaldest arenevad pikkade sõlmevahede ja redutseerunud lehekestega. sõlmekohtadest juurduvad maapealsed võsundid. Metsmaasikat (*Fragaria vesca*) ja muulukat (*F. viridis*) kultiveeriti juba XIV sajandil, kuid neist ei suudetud aretada suureviljalisi kultuursorte, küll aga saadi metsmaasika aretamisel nn. kuu- ehk remontantmaasikaid (var. *semperflorens*), mis õitsevad ja viljuvad juunist sügiseni. Häid tulemusi saavutati tšiili maasika (*F. chiloensis*) ja virgiinia maasika (*F. virginiana*) aretamisel, mille tulemuseks on kaasaegsed, *F. ananassa* nime alla ühendatud hübriidsed, suureviljalised, heade maigu- ja aroomiomadustega aedmaasikasordid. Maasikaviljad sisaldavad rauda, fosforit ja C-vitamiini, mille sisalduselt maasikaid ületab ainult must sõstar. Maasikavilju (*Fructus Fragariae*), harvem lehti ja risoomi kasutatakse ka meditsiinis.

Maasikale on mõnevõrra lähedane marana (*Potentilla*) perekond, mille günofoor ei muutu lihakaks ja õied on kollased. Maranaliikidest on hanijalg (*P. anserina*) (joonis 294, *2*) oma hõbedaläikeliste sulgjate lehtede tõttu väga dekoratiivne püsik. Tedremarana (*P. erecta*) muguljas risoom sisaldab 20—35% parkaineid; seda kasutatakse meditsiinis (*Rhizoma Tormentillae*) ja riide värvimiseks. Maranale on lähedane dekoratiivne põõsasmaran (*Dasiphora fruticosa*), meetrikõrgune põõsas Loode-Eesti loopealseil. Tema lehed on rikkad C-vitamiini poolest (kuni 269 mg%).

Tähtsamate kibuvitsaliste perekondade hulka kuulub kibuvits (*Rosa*) (joonis 295), mille kultuurliigid ja -sordid on tuntud rooside nime all. Kibuvitsadest aretatud aedroosid on täidisõielised. Roosisortide arv on tagasihoidliku arvestuse järgi umbes 10 000; see arv suureneb pidevalt. Tööndusliku tähtsust omab damaskuse ehk kazanlõki roos (*Rosa damascena* f. *trigintipetala*), mille kroonlehtedest valmistatakse pärast väärtusliku roosiõli eraldamist keediseid. Roosiõli tootvate maade hulka kuulub peale Nõukogude Liidu (Krimm ja Gruusia) ka Bulgaaria. Kibuvitsad, mida Nõukogude Liidus esineb üle 60 liigi, sisaldavad viljades rohkesti askorbiinhapet (C-vitamiini) ja teisi vitamiine: B_2, K ja provitamiini A (karotiini), mistõttu nad on tähtsaimaks polüvitamiinide tootmise allikaks. Paljude liikide vilju kasutatakse ka meditsiinis (*Fructus Rosae*).

Õunapuuliste (*Pomoideae*) alamsugukond on õie, eriti aga vilja ehituselt teistest alamsugukondadest mitmeti erinev. Nõgus



1. India lootose (*Nelumbo nucifera*) õis. (J. Vilbaste foto.)





2. Metsülase (*Anemone sylvestris*) õied. (A. Kiisla foto.)
3. Aas-karukell (*Pulsatilla pratensis*). (F. Jüssi foto.)



Joonis 295. Kibuvits (*Rosa*):
1 — õitsev metskibuvits (*R. cinnamomea*); *2* — viltja kibuvitsa (*R. tomentosa*) õie diagramm.

õiepõhi ja alumine sigimik muutuvad lihakaks, moodustades keraja või pirnja marjalaadse õunvilja. Perekond õunapuu (*Malus*), üle 30 liigi ja arvutute kultuurhübriidide ja -sortidega, on levinud Euraasias ja Põhja-Ameerika parasvöötmes. Aedõunapuu (*M. domestica*) kultuur on väga vana, ulatudes kiviaega; Rooma aja lõpul tunti juba 29 aedõunapuusorti. Kaasajal, kus peale laialdasemalt levinud sortide on igal maal aretatud kohalikke sorte, ulatub õunasortide koguarv 10 000-ni. Aastal 1883 loetleti Baltimaades 340 kultiveeritavat sorti, millest mõned ('Antoonovka', 'Kuldrenett', 'Liivi sibulõun') on laialdaselt levinud ka praegu. Suure töö talvekindlate õunapuusortide aretamisel tegi ära I. V. Mitšurin (sordid 'Bergamott-renett', 'Safran-pepin' jt.). Siberis on katsetatud õunapuude kasvatamist 45—50° nurga all; taolised puud viljuvad juba teisel või kolmandal aastal ning see meetod on end karmi kliimaga aladel õigustanud. Pirnipuud (*Pyrus*) on õunapuudest külmahellemad ja ka pinnase suhtes nõudlikumad.

Eestis sobib pirnipuude kasvatamiseks Saaremaa ja mandri loodeosa, kus on kaasajani säilinud põliseid kultuurpirnipuid. Peale viljakuju erineb pirnivili ka selle poolest, et ta sisaldab kivisrakke ning vähe happeid. Erinevalt õunapuust ei puhke pirnipuuõied basipetaalselt, vaid akropetaalselt, s. o. kõige enne puhkeb õisiku perifeerne, kõige madalamal asetsev õis. Harilikul pirnipuul (*P. communis*) on teada üle 5000 sordi, mis jagunevad suve-, varasügise- ja talvesortideks. Eriti rohkesti on lokaalseid pirnipuusorte Kaukaasias. Süstemaatiliselt on õuna- ja pirnipuule lähedane pihlaka (*Sorbus*) perekond. Hariliku pihlaka (*S. aucuparia*) C-vitamiini sisaldavaid vilju kasutatakse keedisteks, veini ja likööri tootmisel ning farmaatsias (*Fructus Sorbi aucupariae*). Aedades kasvatatakse pihlaka magusaviljalist teisendit (var. *edulis*), vääristatuna harilikule pihlakale. Eestis esineb saartel ja mandri lääneosas söödavate viljadega pooppuu (*S. intermedia*), Saaremaal aga looduskaitse all olev tuhkpihlakas (*S. aria*). Viljadelt on pihlakale lähedane viirpuu (*Crataegus*) perekond, mille liike on rohkesti Põhja-Ameerika lääneosas. Viirpuid kasvatatakse sageli ilupõõsastena; tugevate võsuasteldega liigid on eriti sobivad põõsastaradeks. Küdoonia (*Cydonia oblonga*) on aromaatsete, pektiinainerohkete viljadega, mis sobivad marmelaadi ja želee valmistamiseks. Küdooniat (ka nn. aivat) kultiveeritakse Nõukogude Liidus Kaukaasias ja Turkmeenias.

Ploomipuuliste (*Prunoideae*) alamsugukonna puud ja põõsad on levinud parasvöötmes, eriti selle lõunapoolses osas. Siia kuulub rida kõrgeväärtuslike viljadega nn. luuviljalisi puid — ploomipuud, kirsipuud, aprikoosipuud, virsikupuud, mandlipuud. Neist kuuluvad ploomipuud (umbes 30 liiki) inimkonna vanimate kultuurviljapuude hulka. Oletatakse, et hariliku ploomipuu (*Prunus domestica*) kultuursordid on tekkinud laukapuu (*P. spinosa*) ja haralise ploomipuu (*P. divaricata*) hübriididena. Kultuurploomipuu parimad sordid on levinud parasvöötme lõunapoolsetel aladel. Eestis on laialdaselt levinud juurevõsudest paljunev 'Liivi kollane munaploom'. Häid ploomisorte on meil aretanud selektsionäär A. Kurvits. Karmide talvede tõttu on ploomipuud Eestis kahjuks külmatundlikud. Astlaline laukapuu (*Prunus spinosa*) on levinud eriti Nõukogude Liidu metsastepialadel, kus ta moodustab raskesti läbitavaid tihnikuid, Eestis esineb ainult Saaremaal. Külmakindlana on ta sobiv ristamiseks kultuurploomipuuga uute sortide aretamisel. Kreegipuu (*P. insititia*) on ümarate või ovaalsete, pruunikate või kollakate viljadega, viljaliha on luustunud sisekestast raskesti eraldatav. Eestis kasvab aedades, sageli poolmetsistunult nn. juulikreek (var. *nigra*), mille vili on sinakasmust ja kaetud vahakirmega. Haraline ploomipuu ehk alõtša (*P. divaricata*) on astlatega puu või põõsas, mis on laialdaselt levinud Kaukaasias ja Kesk-Aasias, Moldaavias



Joonis 296. Harilik kirsipuu (*Cerasus vulgaris*):
1 — õitsev oks; *2* — viljad; *3* — vilja pikilõige; *4* — *Padus racemosa* õie diagramm.

ja Ukrainas. Viljad sobivad keedisteks, puu ise — aluseks kultuurploomipuule, virsiku- või aprikoosipuule. Kirsipuud (*Cerasus*) on harilikult juurevõsundeid moodustavad põõsad ja väheldased puud; koore vigastamisel eritavad nad vaiku. Viljad on kirmeta, mahlaka viljalihaga luuviljad. Põõsasjat steppkirsipuud (*C. fruticosa*) kasutatakse ristamiseks külmakindlate aed-kirsipuusortide aretamisel. Magus kirsipuu (*C. avium*), nimetatud vääralt ka murelipuuks, esineb Ukrainas ja Kaukaasia mägede keskmise vööndi metsades. Temast on aretatud arvukalt lõunapoolsetele aladele sobivaid kultuursorte.

Hariliku ehk hapu kirsipuu, aedkirsipuu (*C. vulga-*

ris) nime all tuntakse kultuursorte, mis on väga ammu looduses tekkinud stepp- ja magusa kirsipuu värdadena (joonis 296). Hapud kirsid sobivad hästi ka paraskliima põhjapoolsetele aladele. Hapete sisaldus kõigub sortide järgi 1,46 kuni 2,16% (magusal kirsil 0,31—0,84%).

Hariliku toominga (*Padus racemosa*) musti kootava viljalihaga luuvilju kasutatakse likööride tootmisel, kuivatatult ja peeneks jahvatatult Siberis ning Ukrainas ka kondiitritööstustes. Kaug-Idast pärineva amuuri toominga (*P. maackii*) ristamisel ühe hapu kirsi sordiga saavutas I. V. Mitšurin kahe perekonna vahelise hübriidi (*Cerapadus*). Huvitav on märkida, et see allopolüploidne hübriid on levinud ka Pamiiri looduslikus flooras.

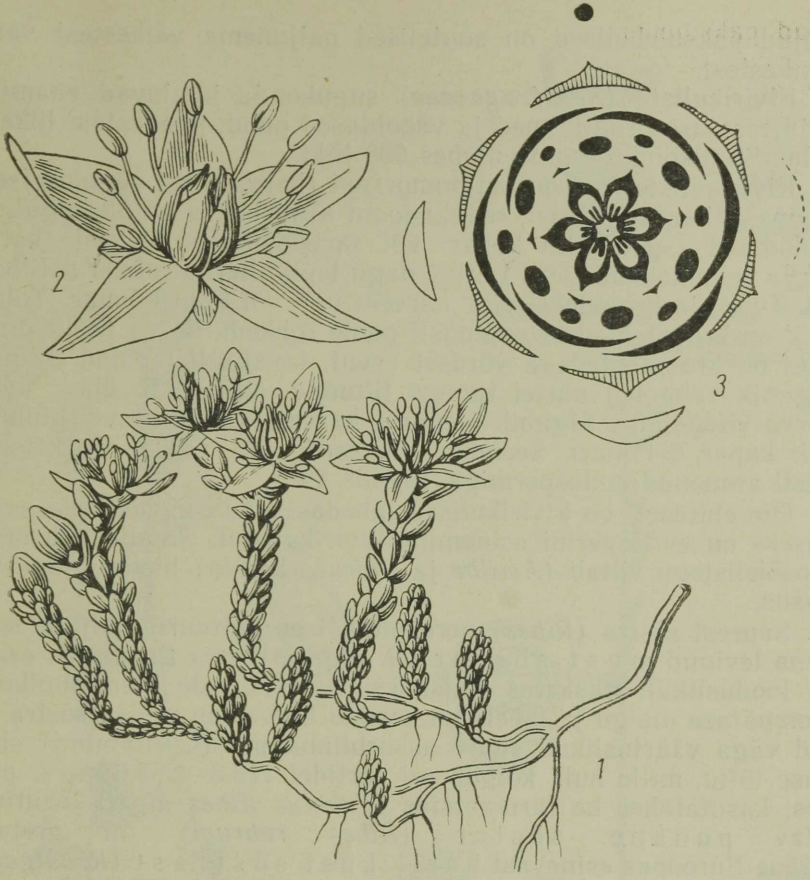
Nõukogude Liidu ja Euroopa lõunapoolsetes piirkondades kultiveeritakse mitmeid hariliku aprikoosipuu (*Armeniaca vulgaris*) sorte, mille magusad, pehmekarvalise väliskesta ja sileda sisekestaga («kiviga») luuviljad sisaldavad A- ja C-vitamiini, seemnetest aga saadakse toiduõli.

Viljadelt on aprikoosipuuga sarnane virsik (*Persica*), kuid siin on luuvilja sisekest tugevalt vaoline. Virsikuliike kultiveeritakse samuti lõunapoolsetes rajoonides.

Loorberkirsipuu (*Laurocerasus*) liigid on igihaljad ja nahkjate lehtedega. Taga-Kaukaasias, Balkanimaades ja Väike-Aasias kasvav ravim-loorberkirsipuu (*L. officinalis*) on söödavate viljadega alusmetsapõõsas. Lehed ja koor sisaldavad sinihapet; neist valmistatakse ravimina kasutatavat loorberkirsivett (*Aqua Laurocerasi*).

Paksulehelised (***Crassulaceae***) on ühe- kuni mitmeaastased rohttaimed, harva põõsad, enamikus vahelduvate või vastakute lihtlehtedega ning abilehtedeta. Õied kahesugulised, aktinomorfsed, tsüklilise ehitusega, enamasti viie kroon- ja tupplehega, kuid nende arv võib kõikuda 3-st kuni 20-ni. Tolmukaid võrdselt tupp- ja kroonlehtedega või on neid poole rohkem. Viljalehti enamasti kaks. Viljad vabad või alusel liitunud kukkurviljad, mis avanevad enamasti siseküljel pikipraoga. Viljalehtede alusel paiknevad väikesed meenäärmed. Seeme endospermiga. Vegetatiivsete organite iseärasuseks on vett säilitavad koed.

Sugukonda kuulub kuni 1450 liiki, eriti rikkalikult on neid Edela-Aafrikas, ka Euroopa ja Kesk-Aasia mägialadel. Eestis kasvab looduslikult ainult kuus kolme perekonda kuuluvat liiki. Tavaline kuivadel kasvukohtadel on harilik kukehari (*Sedum acre*) (joonis 297). Harilik liiv-mägisibul (*Jovibarba sobolifera*), on levinud Kagu-Eesti liivastel aladel, looduskaitse all. Taimel on sibulat meenutav, tihedalt liibunud lihakatest lehtedest koosnev lehekodarik. Vanemate rosettide keskelt tõuseb õitsemisajaks vars, mille tipus on paljudest lillakatest õitest koosnev õisik; paljuneb intensiivselt lehekaenaldest väljuvate võsunditega,



Joonis 297. Harilik kukehari (*Sedum acre*):
1 — õitsev taim; *2* — õis; *3* — *Sedum hispanicum*'i õie diagramm.

mille tipus areneb väike juurduv lehekodarik. Nii kattub kogu emataime lähem ümbrus tihedasti vegetatiivselt arenevate tütartaimedega. Paljud kukeharja- ja mägisibulalaliigid on dekoratiivsed, neid kultiveeritakse kiviktaimlates ja kasvuhoonetes.

Paksuleheliste vegetatiivsete organite evolutsioon näitab, et sugukond on arenenud kohastumise teel kuivade kasvukohtadega.

Nagu mägisibulatel, nii on ka paljudel teistel paksulehelistel kalduvus vegetatiivsele paljunemisele. Omapärasem paljunemisviis on troopilistel aladel esinevatel *Bryophyllum*'i-liikidel, mida kasvatatakse kasvuhoonetes. Nende taimede leheserval arenevad lisapungad ja viimastest noored taimed. Ühel Lõuna-Aafrika paksulehelisel (*Crassula cordata*) arenevad lisapungad koguni õisikus;

paljud paksulehelised on suutelised paljunema väikestest varretükikestest.

Kivirikuliste (***Saxifragaceae***) sugukonda kuuluvad enamikus mitmeaastased rohttaimed ja väheldased puud, üheaastasi liike on vähe. Sugukonda kuulub umbes 600 liiki.

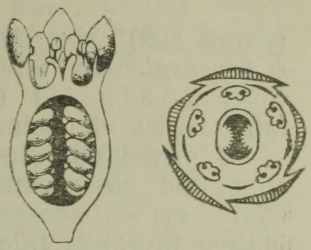
Kivirikuliste õied on aktinomorfsed (harva pisut sügomorfsed), enamasti kahesugulised, reduktsiooni tõttu harva ka ühesugulised, paiknevad sagedamini kobar- või sarikõisikutes. Õiekate kaheli, harva reduktsiooni tõttu lihtne, nagu lepiklillel ja mõnel astilbeliigil. Tupp- ja kroonlehti viis, harvem neli või kuni kümme. Tolmukaid on kroonlehtedest enamasti poole rohkem, harva palju. Viljalehti on kroonlehtedega võrdsel arvul, tavaliselt on nad liitunud. Sigimik vaba või alusel tupega liitunud, enamasti ühe-, kahe-, harva viiepesane. Sigimik ülemine, harvem keskmine või alumine. Vili kupar või mari. Seemned väikesed, idu väike, ümbritsetud hästi arenenud endospermiga (joonis 298).

Õie ehituselt on kivirikulised lähedased paksulehelistele, erinevuseks on endospermi esinemine kivirikulistel. Sugulussidemetele roosõielistega viitab (*Astilbe* ja *Spiraea* kaudu) biokeemiline sarnasus.

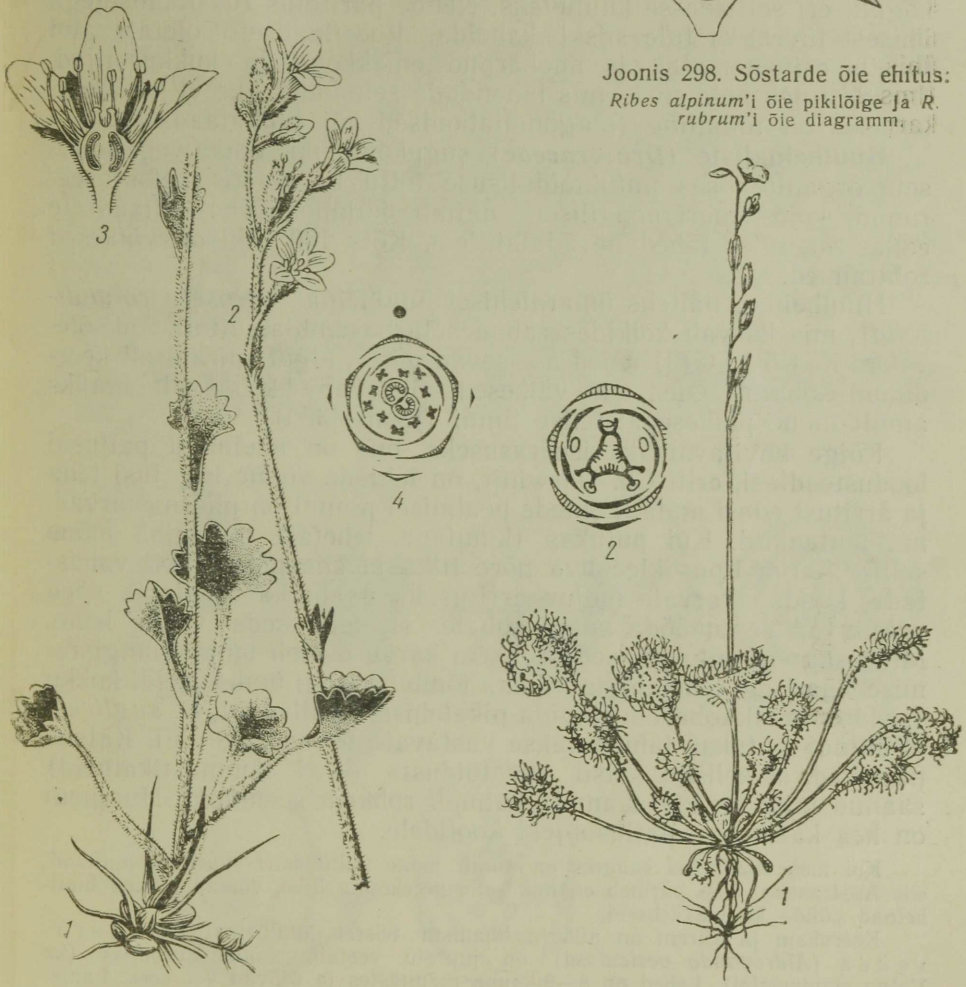
Suurest sõstra (*Ribes*) perekonnast on kultuuris paljude sortidena levinud must sõstar (*R. nigrum*), mis Euraasias esineb ka looduslikult niisketes metsades ja veekogude kaldatihnikutes. Omapärase maigu ja meeldiva aroomi kõrval on musta sõstra viljad väga väärtuslikud suure askorbiinhappe- (C-vitamiini) sisalduse tõttu, mille hulk kõigub eri sortidel 119,8—265,6 mg% piirides; kasutatakse ka farmaatsias (*Fructus Ribes nigri*). Kultiveeritav punane sõstar (*Ribes rubrum*) on aretatud Lääne-Euroopas esinevast harilikust sõstrast (*R. vulgare*); üheks tema lähteliigiks on karvane sõstar (*R. pubescens*), mis looduslikuna pole haruldane ka Eestis. Sõstardele lähedane on ka karusmari ehk nn. tikker (*Ribes uva-crispa* ehk *Grossularia reclinata*).

Ilupõõsastest on ka Eestis populaarne ebajasmiin (*Philadelphus coronarius*), neljatiste uimastavalt lõhnavate valgete õitega põõsas, ja Jaapanist pärinev potitaim aedhortensia. (*Hydrangea opuntifolia* ehk *H. hortensis*). Vili on neil kupar.

Kivirikuliste sugukonna keskseks perekonnaks on umbes 300-liigiline kivirik (*Saxifraga*). Siia kuuluvad rohtsed, eriti põhjapoolkera mägistel aladel ning tundrates levinud, juurmiste lehtedega madalakasvulised või padjandtaimed (vt. värvitahvel). Paljunevad sageli vegetatiivselt. Kivirikuperekonnal ei ole erilist majanduslikku tähtsust, kuid liikide hulgas on rohkesti kiviktaimlates kultiveeritavaid ilutaimi. Eesti looduslikus flooras kasvavad kollane kivirik (*S. hirculus*) — alliksoodes esinev kollaseõieline püsik — ja harilik kivirik (*S. granulata*) — varrealusel väikesi sigipungi omav, niitudel kasvav valgeõieline taim



Joonis 298. Sõstarde õie ehitus:
Ribes alpinum'i õie pikilõige ja *R. rubrum*'i õie diagramm.



Joonis 299. Harilik kivirik (*Saxifraga granulata*):
1 — taime alumine osa; *2* — õisik; *3* — õie pikilõige; *4* — õie diagramm.

Joonis 300. Ümaralehine huulhein (*Drosera rotundifolia*):
1 — üldkuju; *2* — õie diagramm.

(joonis 299). Märgades varjukates metsades kohtab lepiklille (*Chrysosplenium alternifolium*). Niisketel niitudel õitseb sügissuvel ädalalill (*Parnassia palustris*) — üksiku valge õiega taim, milles viis tolmukat vahelduvad kõlutolmukatega.

Mitmed kivirikuliste perekonnad on kujunenud nii erinevaks, et paljud süstemaatikud loevad neid eri sugukondadesse või koguni eri seltsidesse kuuluvaks. Nende päritolus roosilaadsetega ühisest tüvest ei tule siiski kahelda. Roosilaadsete oletatavatel ühistel esivanematel oli apokarpne emakkond ja kukkurviljad. Ilmselt tuleb neid süsteemis lähendada seltsidele, kus viljade apokarpsus on tüüpiline (magnoolialaadsed või tulikalaadsed).

Huulheinaliste (***Droseraceae***) sugukond on oma vegetatiivsete organite osas putuktoidulisuse tõttu tugevasti spetsialiseerunud, kuid embrüoloogiliselt näitab kujunemist roosilaadsete eellastest, olles lähedane ädalalillele. Kõik 100 liiki on väikesed rohttaimed.

Huulheinal, näiteks ümaralehisel huulheinal (*Drosera rotundifolia*), mis kasvab kõikides rabades turbasamblamättail, on õievalem K5 C5 A5 G(3). Õied asetsevad pikas, algul spiraalselt keerdunud kobaras. Õied on väikesed, õitsevad ükshaaval, igaüks ainult mõne päikesepaistelise tunni (joonis 300).

Kõige huvitavamaks iseärasuseks, mis on paelunud paljusid loodusteadlasi, eriti Ch. Darwinit, on lehtede võime liigutusi teha ja ärritust edasi anda. Lehtede pealmisel pinnal on näärmekarvad, nn. tentaaklid. Kui putukas (kihulane, lehetäi) puudutab mõne sellise karva tipus kleepuva nõre tilka ja siis püüab end vabastada, kandub karvale mõjuv ärritus ka naaberkarvadele ja need painduvad aegamööda saagi kohale, surudes seda vastu lehte. Mida suurem putukas, seda rohkem karvu osaleb tema «vangistamises» ja isegi lehelaba tervikuna tõmbub saagi ümber veidi kokku (seda on meil kohasem jälgida pikalehisel huulheinal, *D. anglica*). «Püütud» putukas lahustatakse vastavate fermentide abil. Katsed näitavad, et sellisel viisil «lisatoidust» (eriti lämmastikaineid) saanud taim on lopsakam ja kannab rohkem seemneid. Huulhein on hea katse- ja vaatlusobjekt koolidele.

Kui meie huulheina saagiks on ainult mõne millimeetri suurused putukad, siis Austraalias, kust pärineb enamik selle perekonna liike, võivad mõned huulheinad püüda ka toakärbseid.

Keerukam ja kiirem on püügimehhanism teistel huulheinalistel. Aldrovanda (*Aldrovanda vesiculosa*) on juuretu veetaim Lõuna-Euroopas (ka Volga suudmealal). Lehed on 8—9-kaupa männastes ja ujuvad vee sees. Lamedale kiiljale leherootsule kinnitub laiem, kahepoolmeline, kaantena kokkukäiv lehelaba, mille servas on pikad harjaskarvad. Viimaste puudutamisel mõne planktonvähilise poolt löövad lehepoolmed kokku ja sulguvad tihedalt. Lehelaba siseosa on kummis ja poolmete vahele jääb õõnsus, milles toimub saagi «seedimine». Lahustatud toitained surutakse õhumulli sees lehelaba servale, vastavate avade juurde, mille kaudu toimub nende imendumine.

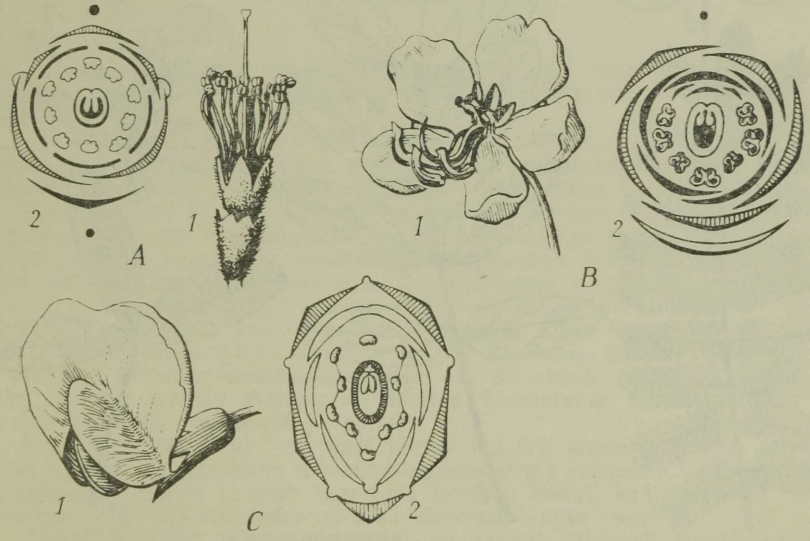
Põhja-Ameerikas Karolina soodes püüab putukaid veelgi kiiremate liigutustega kärbsepüünis (*Dionaea muscipula*). Tema juurmise lehekodariku moodustavad kahe labaga lehed. Basaalne lehelaba on roheline, lehtjas ja tõm-

bub ärritamisel toruks. Tipmine lehelaba on aga kahepoolmeline nagu avatud raamat ja varustatud kahesuguste karvadega. Kummalgi pool laba keskel on kolm väga tundlikku karva — nende puudutamisel löövad lehelaba poolmed kiiresti kokku; lehelaba servas olevad tundetud karvad põimuvad aga vastaspooltelt nii tihedasti kokku, et ei lase püütud putukal lehepoolmete vahelt välja pugeda (vt. Botaanika I, lk. 311, joonis 240).

Selts oalaadsed (kaunviljalised) — *Fabales* (*Leguminosales*)

Liikide arvult maailma suurimaid kaheiduleheliste seltse (umbes 17 000 liiki). Siia kuulub kolm lähedast sugukonda, mille ühiseks tunnuseks on ühest viljalehest kujuneva kauna olemasolu. Siia kuuluvaid taimi nimetatakse tihti leguminoosideks ja loetakse ühte suurde sugukonda (end. nimega kaunalised — *Leguminosae*). Algselt on kaun mõhu- ja seljaõmbluse kaudu pakatav ühepesaline avavili, sekundaarselt on paljudes perekondades selle seemnete arv kahanenud ja kaun on muutunud väikeseks sulgviljaks; harvem on kaun lihakas või laguneb lülideks. Toitevarud on idulehtedes.

Õied on silmapaistvalt värvunud, tupe ja krooniga, sigimik ülemine. Õie ehituses näeme kujukaid üleminekuid korrapäraselt kiirjalt õielt iseloomuliku liblikõieni (joonis 301). Nii kroonlehed



Joonis 301. Õie evolutsioon aktinomorfsest sügomorfseks:
A — mimoosilised; iseloomulik õie kuju (*1*) ja diagramm (*2*), *B* — tsesalpiinilised: kassia õie kuju (*1*) ja diagramm (*2*), *C* — liblikõielised: aedherne õie kuju (*1*) ja diagramm (*2*).

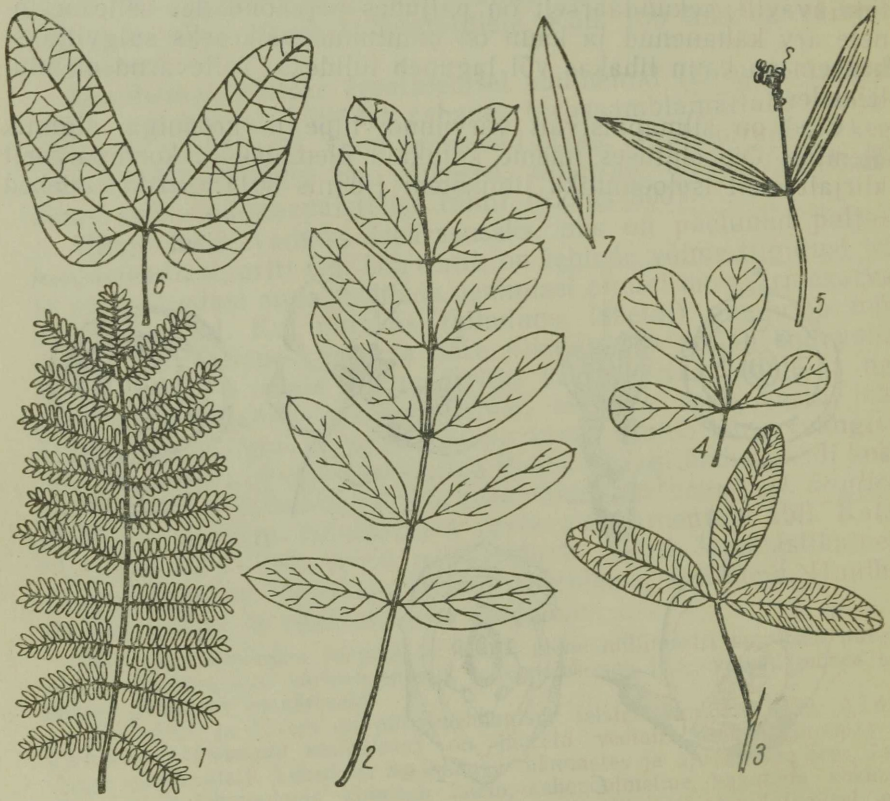
kui ka tolmukad näitavad ühest küljest kokkukasvamistendentsi, teistel esindajatel võib aga õiekate mitmeti redutseeruda.

Lehed on vahelduvad, suures enamikus sulgjad, lehekesterohked liitlehed; nende redutseerumisel on kujunenud kolmetised lehed (ristikul), kahetised lehed (aas-seahernel) või isegi lihtlehed (juudapuul) (joonis 302). Mõned lihtlehed on tekkelt fülloodid (akaatsial). Nagu roosõielistelgi, esinevad ka siin abilehed, mis mõnikord omandavad pärislehe suuruse (aedhernel).

Õisikutüüpidest on sagedamad tähk, kobar ja nutt (joonis 303).

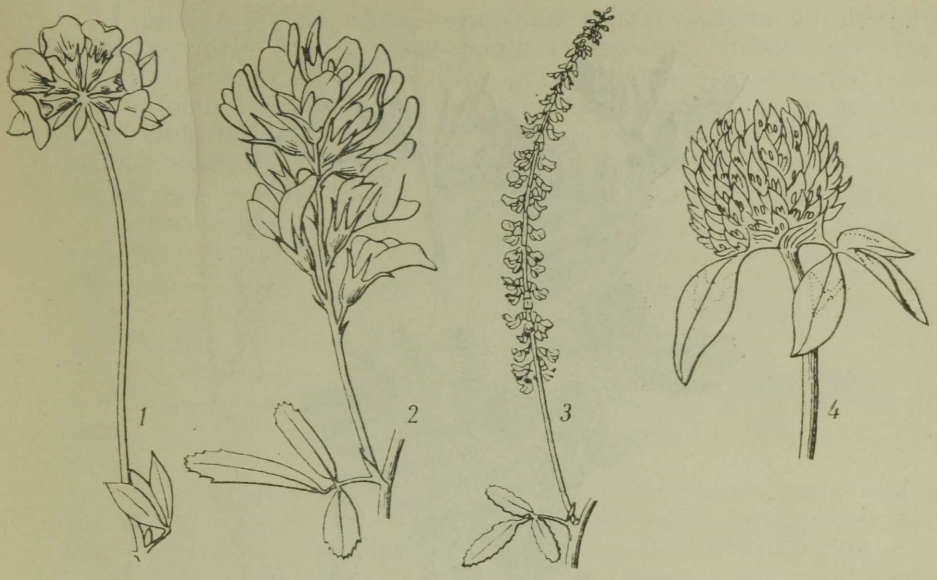
Oalaadsete enamik asustab troopikamaid. Puudest ja põõsastest on kujunenud liaane ja rohttaimi, nende seas rohtseid, köitraagudega ronivaid vääntaimi.

Mimoosilised (***Mimosaceae***) on enamikus palava vööndi puud ja põõsad (umbes 2800 liiki) korrapärase neljatise või viietise, enamasti liitlehise õie-



Joonis 302. Lehe reduktsiooni näiteid oalaadseil:

1 — tüüpiline kahelisulgjas liitleht (*Mimosa*); *2* — paaritusulgjas liitleht (*Caragana arborescens*); *3* — kolmetine liitleht (*Trifolium montanum*); *4* — paarissulgjas liitleht nelja lehekesega (*Caragana frutex*); *5* — kahe lehekesega liitleht (*Lathyrus pratensis*); *6* — kahejagune lihtleht (*Bauhinia*); *7* — süstjas lihtleht (*Genista tinctoria*).



Joonis 303. Õisikute tüüpe liblikõielistel:
1 — lihtsarikas (*Lotus corniculatus*); *2* — kobar (*Medicago sativa* × *falcata*); *3* — kobar (*Melilotus albus*); *4* — nutt (*Trifolium pratense*). (H. Kotka j.)

kattega, millest ulatuvad kaugele välja pikaniidilised, tihti eredalt värvunud tolmukad. Õied on tihedates tähkades või nuttides, mis võivad omakorda kobaraid moodustada (joonis 304).

Lenkorani albitsia ehk siidakaatsia (*Albizzia julibrissin*) — Kagu-Aserbaidžaani (Talõši mäestiku) endeem — on ereroosade õisikute ja kahelisulgjate, ööseks kokkutõmbuvate lehtedega dekoratiivne pargipuu lõunas.

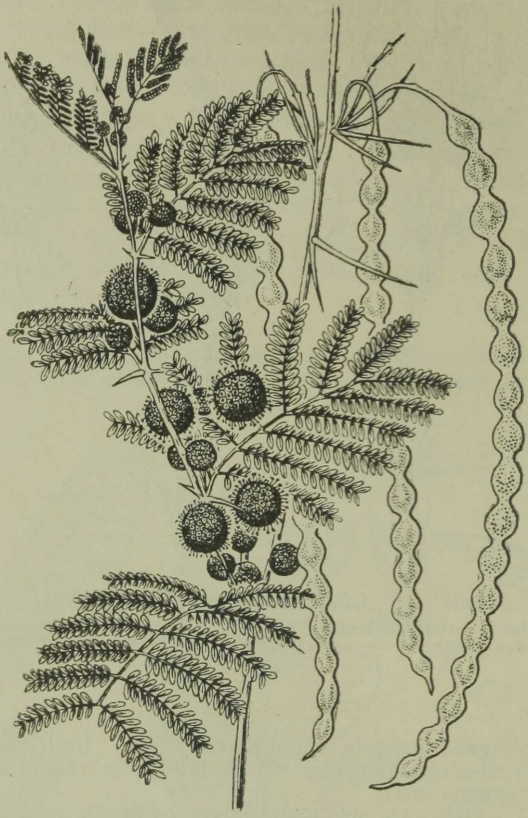
Akaatsiad (*Acacia*) on kahelisulgjate liitlehtedega või lülloodidega puud ja põõsad, mis eriti liigirohkelt on levinud subtroopikas ja troopikas (vt. värvitahvel). Aafrika savannides levinud vihmavarjutaolise võraga akaatsiatel on abilehed astlateks muutunud, Austraalia kuivalembestel akaatsiatel on lehelaba ja abilehed redutseerunud ning leherootsust kujunenud fülloodid meenutavad lühikesi okkaid või on süstjad kuni munajad. Nõukogude Liidu lõunarajoonides kasvatatava kiirekasvulise hõbeakaatsia (*A. dealbata*) õitsvaid oksi müüakse varakevaditi linnades «mimoosidega» nime all. Akaatsiad annavad väärtuslikke vaike (näiteks araabia akaatsia — liimina kasutatavat kummiaraabikut ehk araabia kummit), parkaineid ja puitu.

Mimoos (*Mimosa*) * on meil tuntud kui õrn kasvuhoonetaim, mis puudutusele (nagu ebasoodsaile ilmastikutingimustelegi) reageerib lehekeste kokkutõmbamisega, millele järgneb tugevama ärrituse korral ka leherootsu longuvajumine. Mõne aja möödudes võtavad lehekesed endise asendi.

Tsesalpiinialised (***Caesalpiniaceae***) on samuti valdavalt troopilised puittaimed, kokku 2800 liiki. Õied enam-vähem sügomorfsed, kusjuures õienupustaadiumis katavad alumised (adaksiaalsed, kandelehepoolsed) kroonlehed ülemisi (abaksiaalseid, teljepoolseid). Tolmukad on enamasti vabad.

---

* Kreeka keeles mimes = jäljendaja; üht lehekest ärritades tõmbuvad ka teised lehekesed kokku, nagu jäljendades puudutatut.



Joonis 304. Araabia akaatsia:
(*Acacia arabica*) õitsev ja viljuv võrse.

Suurimas, ligi 1000-liigilises perekonnas *Cassia* on hinnalisi ravimtaimi; näiteks annavad *C. senna*, *C. angustifolia* jt. lahtistavaid aleksandri- ehk sennalehti (*Folia Sennae*).

Jaanileivapuu (*Ceratonia siliqua*) on Vahemeremaadel kasvav nahkjalehine puu lihakate, väga magusate kaunadega, mida varemalt müüdi meilgi maiustusena («jaanikõdrad»).

Gleditšia (*Gleditsia* e. *Gleditschia*) paistab silma pikkade harunevate astelde ja suurte, talveks rippuma jäävate kaunadega; Põhja-Ameerikast pärinevat kolmeastlalist glediitšiat (*G. triacanthos*) kasvatatakse sageli Nõukogude Liidu lõunaosas, sisaldab spasmolüütilise toimega triakantiini.

Troopilist väärispuitu annavad *Caesalpinia echinata* (brasiil- ehk fernambukipuit), *Haematoxylon campechianum* (sini- ehk kampešipuit).

Liblikõieliste (***Fabaceae*** ehk ***Papilionaceae***) sugukond on hästi eristatav iseloomuliku liblikja õie poolest, millel kolm kroonlehte on lahus (puri ja kaks tiiba), kaks aga kokku kasvanud (laevuke); mõnikord (ristikuil) kasvavad kokku kõik kroonlehed peale purje. Tupp on tavaliselt liitlehine.

Liblikjas õis on välja kujunenud kohastumisena putuktolmlemisega suurte kiletiivaliste poolt (kimalased, mesilased), keda meelitab kohale kõrge värviline puri ja lõhn. Tiibadele vajutades surub loom laevukese alla ja vabanev tolmukate kimp puudutab koos ümbritseva emakaga putuka karvast kõhtmist poolt. Vaatamata putuktolmlemist soodustavatele kohastumistele, on osa liblikõielisi aga kleistogaamsete õitega (hiireherned, jooksjarohud jt.).

Liblikõielistel tekivad juurekarvades ained, mis on soodsaks söödaks bakteritele, kes omakorda eritavad juurerakkude vohamist põhjustavat fermenti. Nii kujunevad juuremügarad, milles bakterid kasutavad süsivesikuid ja varustavad õhulämmastiku sidumise võime tõttu juurt lämmastikuga. Sellise sümboosi tõttu on liblikõielised, eriti aga nende seemned suhteliselt valgurohked, millest tingitult on selles sugukonnas erakordselt palju väärtuslikke toidu- ja söödataimi ning nad rikastavad mulda lämmastikuühenditega.

Ülevaate saamiseks sellest suurest sugukonnast, kuhu kuulub üle 12 000 liigi, on otstarbekas see rühmadeks jaotada, mis hästi illustreerivad evolutsiooniastmeid ja -suundi liblikõielistel.

I. Primitiivseimaiks liblikõielisteks loetakse neid, millel tolmukad ei ole üldse veel kokku kasvanud. Sellesse rühma kuuluvad sulgjate liitlehtedega puud ja põõsad, peamiselt troopikas. Mõned perekonnad ulatuvad subtroopikasse, näiteks Jaapanis levinud nöörpuu (*Sophora*), mida kasvatatakse ka Nõukogude Liidu lõunarajoonides puiestikes. Neile on iseloomulikud lihakad sulgkaunad, mis jäävad talveks puudele. Troopilistest puudest väärib nimetamist veel *Myroxylon balsamum*, millest saadakse mitmesuguseid ravipalsameid, nagu peruu palsam (*Balsamum peruvianum*).

II. Vastandiks eelmistele on sellesse rühma koondatud sõrmjate liitlehtedega või lihtlehtedega põõsaste ja rohttaimede perekonnad, millel kõik 10 tolmukat on kokku kasvanud. Siia kuuluvad meil ilupõõsastena kasvatatavad kuldvihmad (*Laburnum*) — suurte kollaste õitega rippuvates kobarates, ubapõõsad (*Cytisus*) kollaste õitega väikestes õisikutes, leetpõõsad (*Genista*) ja suurema osa suvest lehitu, assimileerivate võrsetega luudpõõsas (*Sarothamnus*). Enamik neist pärineb Vahemeremailt. Sellesse rühma kuulub ka viieti kuni seitsmeti sõrmjate lehtedega lupiin ehk hundiuba (*Lupinus*).

Lupiinid on hästi tuntud ilutaimedena. Neil on dekoratiivsed lehed ja mitmesugust värvi õied suurtes tipmistes kobarates. See on liigirohke perekond, mille enamik liike on pärit Ameerikast. Erakordselt suure lämmastikusisalduse tõttu (seemneis kuni 40% valke) kasutatakse neid loomasöödaks või küntakse sisse haljasväetisena (eriti vaestel liivmuldadel). Inimtoiduks lupiiniseemned ei kõlba mõrude alkaloidide sisalduse tõttu. Selektsioon alkaloididevaeste vormide suunas tõotab lupiini muuta kõige produk-

tiivsemaks valgutaimeks. Hulgalehine lupiin (*L. polyphyllus*) on mitmeaastane, meil kõige paremini aklimatiseerunud liik, mida kasutatakse kultuuris kõige rohkem (tähtsaim sort 'Jõgeva 42'). Sinise- või roosaõieline ahtalehine (*L. angustifolius*) ja kollane lupiin (*L. luteus*) on üheaastased, Vahemeremaade vulkaaniliselt pinnalt pärinevad taimed.

III. Kõikidele teistele järgnevalt käsitletud liblikõielistele on iseloomulik tolmukkond üheksast kokkukasvanud ja ühest eraldi seisvast tolmukast.

1. Paaritusulgjate terveservaliste liitlehtedega ja suhteliselt suurte õitega puudest ja põõsastest on tuntumad robiiniad ehk ebaakaatsiad. Suurte valgete õitega on harilik robiinia (ka valge akaatsia nime all tuntud) (*Robinia pseudacacia*) Põhja-Ameerikast; seda kasvatatakse rohkesti Ukrainas, Musta mere rannikul ja Kesk-Aasias. Kollase akaatsia nime all tuntud läätspuu (*Caragana*) on peamiselt Aasiast pärit; Eestis tavalisem on rohkete lehekestepaaridega suur läätspuu (*C. arborescens*), steppides väike läätspuu (*C. frutex*), mille kaks lehekestepaari moodustavad näivalt neljatisõrmja liitlehe. Ülemineku rohtjatele vormidele moodustavad suured poolpõõsad lagritsad (*Glyzyrrhiza*), mille magusatest juurtest (*Radix Liquiritiae*) saadakse samanimelist ravimit. Eriti vormirohke on hiigelsuur (üle tuhande liigiga) hundihamba perekond (*Astragalus*), mis Kesk-Aasias on esindatud nii põõsaste, poolpõõsaste, püsikute kui ka äärmiselt lühiealiste efemeeridega. Ka õie suurus, värvus ja kauna ehitus varieerub laias amplituudis. Eesti flooras on 3 liiki, neist on soojalembene liiv-hundihammas (*A. arenarius*) looduskaitse all. Lähedane on liippherne perekond (*Oxytropis*), mis samuti on vormirohke ja levinud kõrbetest Arktikani. Eestis on looduskaitse all mõlemad siin kasvavad liigid: põhja- ja karvane lipphernes (*O. sordida* ja *O. pilosa*).

2. Edasi vaatleme rohttaimi sulgjate liitlehtedega, millel tipmise lehekese asemele on tekkinud kõitraag. Lehekeste reduktsioon on hästi jälgitav seahernel (*Lathyrus*). Kui violetse õiega soo-seahernel (*L. palustris*) on kolm kuni viis lehekestepaari, siis roosaõielisel mets-seahernel (*L. sylvestris*) ja kollaseõielisel aas-seahernel (*L. pratensis*) on lehekesi jäänud ainult üks paar. Seaherneste perekonda lisatakse sageli ka lillaõieline metsataim kevadine seahernes ehk kevadine kurelääts (*L. vernus* ehk *Orobus vernus*), millel on kaks paari laiu lehekesi.

Liigirohke hiireherne (*Vicia*) perekond on Eesti flooras esindatud 12 liigiga. Kõige tavalisem neist on harilik hiirehernes, (*V. cracca*). Perekonda kuulub rohkesti kasulikke söödataimi (nagu suvivikk, *V. sativa*) ja mõnedki neist on juba ammu kultuuris. Vanad Vahemereäärsetele ja Mesopotaamia antiikrahvastele tuntud kultuurtaimed on põlduba (*Faba vulgaris* ehk

Vicia faba), harilik lääts* (*Lens culinaris*), kikerhernes (*Cicer*) ja harilik hernes (*Pisum sativum*), mis on tõenäoliselt tekkinud metsikust peluskist ehk hallist hernest (*P. arvense*).

Herneste perekonna süstemaatika on rohkete vanade ja üleminekuliste kultuurvormide tõttu üpris keerukas. Praktikas jaotatakse herned tavaliselt valgeõielisteks ja punavioletseõielisteks; mõlemas rühmas on nii aia- kui ka põllutaimi. Kauna ehituses on oluliseks praktiliseks tunnuseks kiudne (pärgamentjas) sisekiht: see esineb põldhernestel ja kortsteralistel aed- (poetus-) hernestel, puudub aga magusatel lest- ehk suhkruhernestel; viimastel kaun küpsena ise ei pakata. Kasutusviisilt eristatakse ka söögi-, sööda- ja iluherneid. Söögihernesortidest (neil on seemned heledad, ühevärvilised) on meil rajoonitud 'Concordia', kohapeal aretatud sortidest on tähtsaim 'Jõgeva roheline'. Söödahernestest (millel seemned on tavaliselt tumedakirjud) on tuntuim 'Jõgeva kirju'.

Põldoad erinevad vikkidest säsika varre ja piklike lamendunud seemnete poolest. Teisendeid eristatakse seemne suuruse järgi. Meil on rajoonitud sort 'Jõgeva'.

3. Ronitaimedeks on muutunud ka mõned väänduva varre ja kolmetise lehega põõsad, nagu Ameerika päritoluga aeduba (*Phaseolus*), mida meil eksikombel (sissetoomise suuna järgi) nimetatakse ka türgi oaks. Õisuba (*Ph. coccineus*) on ilutaim. Sellesse rühma kuulub ka Ida-Aasiast pärinev sojauba (*Glycine soja*) — üks kõige mitmekülgsemaid (valgud, süsivesikud, rasvad, vitamiinid) ja toitvamaid kultuurtaimi maailmas.

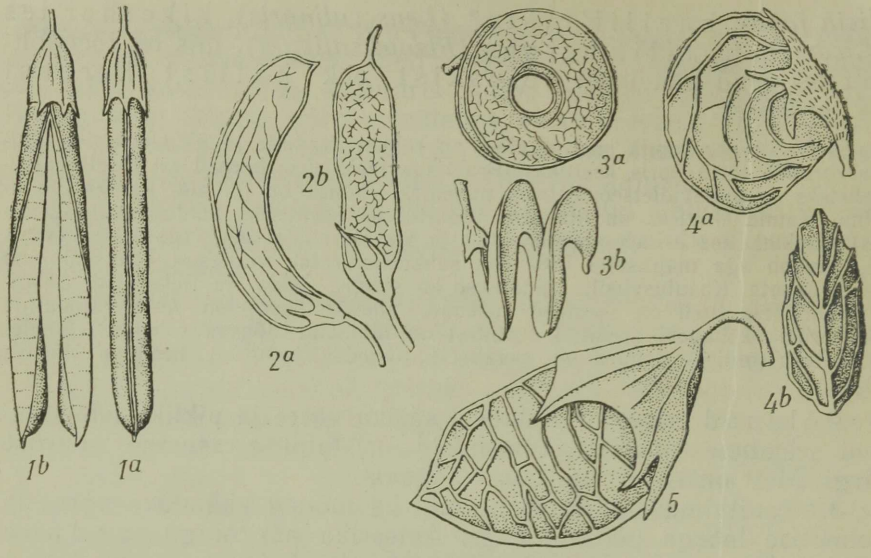
4. Õite kahanemist ja kogunemist hulgakaupa tihedatesse õisikutesse, mis tervikuna meelitavad ligi putukaid, näeme mitmes perekonnas, kus paralleelselt on toimunud ka sulglehtede paarislehekeste arvu kahanemine kolmetisteks, näivalt sõrmjateks lehtedeks (kui tipmine leheke on eemal teiste lehekeste alusest, nagu näit. lutsernil või mesikal) või tõeliselt kolmetisõrmjateks liitlehtedeks (ristikuil), mille sulgjat päritolu näitavad vaid algelisemate sugulasliikide keerukamad lehed. Õite reduktsiooniga on käinud käsikäes vilja (avaneva kauna) vähenemine ja muutumine ühe-kaheseemneliseks pisikeseks sulgviljaks (joonis 305).

Seda arenemisrida näitavad kujukalt järgmised perekonnad. Nõiahambaid esindab Eestis sage harilik nõiahammas (*Lotus corniculatus*). Tema kollased, veidi punaka purjega õied on koondunud 3—7-õielisse sarikasse. Lehekesi on viis. Kaun on sirge, mitmeseemneline, avanev.

Koldrohul (*Anthyllis*) on õied juba nutiks ligistunud, alumised sulglehekesed vähenenud, tipmine aga suurenenud. Kaunad on üheseemnelised, ei avane.

Lutsernidel (*Medicago*) on õied lühikesse kobarasse või nutitaoliseks õisikuks koondunud. Lehed kolmetised. Huvitav on kauna muundumine: sirplutsernil (*M. falcata*) on see ava-

* Samanimeline optiline vahend on saanud nime selle taime seemne kuju järgi.



Joonis 305. Kauna reduktsiooni näiteid:
1a ja *1b* — *Lotus corniculatus*, avanev kaun; *2a* ja *2b* — *Medicago falcata*; *3a* ja *3b* — *M. sativa* × *falcata*; *4a* ja *4b* — *M. lupulina*; *5* — *Melilotus albus*. (H. Kotka j.)

nev, sirge või sirpjas (millest nimigi), harilikul lutsernil (*M. sativa*) tugevasti spiraali keerdunud, kõige väiksemal liigil, humallutsernil (*M. lupulina*) aga üheseemneline, neerjas ja ei avane. Esimese kahe nimetatud liigi hübriididel (kultuurtaim hübriidlutsern, *M. sativa* × *M. falcata*) on ka tunnused vahepealsed.

Mesikatel (*Melilotus*) on kauna reduktsioon üldine (see on pisike piklik ühe-kaheseemneline sulgvili). Õisik pole aga lühenenud ja kannab rohkeid väikesi valgeid (valge mesikas, *M. albus*) või kollaseid (kollane mesikas, *M. officinalis*) õisi.

Õite reduktsioon ja liitumine kompaktseks õisikuks on kõige kaugemale arenenud ristikuil (*Trifolium*). Õisik on siin enamasti tihe nutt. Õies on tiivad ja laevuke enamasti kokku kasvanud. Kaunad, mis peituvad kuivanud õiekattesse, on vähe- kuni üheseemnelised, enamasti nad ei avanegi. Ristikute näol on tegemist kõrgelt arenenud, väga kohastumisvõimeliseks osutunud perekonnaga, mille üksikud liigid on vallutanud väga mitmesuguseid kasvukohti kuivadest nõmmedest (kserofiilne ühe-kaheaastane kassiristik, *T. arvense*) kuni niiskete niitude ja mererannikuni (mitmeaastane randristik, *T. fragiferum*). Peamine kasvuala on aga parasniisked niidud, mille tõttu ristikud on kujunenud olulisteks söödataimedeks. Metsikust punasest ristikust (*T.*

pratense) on aretatud väärtuslikke sorte (meil rajoonitud sordid 'Jõgeva 205' ja 'Jõgeva 433'), samuti on roosa ristik (*T. hybridum*) kasulik söödataim (meil näiteks 'Jõgeva 2').

Lõpuks pakuvad huvi ka kauna evolutsiooni teised harud. Juba eespool tutvusime sulgkauna näidetega, kuid sellelgi on oma äärmused. Pikad sulgkaunad on muutunud lahtilülistuvaiks lülikaunadeks linnujalal ehk serradellil (*Ornithopus sativus*), heal söödataimel Pürenee poolsaarelt.

Huvitavaid maa all valmivaid (geokarpseid) kaunu leiame maahernel (*Voandzeia subterranea*) ja maapähklil ehk arahhisel (*Arachis hypogaea*); viimase (nn. hiina pähkli) valmimisel läheb kauna pealmine, rohtne osa seensümbiontidele, järele jääb kiuline kest, mis ei avane ja milles peitub kaks väga toitvat seemet. Õli- ja valgusisalduselt kuulub maapähklile üks esikohti maailma kultuurtaimede seas.

Liblikõieliste hulgas on veel palju teisi kasulikke taimi (eriti troopikas). Värvitaimedest tuleks siia lisada näiteks indigo (*Indigofera tinctoria*) Aafrikast; puidutaimedest *Dalbergia melanoxylon* Aafrikast, mis annab grenadillipuitu, *Brya ebenum* — ameerika eebenipuitu, *Pterocarpus*'e liigid — punast sandlipuitu (mis on ravitoimega). Ravimtaimedena kasutatakse mitmesuguseid hundihambaid (annavad tragantvaiku, *Tragacantha*), jooksjarohtu (*Radix Ononidis*), maapähklit (*Oleum Arachidis*) jt.

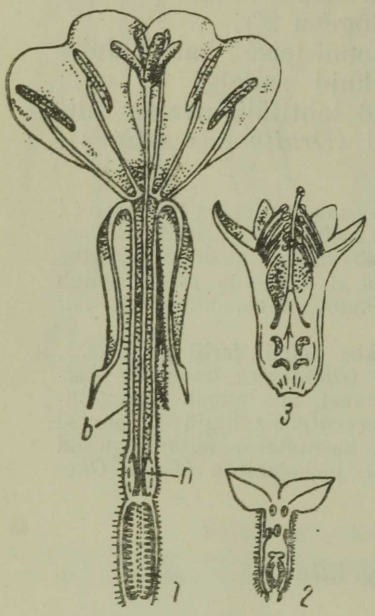
Selts mürdilaadsed — *Myrtales*

Roosilaadsetest tuletatavatest seltsidest on mürdilaadsetel eriseisund. Kui roosõielistel võisime näha sigimiku asendi muutust ja alumise sigimiku teket, siis siin on see reegliks: sigimik on alati sünkarpne ja õõnsa õiepõhja (hüpantiumi) sisse vajunud (joonis 306). Kroon ilmse putkega. Emakaid on jäänud üksainus. Valdav on neljatine õie ehitus. Lehed enamasti terveservalised, lihtsad, sageli vastakud.

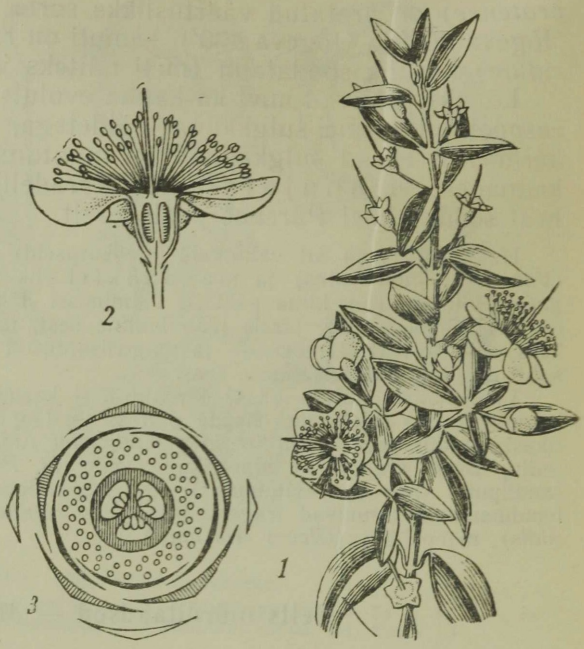
Kukesabalised (***Lythraceae***) on selle rea üks algelisemaid lülisid: õieosade arv on siin ebakindel ja suhteliselt suur (kuni 16); õiepõhi kausjas kuni torujas, õied kahesugulised, kiirjad või kalduvad sügomorfsusele. Sigimik vaba, kahest kuni kuuest viljalehest kokku kasvanud. Vili kupar. Valdavalt Ameerika päritoluga roht- ja puittaimed, üle 500 liigi. Euroopas (ka Eestis) sage kukesaba ehk põdralill (*Lythrum salicaria*) on hästi ära tuntav eredate punaste õite poolest tipmistes kobaroisikutes. Õied on kolmesugused (trimorfsed): pikkade, keskmiste ja lühikeste emakasuudmetega (heterostüülia klassikaline näidis). *Lawsonia* lehtedest saadakse kollast värvainet — hennat.

Mürdilised (***Myrtaceae***) erinevad teistest selle seltsi sugukondadest eeterlike õlide poolest, mis annavad kõikidele rohtsetele taimeosadele (eriti hõõrumisel) meeldiva lõhna. Vastandina teistele, valdavalt rohtsetele sugukondadele, on mürdilised puud ja põõsad. Õied on viieringilised, neljatise või viietise õieosade arvuga, tolmukaid samuti palju. Ligi 3000 liiki, enamik lõunapoolkeral.

Vahemeremaadelt pärinev mürt ehk mirt (*Myrtus communis*) on valgeõieline igihaljas põõsas, mis meilgi toataimena tuttav (joonis 307).



Joonis 306. Mürdilaadsete õisi: *1 — Oenothera biennis*; *b* — hüpantium, *n* — nektaarium; *2 — Daphne mezereum*; *3 — Punica granatum*, kõik pikilõikes. (Karsteni j.)



Joonis 307. Harilik mürt (*Myrtus communis*): *1* — õitsev võrse; *2* — õis läbilõikes; *3* — õie diagramm.

Sugukonnas on olulisi kasulikke vürtsi- ja ravimtaimi. Nelgipuu (*Syzygium aromaticum* ehk *Jambosa caryophyllus*) Molukkidelt on tuntud lõhnavate õienuppude (nn. nelkide) poolest, mida kasutatakse vürtsina ja nelgiõli andjana; *Pimenta offinalis* Antillidelt annab pimenti ehk nelgipipart konservide maitsestamiseks. Eriti kuulsad on austraalia eukalüptid (*Eucalyptus*) oma sihvakate valkjate tüvede (kuni 90 m kõrgused; õpikuis levinud andmed 150-meetrise kõrguse kohta ei ole leidnud kinnitust) ja hõbedaste lehtede poolest, millest saadakse eukalüptiõli (*Oleum Eucalypti*) ja ravitoimega eukalüptikoort. Põuastes lõunapoolkeramaades on eukalüpt üks väheseid ehituspuitu andvaid puid. Morfoloogiliselt on huvipakkuv mõnede liikide erakordne heterofüllia; näiteks sinine eukalüpt (*Eucalyptus globulus*) kannab noores eas ümmargusi, rootsuta lehti, mis hoiduvad paarikaupa risti võrseteljega; vanemas eas muutuvad lehed vahelduvaiks, kujult süstjaiks, meenutades paju lehti.

Pajulillelised (***Onagraceae***, ***Oenotheraceae***) kuuluvad meie laiuskraadidel seltsi tüüpilisemate esindajate hulka. Õis on viieringiline, neljatine, neli viljalehte on õiepõhjaga torujaks moodustiseks kokku kasvanud. Alumine sigimik on kahe- kuni kuuepesaline. Ligi 650 rohtset, valdavalt parasvöötmes esinevat liiki. Suurem perekond pajulill (*Epilobium*) on rulja, neljaks avaneva kupraga, mis sisaldab arvukalt karvatutiga varustatud väikesi seemneid. Alumised lehed on Eestis levinud liikidel (näiteks soo-

pajulillel, *E. palustris*) vastakud, ülemised vahelduvad. Väga lähedane, pajulilledest väljaeraldatud perekond põdrakanep (*Chamaenerion*) erineb longus tolmukate ja emakasuudmete (kalduvus sügomorfsusele) ning kõikide vahelduvate lehtede poolest. Ahtalehine põdrakanep (*Ch. angustifolium*) asustab kiiresti põlendikke ja raiestikke ning on ereroosa, kaua õitseva õisikuga kogu metsavööndi üheks iseloomulikumaks ja silmapaistvamaks rohttaimeks (joonis 308). Lehti kasutati tsaariajal kalli hiina tee asendamiseks ja võltsimiseks (sellest vene nimed nagu kaporje tee, ivan-tšai).

Samasse sugukonda kuulub ka pisike taigataim — harilik nõiakold (*Circaea alpina*), õrn hügrofüüt, millel koldadega pole midagi ühist ja mida nõidumisekski on vaevalt kasutatud.

Ilutaimedest kuuluvad pajulilleliste hulka kuningakepid (*Oenothera*), millest eriti *O. lamarckiana* on kuulsaks saanud kui objekt, mille uurimisel hollandi geneetik H. de Vries tuli järeldusele, et liigid muutuvad evolutsioonis hüppeliselt (mutatsioonidena). Toataim fuksia (*Fuchsia*) esindab selle sugukonna Ameerikast pärinevaid eredaõielisi lindtolmlejaid.

Mürdilaadsete väiksematest sugukondadest nimetame vaid tähtsamaid perekondi ja liike.

Näsiniineliste (***Thymelaeaceae***) näiteks on Eesti metsades varakevaditi õitsev näsiniin (*Daphne mezereum*), sinakaslillade õite tõttu ka metssireliks nimetatud ja tihti korjatav; nüüd on selle taime lõikamine keelatud, ja mitte ainult looduskaitselistel kaalutlustel: näsiniin on väga mürgine ja võib suhu võttes tõsiseid närvisüsteemi häireid põhjustada. Marjad punased, veidi piklikud, kinnituvad rühmiti pikkade talbjate lehtede alla võrse tipus. Sugukonna asetus süsteemis on vaieldav; tihti käsitletakse seda eraldi seltsina.

Hõbepuuliste (***Elaeagnaceae***) sugukond on äratuntav kitsaste hõbedaste (kilpjate soomuskarvadega kaetud) lehtede poolest. Hõbedaste viljadega läikiv hõbepuu (*Elaeagnus argentea*) on ilupõõsas. Kesk-Aasias annab ahtalehine hõbepuu hästi säilitatavaid jahuseid marju (lohh). Kahekojase astelpaju ehk okaspaju (*Hippophaë rhamnoides*) marjad on oranžpunased, vitamiinirikkad, põõsas on vähenõudlik ja leiab kasutamist liivade kinnitajana Läänemerest Mongooliani («siberi viinamari»).

Granaadipuulised (***Punicaceae***) on saanud nime hariliku granaadipuu ehk granaatõunapuu (*Punica granatum*) järgi Vahemeremaadest ja Kaspia lõunarannikult. Selle puu õied on suured, kellukjad, punased; sigimikus on viljalehed kahe korrusena kohakuti; küps vili (granatiin) meenutab väliselt tumepunast õuna, kuid koosneb kirbe, parkaineterohke kesta all rohketest mahlasekestalistest seemnetest, millel on meeldiv hapu maik ja suur vitamiinisisaldus (joonis 309). Viljakest on kasutusel ka raviainena (*Cortex Granati*).

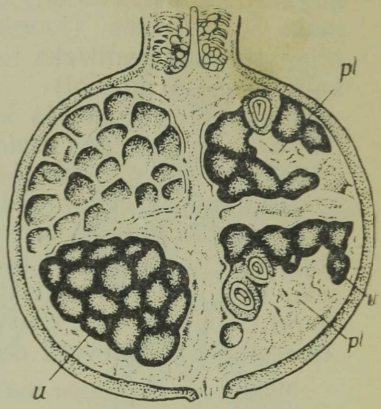
Sugukondadesse ***Lecythidaceae*** (450 liiki), ***Combretaceae*** (550 liiki) ja ***Melastomataceae*** (4000 liiki) kuuluvad suured troopilised puud ja liaanid.

Teised mürdilaadsete seltsi sugukonnad väärivad nimetamist vaid oma ökoloogilis-morfoloogiliste iseärasuste poolest, mis on tekkinud kohastumisena vee-eluviisiga.

Sugukonnad ***Sonneratiaceae*** ja ***Rhizophoraceae*** sisaldavad väikese arvu mereranniku tõusu-mõõna vööle spetsialiseerunud õhu- ja karkjuurtega mangroovitaimi; viimasest sugukonnast on tuntuim punane manglipuu (ehk -põõsas, *Rhizophora mangle*) Atlandi troopilistel rannikutel ning *R. conjugata*, *R. mucronata* jt. India ookeani ja Indoneesia rannikul. Manglipuudel esineb omapärane vivipaarsus — seemned idanevad emapuul ja tungivad alles siis mudasse, tugev idujuur ees (vt. Botaanika I, lk. 393).



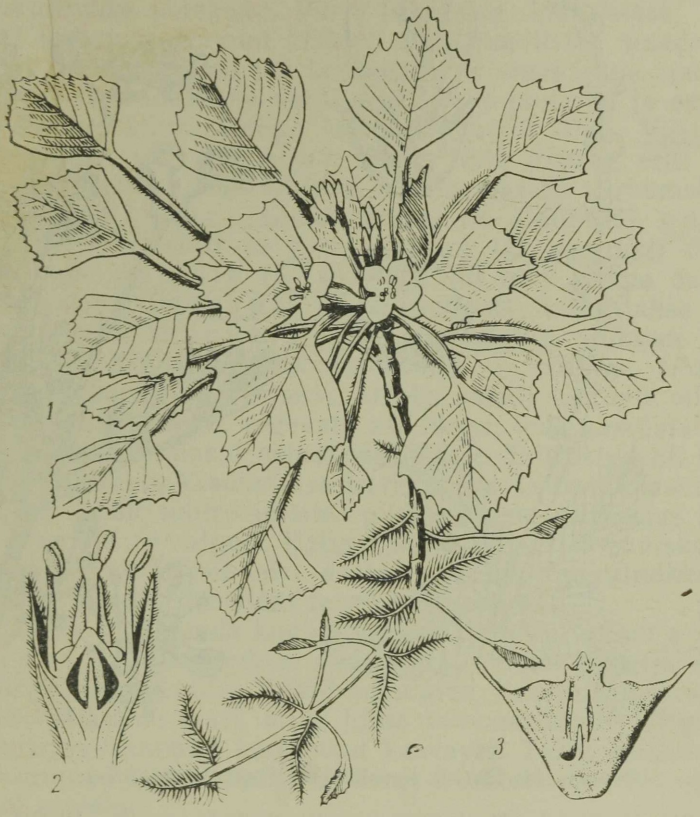
Joonis 308. Põdrakanep (*Chamaenerion angustifolium*):
1 — õisik ja lehed; *2* — õis; *3* — avanev vili; *4* — seeme; *5* — õie diagramm.



Joonis 309. Granaadipuu (*Punica granatum*) vili läbilõikes:
u — lihaka kestaga seemned; *pl* — platsenta. (Wettsteini j.)

Vesipähkliliste (***Trapaceae***) ainus perekond *Trapa* oli varemalt Euroopas (ka meil) laialt levinud ja seda kasutasid toiduna juba vaikülaelanikud. Morfoloogiliselt pakuvad huvi vesipähkli veepinnal ujuvad lehekodarikud (leherootsud jämenenud, õõnsad) ja ogatipuline vili, mis algul ujub vee peal, hiljem aga ankurdab noore taime veekogu põhja (joonis 310).

Kuuskheinalised (***Hippuridaceae***) ja **vesikuuselised** (***Halorrhagaceae***) on tugevasti redutseerunud pisikeste õitega veetaimed, mis kasvavad vee all mageveekogude põhjas (joonised 311, 312). Esimeses sugukonnas on ainult üks perekond, laialt levinud liigiga harilik kuuskhein (*Hippuris vulga-*

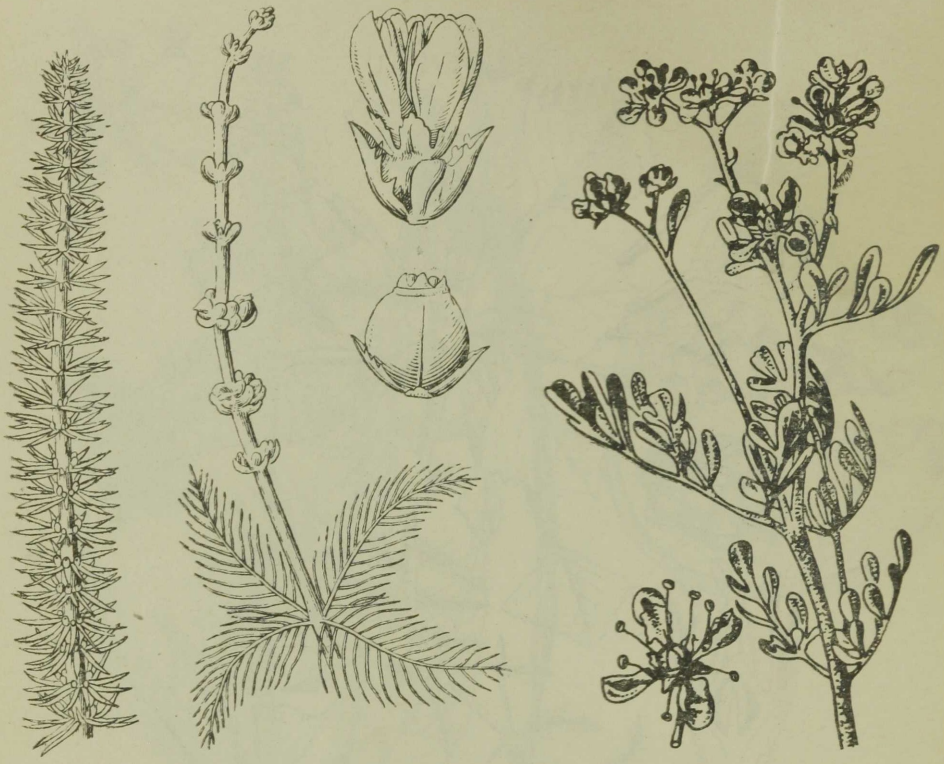


Joonis 310. Vesipähkel (*Trapa natans*):
1 — õitsev taim ujuvate ja veesiseste lehtedega; *2* — õis läbilõikes; *3* — vili.

ris); teises sugukonnas on liike poolteistsada, neist enamik perekonnast vesikuusk (*Myriophyllum*); ainulaadne on siin veel lõunapoolkeral hajusalt leviv kaldataim *Gunnera*, mille juure rakuvaheruumid avanevad vette, võimaldades sellesse asuda pilvvetikal (*Nostoc*), mis siin etendab sümbiondi osa (fükoriisa). Kuuskheinalised ja vesikuuselised on kujunenud nii erinevaks, et neid käsitletakse tihti eraldi seltsina (*Hippuridales*).

Selts ruudilaadsed — *Rutales*

Roosilaadsetest tuletatav, valdavalt viieringiliste õitega selts, millel on palju ühist ka kurerehalaadsetega. Iseloomulik on aga eriliste näärmemahutite esinemine, millesse koguneb lõhnavaid õlisid ja vaike (palsameid); sellest endine nimi *Terebinthales* («tärpentinilised»). Ka õites on nektarinäärmed hästi arenenud meeketastena (diskustena). Valdavalt puud.



Joonis 311. Harilik kuuskhein (*Hippuris vulgaris*).

Joonis 312. Vesikuusk (*Myriophyllum*, selle üksik õis ja vili. (Wettsteini j.)

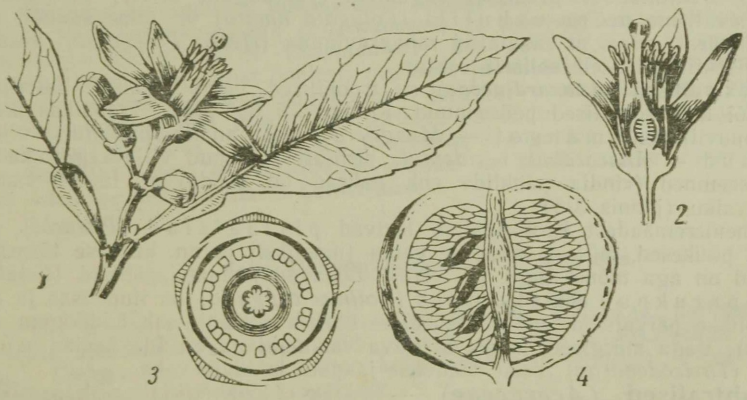
Joonis 313. Aedruut (*Ruta graveolens*), kõrval üksik õis.

Ruudilised (***Rutaceae***) on tähelepandavad eeterlike õlide poolest, mis tekivad erilistes näärmetes koores ja lehtedes; viimased on seetõttu täpiliselt läbipaistvad. Õite ja viljade ehituselt on sugukond üpris kirev. Siin leidub terve hulk üleminekuid viietiselt õielt neljatisele, mõlemasuguliselt ühesugulisele, aktinomorfselt sügomorfsele; 1600 liiki.

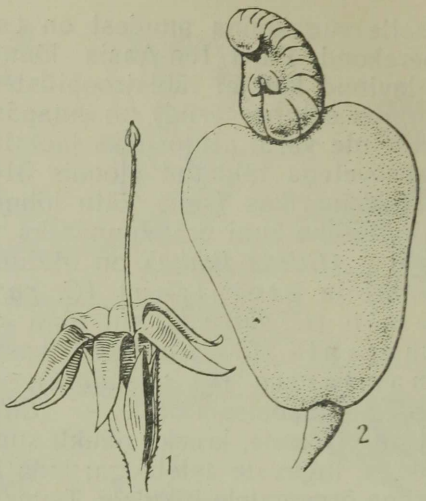
Nimiperekonna, a e d r u u d i (*Ruta graveolens*) õiel on neljavõi viietine ehitus (joonis 313). Pärineb Vahemermaadest, kuid on rahvaravimina ja aiataimena rännanud Eestissegi; eriti armastatud on ta Leedus. D i k t a m n u s e l (*Dictamnus albus*) on juba märgatav nõrk sügomorfsus (vt. värvitahvel); taim eritab palaval ajal nii palju eeterlikke õlisid, et neid võib tuulevaikse ilmaga süüdata («põlev põõsas» või «moosesepõõsas»); lehti ei ole soovitav puudutada, sest nõre on mürgine. Nimetatud rohttaimed oma kuivviljadega on sugukonnas siiski erandlikud.

Kõige tuntum selle sugukonna puudest on tsitruste (*Citrus*) vormirohke perekond. Pärit Ida-Aasia lõunaosast, on nad kaasajal kultuuris levinud kõikjal lähistroopilistes maades. Tsitruste vili (ka pomerants ehk hesperiid) on omapärane mari, mille lihakas osa on vaheseinte varal sektoriteks jaotatud ja endokarbi mahlarohkete väljakasvetega täidetud (joonis 314). Vilja väline kiht (perikarp) on näärmerikas (selle tõttu lõhnav, eriti vajutamisel) ja küpsena kollaseks kuni oranžpunaseks värvunud. Tähtsamaid liike: sidrun (*Citrus limon*) on üldtuntud; pompelmuus (*C. decumana*) ja greipfruut (*C. paradisi*) on väga suure viljaga; apelsin (*C. sinensis*, siit nimi «hiina õun» hollandi keelest); pomerants (*C. aurantium*), kasutatakse jookide maitsestamiseks; mandariin (*C. reticulata*), väiksem ja õhemakooreline. Kõige põhjapoolsem liik — *Citrus* (*Poncirus*) *trifoliata* Jaapanist on pisikeste, kreeka pähkli suuruste viljadega, kolmetiste liitlehtedega, tugevate asteldega; teda kasutatakse külmakindla pookealusena õrnematele liikidele. Tsitruste lehti ja vilju, eriti aga viljakesta kasutatakse ka ravimina. Tsitruste kasvatamine Nõukogude Liidu subtroopilistes piirkondades, Adžaarias ja Lenkorani rannikul sai alguse Batumi botaanikaias, tootmiskultuurid aga alles kolmekümnendaist aastaist. Kõige talvekindlamad on sidrunid ja sidruni hübriidid teiste tsitrustega.

Ruudiliste sugukonda kuulub veel Kaug-Idas kasvav amuuri korgipuu (*Phellodendron amurense*), pehme sametja valkjashalli korgikihiga tüvedel. Lehed on suured, paaritusulgjad. Vili — must pärliläikeline mari, mida hiina rahvameditsiin kõrgelt hindab. Euroopa vanimad korgipuud kasvavad Tartu Botaanikaaias ja on osutunud külmakindlaiks; korgi kvaliteet on meil aga halb ja viljad ei valmi.



Joonis 314. Pomerants (*Citrus aurantium*):
1 — õitsev võrse; *2* — õis läbilõikes; *3* — õie diagramm; *4* — vili pikilõikes.



Joonis 315. Akažuu ehk lääneanakard (*Anacardium occidentale*):
1 — õis; *2* — vili lihakaks paisunud viljaraoga. (Vogtherri j.)

Ruudilistele lähedasi troopiliste puude sugukondi tuntakse peamiselt väärispuidu või lõhnavate vaikude (palsamite) tõttu, ***Burseraceae*** sugukonna puudest saadi vanasti usutalitustel kasutatud lõhnaaineid — viirukit (*Boswellia carteri* vaik, nn. *Olibanum*) ja mürri (*Commiphora* liikidest); neid veeti sisse Lõuna-Araabiast ja Ida-Aafrikast. ***Meliaceae*** sugukonda kuuluvad Antillidest pärinevad punase puiduga puud: *Swietenia mahagoni* — päris-mahagonipuu; *Cedrela odorata*, sedreel, millest valmistatakse sigarikarpe jt. Mitme perekonna puude koort kasutatakse troopikapalaviku ravimiseks. *Melia azedarach* on tavaline suurte sulgjate lehtede ja marjadega pargipuu Taga-Kaukaasia linnades.

Vahulillelised (***Polygalaceae***) on sinise sügomorfse õiega, meil rohtsed taimed. Viiest tupplehest on kaks kroonjate tiibadena, kroonlehti on 3, tolmukaid 4+4. Mitmeti eraldi seisev sugukond (või koguni selts); ligi 900 liiki. Eestis tavalisim mõru vahulill (*Polygala amara*) on nime saanud mõrudest lehtedest, mida on kasutatud rahvaravimina (*Herba Polygalae*); vees hõõrumisel tekitavad seebitaoliselt vahtu.

Anakardilised (***Anacardiaceae***) on troopilised, vaigulõhnaliste luuviljadega puud või lähistroopilised põõsaspuud. Kokku ligi 600 liiki. Troopikas kasutatakse puuviljadena mangot — *Mangifera indica* ananassimaigulist vilja, ja akažuud — *Anacardium occidentale* pirnjalt paisunud viljaraagu; ka selle õlised seemned («india pähklid» ehk nakrad on söödavad; tüvest saadakse akažuuvaiku (joonis 315).

Vahemeremaadest Kesk-Aasiani levivad pistaatsiad (*Pistacia*), põuakindlad puukesed, millest saadakse vaiku (mastiksit ja nn. küprose tärpentini), seemned on aga mõnel liigil (*P. vera*) söödavad pistaatsiapähklid (fistaškad). Harilik parukpuu ehk skumpia (*Cotinus coggyria*) on ilupõõsas ja annab väärtuslikke parkaineid, samuti lähedane harilik sumahh ehk äädikapuu (*Rhus typhina*). Väga mürgised, nahka ärritava vaikmahlaga on Ida-Aasias mürgipuud (*Toxicodendron*), neist saadakse jaapani lakki ja vaha.

Vahtralised (***Aceraceae***) — väike (120 liiki) põhjapoolkera sugukond, heitlehised puud. Õie ehitus varieeruv isegi sama õisiku piires, kuigi viietine põhitüüp on sagedaim. Osa õisi on

kahesugulised, osa ühesugulised. Meeketas tugevasti arenenud. Väga iseloomulik vili — jaguvili, mis koosneb kahest poolmest (pähklikesest), mis mõlemad on varustatud tiivaga (kaksiktiibvili). Lennutiib paneb vilja õhus tiirlema ja soodustab sellega levimist.

Vahtrate (*Acer*) lehed on enamasti sõrmhõlmised, harvem kolmetised. Kummaliseks erandiks on tuultolmleja saarvaher (*A. negundo*) oma sulgjate liitlehtedega; ka tema vili meenutab saare vilja.

Vahtrate lehed on nii kujult kui ka värvuselt väga dekoratiivsed. Kevadel pungade puhkemise ajal (see on ka õitsemisaeg) on lehed tihti tumepunased. Suvel on lehed kahevärvilised (rohelised ja hallid), näiteks hõbevahtral (*A. saccharinum*) jt.; sügiseks muutub lehestik kirevaks — erepunasest kuni õlgkollaseni. Vahtramahl sisaldab kevadise mahlajooksu ajal suhkrut, mõnel liigil (suhkruvaher, *A. saccharum*) koguni 3%.

Otsustades lehejäänuste leidude järgi, pidid vahtrad Euroopas enne jääaegu (tertsiaaris) olema valitsevaid metsapuid; nüüd langeb nende levila raskuspunkt laialehiste metsade vööndisse. Vahtraid on järele jäänud eriti rohkesti segametsades Põhja-Ameerikas, Kaug-Idas, samuti Kaukaasias. Põhja poole tungib kõige kaugemale laiavõraline harilik vaher (*A. platanoides*), mida meil kasvatatakse ka pargipuuna. Vahtrad annavad hinnatavat vääris-puitu.

Hobukastaniliste (***Hippocastanaceae***) väike, veerandsajaliigiline sugukond väärib märkimist vaid Põhja-Kreekast pärineva hariliku hobukastani (*Aesculus hippocastanum*) tõttu, mis on oma nime saanud sellest, et tema vili sarnaneb päriskastani (*Castanea*) viljaga. Meil on ta kasutusel dekoratiivse pargipuuna, mille lühterjad õisikud sisaldavad ühe- ja kahesugulisi, veidi sügomorfseid punaselaigulisi õisi.

Kolmest viljalehest koosnevast sigimikust, milles on 2 seemnealget, areneb tavaliselt vaid üks suur seeme; levimine mõeldav vaid loomade abil (sünzoohoorselt).

Mõnedes süsteemides ühendatakse anakardilised, vahtralised ja hobukastanilised koos seebipuulistega (*Sapindaceae*) ja mõnede teiste troopiliste sugukondadega omaette seltsi (*Sapindales*). See selts erineb kurerehalaadsetest seemnealgme kinnitusviisi poolest; meeketta ja teiste õie ehituses ilmnevate iseärasuste poolest on need sugukonnad lähemal ruudilaadsetele. Seebipuulised on oma nime saanud vees vahtu tekitava saponiini sisalduse tõttu troopilisest Ameerikast pärineva seebipuu (*Sapindus saponaria*) viljades.

Ruudilaadsetest õie liitlehisuse suunas on läinud väike rühm sugukondi, mis võetakse kokku seltsiks *Celastrales*.

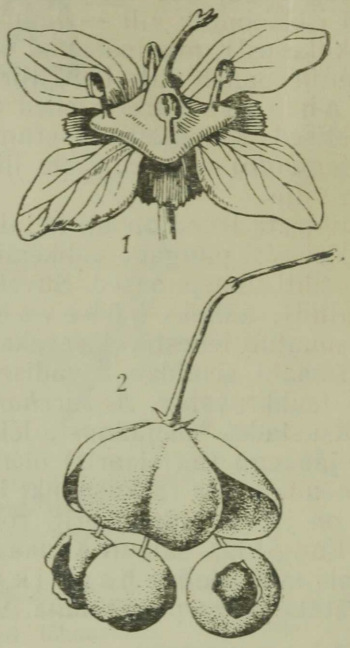
Selts kikkapuulaadsed — *Celastrales*

Õis on neljaringiline, neljatine või viietine, tolmukad paiknevad kroonlehtede vahekohtades (seega võib oletada sisemise tolmukateringi kaotsiminekut). Õiekate on väike ja näitab kokkukasvamise tendentsi. Meeketas on eelmise seltsiga ühendavaks tunnuseks.

Astelpõõsalised (***Aquifoliaceae***) on igihaljad, vahelduvate lehtedega põõsad. Õied on ühesugulised, taimed kahekojalised. Lähistroopikas ja troopikas kokku ligi 440 liiki. Tuntuim neist on teravalehine astelpõõsas ehk iileks (*Ilex aquifolium*), reliktne taim, mis on levinud Iirimaalt Iraanini (ka Taga-Kau-



Joonis 316. Harilik iileks (*Ilex aquifolium*). Viljuv võrse ja õie diagramm.



Joonis 317. Kikkapuu (*Euonymus*):
1 — õis; *2* — avanenud vili.

kaasias). Läikivate tumeroheliste lehtede ja punaste luuviljade tõttu on ta dekoratiivne ka talvel ja on selle tõttu eriti Lääne-Euroopa maades hinnatud ilutaim (joonis 316). Lõuna-Ameerika liigid sisaldavad veidi kofeiini; nende lehti kasutataksegi peenendatult populaarseks joogiks (mate-tee ehk yerba mate).

Kikkapuulised (***Celastraceae***) on heitlehised, vahelduvate või vastakute lihtlehtedega põõsad parasvöötmes, osa neist on liaanid (650 liiki). Õied on väikesed, enamasti kahesugulised. Kikkapuud (*Euonymus*) muutuvad alles sügiseti silmapaistvaiks: siis avaneb vili (kolme- kuni viiepesaline kupar) ja nähtavale tulevad seemned, mis on varustatud eredate, linde ligimeelitavate lisemetega (arillidega) (joonis 317). Lehed on vastakud, peensaagja servaga, võrsed ümmargused või kandilised. Harilik kikkapuu (*E. europaea*), lehtmetsade liik, ulatub kuni Eesti lõunarajani. Nagu mõnel teiselgi, sisaldavad selle kikkapuu juured kautšukitaolist gutapertši, mille tõttu ta Valgevenes on kultuuriski.

Tselastrid (*Celastrus*) on Kaug-Idas levinud tugevad liaanid, mida on nimetatud ka puukägistajaiks. Araabiast ja Ida-Aafrikast pärinev kata (*Catha*) on kofeiinisisalduse tõttu kasutatav kohvi asendaja ja uimastusvahendina.

Selts türnpuulaadsed — *Rhamnales*

Väikesed puud, põõsad või liaanid. Õied väikesed, neljaringilised (välise tolmukateringita), hästi arenenud meekettaga. Sigimik 2—5 viljalehest, igaühes 1—2 seemnealget. Esineb reduktsioon ühesugulisuse suunas.

Selts näib olevat kujunenud viieringilise õiega algtüübist paralleelselt kikkapuulaadsetega, kuid erinevalt neist on välja langenud välimine, ja mitte sisemine tolmukatering.

Siia kulub kaks sugukonda, mille põhilised erinevused on toodud tabelina:

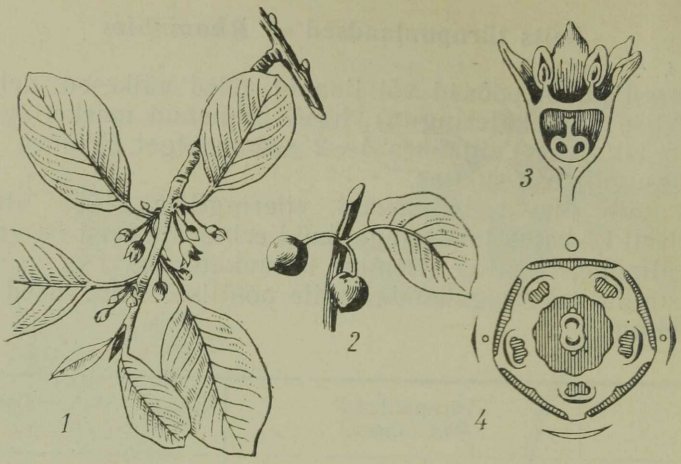
	Türnpuulised *Rhamnaceae*	Viinapuulised *Vitaceae*
Eluvorm	põõsad (troopikas ka liaanid), harvem püsikud	liaanid, harvem põõsad
Lehed	sulgroodsed lihtlehed	lehed sõrmroodsed; sõrmhõlmised lihtlehed või sõrmjad liitlehed
Õisik	ebasarikas	pööris või kobar
Vili	sünkarpne luuvili või pähklike	sünkarpne mari

Türnpuulised (***Rhamnaceae***) on valdavalt põõsaste sugukond — siia kuulub umbes 900 liiki, neist enamik parasvöötme lõunaosas ja troopikas.

Õies on 4—5 tupplehte ja niisama palju kroonlehti, viimased on redutseerumas (või kadunud), ümbritsevad kohakuti asetsevaid tolmukaid. Emakas on kahe- kuni viiepesalise sigimikuga, igas pesas valmib üks seeme. Vili on väike, lihakas, marja meenutav luuvili ühe kuni kahe «luuga»; harvem terve või mitmeks osapähklikeseks jagunev kuivvili.

Eesti flooras on kaks lähedast perekonda, t ü r n p u u (*Rhamnus*) ja p a a k s p u u (*Frangula*), kumbki ühe liigiga. H a r i l i k t ü r n p u u (*Rhamnus cathartica*) on vastakute täkilisservaliste munajate lehtedega madal puu. Võrsetipud lõpevad lühikeste võsuasteldega. Levinud rohkem Lääne-Eestis. H a r i l i k p a a k s p u u (*Frangula alnus*) on hästi eristatav vahelduvate terveservaliste lehtede poolest, mis on kujult veidi äraspidimunajad (joonis 318). Oksad on haprad, ei lõpe asteldega. Paakspuu on palju sagedasem, tavaliselt kasvab ta põõsana alusmetsas. Ta õitseb pikemat aega, mille tõttu leidub korraga õisi ja vilju mitmes valmimisjärgus.

Mõlemad on varem laialdast kasutamist leidnud värvi- ja ravimtaimedena. Türnpuu mustad magusmõrkjad luuviljad (*Fruc-*



Joonis 318. Paakspuu (*Frangula alnus*):
1 — õitsev võrse; *2* — viljad; *3* — õie läbilõige; *4* — õie diagramm.

tus Rhamni catharticae) on kasutusel aeglase kestvatoimelise lahtistava vahendina, varemalt ka kollase ja rohelise värvi saamiseks. Viljaliha on oliivroheline; igas viljas on 3—4 tumepruuni kandilist «kivi». Paakspuu viljad on algul punased, siis sinakasmustad, kahe-kolme üheseemnelise läätsja «kiviga». Ravimina on kasutusel paakspuu koor (*Cortex Frangulae*), samuti ka Ameerika liigil *Rhamnus purshiana*; tal on lahtistav toime, mida põhjustab glükosiid franguliin. Türnpuu punane puit oli varem otsitud tarbepuu; paakspuupuitu kasutatakse praegugi joonistussõe valmistamiseks.

Nii türn- kui paakspuul on lehed sageli kollakasoranžide laikudega — nad on roosteseente vaheperemeesteks; türnpuul parasiteerib kroonrooste, mille tõttu selle põõsa kasvatamine põldude lähedal ei ole lubatud.

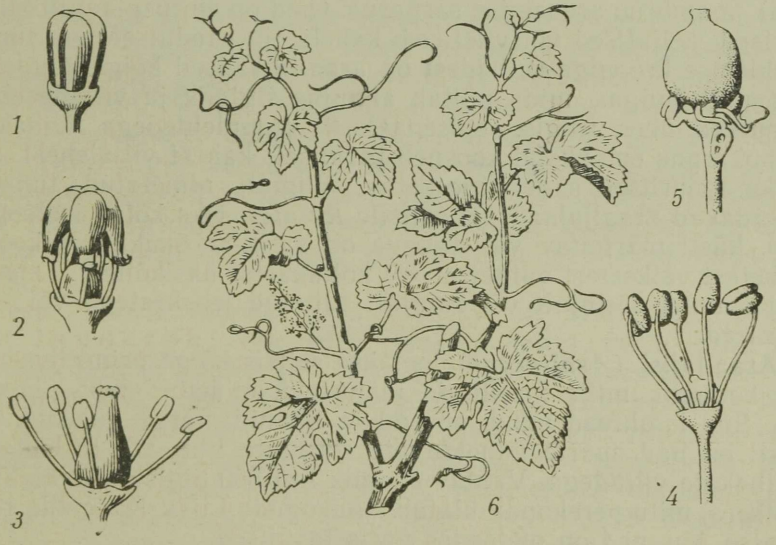
Ida-Aasiast pärineva kompvekipuu ehk magusa hoveenia (*Hovenia dulcis*) magusad pundunud õisikuraod on maiustusena söödavad; puit tuntud jaapani mahagoni nime all.

Vahemeremaades, Krimmis ja Kaukaasias kasvab sageli asteltürn ehk paliuurus (*Paliurus*), väga astlaline põõsas (konksjad astlad on muundunud abilehed); sellest liikide epiteedid, nagu *aculeatus*, *spina-christi*. Kuivviljad on tal kerajad ja neid ümbritseb rõngataoline tiiblisand.

Viinapuulised (***Vitaceae***) on troopilised või subtroopilised ronitaimed (ligi 700 liiki üheteistkümnest perekonnast), mis haaravad köitraagude abil tugesid ja naabertaimi. Köitraod tekivad võsutipus otsmistest pungadest. Sümpodiaalse kasvu tõttu moo-

dustab üks viimase lehe kaenlapungadest uue peavõsu, teistest võivad areneda külgvõsud. Sellise kasvu tõttu jääb köitraag aastakasvu viimase lehega vastakuti. Köitrao kõrvalt või selle küljest saab alguse rohkesti harunev õisik, pööris või ebasarikas (seega ei ole kõnekeelne «viinamarjakobar» botaaniliselt hoopiski mitte kobar). Õied on väikesed, rohekad, lõhnavad. Täielikul kahesugulisel õiel on seltsile tüüpiline ehitus. Viiehambalisele tupele järgneb viietine kroon, mille kroonlehed on tipul tihti kokku kasvanud ja varisevad õie avanemisel koos kuplina pealt ja võimaldavad viiel tolmukal sirguda (joonis 319). Peale kahesuguliste õite esineb viinapuulistel ka ühesugulisi isas- ja emasõisi, mida viljastatakse ainult risttolmlemisel. Viljad on mahlakad marjad, mis sisaldavad orgaanilisi happeid, suhkruid ja vitamiine; parasvöötme kultuursortidel on hapete hulk tugevasti vähenenud, suhkru protsent aga tõusnud.

Harilik viinapuu (*Vitis vinifera*) on kolme- kuni viiehõlmaliste lehtedega liaan, mida hakati kasvatama juba inimkultuuri koidikul ja mille algkodu on täpselt teadmata. Viinapuu oli tuntud kõikidel antiikrahvastel Vahemeremaadest Kesk-Aasiani. Hiljem (XVII saj.) viidi harilik viinapuu Ameerikasse, kus teda hakkas ohtlikult kahjustama viinapuu-lehetäi (*Phylloxera vastatrix*). Viimane sattus XIX saj. Euroopasse ja tegi viinamägedel



Joonis 319. Harilik viinapuu (*Vitis vinifera*):
1 — õienupp; *2* — avanev õis; *3* — kahesuguline õis; *4* — isasõis; *5* — emasõis; *6* — lehistunud võrse.

tohutut laastamistööd. Ka Ameerika päritoluga seenhaigused on viinapuukasvatust tugevasti ohustanud. Kõige vähem said kahjustada viinapuude hübriidid Ameerika liigiga *V. labrusca*, mis oma kodumaal oli omandanud vastupanuvõime kahjustajate vastu.

Peamine osa saagist — viinamarjadest kasutatakse veini valmistamiseks. Alkoholilise käärimise kutsuvad esile looduslikud pärmiseened, mis arenevad valminud viljadel. Kuivatatult (rosinatena) on kasutusel peamiselt partenokarpsed sordid.

Eestis kasvatatakse viinapuud peamiselt külmkasvuhoonetes, avamaal on ta väga külmakartlik ja vili valmib vaid päikesele eksponeeritud müüridel ja seintel kasvades.

Dekoratiivse ronitaimena on meil laialt levinud Põhja-Ameerika päritoluga harilik metsviinapuu (*Parthenocissus quinquefolia*). Sel liigil on kolmeti- kuni viietisõrmjad liitlehed, mis sügisel muutuvad intensiivselt karmiinpunaseks. Tumesinised marjad ei ole aga söödavad.

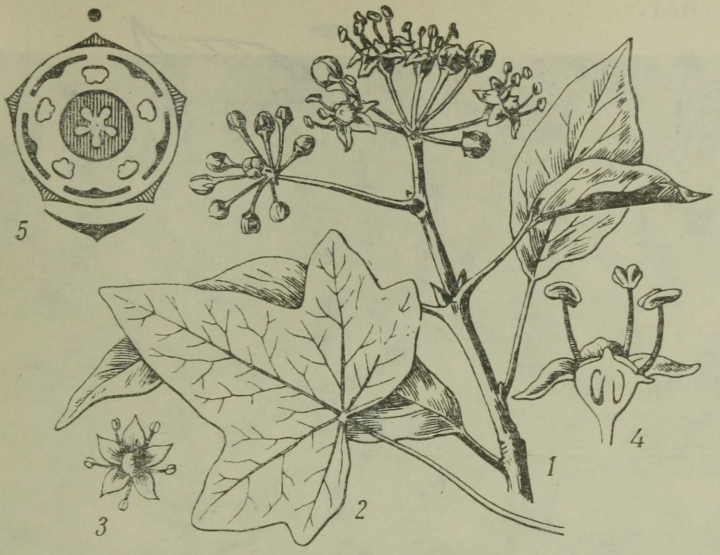
Troopilistest perekondadest on suurim *Cissus*, millesse kuulub üle poole sugukonna liikidest.

Selts araalialaadsed — *Araliales* (*Umbelliflorae*)

Araalialaadsete hulka loetakse kolm sugukonda, mida ühendab peamiselt seemnealgme ehitus (anatroopne, ühekihilise integumendiga) ja embrüo arenemise sarnasus. Õied on ehitusplaanilt aktinomorfsed, neljatised või viietised, kaheli, tihti redutseeruva tupega. Lahklehise krooniga seltsidest on araalialaadsed kõige kaugemale arenenute hulgas, mida näitab alumine sigimik ja viljade ehitus. Tolmukad ühes ringis, episepaalsed (tupplehtedega kohakuti). Tsönokarpne emakkond koosneb tavaliselt kahest viljalehest. Sigimikku ümbritseb sageli meeketas. Viimati nimetatud tunnused lähendavad araalialaadseid seltsile *Rutales*. Üks kõige iseloomulikum, hästi märgatav välistunnus on sarikjas õisik, mis koosneb rohketest väikestest valgetest või kollakatest üksikõitest. Lehed on tihti suured, sõrmjalt või sulgjalt liitunud lehekestega või sõrmhõlmised.

Araalialisi (***Araliaceae***) loetakse seltsis kõige primitiivsemaks sugukonnaks, mille fossiilseid jäänuseid on leitud juba alamkriidist. Siia kuuluvad puud, põõsad ja liaanid, harva püsikud. Enamasti on nad suurte vahelduvate sõrmjate liht- või liitlehtedega ja lihakate viljadega. Valdav enamik ligi 850 liigist asustab lõunapoolkera, mitu perekonda ulatub Nõukogude Liidu Kaug-Ida rajoonidesse, kus nad on metsades üpris tavalised.

Mandžuuria araaliat (*Aralia mandschurica*) nimetatakse tüvel leiduvate suurte ogade tõttu kuradipuuks (Eestis kasvab Sangaste pargis). Sellest madalakasvulisest puukesest, millel on ladvas hiigelsuured liitlehed, saame kujutluse selle sugukonna



Joonis 320. Luuderohi (*Hedera helix*):
1 — õitsev võrse elliptiliste lehtedega; *2* — hõlmine leht mitteviljuvalt võrselt; *3* — õis; *4* — õie läbilõige; *5* — õie diagramm.

puudest. Rohkesti on sugukonnas põõsaid, väga tihedalt ogadega kaetud okstega ja marjadega võrsetippudes. Kõige redutseerunumaks lüliks sugukonnas on naati meenutav püsik paanaks ehk ženšenn (*Panax ginseng*), mis on hiina rahvameditsiini kuulsamaid imetaimi. Soodsa toniseeriva mõju tõttu närvisüsteemile aitab ta tugevdada haigusest või vanadusest nõrgestatud organismi. Taim kogub varuaineid oma inimesekujulisse juuresse aastakümneid; sellised vanad, hästi harunenud juurtega isendid on väga otsitud ravimtaimed. Kuna intensiivne korjamine on taime loodusest peaaegu hävitanud, kasvatatakse paanaksit nüüd kultuuris.

Eesti floora ainsaks araalialiseks on atlantilise perioodi relikt luuderohi ehk eefeu (*Hedera helix*), mille levila peamine osa langeb Lääne- ja Lõuna-Euroopasse. Liaanina tõuseb ta ronijuurte abil siledatüvelistele pöökidelegi (Kaukaasias), meil aga on praegusel ajal väga külmahell ja jääb enamasti rohurindesse kiratsema. Luuderohul avaldub huvitav heterofüllia: tavalised hõlmised lehed vegetatiivsetel võrsetel ja munajad kuni rombjad lehed generatiivsetel võrsetel (joonis 320). Dekoratiivse ronitaimena kasvatatakse varjulembest luuderohtu meelsasti tubades. Vähesed looduslikud leiukohad Lääne-Saaremaal ja Hiiumaal vajavad täielikku kaitset.

Kontpuuliste (***Cornaceae***) sugukond on mõnevõrra erandlik araalialaadsete seas; mõned süstemaatikud eraldavad sugukonna



Joonis 321. Kirsskontpuu (*Cornus mas*):
1 — õitsev võrse; *2* — lehistunud võrse viljadega; *3* — õis pealtvaates; *4* — õis läbilõikes. (Karsteni j.)

omaette seltsiks (*Cornales*), teised lähendavad seda madaralistele ja kuslapuulistele. Väikesed, enamasti neljatised õied on sarikataolistesse õisikutesse koondunud. Alumise emaka osade arv oleneb viljalehtedest, igas emakaosas areneb üks seeme, tekib luuvili. Enamik ligi sajast liigist on vastakute terveservaliste lihtlehtedega põõsad. Eestikeelse nimetuse on andnud talle läikivad võrsed ja kõva puit. Põhja-Ameerikast pärinev võsundkontpuu (*Thelycrania stolonifera*) ja siberi kontpuu (*T. alba*) on punaste võrsete ja valgete luuviljade poolest tuntud pargitaimed; Eesti verev kontpuu (*T. sanguinea*) on eriti punaste lehtede poolest sügiseti tähelepandav.

Lõuna-Euroopa ja Kaukaasia päritoluga kirsskontpuu, kohaliku nimega kisilli (*Cornus mas*) suured punased luuviljad on söödavad (eespool nimetatud kontpuuliikide viljad ei ole söödavad) (joonis 321).

Rohtne rootsi kukits (*Chamaepericlymenium suecicum*) ulatub kõige kaugemale põhja poole; suured, kroonlehti meenutavad valged kõrglehed ja punased marjataolised viljad on väga tähelepandavad Põhja-Euroopa tundrate madalas taimkattes (joo-



1. *Echinopsis tubiflora.* (A. Toomi foto.)





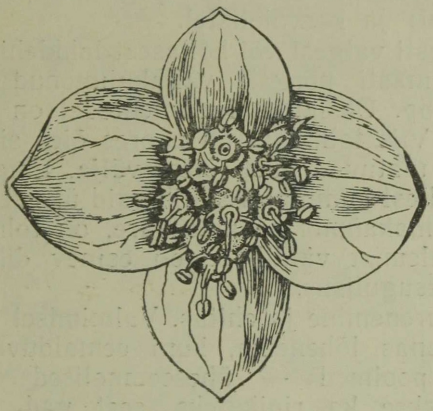
2. *Peperomia* sp. (V. Masingu foto.)
3. *Euphorbia pulcherrima* õitsev oks. (V. Masingu foto.)

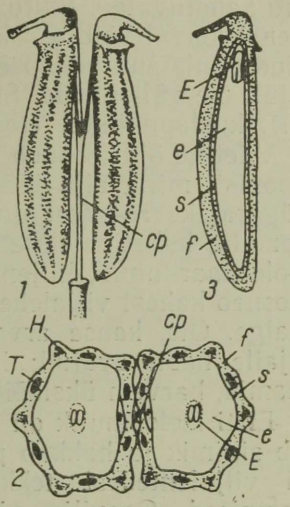


1. *Heracleum mantegazzianum* TRÜ Botaanikaaias. (V. Masingu foto.)



2. *Ferula tenuisecta* Lääne-Tjanšanis. (L. Pootsi foto.)





Joonis 322. Rootsi kukitsa (*Chamaepericlymenium suecicum*) õisik pealtvaates. Valged kõrglehed meenutavad ühe õie kroonlehti. (Wettsteini j.)

Joonis 323. Köömne (*Carum carvi*) vili:

1 — kaks osaseemnist neid hoidva karpofooriga (*cp*); *2* — ristläbilõige; *f* — viljakest; *s* — seemnekest; *e* — endosperm; *E* — embrüo; *H* — roided; *T* — vaod sekreedikäikudega; *3* — pikilõige.

nis 322). Eestis kasvab see huvitav taim ainult põhjarannikul ja Hiiumaal.

Sarikalised (***Apiaceae***, ***Umbelliferae***) on suur sugukond (3000 liiki, ligi 300 perekonda, neist Nõukogude Liidus 140, Eestis 36 perekonda), enamikus hästi silmapaistvad omapärased rohttaimed. Mitmes suhtes moodustavad nad seltsi arenemisrea kõrgema astme. Kui välja arvata mõned eritingimustele spetsialiseerunud perekonnad, on sugukond hästi iseloomulik ka vegetatiivsete organite poolest. Varred on tugevad, sõlmised, säsi varase kao tõttu õõnsad (siit putke nimetus), mõnel perekonnal võivad nad kasvada mitme meetri kõrguseks. Mehaanika seisukohalt väga täiuslik varre ehitus võimaldab kanda suuri lehti (lehe rekordiline suurus põhjamaises flooras). Lehed on vahelduvad, abilehtedeta, kuid tihti suure tupega, mis «hoiab» laialt varrest kinni. Lehelaba on enamasti tugevasti liigestatud; valdav on mitmetisulgjas liitleht.

Õied on väikesed ja koonduvad rohkearvuliselt suurtesse õisikutesse. Kõige levinum õisikutüüp on siin liitsarikas, mis koosneb rohketest osasarikatest. Kõrglehed õisikualusel (katis ehk kate) ja osaõisikute alusel (osakatis ehk katteke) on olulise diagnostilise

tähtsusega. Õisikul on alati näha rohkearvuliselt tolmeldajaid, eriti kahetiivalisi. Ehitustüübilt on õis aktinomorfne, kuid servmise asendi korral võib osa kroonlehti õisikus ühekülgselt (väljapoole) laiuda, mis suurendab õisiku tähelepandavust ja lähendab õisikut kujult õie välisilmele. Selline tendents on ka kontpuulistel (kukitsal), kuslapuulistel (lodjapuul) ja korvõielistel.

Viietine õis koosneb enamasti valgest või kollasest lahklehisest kroonist, mille alla jääb enamasti nõrgalt väljakujunenud või mügarateks redutseerunud tupp. Üksikutel kroonlehtedel on iseloomulik kahetipmeline kuju. Viis tolmukat on noores õies sissepoole kaardunud, hiljem aga ulatuvad püsti õiest välja. Emakas koosneb kahest viljalehest, millest kummalgi säilib vaid üks seemnealge. Õis, kaasa arvatud emakaümbrine meenääre, on tolmeldajaile hästi avatud; isetolmlemist väldib sageli esinev dihhogaamia, harvem üksikõite lahksugulisus.

Eriti iseloomulik on vilja arenemine ja ehitus. Valmimisel paisub sigimik ja hakkab pikisuunas lõhenema, kuni eemalduvadki eri viljalehtedest tekkinud poolmed — üheseemnelised osaseemnised. Osavilju nimetatakse ka ripikuteks, sest nad jäävad viljalehtede siseseinast kujunenud haruneva kandja — karpofoori külge rippuma (joonis 323). Seeme liibub tihedalt viljakesta külge nagu seemnistel või on viljaseinaga koguni kokku kasvanud nagu teristel. Vilja tervikuna nimetatakse kaksikseemniseks. Vilja pinnal tekivad mitmesuguse läbilõikekujuga harjad — roided, mis sisaldavad juhtkimpe ja õlikäike; roiete arv ja ehitus on oluline taksonoomiline tunnus selles sugukonnas. Ka hästi arenenud endospermi kontuurid vilja ristläbilõikes on väga karakteerne ja taksonoomilise tähtsusega tunnus, mida kasutatakse ravimliikide eristamisel.

Sarikaliste alamsugukondade tunnused

	Hydrocotyleoideae	*Saniculoideae*	*Apioideae*
Vilja tugikude	endokarp, puitunud, druusideta	endokarp, parenhüümne, kaltsiumoksalaadi druusidega	endokarp, parenhüümne; puituda võivad subepidermaalsed rakud
Õlikäigud	puuduvad või asetsevad roietes	asetsevad roietevahelistes nõgudes	asetsevad roietevahelistes nõgudes
Karpofoor	puudub	on olemas	on olemas
Õisik	nutt, enamasti väheõiene	nutt või lihtsarikas	liitsarikas

Esimesest alamsugukonnast kuulub Eesti floorasse vaid väike roomava varre ja ümmarguste kilpjate lihtlehtedega looduskaitsealune veetaim loim-vesipaunikas (*Hydrocotyle vulgaris*), mida on leitud rannalõukaist (loimudest) läänesaartel.

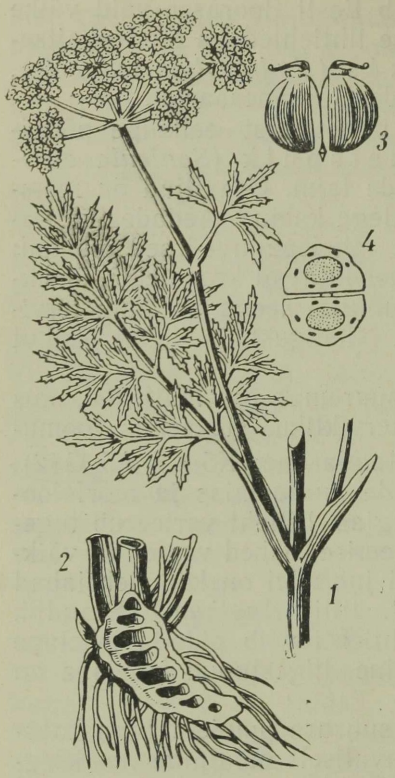
Teisest alamsugukonnast väärib nimetamist eelkõige pöögimetsade karaktertaim euroopa metsputk (*Sanicula europaea*); Eestis on ta laialehiste metsade taim. Osaviljad on metsputkel ümmargused ja kisuliste haakidega kaetud. Aedades kasvatataval tähtputkel (*Astrantia*) on tähelepanuväärsed õisikud: katise kõrglehed on suured, eredad, meenutavad kroonlehti, üksikõied nutis aga jätavad tolmukkonna mulje; seega on õisik tervikuna väliselt täiesti suure õie moodi. Niisugust õietaolist õisikut nimetatakse antoodiks.

Kolmas alamsugukond ühendab suuremat osa putkelisi, mis moodustavad morfoloogiliselt väga tervikliku, süsteemis loomuliku rühmituse. Õite ehitus on neil standardne: K5 C5 A5 G(2), erinevused avalduvad peamiselt viljade anatoomias ja morfoloogias. Lehtede põhitüüp — mitmeti sulgjas liitleht varieerub tugevasti lehekeste liigestumise astmes, ülemised lehed varrel on väiksemad ja peenjagusemad; äärmuslikel juhtudel on kõik lehelabad niitjateks harudeks jagunenud (näit. tillil, *Anethum*). Erandlik on jänesekõrv (*Bupleurum*), mille lihtlehti võib pidada lehetupe homoloogideks, kui oletada, et tõeline liigestunud lehelaba on kadunud.

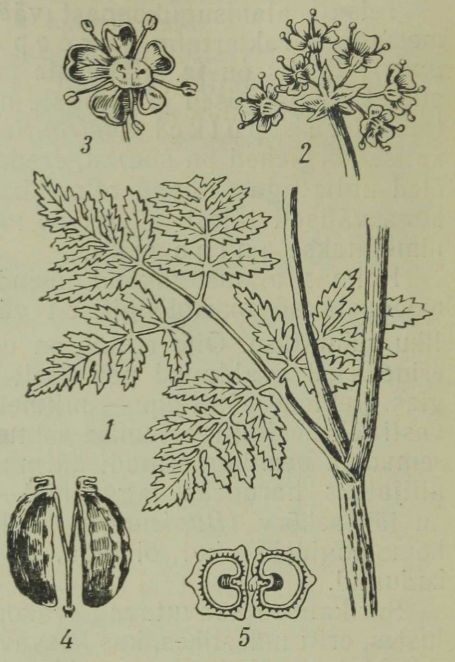
Sarikalised saavutavad erakordse suuruse puudeta taimekooslustes, eriti mäestikes, kus kasvavad tavaliselt subalpiinsetes kõrgrohustutes või poolsavannides. Ka Eestis on putkelised eriti lopsakad metsaserval, teede ääres ja teistes valgus- ja toitaineterikastes kasvukohtades. Suurematest neist on jäikkarvane karuputk (*Heracleum*) (tahvel XI, *1*) ja heleroheline kikkaputk (*Archangelica*); kuid ka tavaline heinputk (*Angelica*) võib saavutada inimese kõrguse. Metsades kasvab sagedamini naat (*Aegopodium podagraria*) ja mets-harakputk (*Anthriscus silvestris*); mõlemad eelistavad rikkamaid (eriti nitraatiderohkeid) muldi ja ei saa tihedas puistus õitsema hakata; nad võivad osutuda (eriti pikavõsundiline naat) tülikaiks umbrohtudeks aedades ja parkides.

Kõik sarikalised sisaldavad skisogeensetes varre- ja juureõõnsustes, samuti viljades mitmesuguseid tugevalõhnalisi aineid, lõhnaained kaitsevad neid ilmselt mõnede kahjurite eest.

Lõhnavate eeterlike õlide tõttu kasutatakse paljusid sarikalisi toitude maitsestamiseks ja parfümeerias. Meil on tavalisteks toidulisanditeks tilli, selleri (*Apium*) ja peterselli (*Petroselinum*) lehed ning juured, samuti köömne (*Carum*) viljad. Kõige olulisemaks toidutaimeks on aga aedporgand (*Daucus sativus*), mille paksenenud peajuur sisaldab rohkesti karotiini (A-vitamiini eelastet). Kultuursortidel on peajuur mitmesuguse kuju ja



Joonis 324. Mürkputk (*Cicuta virosa*):
1 — osa õisikust ühe lehega; *2* — risoom pikilõikes; *3* — vili; *4* — vili ristlõikes.



Joonis 325. Surmaputk (*Conium maculatum*):
1 — osa varrest (täpilisus iseloomulik) ja leht; *2* — osa õisikust; *3* — õis; *4* — vili; *5* — vili ristlõikes.

värvusega (valkjast punakani); loodusliku metsporgandi (*D. carota*) peajuur on peenem, kõvem ja halva maiguga.

Rohkesti kasutatakse sarikalisi ka ravimtaimedeks. Nimetagem vaid köömnevilju (*Fructus Carvi*), eriti aga tugevalõhnalisi aniisivilju (*F. Anisi*). Droogina kasutatakse heinputke (*Radix Angelica*), nääre (*R. Pimpinellae*) jt. juurt. Vana- ja keskaja meditsiinis etendasid olulist osa Ees- ja Kesk-Aasia feerulate (*Ferula*, tahvel XI, *2*) vaigud, mida turustati *Galbanumi* ja *Asa foetida*, ka juudavaigu nime all; praegu kasutatakse neid peamiselt keemiatööstuses (näit. heliplaatide valmistamisel).

Mõned putkelised on teatavate alkaloidide sisalduse tõttu väga mürgised. Siia kuuluvad Eesti floora kõige eluohtlikumad taimed. Mürkputk (*Cicuta virosa*) on äratuntav jämeda risoomimugula poolest, mille õõs on rõhtseintega (tegelikult võrsesõlmedega)

kambriteks liigestatud; kasvab veekogude kaldavees (joonis 324). Surmaputkel (*Conium maculatum*) on paljas, peenevaoline, punakate laikudega vars; ta on peamiselt prügipaikade ja teeservade umbrohualade taim (joonis 325). Eriti kevaditi esineb kariloomadel tõsiseid putkemürgistusi, mis võivad lõppeda surmaga. Korduvalt on esinenud surmajuhtumeid inimestelgi, sest lapsed närivad meelsasti magusat sellerilõhnalist mürkputkerisoomi.

Selts madaralaadsed — *Rubiales*

Üks suuremaid katteseemnetaimede seltse: liikide koguarv ulatub ligi 8000-ni. Valdavalt puittaimed, eriti troopikas.

Siia kuuluvad taimed liitkroonlehise õiega, millel alumine sigimik ja tolmukad pole kokku kasvanud. Õied on neljaringilised, neljatised või viietised. Tupplehed on hoopis kadumas. Kroon on aktinomorfne, enamasti väike, kõrgemalt arenenud rühmadel sügomorfne või asümmeetriline. Tolmukaid algselt 5, kuid esineb ka reduktsiooni kuni üheni. Emaka reduktsiooni tõttu on pesade ja seemnealgmete arv varieeruv, minimaalselt üks. Viljad on evolutsioneerunud hulgaseemnelisest kuprast või marjast kaheseemnelise kaksikseemniseni või üheseemnelise pähklini või luuviljani.

Lehed on enamasti vastakud või (abilehtede suureks arenedes) männaselised.

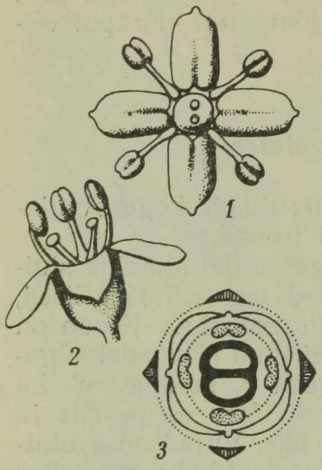
Ehituselt võib sugukonnad asetada vahevormidega seotud ritta; madaralised → kuslapuulised → palderjanilised → uniohakalised. Väikese monotüüpse **muskuslilleliste** (***Adoxaceae***) sugukonna asetus süsteemis on vaieldav (siia kuulub ka kohalikus flooras esinev risoompüsik muskuslill, *Adoxa moschatellina*).

Madaralised (***Rubiaceae***) on primitiivsemaks lüliks selles arenemisreas. Siin valitsevad neljatised-viietised õied kahest viljalehest alumise sigimikuga.

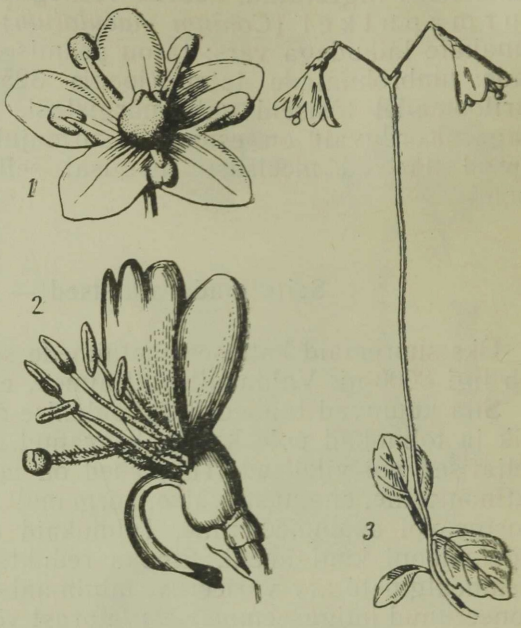
Eesti floora liike iseloomustab väike neljatine (harva kolmetine) õis, kaheosaline jaguvili (kaksikseemnis) ja nelja kuni kaheksa süstja lehega männas. Viimase tunnuse poolest ei ole võimalik madaralisi ära vahetada ühegi teise Eesti maismaa-taimerühmaga.

Valgete lehterjate õitega varjulilledest (*Asperula*) on lõhnav varjulill (*A. odorata*) viljakamate salumetsade, värv-varjulill (*A. tinctoria*) aga loopealsete karakteerne taim.

Liigirohke on madarate (*Galium*) perekond, milles õiekroon on lame, valge või kollane (joonis 326). Osa madaraid on püstise, rohkesti haruneva varrega, mille tipus on õied tihedate pööristena (näiteks kollaseõieline hobumadar, *Galium verum*, ja valgeõieline värvmadar, *G. boreale*, — mõlemad sagedamaid



Joonis 326. Roomava madara (*Galium aparine*) õis:
1 — pealtvaates; *2* — kõrvaltvaates; *3* — õie diagramm.



Joonis 327. Kuslapuuliste õisi:
1 — *Sambucus nigra*, ratasjas õiekroon; *2* — *Lonicera nigra*, huuljas õiekroon; *3* — *Linnaea borealis*, kellukjas õiekroon.

taimi Eesti kultuurmaastikus). Teine osa madaraid on nõrgema, tõusva varrega (pehme madar, *G. mollugo*) või hoopis lamava varrega, mis tõuseb rohkete haakjate harjaste tõttu teiste taimede najale (nagu aiaumbrohi roomav madar ehk virn, *G. aparine*).

Eesti madaraliste lähedane sugulane on punavärvik ehk krapp (*Rubia tinctorum*), Vahemeremaadest pärinev rohtliaan, mida kasutati kaua punase värvi saamiseks (juurtes on värvaineid alisariini ja purpuriini).

Troopiliste madaraliste seas on rida olulisi tarbe- ja kultuurtaimi. Kiinapuud (*Cinchona*) on kõrged igihaljad puud Andide idanõlvade raskesti ligipääsetavais metsades. Nende ja mõnede lähedaste puude koor (*Cortex Cinae*) on ammust ajast kasutusel palavikuvastase vahendina troopiliste haiguste puhul; sellest valmistatud ravim kiniin (hiniin) oli veel möödunud sajandil ainus efektiivne malaariaravim. Nüüd kasvatatakse kiinapuid (eriti *C. succirubra* ja *C. ledgeriana*) ka kultuuris Indoneesias jm.

Oksejuure ehk ipekakuanja nime all tuntakse *Uragoga ipecacuanha* juurt Brasiiliast (*Radix Ipecacuanhae*).

Troopilisest Aafrikast pärinevad kõik kohvipuu (*Coffea*) liigid, millest tähtsamad on liibeeria (*C. liberica*) ja araabia kohvipuu (*C. arabica*); viimase tegelik kodumaa on Kaffa maakond Etioopias. Kohvipuu on madal igihaljas puuke või põõsas, mis õitseb mitu korda aastas ja võib nii kogu aeg kanda mitmesuguses valmimisjärgus olevaid kirsisuurusi lihakaid vilju. Igas viljas on kaks seemet («kohviuba»), mis sisaldavad kesknärvisüsteemi stimu-

leerivat alkaloidi — kofeiini (kuni 2,7%). Praegu kasvatatakse kohvipuid kultuuris, peamiselt Lõuna-Ameerika troopilistes maades.

Troopilise Aasia liaani *Uncaria gambir* lehtedest ja võrsetest saadakse värv- ja parkainet gambiiri.

Malai saartel levinud epifüüdid perekondadest *Hydnophytum* ja *Myrmecodia* paeluvad tähelepanu oma muguljalt jämenenud vartega, mille rohked õõnsused on taime kaitsvate sipelgate eelistatud elupaigaks.

Kuslapuulised (***Caprifoliaceae***) on madaralistele lähedane sugukond viietiste õitega, mille sigimik koosneb enamasti kolmest (madaralistel kahest) viljalehest (joonis 327). Õitel on kalduvus sügomorfsuse suunas, eriti kui nad asetsevad õisiku servmistes osades. Valdaval enamikul on vili lihakas, luuvili või mari. Vastandina madaralistele on lehed tavaliselt abilehtedeta. Lehed on alati vastakud.

Suurem osa kuslapuulisi on levinud parasvöötmes ja Andides, eluvormilt on nad enamikus põõsad. Kokku kuulub sugukonda ligi 400 liiki.

Suurte sulgjate liitlehtede ja õierohkete õisikute poolest on laialt tuntud leedrid (*Sambucus*). Väikesi marjataolisi kolmeosalisi luuvilju kannavad laiali linnud. Leedrid on levinud kosmopoliitselt, nad puuduvad vaid Arktikas ja Lõuna-Aafrikas. Ka Eestis pole kohalikke liike, kuid sissetooduist on punane leeder (*S. racemosa*) väga kiiresti levinud, kuna must leeder (*S. nigra*) on talvekindel ainult vabariigi lääneosas. Mõlemal on võrsetes erakordselt tugevasti arenenud säsi (esimesel neist on see punakaspruun, teisel valge); seda kasutatakse mikroskopeerimisel. Musta leedri õied (*Flores Sam-*



Joonis 328. Harilik lodjapuu (*Viburnum opulus*):

1 — õitsev võrse; *2* — servmine (viljatu) õis; *3* — õis õisiku keskelt.

buci), rahvapruugis ka viljad, on kasutusel higistama paneva ravimina ja maitseainena.

Lihtlehistest kuslapuulistest on silmatorkavalt suur õisik l o d j a p u u d e l (*Viburnum*). Kohalikul h a r i l i k u l l o d j a p u u l ehk koerõispuul (*V. opulus*) on lehed kolmehõlmalised. Õisik on lame kännas, mille seesmised õied on väikese, servmised aga suure valge krooniga (joonis 328). Ümmarguse õisikuga aedvorm, millel õied on kõik steriilsed, kuid suure krooniga, kannab «lumepalli» nime (*V. opulus* var. *sterile*). Vili on punane, mõrumaiguline, veidi lamendunud luuvili (esialgsest kolmest seemnealgmest areneb välja vaid üks). Põhja-Ameerika liigid on tuntud ravimtaimedena (*V. prunifolium* annab *Cortex Viburni*) või ilupõõsastena.

Väga varieeruvat lehekuju munajast hõlmiseni sama võrse piireski näitab Põhja-Ameerikast toodud ilupõõsas l u m e m a r i (*Symphoricarpus*). Valged puulkuivad luuviljad valmivad sügisel ja püsivad põõsal ületalve.

Suur k u s l a p u u d e (*Lonicera*) perekond on Eesti flooras esindatud kahe liigiga: punasemarjaline h a r i l i k k u s l a p u u (*L. xylosteum*) on harilikum kui sinisemarjaline b a l t i k u s l a p u u (*L. baltica*). Lehed on kuslapuudel terveservalised, sisselõigeteta; Lõuna-Euroopast pärineval l õ h n a v a l k u s l a p u u l (*L. caprifolium*) on vastakud lehed alusel kokku kasvanud, nii et vars näib lehte läbivat; öösiti lõhnavad õied on sellel liigil suhteliselt suured ja neid tolmeldavad surulased. Kohalikel liikidel on õied väikesed, valkjad, asetsevad kahekaupa lehekaenlas ning on vähemalt alusel paariti kokku kasvanud. Ilutaimena kasvatatakse Eestis tihti veel suurte roosade (harvem ka valgete) õitega ja punaste marjadega t a t a r i k u s l a p u u d (*L. tatarica*).

Lõpuks, põhja tingimustes redutseerunud kasvuvormi näitena pakub huvi h a r a k k u l j u s (*Linnaea borealis*), metsasamblal roomav kääbuspõõsas. Lehed on ümarmunajad, täkilise servaga. Üleskasvav õisikuraag kannab kaht pikaraolist rippuvat kellukõit (joonis 327, *3*). Taim on nimetatud Linné nime järgi: suurt rootsi süstemaatikut kujutatakse sageli selle taimega käes. (Linné ise paigutas harakkuljuse algul kellukate hulka.)

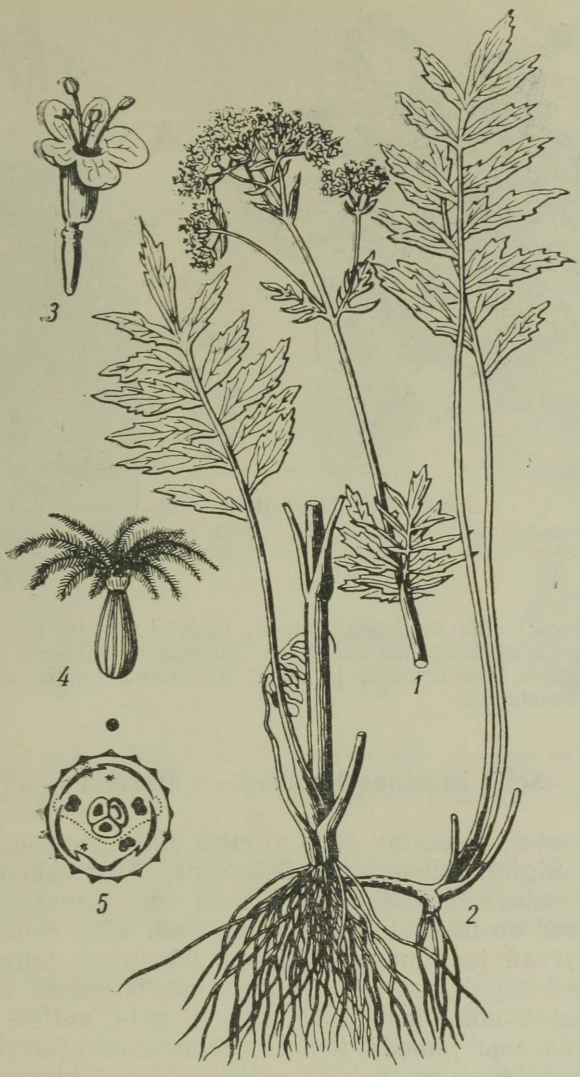
Palderjanilised (***Valerianaceae***) erinevad eespool käsitletud sugukondadest oma õite asümmeetria poolest. Tupp on algul väike, kuid suureneb vilja valmimise ajaks ja moodustab lennuaparaadi. Kroonitipmed (arvult 3 kuni 5) on eri suurused, krooniputke alumises osas on kotjas väljasopistis — kannus. Algselt viiest tolmukast areneb välja 1 kuni 4. Kolmepesalisest sigimikust areneb ainult ühes seemnealge, nii et kujuneb sünkarpne seemnis (joonis 329).

Palderjanilised on valdavas enamikus rohttaimed, kuid esineb ka põõsaid. Kokku 360 liiki, põhjapoolkeral ja Andides.

H a r i l i k p a l d e r j a n (*Valeriana officinalis*) on kõrge püsik vastakute sulgjate liitlehtedega ja rohkete väikeste roosakate õitega ebasarikõisikus. Lehtede ehituse erinevuste alusel eristatakse rohkesti pisiliike. Risoomist ja juurtest saadav droog (*Rhizoma* et *Radix Valerianae*) on laialdaselt kasutatav rahustava vahendina. Ravimtaimena on palderjan võetud ka kultuuri.

Uniohakalised (***Dipsacaceae***) on kõrgemaks astmeks madaralaadsete evolutsioonis. Õied on siin tihedaks nutiks või isegi korvikuks lähenenud, kusjuures nende ühine õiepõhi on lai, kumer, õite vahel rohkete väikeste leherudimentide ja karvadega, väljastpoolt aga kaetud nagu korvõielistelgi kõrglehtedega. Selline õisik meenutab eemalt vaadates üksikut õit. Tegelikult on õied väikesed, torujad, sügomorfsed, eriti õisikute servmises osas (joonis 330). Tuppe ümbritseb veel kandelehekestest moodustunud välistupp; mõlemad loovad vilja ümber kidalise taaklemisvahendi. Tolmukaid on neli; nad on alt krooniputkega kokku kasvanud. Vili on parakarpne, kaheosaline, kuid tekitab ainult ühe seemne, seega kujuneb seemnis.

Vaatamata suurele välisele sarnasusele korvõielistega on uniohakaliste õisiku ehituses ja arenemises olulisi erinevusi. Õite valmimine ei alga mitte õisiku servast sissepoole, vaid seest väljapoole või õisiku keskosast välja- ja sissepoole korraga. Ka ei esine korvõielistel kunagi välistuppe, endospermi seemnes ja seemnealgme anatroopsust. Vahevorme korvõielistega ei tunta, küll on aga üleminekulisi perekondi, mis lähendavad uniohakalisi palderjanilistele.



Joonis 329. Palderjan (*Valeriana officinalis*):
1 — õisik; *2* — juurmised lehed ja juurestik; *3* — üksik õis; *4* — vili; *5* — õie diagramm.

Eesti flooras on kaks harilikku esindajat, mõlemad sinakaslillade õisikutega — lihtlehine peetrileht (*Succisa pratensis*) peamiselt niiskemates kasvukohtades ja lõhestunud varrelehtedega äiatar (*Knautia arvensis*) kuivematel kohtadel. Lõuna pool, Kaukaasias ja Vahemeremaades, on uniohakalised arvukamad ja ilmestavad kohati kuivi nõlvu oma suurte õisikutega; mõned neist on võetud ilutaimedena kultuuri, näiteks tähtpead (*Scabiosa*).

Suurim rakenduslik tähtsus on aed-uniohakal (*Dipsacus fullonum*) (joonis 331). Selle taime silinderjaid vilikondi, mis lõigatakse maha enne val-



Joonis 330. Uniohakaliste õisi:
1 — *Scabiosa graminifolia* õisik ülaltvaates; *2* — üksik õis õisiku servalt; *3* — üksik õis õisiku keskelt; *t* — tupp, *vt* — välistupp. (Wettsteini j.)

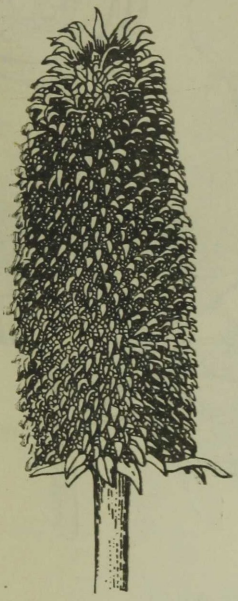
mimist, kasutatakse villavabrikutes. Jäigad, tipus haakjalt kõverdunud õiekandelehed kobestavad kangaid. Seega on uniohakas väheseid taimi, mida kasutatakse tööstuses masinaosana ja mida tehisdetailid pole viimase ajani täielikult välja vahetanud.

Selts kassinaerilaadsed — *Malvales*

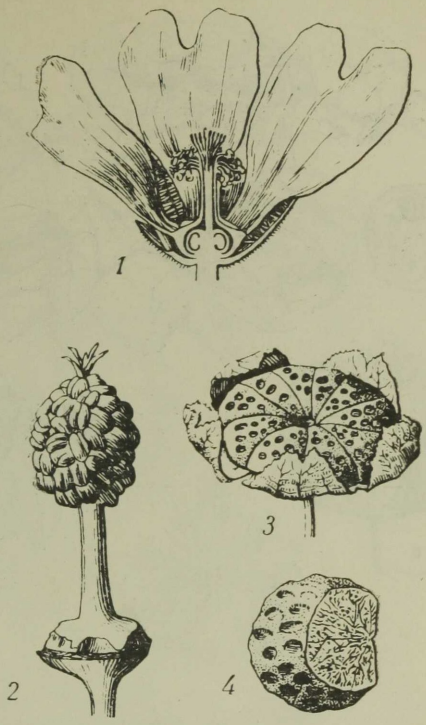
Roosilaadsetest tuletatav selts viietise aktinomorfse lahkkroonlehise õiega. Sigimik ülemine, sünkarpne. Tolmukkonna väline ring on tihti redutseerunud, sisemisel on aga tolmukate arv suurenenud ja need on mitmeti kokku kasvanud. Tihti esinevad pikad hargnevad karvad ja limaga täidetud õõnsused mitmesugustes kudedes. Lehed sageli suured, sõrmroodsed, hõlmised või lõhised, asetuselt vahelduvad. Siia kuulub rohkesti puid, millest mõned on erakordselt suure ja jämeda tüvega, vähemikus rohttaimed, kuid neilgi on põõsasjaid sugulasliike. Palju tähtsaid kiutaimi.

Kassinaerilised (***Malvaceae***) on seltsis kõige ilmekamate tunnustega sugukond. Suured õied on valged või värvikad. Sugulus roosõielistega avaldub nii õie üldises ehitusplaanis, välistupe olemasolus, abilehtedes kui ka muus. Erilaadne on tolmukaniitide kokkukasvamine ümber õiepõhja väljakasve, nn. samba (*columna*) ja vilja ehitus (kupar või jaguvili) (joonis 332). Ligi 1600 liiki.

Kassinaeril (*Malva*) ja lähedastel perekondadel koosneb jaguvili eri viljalehtedest tekkinud osaseemnistest, mis eralduvad üksteisest; kujult meenutavad nad tordilõike. Kolme välistupelehega kassinaerid on sagedad teeservadel ja jäätmaadel, eriti



Joonis 331. Aed-uniohaka (*Dipsacus fullonum*) vilikond.

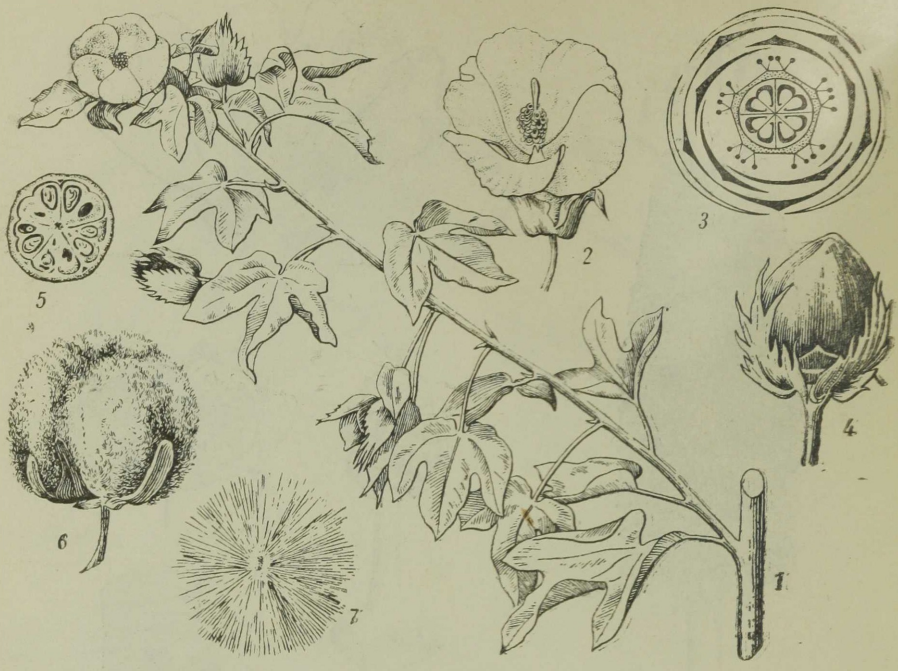


Joonis 332. Kassinaeris (*Malva*): *1* — õis läbilõikes; *2* — õie sisemine osa; *3* — vili; *4* — üksik osavili. (Warmingi j.)

lõuna pool, neid kasutatakse ravimtaimedena (*Folia Malvae, Flores M.*), samuti nagu 6—9 välistupelehega tokkroose (*Althaea*, siit *Folia Althaeae, Radix A.*). Viimastest on aretatud täidisõielisi ilutaimi.

Tubase ilutaimena kasvatatakse hibiski (nimetatud ka toakaseks ja hiina roosiks; eriti liiki *Hibiscus rosa-sinensis*) ja abuutiloni (nn. toavahtra) liike (*Abutilon*). Oma kodumaal (India, Hiina) on nad eeskätt väärtuslikud tekstiiltaimed. Kanephibisk ehk kenaff (*Hibiscus cannabinus*) on kultuuris ka Kesk-Aasias.

Üleminekuastmeks järgmisele sugukonnale on majanduslikult tähtsaim perekond puuvillapõõsas (*Gossypium*, joonis 333). Välistupp koosneb kolmest suurest kõrglehest, tupp on viietipmeline, kroon lahklehine ja koosneb viiest määrdunud valgest, kollakast või roosast kroonlehest. Tolmukaniidid on seltsile iseloomulikul viisil kimbuks kasvanud. Viljaks on kolme- või viiepesane kupar, mille avanemisel tulevad nähtavale pikkade üherakuliste tsellulooskiududega tihedalt kaetud seemned. Igal seemnel võib



Joonis 333. Puuvillapõõsas (*Gossypium*):
1 — õitsev võrse; *2* — õis; *3* — õie diagramm; *4* — kupar; *5* — kupar läbilõikes; *6* — avanenud kupar; *7* — seeme.

olla kuni 7000 kiudu, mille tõttu nad meenutavad vatitupsusid (vatt ongi puhas puuvill). Kiudude, samuti seemneist saadava õli tõttu on puuvill igivana kultuurtaim nii Vanas kui Uues Maailmas. Kaasajal niisutatavatel kõrbealadel laialdaselt kultiveeritavad sordid on enamasti hübriidsed, neis on väärtuslikke omadusi nii Ameerika kui ka India vanemailt. Tähtsamaid liike: *G. arboreum* Aafrikast on põõsas kuni madal puu (siit nimi puuvill); *G. herbaceum* Indiast on rohttaim; *G. hirsutum* ja *G. peruvianum* pärinevad Ameerika mägedest, *G. barbadense* Antillidelt; viimasel on pikim kiud (kuni 4,5 cm).

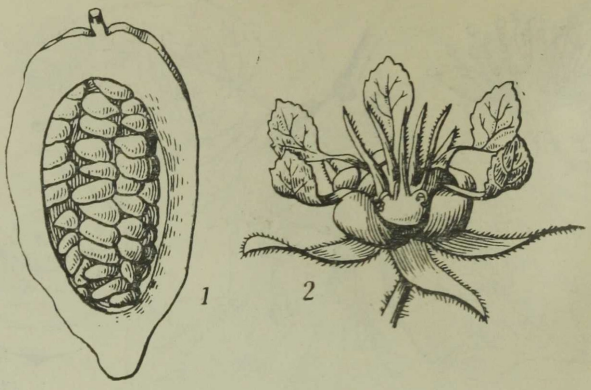
Pärnalised (***Tiliaceae***) on meile hästi tuntud pärna ehk niinepuu (*Tilia*) tõttu. Pärna viietine õievalem — K5 C5 A∞ G(5) — on seltsis reeglipärasemaid. Tolmukad on alusel viieks kimbuks koondunud, mis asetsevad kroonlehtede vastas, olles seega sisemise ringi tekised (joonis 334). Viljaks on pähkel, valminud vilikond eraldub tervikuna ja lendab kõrglehe (õisiku kandelehe) abil eemale. Nii meie h a r i l i k u (*T. cordata*) kui ka Euroopa s u u r e l e h i s e (*T. platyphyllos*) p ä r n a meerikkad õied on tuntud



Joonis 334. Harilik pärn (*Tilia cordata*):
1 — õitsev võrse; *2* — õis läbilõikes; *3* — õie diagramm; *4* — vilikond.

palavikuvastase rahvaravimina (*Flores Tiliae*). Pärna pehme puit on hästi lõigatav (kasutatakse tarbepuiduks). Pärnade sitkest niinest valmistati vanasti jalanõusid (viiskusid). Eriti tugevat kiudu annab ka džuut (*Corchorus*) Vana Maailma troopikast. Enamik 400 liigist levib soojas vöötmes.

Villapuuliste (***Bombacaceae***) väike sugukond (196 liiki) on väga lähedane kassinaerilistele. Siia kuuluvad aga suured, mõnikord ebatavaliselt jämenenud savanni- ja vihmametsapuud. Villkarvad tekivad välise viljakesta (perikarbi) väljakasvetena; kapoki nime all kasutatakse seda kiudainet vati asendajana, täitematerjalina ja väärtusliku tekstiiltoorainena (kiud on lühikesed ja hapramad).



Joonis 335. Kakaopuu (*Theobroma cacao*):
1 — vili läbilõikes; *2* — õis.

Aafrika savannides kasvav heitlehine ahvileivapuu ehk baobab (*Adansonia digitata*) on maailma jämedamaid puid; viljad on söödava sisuga, lehed sõrmlehised. Kapokipuu (*Ceiba pentandra*) on troopikametsade hiigelpuid. Durian (*Durio zibethinus*) Indoneesiast on kurikuulus oma suurte ogaliste viljade poolest, millel olevat parim maiustusemaik ja (avatult) talumatuim muskuselõhn. Mõned morfoloogid näevad vähe harunenud tüvega, suurte liitlehtedega ja inimpeasuuruse viljaga durianis katteseemnetaimede troopilistele eellastele omaseid jooni (nn. duriani-teooria).

Sterkuulialised ehk **haisupuulised** (***Sterculiaceae***), troopiline puudesugukond (1000 liiki), on meile huvipakkuv oma stimuleeriva toimega alkaloidide ja lõhnaainete poolest. Troopilise Ameerika kakaopuu (*Theobroma cacao*) viljad sisaldavad virgutavat teobromiini ja kakaoõli (*Oleum Cacao*) ning on šokolaadi ja kakao tooraineks (joonis 335). Troopilise Aafrika koolapähklipuu (*Cola acuminata*) annab alkaloididerikkaid seemneid (*Semen Colae*).

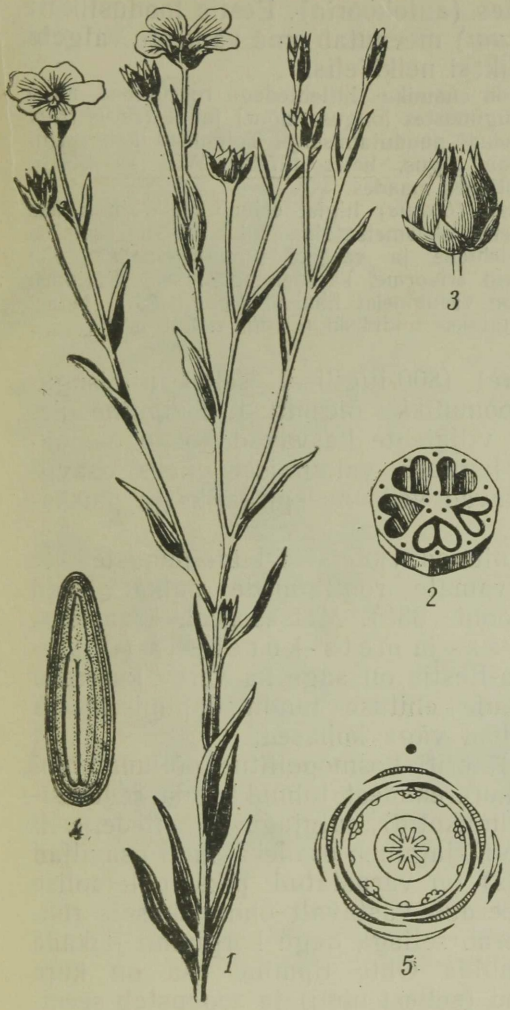
Selts kurerehalaadsed — *Geraniales*

Rohttaimed (troopikas ka puud) aktinomorfsete viietiste õitega, mis mõnes perekonnas näitavad üleminekut sügomorfsusele. Sigimik ülemine. Tolmukaid viis või selle kordne arv.

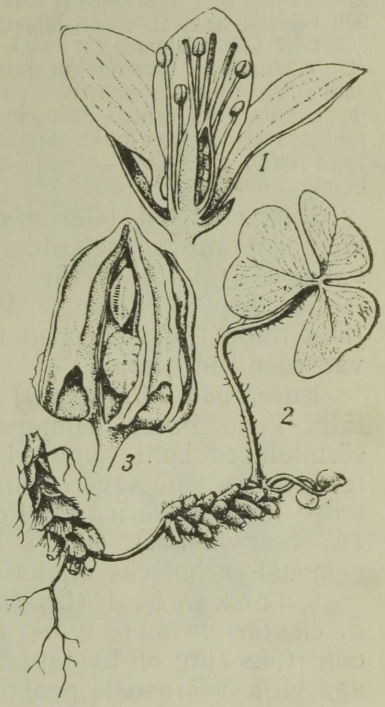
Viljalehti 2—5, igaüks 1—2 anatroopse seemnealgmega. Vili jaguneb valmimisel vastavalt viljalehtede arvule (levimine tihti autohoorne).

Linaliste (***Linaceae***) sugukonda iseloomustab tüüpiline viietine õieehitus: viis tupp- ja viis kroonlehte, tolmukad 1—4 ringis, igaühes 5 tolmukat, emakas viieosaline, igas pesas 1—2 seemnealget. Vili — kupar; levinud enamasti parasvöötmes.

Perekond lina (*Linum*) on õite värvuselt väga varieeruv, kuid kõik on lihtlehised rohttaimed ülal kirjeldatud õieehitusega. Harilik lina (*Linum usitatissimum*), siniste, kergesti pudene-



Joonis 336. Harilik lina (*Linum usitatissimum*):
1 — õitseva taime ülaosa; *2* — sigimik läbilõikes; *3* — valminud kupar; *4* — seeme; *5* — õie diagramm.



Joonis 337. Jänesekapsas (*Oxalis acetosella*):
1 — õis läbilõikes; *2* — risoom ühe lehega; *3* — avanev vili.

vate kroonlehtedega, on Euraasia vanimaid kultuurtaimi (joonis 336). Sellest on aretatud mitmesuguste omadustega sorte. Pika, hargnemata varrega vormid (kiulinad) annavad pikki kiude, kuid vähe kupraid; oksiste, kuprarohkete vormide (õlilinade) seemned sisaldavad rohkesti õli (linaõli), mida kasutatakse ka meditsiinis (*Semen Lini*). Kupar kerajas, viiepesane, mõnel vormil avaneb

seemneid äkiliselt laiali paisates (autohooria). Eestis looduslikult esinev a a s l i n a (*L. catharticum*) meenutab oma väikeste valgete õite ja vastakute lehtedega väikesi nelkõielisi.

Jänesekapsalised (***Oxalidaceae***) on enamikus liitlehtedega rohttaimed, mille lehekesed on öösel ja ebasoodsais tingimustes longus; mõnel juhul (*Biophytum sensitivum*) võtavad lehed sellise asendi puudutamiselgi. Tolmukad kahes ringis, väline ring lühemad (reduktsiooni algus, heterostüülia). Vili — kupar, 900 liiki; levinud enamasti lähistroopilistes maades.

Ligi kolmesajast j ä n e s e k a p s a (*Oxalis*) liigist esineb meil ainult üks (*O. acetosella*), tavaline varjulembene okasmetsataim, mida hästi tuntakse kolmetiste (oksaalhappest) hapude lehtede ja valgete punasesooneliste õite järgi. Õite seas esineb mitmesuguseid erivorme, ka kleistogaamseid. Paljuneb roomava risoomiga, mille alalehed on varuaineist lihakad (joonis 337). Mõnel liigil on suured mugulad, mida kasutatakse toidukski (*Oxalis tuberosa* ehk o k a Lõuna-Ameerikas).

Kurerehalised (***Geraniaceae***) (800-liigilise) seltsi nimisugukonnana omavad seltsile iseloomulikku õieehitust. Tüüpiline õievalem K5C5A5+5G(5). Viis viljalehte kasvavad kokku sambataolise õiepõhja jätkuga. Vili jaguneb valmimisel viieks osaviljaks, mille tipmised osad rulluvad vedruna spiraaliks ja paiskavad seemned eemale.

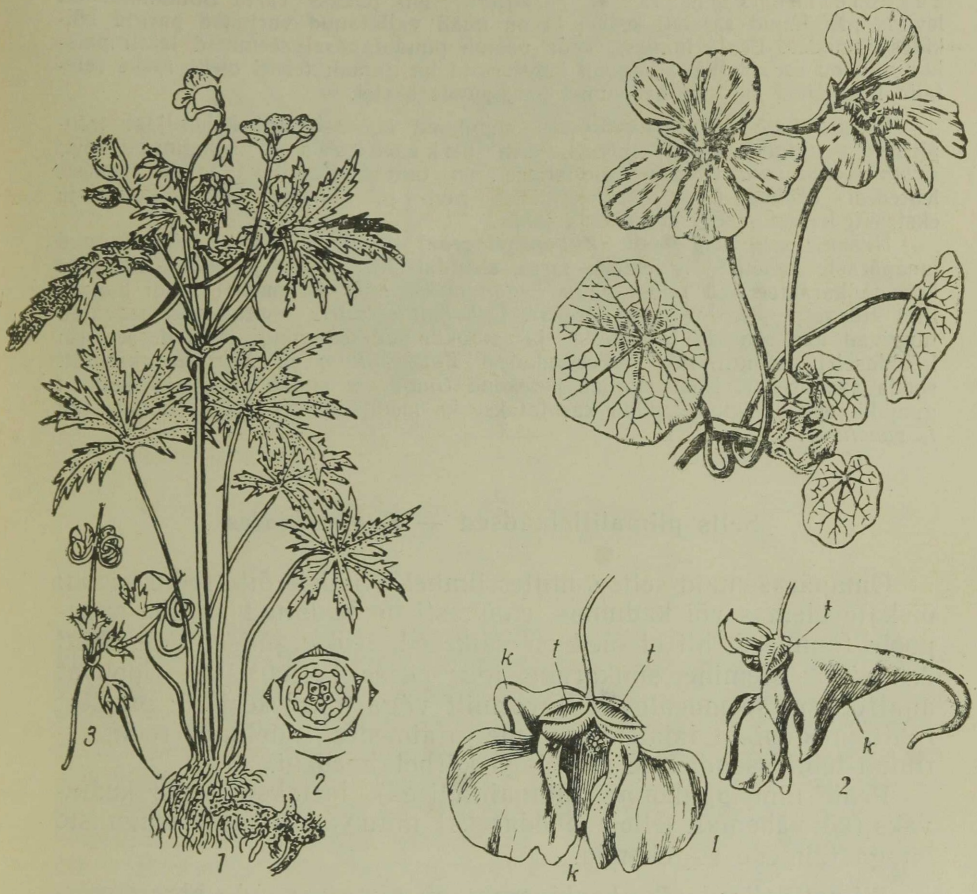
Kurerehad (*Geranium*) kuuluvad violetsete kuni punaste õite tõttu Eesti floora silmapaistvamate rohttaimede hulka; lehed sõrmlõhised kuni -jagused (joonis 338). Metsaserval, kraavides, teede ääres võib sageli leida a a s - ja m e t s - k u r e r e h a (*G. pratense* ja *G. silvaticum*), Põhja-Eestis on sage ka verev kurereha (*G. sanguineum*). Õie ja viljade ehituse tundmaõppimiseks ja demonstreerimiseks on kurerehad väga kohased.

K u r e k a e l a d (*Erodium*), eriti kosmopoliitne põlluumbrohi *E. cicutarium* s. l., erinevad kurerehadest tolmukkonna reduktsiooni (üks ring on kaotanud tolmukotid), sulgjaguste lehtede, eriti aga vilja iseärasuste poolest. Vili jaguneb osadeks, kuid osaviljad ei avane. Iga osavili (seemnis) on varustatud pika ohtetaolise jätkega, mille alumine osa keerdub vastavalt õhuniiskusele rohkem või vähem spiraali ja keerab sellega nagu korgivinn jäikade karvadega kaetud seemnise mulda. Ohte tipmine osa on kure kaela taoliselt tagasikäändunud (sellest nimi) ja soodustab seemnise taaklemist loomade karvade külge.

Lõuna-Aafrikast pärinevad p e l a r g o o n i d (*Pelargonium*) kalduvad sügomorfsusele; õied kannusega, nende lehtedest saadakse eeterlikku geraaniumiõli, millest ka väär geraaniumi nimetus kultuursortidel, mida meil kasvatatakse toataimena (eriti *P. zonale* ja selle hübriidid).

Mungalillelistel (***Tropaeolaceae***) on sügomorfsus tugeva tupekannuse tõttu juba ilmne. Tolmukad (arvult kaheksa) jagunevad kahte gruppi. Sigimik kolmepesane, jaguneb ka viljana kolmeks. Sellest väikesest Lõuna-Ameerika sugukonnast (80 liiki) on meil aedades hästi tuntud s u u r m u n g a l i l l, kaputsiinikress ehk lihtsalt (kuid vääralt) kress (*Tropaeolum majus*), värvikate õite ja kilpjate lihtlehtedega ronirohttaim (joonis 339).

Lemmaltsalised (***Balsaminaceae***) on veelgi kaugemale eemaldunud korrapärasest viietisest õietüübist: K3-5 C5 A5 G(5). Üks kroonjalt värvunud tupp-



Joonis 338. Aas-kurereha (*Geranium pratense*):
1 — õitsev taim; *2* — õie diagramm; *3* — avanevad viljad.

Joonis 339. Suur mungalill (*Tropaeolum majus*).

Joonis 340. Õrn lemmalts (*Impatiens noli-tangere*):
1 — õis eestvaates; *2* — kõrvaltvaates; *k* — kannus, *t* — tuppleht. (Reichenbachi j.)

leht moodustab kannuse, teised on kahanenud. Kroon on ilmselt sügomorfne, osaliselt võivad kroonlehed kokku kasvada (joonis 340). Valminud vili jaguneb (eriti puudutamisel) viieks osaks, iga viljaleht keerdub kiiresti kokku, paisates seemned laiali; viljatelg jääb püsima nagu kurerehadelgi. Kaks perekonda 450 liigiga. Punase- ja kirjuõielised aiataimed, nn. balsamiinid, pärinevad India liigist *Impatiens balsamina*. Kohalikus flooras on kollase õiega õrn lemmalts (*I. noli-tangere*) * väga niiskusenõudlik lodu- ja kraavitaim; mullast väljatõmmatuna vajub ta kohe longu. Temaga sarnaneb Altaist pärinev väi-

* *Impatiens* tähendabki rahutu, tundlik, *noli* (*me*) *tangere* — ära mind puutu.

keseõieline lemmalts (*I. parviflora*), mis hakkas Tartu Botaanikaaiast levima möödunud sajandi keskel ja on nüüd vallutanud varjukad pargid kõikides linnades. Peale inimese, keda paelub puudutamisel seemneid laiali paiskav vili, on seda taime levitanud kahtlemata ka linnud; teisiti oleks raske seletada lemmaltsa sagedat kasvamist pargipuude okstel.

Punapuuliste (***Erythroxylaceae***) sugukond koosneb ligi kahesajast troopilisest puuliigist, millest mõned, eriti kokapõõsas e. kokaiini-punapuu *Erythroxylon coca* (Peruust, Boliiviast), on tuntud virgutava toime poolest; lehtedest (*Foliae Coca*) valmistatakse ravi- ja uimastusainet kokaiini ja ekstrakti karastusjoogi koka-koola jaoks.

Niisama suur **seiglehiste** (***Zugophyllaceae***) sugukond, mis on nime saanud omapäraste kahetiste liitlehtede järgi, sisaldab Kesk-Aasia ja Põhja-Ameerika kõrbete karakteerseid taimi, nagu *Peganum harmala* (seemneist saadi harmaliini «türgi punase» valmistamiseks), *Tribulus terrestris* (ogateravad osaviljad tungivad kariloomade jalgadesse ja autokummidesse ning levivad seetõttu laialdaselt), samuti liike perekondadest *Zygophyllum* ja *Nitraria* (kasutati sooda saamiseks). Neotroopiline perekond *Guajacum* annab vaiku ja kuulsat guajaki- ehk pokkpuitu, mida kasutatakse ka meditsiinis (*Lignum Guajaci* ehk *L. sanctum*).

Selts piimalillelaadsed — *Euphorbiales*

Omapärasemaid seltse, milles ilmneb viietiste õite reduktsioon: õiekate olemas või kadumas, enamasti on kadunud ka ühe sugupoole tunnused, nii et õied on väikesed, lahksugulised. Viljalehti 3, sigimik ülemine, sünkarpne, igas pesas 1 (harva 2) rippuvat anatroopset seemnealget. Eluvormilt väga mitmekesised: puudest rohttaimedeni ja laialehistest metsataimedest täielikult redutseerunud lehti asendavate asteldega kõrbetaimedeni.

Peale nimisugukonna (piimalillelised) loetakse seltsi kuuluvaks (või vähemalt sellele lähedaseks) mitu väiksemat ühesuguliste õitega taimede sugukonda.

Piimalillelised (***Euphorbiaceae***) on nime saanud valgest mürgisest piimmahlast, mis võimaldab õiteta olekus eristada lehituid liike väga sarnastest kaktuselistest ja teistest sukulentidest. Varem kasutatud nimi *Tricoccae* tuleneb vilja ehitusest: vili jaguneb kolmeks osaviljaks (*cocca*), igas osaviljas on üks seeme rohke endospermiga ja karunkliga — lisemega putuklevitajaile. Ligi 7500 liiki.

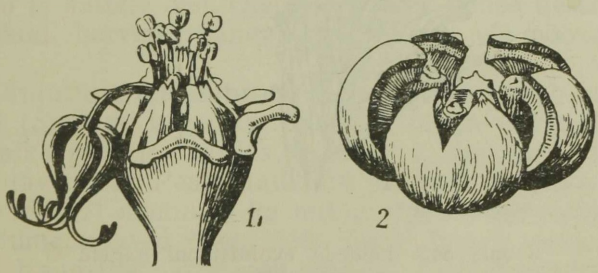
Õite reduktsiooni on otstarbekas vaadelda alates perekondadest, kus isasõis on säilitanud veel täieliku õiekatte, näiteks krooton (*Croton*). Seljarohul (*Mercurialis*) on ka isasõied kaotanud krooni ja neil on lihtne roheline õiekate. See viljaka salumetsa taim on karakteerne Lääne-Euroopa pöögimetsale. Samasugused lihtsad isasõied on ka riitsinusel (*Ricinus*), heveal (*Hevea*) ja maniokil (*Manihot*) (joonis 341).

Piimalilledel (*Euphorbia*) on õie reduktsioon läinud veelgi kaugemale. Ka õietupp on enamasti kadunud. Isasõiest on



Joonis 341. Piimalillelised:
1 — Hevea brasiliensis; 2 — Manihot glaziovii. (Vogtherri j.)

säilinud ainult üks tolmukas. Sellised paljad isasõied ümbritsevad pikaraolist emasõit, jättes mulje, nagu oleks tegemist ühe tavalise, kahesugulise õiega (joonis 342). Seda sarnasust suurendab veelgi niisugust osaõisikut — t s ü a a t i u m i (*cyathium*) väljastpoolt kattev, nektaariumidega varustatud üldkatis kõrglehtedest, mis võivad omandada erepunase kroonitaolise värvuse (tahvel X, *3*). Tsüaatiumid võivad omakorda õisikutesse, näiteks pööristesse koonduda. Kui võrrelda lähtevormi — viieringilist korrapärast õit — piimalille tsüaatiumiga, saame täieliku analoogia: õiekattele vastab eredate kõrglehtedega üldkatis, tolmukkonnale isasõied, emakkonnale üksik emasõis. Sellist nähtust, kus evolutsioonis on pärast teatavate organite reduktsiooni tekkinud uus analoogiline



Joonis 342. *Euphorbia lathyris*:
1 — õisik — tsüaatium; *2* — avanev vili.

moodustis, mis täidab kõrgemal tasemel samu ülesandeid ja on väliselt samakujuline, on nimetatud superevolutsiooniks. Superevolutsioon on ilmekaks näiteks arenemise spiraalsusest looduses.

Piimalillelistel võime superevolutsiooni jälgida ka lehtede muundumises. Enamasti on piimalillelistel lehed kitsad, jagamatud, harvem sõrmlõhised lihtlehed (*Ricinus*) või sõrmjad liitlehed (*Hevea*, joonis 341). Mõnel troopilisel liigil (näiteks perekonnas *Phyllanthus*, joonis 343, *1*) on lehed märksa kahanenud ja lehistunud võrsed meenutavad seetõttu sulgjaid liitlehti, üksiklehed aga lehekesi. Aafrika kuivades piirkondades kasvavatel liikidel on lehed täielikult kadunud, varred on aga vett säilitavaiks ja assimileerivaiks elundeiks paksenenud, nagu kaktustelgi, millega vegetatiivsete osade sarnasus on hämmastav (näiteks *Euphorbia canariensis*). Lehetaolise organi taastumist — nüüd juba varrest, fülloklaadina — võime jälgida samas perekonnas *Phyllanthus* (joonis 343, *2*); ainult õite tekkimine nende süstjate assimileerimisorganite küljes näitab veenvalt nende uusteket varrest.

Piimalilleliste sugukonnas on palju kasulikke taimi, vaatamata piimmahla mürgisusele, mis teeb rohtsed liigid kariloomadele kõlbmatuks või isegi ohtlikuks. Eestiski kasvavad piimalilled (*Euphorbia cyparissias* jt.) on väga mürgised (ka inimestele), rääkimata siis noolemürke andvaist Ameerika liikidest (*Hippomane mancinella*).



Joonis 343. Lehtede evolutsiooni näiteid piimalillelistel:
1 — väikesed lihtlehed (*Phyllanthus niruri*);
2 — fülloklaadid asendamas lehti (*Phyllanthus speciosus*).

Õlitaimedena on tuntud eelkõige tungpuud (Indoneesia *Aleurites moluccana* ja Lõuna-Hiina *A. fordii*), mis annavad kõrgeväärtuslikku tehnilist toorainet lakkide valmistamiseks. Tehnilise õlina on tähtis ka riitsinusõli ehk kastoorõli Aafrika riitsinuselt (*Ricinus communis*). «Riitsinus», samuti krootonõli on tugevate lahtistitena kasutatavad meditsiinis (farmaatsias nimetatakse neid vastavalt *Oleum Ricini* ja *O. Crotonis*). Krooton (*C. eluteria* Bahama saartel) annab veel nn. kaskarillikoort (*Cortex Cascarillae*). Ka vaigutaoliselt kleepuvat ja kuivavat piimmahla (*Euphorbium*) kasutatakse ravimina (*E. resinifera*). Piimmahl, tulel venivaks toorkautšukiks (lateksiks) kalgendatuna, teeb selle sugukonna majanduslikult õige väärtuslikuks. Eelkõige tuleb selles seoses nimetada Lõuna-Ameerika hevea perekonda, mis annab kummitööstusele lõviosa looduslikust kautšukist. Brasiilia hevea (*Hevea brasiliensis*) on üldiselt tuntud kautšukipuu nime all; sellest ja lähedastest liikidest saadakse nn. parakautšukit (Para sadama järgi Amasoonase suudmes). Väärtuslikku toorkautšukit annavad ka perekonnad *Manihot* (ceara-kautšuk), *Sapium* jt.

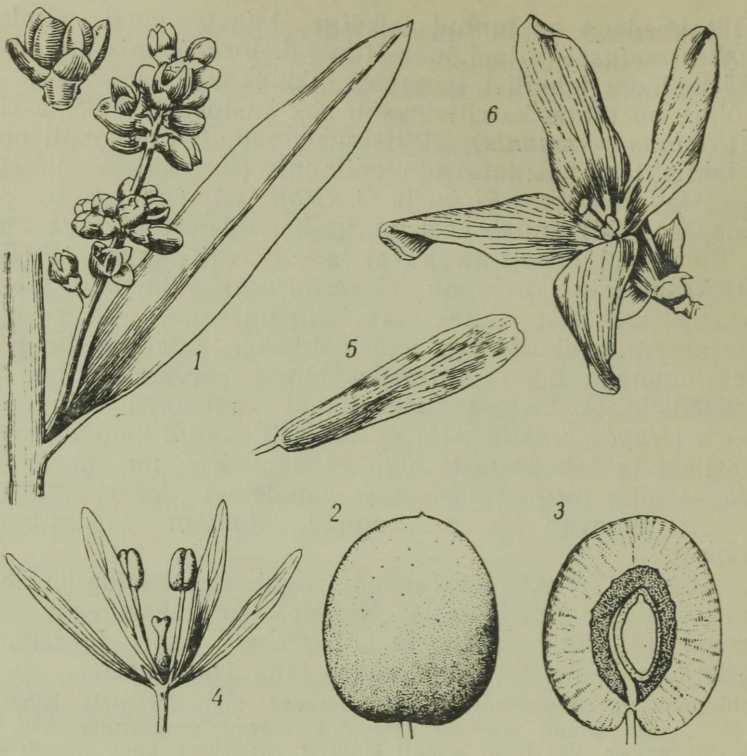
Üllatav on sellest mürktaimede sugukonnast leida ka üht tähtsamat troopiliste maade toitjat. Nimelt kasutatakse maanioki ehk kassaava (*Manihot utilissima*, *M. dulcis*) suuri juuremugulaid köögiviljana ja neist valmistatakse jahu (tapiokat).

Pukspuulised (***Buxaceae***) on lähendatavad piimalillelistele kahesuguliste õite tõttu, kus samuti isasõied (P4 A4) võivad grupeeruda ühe emasõie (P5-6 G3) ümber. Vili tekib samuti kolmest viljalehest, kuid avaneb kuprana. 60 peamiselt lähistroopilist igihaljast liiki. Tähelepanu väärib lehtedelt pohla meenutav harilik pukspuu (*Buxus sempervirens*), mis Taga-Kaukaasias kasvab 4 meetri kõrguseks puuks, meil aga säilib kera- ja ilupõõsana või madala hekina kasvatatuna ületalve vaid lume kaitse all. Kollane pukspuupuit on hinnatud oma erakordse kõvaduse ja tiheduse poolest.

Selts ligustrilaadsed — *Ligustrales* (*Oleales*)

Üks sugukond — **õlipuulised** (***Oleaceae***) seltsi tunnustega: aktinomorfne neljatsükliline õis ainult kahest viljalehest. Esineb ühesugulisi ja katteta õisi. Õisik — pööris. Lehed lihtsad või sulgjad, vastakud, harvem männaselised. Puud või põõsad, ligi 600 liiki.

Üldise kujutluse õie ehitusest selles seltsis annab meile harilik sirel (*Syringa vulgaris*). Normaalselt neljatine helevioletne kroon on pika putkega, milles peituvad tolmukad. Vili on kaheks osaks pakatav kupar. Peale Balkanilt pärineva hariliku sireli, mida kasvatatakse meil ammu ja ka mitmesuguste aedvormidena (valged kuni tumepunased õied, täidisõied), leidub meie aedades ka teisi, isegi Kaug-Ida päritoluga sireleid. Põõsastaradena kasvatatav harilik liguster (*Ligustrum vulgare*) erineb sireleist lühemaputkelise valge õie ja lihaka vilja poolest. Märksa erine-



Joonis 344. Õlipuulised:
1 — õlipuu (*Olea europaea*) õied; *2* — selle luuvili; *3* — vili pikilõikes; *4* — õissaare (*Fraxinus ornus*) õis; *5* — selle tiibvili; *6* — *Forsythia suspensa* õis. (Wettsteini j.)

vana näib aga suurte kollaste õitega forsüütia (*Forsythia*), mis õitseb kevadel enne lehtimist, kuid ei ole meil kahjuks täiesti talvekindel (joonis 344, *6*). Ka subtroopilistel lõhnavatel jasmiinidel (*Jasminum*), mis annavad jasmiiniõli, on kollased varapuhkevad õied.

Sugukonna nimitaim harilik õlipuu ehk oliivipuu (*Olea europaea*) on Vahemeremaade tähtsamaid kultuurtaimi. Õlipuu kasvab haralise põõsaspuuna väikestes saludes. Lehed on vastakud, lihtsad, jäigad. Õied on väikesed, valged. Lihakas õlirohke luuvili oliiv meenutab väikest ploomi (joonis 344). Oliiviõli (ka provanksõli) on väärtuslikumaid toiduõlisid, mida on kasutatud juba eelajaloolistest aegadest peale, tihti ka usukultuslikel («võidmine»), hügieenilistel ja meditsiinilistel eesmärkidel (*Oleum Olivarum*).

Eesti floora ainus selle sugukonna esindaja on suur metsapuu harilik saar (*Fraxinus excelsior*), liigirohke perekonna kõige

kaugemale põhja ulatuv esindaja. Eestis, oma levila põhjapiiril, kannatab ta raiestikel sageli külmakahjustuste läbi. Vastandina eespool nimetatuile on saar tuultolmleja ja tal võib leida mitmesuguseid õisi: kahe tolmukaga isasõisi, kahesugulisi õisi ja harva ka emasõisi. Ühe seemnealgme kadu kahest on viinud üheseemnelise pähklikese kujunemiseni. Viimane on varustatud kuivades veidi keerduva lennutiivaga. Seega näeme õlipuuliste sugukonna viljade evolutsioneerumist avaviljast üle marja ja luuvilja üheseemnelise tiibviljani. Saartel on suured paaritusulgjad liitlehed (erandiks Lõuna-Euroopa õissaar, *F. ornus*) ja laiuv võra. Kasvukohana eelistavad saared viljakaid laialehiseid ja lodustuvaid metsi. Saarepuit on kõva, kauni tekstuuriga ja hinnatav tarbepuiduna.

Selts emajuurelaadsed — *Gentianales*

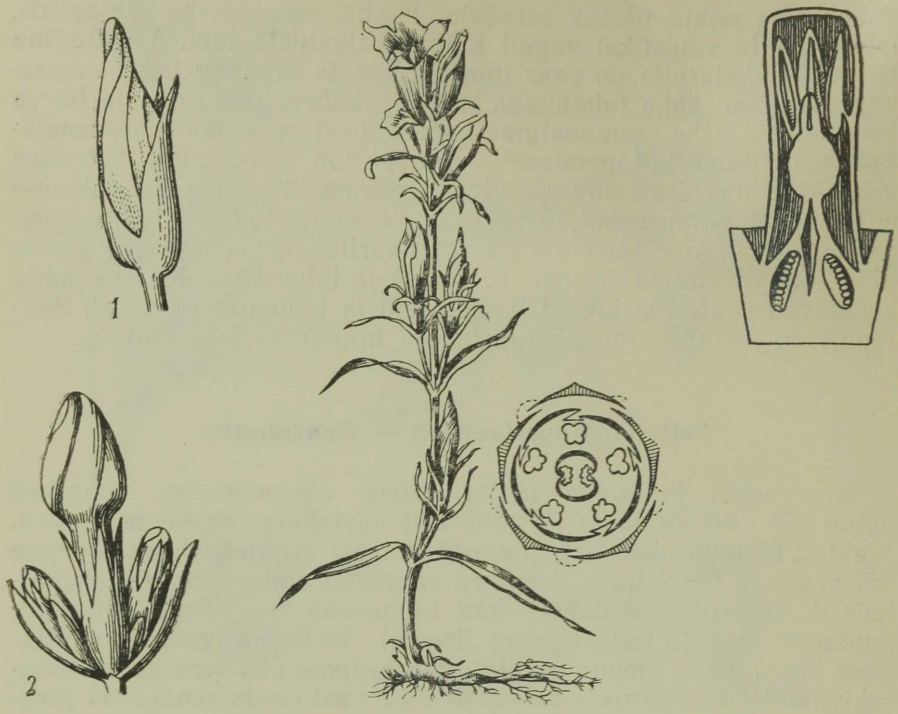
Siia seltsi kuuluvad neljaringilise, aktinomorfse, enamasti nelja- või viietise õiega ja valdavalt vastakute lehtedega taimed. Sigimik ülemine, koosneb enamasti kahest viljalehest, parakarpne või peaaegu lahklehine. Seemned enamasti endospermiga, ühekattelised. Oluliseks anatoomiliseks tunnuseks on niine esinemine puiduosa sees (interksülaarne floeem). Iseloomulik on kroonitipmete keerdumine õiepungas. Iga kroonitipme üks serv katab katusekivilaadselt naabruses olevat ja selle vastasserv omakorda järgmist (sellest varasem seltsinimi — *Contortae*, joonis 345).

Emajuurelaadsed koos järgnevate seltsidega (*Lamiales, Scrophulariales*) põlvnevad tõenäoliselt ühistest lahk-kroonlehistest eellastest.

Emajuurelised (***Gentianaceae***) on enamasti terveservaliste lihtlehtedega, abilehtedeta rohttaimed. Õied korrapärased, neljatised või viietised, enamasti suured ja eredavärvilised, üksikult või ebasarikjates õisikutes. Tolmukad vahelduvad kroonitipmetega. Emakas ühe-, harva kahepesalise ülemise sigimikuga. Vili — hulgaseemneline, lõhedega avanev kupar, harva mari.

Sugukonda kuulub üle 1000 liigi ligikaudu 70 perekonnast, mis on levinud üle kogu maakera. Enamik perekondi ja paljud liigid aga on väga piiratud levilaga. Sugukonna põhilisteks levikukolleteks on mägismaad, tasandikel esineb emajuureliste liike suhteliselt vähem. Mitmesuguste glükosiidide suure sisalduse tõttu on mitmed selle sugukonna liigid tuntud ravimtaimedena nii rahvakui ka teaduslikus meditsiinis.

Liigirikkaim on emajuure (*Gentiana*) perekond (umbes 500 liiki). Emajuured levivad põhjapoolkera mägistes piirkondades (väljaspool troopikat) ja Andides. Nõukogude Liidus esineb 93 liiki. Nad on suurte, enamasti sinakate, harvemini kollaste lehterjate õitega (joonis 346). Kesk-Euroopas ja Karpaatides kasutatakse jämeda risoomiga liike (*G. lutea*, *G. punctata*) ravimtaime-



Joonis 345. Õiekrooni keerdumine:
1 — kollasel emajuurel (*Gentiana lutea*); *2* — harilikul maasapil (*Centaurium umbellatum*).

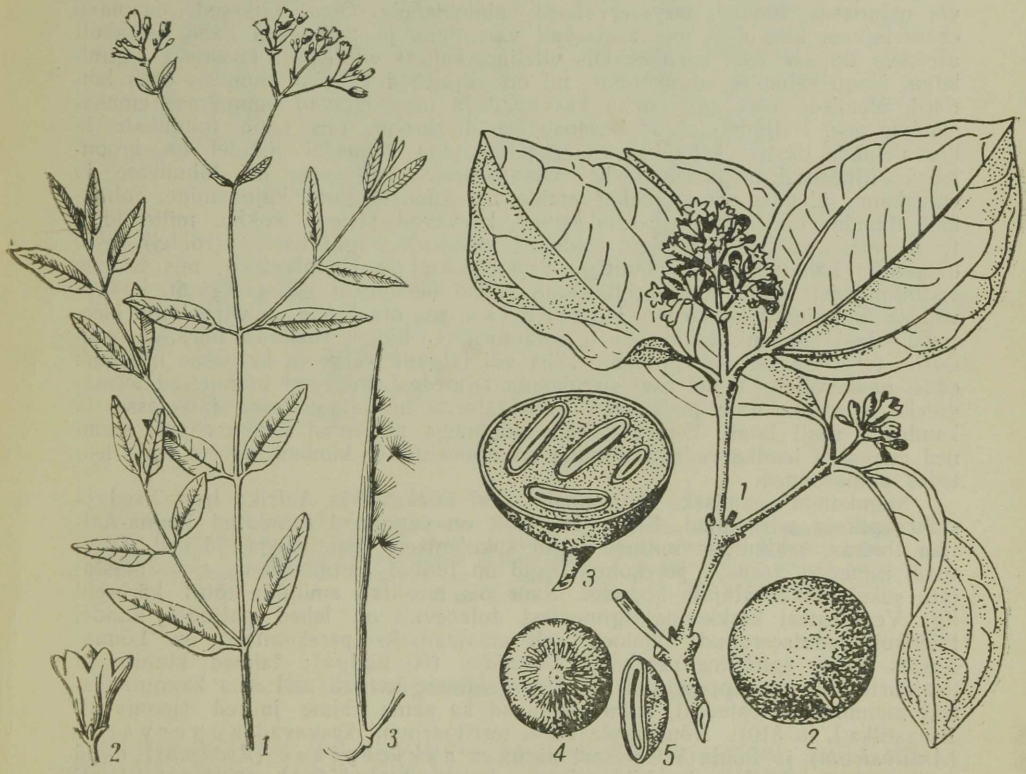
Joonis 346. Sinine emajuur (*Gentiana pneumonanthe*):
taim ja õie diagramm.

Joonis 347. Pikilõige koerakooluliste õie alumisest osast
(näha ühesuudmeline, kuid kahe sigimiku ja kaelaga emakkond).

dena (*Radix Gentianae*) või toniseeriva vahendina (risoomikeedis). Eestis esinevatest liikidest olid varem ravimtaimedena kasutusel (praegu looduskaitse all olev) sinine emajuur (*G. pneumonanthe*) ja südame-emajuur (*G. cruciata*). Ravimtaimedena on kasutatavad ka Lääne-Eesti randniitudel kasvav roosaõieline väike maasapp (*Centaurium pulchellum*) ja kogu Eestis kuivadel nõlvadel ning raiestikel esinev harilik maasapp (*C. umbellatum*). Sooservades ja veekogude kallastel esineb kolmetiste lehtedega ning tihedas õisikus paiknevate valkjasroosade õitega ubaleht (*Menyanthes trifoliata*). Et ubalehel puudub puiduosas niin, lehed ei asetse mitte vastakult, vaid vahelduvalt ja õiekroonitipmed on sirged, mitte keerdunud, eraldatakse

ubaleht mõnes süsteemis koos mõnede teiste perekondadega eraldi sugukonnaks *Menyanthaceae.*

Koerakooluliste (***Apocynaceae***) sugukonda kuulub üle 140 perekonna ligi 1100 liigiga. Siin domineerivad puitunud varrega roni- ja vääntaimed, puhmastaimed ja põõsad, kuna rohttaimi ja puid esineb suhteliselt vähe. Omapärane on selles sugukonnas kahest viljalehest koosneva emakkonna ehitus (joonis 347). Viljalehed on emaka suudmeosas kokku kasvanud, moodustades sageli mitmesuguseid kohastumisi risttolmlemise soodustamiseks. Mõnedel perekondadel võivad viljalehed kokku kasvada ka emaka alumises osas ning moodustada kahe- või ühepesalise sigimiku. Suuremal osal perekondadest jäävadki nad aga lahtisteks ja tekib kaheosaline sigimik. Ka tolmukate asend ning kinnitusviis soodustavad risttolmlemist. Vili on kas lihakas, marjataoline või piklik kupar, seemned sageli lendkarvadega (joonis 348). Sageli esinevad lülitud piimasooned. Mõnedest Aafrika liaanidest (*Landolphia*, *Clitandra*) saadakse kautšukit; Kesk-Aasias, Nõukogude Liidu Euroopa-osas ja Lääne-Euroopas esinevat siberi koerakoolu (*Apocynum sibiricum*) ja Ameerikas esi-



Joonis 348. Koerakool (*Apocynum* sp.):
1 — varre ülaosa; *2* — õis; *3* — vabanevate seemnetega vili.

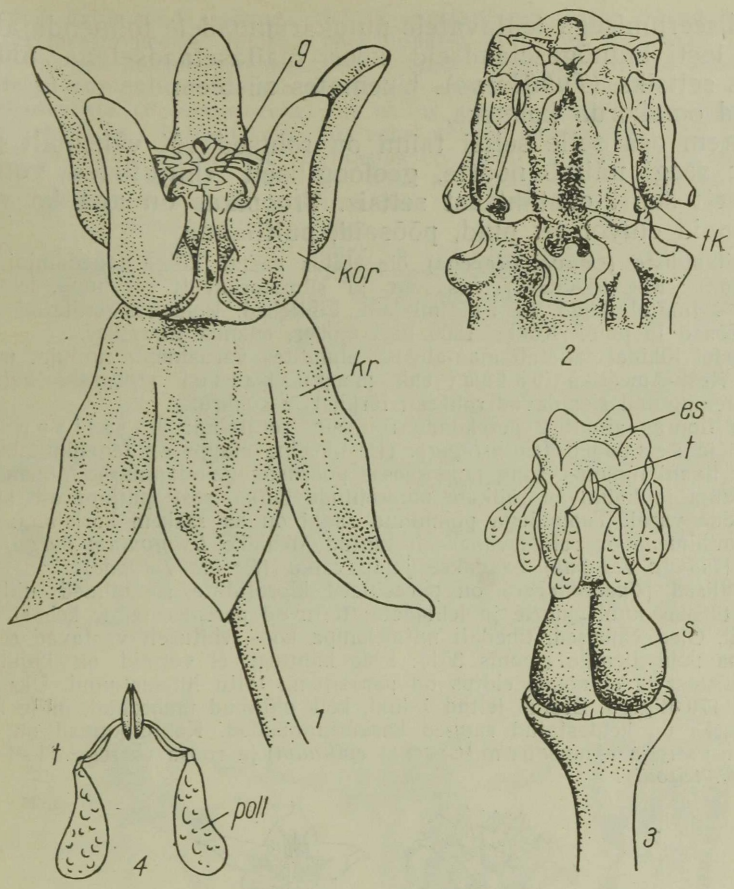
Joonis 349. Strühniinipuu (*Strychnos nux-vomica*):
1 — õitsev oks; *2* — vili; *3* — sama läbilõikes; *4* — seeme; *5* — sama läbilõikes. (Karsteni j.)

nevat kanep-koerakoolu (*A. cannabinum*) aga kasutatakse kiutaimena. Väga vajalikke südamehaiguste ravimeid saadakse Lääne-Aafrikas esineva strofandi (*Strophanthus hispidus*'e ja *S. kombe*) seemnetest (*Semen Strophanti*). Eestis kasvatatakse aedades ja kalmistuil igihalja (*Vinca*) liike. Toataimena on tuntud Vahemeremaades kasvava mürgise oleandri (*Nerium oleander*) rikkalikult õitsevad valge-, kollase- või punaseõielised sordid.

Siia seltsi kuuluvatest sugukondadest väärib märkimist veel väike (100 liigiga) troopiline sugukond ***Loganiaceae***, kuhu kuulub strühniinipuu (*Strychnos nux-vomica*) (joonis 349), mille seemneid (*Semen Strychni*) kasutatakse alkaloid strühniini sisalduse tõttu meditsiinis. Väikesed strühniiniannused erutavad kesknärvisüsteemi ja toniseerivad südant ning silelihaskonda, suured kogused aga on surmavalt mürgised. Taime juurtes sisalduv alkaloid kuraiin on Lõuna-Ameerika indiaanlaste juures juba sajandeid kasutusel noolemürgina kuraare nime all. Kuraiin paralüüsib hingamist reguleeriva närvisüsteemi osa ja silelihastikku. India ja Jaava saarestikus esineva *Rauwolfia serpentina* juured (*Radix Rauwolfiae*) sisaldavad üle paarikümne alkaloidi ja on kasutusel droogina.

Angervarreliste (***Asclepiadaceae***) sugukonda kuuluvad liaanid, kuid esineb ka puid ja rohttaimi ning isegi sukulente. Lehed vastakud, harva vahelduvad või männases, lihtsad, terveservalised, abilehtedeta. Õied väikesed, enamasti ebasarikjates õisikutes, mis asetsevad varretipus ja paiknevad kahe vastakult asetseva tipmise lehe kaenlas. Õis viietine, kahest viljalehest koosneva sigimikuga. Nagu eelmises sugukonnas, nii on viljalehed ka siin alumises osas lahtised, ülemises osas aga kokku kasvanud ja moodustavad omapärase emakasuudme pea. Paljudel juhtudel esineb õies lisakroon, mis tekib tolmukate ja kroonlehtede osalise kokkukasvamise tulemusena. Mõnedel liikidel on kroonlehed kujunenud nektaariumideks. Omapäraseks nähtuseks on tolmukate ja emakkonna ülemise osa kokkukasvamine, nn. günosteegiumi kujunemine. Tolmukad, liibudes tihedalt vastu emakasuuet, kasvavad sellega kokku, mille tõttu tekib omapärane viiekandiline, roideline moodustis. Igal kandil (roidel) tekib omakorda kahejätkeline lisanditega translaator (joonis 350), mis talitleb risttolmlemist soodustava mehhanismina. Kui õies tekib günosteegium, kleepuvad ka tolmuterad kokku polliiniumiks; see omakorda on varustatud kleepuva jalakesega, mis liibub ühe translaatorijätke külge. Tekkinud haraline moodustis takerdub kergesti putukate keha või jalgade külge ja kantakse niimoodi edasi naaberõitele. Teisel osal sugukonna taimedest ühinevad tolmuterad tetraadideks, mis omakorda pudenevad translaatorite lusikataolistesse jätketesse ja kanduvad sealt laiali. Esinevad kahe poolmega avanevad kukkurviljad, seemned enamasti lendkarvadega. Puidus on niinekiudude kimbud, varres ning lehtedes piimasooned.

Sugukonna peamiseks esinemisalaks on Euraasia ja Aafrika troopilised ja subtroopilised piirkonnad. Eriti rikkalikult on sugukond esindatud Lõuna-Aafrika flooras, sealhulgas mitmed liigid sukulentsete tunnustega. Mõned Kapimaal esinevad *Stapelia* perekonna liigid on tuntud ilutaimedena asjaarmastajate sukulendikasvatajate kogudes. Suur õis meelitab amiinide tõttu kärbseid ligi. Veevaestest keskkonnatingimustest tulenevalt on lehed paljudel liikidel täielikult redutseerunud. Ökoloogiliselt omalaadseks perekonnaks on Lõuna-Aasias esinev epifüütne perekond *Dischidia* (50 liigiga); taimed kinnituvad lisajuurte abil puukoorele. Vett ja mineraalaineid saavad nad oma kannutaolistest muundunud lehtedest, kuhu suubuvad ka sama taime juured (joonis vt. Botaanika I, lk. 310). Nõukogude Liidu territooriumil kasvavad angervarre (*Antitoxicum*) ja Põhja-Ameerikast pärineva askleepiase (*Asclepias*) liigid (viimased on Nõukogude Liidu Euroopa-osas tuntud umbrohtudena). Eesti läänesaartel kuivades lehtmetsades ja võsastikes ning kinkudel esineb mürgine lood-angervars (*Antitoxicum officinale*). Dekoratiivse toataimena kasvatatakse meil vahalille (*Hoya*) perekonna liikidest vänduva varrega *H. carnosa*'t ja põõsasjat *H. bella*'t. Mõlematel liikidel paiknevad pisikesed, vahajad, väga dekoratiivsed õied kännasõisikutes mitmeaastastel, ainult õisi kandvatel lühivõrsetel.



Joonis 350. *Asclepias cornuti*:
1 — õis; *kr* — kroon; *kor* — lisakroon; *g* — günosteegium; *2* — õis pärast tupe, krooni ja lisakrooni eemaldamist (näha tolmukatest *tk* ja emakast koosnev günosteegium); *3* — sama pärast tolmukate eemaldamist, *t* — translaator sellele kinnituvate polliiniumidega, *s* — sigimik; *es* — emakasuue; *4* — translaator polliiniumidega (*poll*).

Selts inimnõgeselaadsed — *Lamiales*

Seltsis loetakse õie algkujuks viietist, aktinomorfset, nelja ringiga õit: tupp (tihti liitlehine), kroon (alati liitlehine), tolmukad (säilinud väline ring) ja emakkond liitunud kahest kuni viiest viljalehest, ülemine ühe emakakaelaga). Sellest õiest on mitmeid üleminekuid sügomorfsusele ja sellega seoses krooni, mõnikord ka tupe kuju huuljaks muutumisele ja tolmukate arvu neljani või isegi kaheni kahanemisele. Sügomorfsus on seotud

spetsialiseerumisega teatavatele putukarühmadele tolmendajatena. Varem loeti iminõgeselaadseid koos mailaselaadsetega ühiseks suureks seltsiks (*Tubiflorae*). Uuemates süsteemides on *Lamiales* jaotatud omakorda kolmeks.

Suurem osa selle seltsi taimi on rohtsed või vähemalt poolpõõsad; seegi näitab noorte, geoloogiliselt «hiljutiste» vormide suhteliselt suurt osatähtsust seltsis. Troopikas on aga ka vanapärasemaid eluvorme: puid, põõsaid, puitliaane.

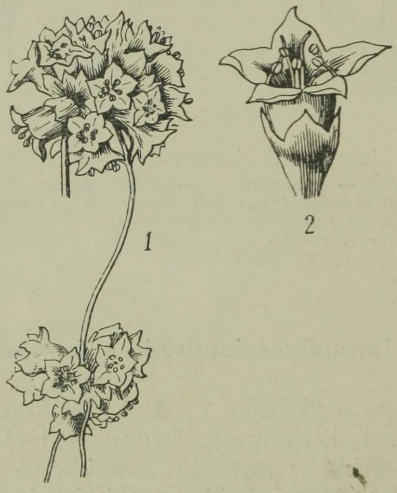
Kassitapuliste (***Convolvulaceae***) õie ehitus vastab kõige sagedamini seltsi lähtevalemile: K5C(5)A5G(2). Õis suur ja silmatorkavalt värvunud, lehterjas. Putuk- või lindtolmlejad, ka isetolmlejaid. Lihtlehed. Rohkesti ronitaimi, vähemikus põõsad ja puud. Kokku 1500 liigi ümber, enamik troopikas.

Paljudel liikidel talletub maa-alustes elundites varuaineid; tuntuim mugultaim on Kesk-Ameerika b a t a a t ehk m a g u s k a r t u l (*Ipomoea batatas*), mille juuremugulad sisaldavad rohkesti tärklist ja suhkrut.

Eesti flooras ainult 2 perekonda rohtseid ronitaimi: k a s s i t a p p (*Convolvulus*) ja s e a t a p p (*Calystegia*). (Eestikeelne «tapp» on tegelikult humala või üldse liaani nimetus, ning pole seoses pöördsõnaga «tapma»). Mõlemad on laia levikuga ja kuuluvad tülikate umbrohtude hulka, sest paljunevad kiiresti juuretükkide varal. Tappudega põimunud saaki on ka raskem koristada.

Ravimtaimena on rahvusvaheliselt tuntud Mehhiko *Exogonium purga*, mille juurtest (*Tubera Jalapae*) saadakse jalapavaiku (*Resina Jalapae*).

Võrmilised (***Cuscutaceae***) on parasiitsed klorofüllita ronitaimed niitpeene varrega, täiskasvanult juurte ja lehtedeta; toituvad peremeestaime kehast haustorite abil. Õied väikesed, tihedalt mitmekaupa koos, ehituselt vastavad eelmise sugukonna põhivalemile (joonis 351). Pole kahtlust, et võrmid on kujunenud kassitapulistest ja et nende ehitus on parasitismi tõttu lihtsustunud. Üks perekond ligi 170 liigiga. Eestist leitud 7 liiki, kõik ohtlikud umbrohud, mille leviku takistamiseks on kehtestatud ranged karantiininõuded. Kahjulikumad on rohekaskollase varrega l i n a v õ r m (*Cuscuta epilinum*) ja roosa varrega r i s t i k u v õ r m (*C. trifolii*).



Joonis 351. Liivatee võrm (*Cuscuta epithymum*):
1 — vars kahe õisikuga; *2* — üksik õis.
(Wettsteini j.)

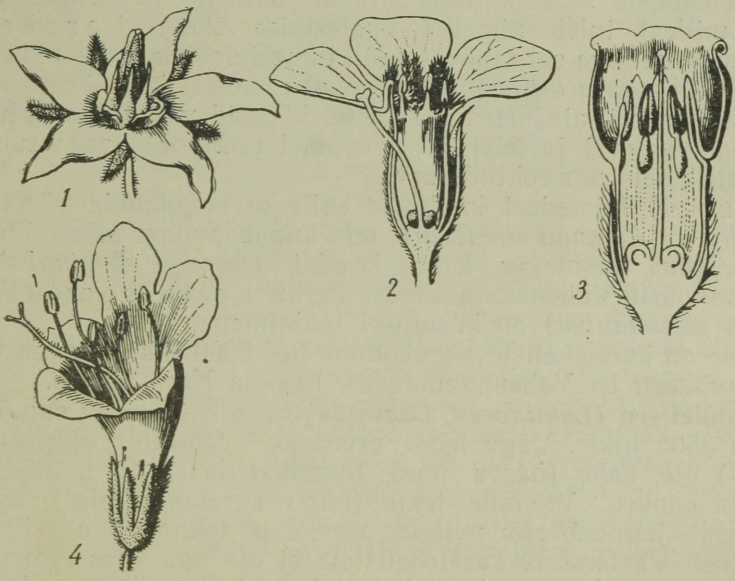
Võrmid paljunevad seemnete abil ja vegetatiivselt, varte väändudes üha uutele peremeestaimedele. Idulehti pole. Idanemisel väljub kõigepealt idujuur, siis iduvars, mis hakkab peremeestaime otsima; niipea kui see on leitud, kärbub juur ja edasine kasv toimub peremehelt saadavate ainete arvel.

Siniladvaliste (***Polemoniaceae***) õie ehitus vastab seltsi lähtevalemile — ainult viljalehti on tavaliselt kolm. Õis vahel nõrgalt sügomorfne. Ligi 270 liiki, peamiselt rohttaimi Ameerikast, Euraasias on laialt levinud vaid perekond sinilatv (*Polemonium*), mille üks liik (*P. coeruleum*) esineb ka Eestis. Perekonda iseloomustavad sini-violetsed õied tipmistes pööristes, paaritusulgjad liitlehed. Vili — kolmeks jagunev kupar.

Ilutaimena kasvatatakse meil Ameerika leekkille ehk floksi (*Phlox*).

Väike **vesileheliste** *sugukond* (***Hydrophyllaceae***) on seltsi lähtevalemile vastava õieehitusega; viljalehti kaks. Põhja-Ameerikas 275 liiki. Meil kasvatatakse mee- ja söödataimena keerispead (*Phacelia tanacetifolia*). Nimi tuleneb sugukonnale iseloomulikust õisikutüübist.

Karelehelised (***Boraginaceae***) on eestikeelse nime saanud vahelduvatest karedakarvalistest lihtlehtedest. Isoloomulik on ka keerisõisik. Õie ehitus viietine või neljatine, kroonineelus sageli soomused, mis katavad sissepääsu putke, tolmukate juurde. Sigimik ülemine, kahest viljalehest, jaguneb edasi arenedes neljaks osaks, igas osas üks seemnealge. Hiljem iga pesa kummub välja ja kujuneb neljaosaline, nelja osapähklikesega jaguvili. Pähklikestel võivad täiendavalt tekkida konksjad karvad, mis soodustavad haakumist loomade külge (epizoohooria, näit. lõosilmal, *Myosotis*),



Joonis 352. Kareleheliste õisi:

1 — Borago officinalis, ratasjas õiekroon; *2 — Anchusa italica*, putke ja äärisega õiekroon; *3 — Symphytum offinale*, torujas (putkega) õiekroon; *4 — Echium vulgare*, kahehuuleline õiekroon. (Bailloni j.)

või lihakad lisemed, mis meelitavad ligi sipelgaid (mürmekohooria, näit. kopsurohul, *Pulmonaria*). Perekond *Lithospermum* (rusujuur) on teadusliku nime saanud läikivatest kivikesetaolistest pähklikestest.

Karelehelised demonstreerivad ilmekalt õie kohastumisi putuktolmlemise täiustumisel (joonis 352). Õied on roosakad, violetsed kuni taevasinised (olenevalt antotsüaniinide reaktsioonist rakumahlas), kusjuures see värvus võib õitsemisaja kestel muutuda. Näiteks kevaditi salumetsades õitseval kopsurohul on õis algul roosa, siis sinine, hiljem jällegi roosa; samal perekonnal, samuti imikal (*Anchusa*), esineb ka heterostüüliat. Enamikus aktinomorfsete õite kõrval näeme samas sugukonnas ka nõrgalt sügomorfseid, nelja väljaulatuva tolmukaga õisi (ussikeel, *Echium*).

Suur lõosilmade perekond on laialdaselt tuntud («meelespealill», «ära-unusta-mind»). Soo-lõosilm (*M. palustris*) on tavalisemaid taimi niisketel niitudel. Õiekroon on enne avanemist roosakas, siis sinine, keskel kollaste mühksoomustega neelus. Nagu enamikul selle sugukonna mitmeaastastest liikidest, on lõosilmadel pikad tugevad risoomharud, mille varal toimub uuenemine. Alpitaimele omaste suurte õitega on alpi lõosilm (*M. alpestris*), mis on saanudki paljude aedvormide eellaseks. Vastupidi, pisikesi õisi ja tugevnevat karvasust näeme perekonna kserofiilseil liikidel, näit. liiv-lõosilmal (*M. micrantha*).

Kareleheliste seas on rohkesti umbrohtusid ja prügipaikade taimi, millest tuleb nimetada helesinise õiega karukeelt (*Lycopsis*), sellega sarnanevat, kuid tumesinise õiega harilikku imikat (*Anchusa officinalis*), eespool nimetatud ussikeelt, rusujuurt ja lõosilmi, aiaäärtes kasvavaid kõrgeid varemerohtusid (*Symphytum*) ja teisi; mida enam lõuna poole, seda suurem on kareleheliste umbrohtude arv.

Kasulikest taimedest kuuluvad sellesse sugukonda värvitaim alkanna (*Alkanna tinctoria*), mis annab punast alkanniini, ja vürtsitaimena kasutatav kurgirohi (*Borago officinalis*) — mõlemad pärit Vahemeremaadest. Peruu heliotroop (*Heliotropium peruvianum*) on kasutusel toataimena.

Üldse on kareleheliste sugukonnas ligi 2000 liiki, enamik troopikas, rohkesti ka Vahemeremaades, Ees- ja Kesk-Aasias.

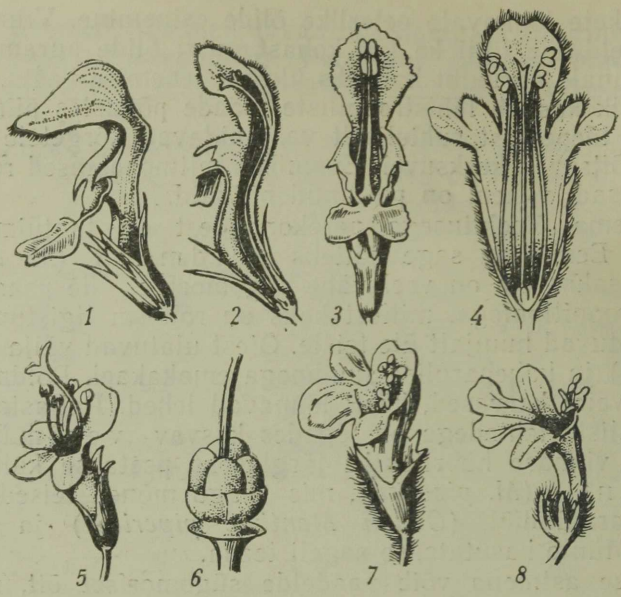
Huulõielised (***Lamiaceae***, ***Labiatae***) on seltsi suurim sugukond (umbes 3500 liiki). Väga hästi eristatav eranditult sügomorfse (huulja) õie, kahe (harva ühe) tolmukatepaari ja neljajaguse sigimiku poolest. Viimane tekib (nagu karelehelistelgi) kahest viljalehest, jaguneb siis neljaks pesaks ja tekitab 4 osavilja — pähklikest. Vastandina karelehelistele ei ole aga vars siin mitte ümmargune, vaid neljatahuline, ja lehed ei ole vahelduvad, vaid paariti ristvastakud. Õite arv ja õieraod on redutseerunud, nii et õied paiknevad ebamännastena või paarikaupa varresõlmedes, tihti võsutippudesse kuhjunult. Keemiliselt iseloomustab sugu-

konda rohkete lõhnavate eeterlike õlide esinemine. Viimast omadust vaadeldakse tihti ka kui kohastumist: õlide auramisel tekib lehtede pinnale aurukiht kaitseks ülekuumenemise vastu. Huulõieliste enamik kasvab lähistroopiliste maade põuastes piirkondades ja nad on tõepoolest suhteliselt vastupidavad kõrgetele temperatuuridele, õitsevad kesksuvel. Enamikus mitmeaastased rohttaimed ja poolpõõsad, vähem on puitunud põõsaid.

Algelisema õieehitusega perekondadest on tuntuim münt (*Mentha*), Eestis on sage näiteks põldmünt (*M. arvensis*). Mündi roosakas õis on veel vähe sügomorfne, viie peaaegu ühesuuruse kroonitipmega, millest kaks on rohkem ligistunud, pikemad ja ulatuvad huuljalt üle teiste. Õiest ulatuvad välja tolmukad (neid on 4) ja kaheharulise suudmega emakakael. Põldmündil on munajad, veidi karvased, hästi lõhnavad lehed. Paljaste ja tugevamalõhnaliste lehtedega on jõgedes kasvav vesimünt (*M. aquatica*); viimase hübriidseks järglaseks peetakse kultuurtaime piparmünti (*M. piperita*), mis (nagu mõned teisedki liigid) annab piparmündiõli (*Oleum Menthae piperitae*) ja raviainet mentooli. Münte kasutatakse sageli teena.

Järgmise astmena võib vaadelda sügomorfset õit, millel on välja kujunenud ainult üks huul, nimelt alahuul, mille algmeid on märgata juba müntidel. Siia kuuluvad Eesti looduses vähe silmapaistvad perekonnad akakapsas (*Ajuga*) looduskaitse all oleva liigiga (*A. pyramidalis* Sõrvest) ja tarinõges (*Teucrium*). Madalaid akakapsaid kasvatatakse siniste õite ja laiade lehtede pärast kiviktaimlais.

Huulõieliste tüüpilist kahehuulelist õieehitust võimaldab hästi tundma õppida tavaline aiaäärne taim valge iminõges, ka emanõges (*Lamium album*), nõgesetaoliste, kuid mitte kõrvetavate karvaste lehtedega ja silmapaistvate valgete õiekroonidega, mida lapsed nektari tõttu meelsasti imevad (siit nimigi). Õietupp on liitlehine, viie terava tipmega, mis hoiduvad veidi kahehuulselt eemale (joonis 353). Õiekroon on kokku kasvanud viiest kroonlehest: ülahuul kahest, alahuul kolmest. Ülahuul ulatub kiivritaoliselt üle õie ette, kaitstes õieputke sademete ja tarbetute sissetungijate eest; täiendavaks kaitsetõkkeks on ka õiekrooni sees olev karvade ring. Ülahuule kumeruse all on varjus tolmukapead (2 tolmukat on veidi pikemad, kaks lühemad) ja kaheharuline emakasuue, üks viimase harudest ulatub valminult konksjalt alla. Alahuulel on kaks peamist funktsiooni: ta on platvormiks putukaile, kes laskuvad õiele, ja sellel olevad värvi- või lõhnaviirud juhatavad suunda õienektari poole, mis paikneb toruja putke põhjas. Kuna huulõieliste tolmeldamine on mõeldav vaid pikasuiseliste kiletiivaliste poolt, siis vastab ka huulte vahekaugus ja ülahuule kumerus nende suurusele, nii et tolmukad (või vastavalt emakas) puudutavad parajasti sisseroniva putuka karvast selga. Kõige täiuslikum on kohastumine putuktolmlemisele salveidel (*Salvia*, tah-



Joonis 353. Huulõieliste õisi:
1 — Lamium album; *2* — sama läbilõikes; *3* — sama, ülestõstetud ülahuulega; *4* — *Leonurus* (avatult): *5* — *Thymus*; *6* — sama, emaka alumine osa; *7* — *Melissa*; *8* — *Ajuga reptans*. (Kursanovi j.)

vel XII, *3*), kus üks funktsioneeriv tolmukapea on liigeseliselt ühendatud teise, tühja, klapitaolisega, mis jääb sissetungivale putukale ette ja mille puudutamisel esimene tolmukapea vajub vastu putuka selga; sellise mehhanismi olemasolu on tarbetuks muutnud teise tolmukatepaari (vt. Botaanika I, lk. 365).

Kahehuuleline õis on sugukonnas sagedaim. Selline õieehitus on nii metsataimedel — kollaseõielisel koldnõgesel (*Galeobdolon luteum* ehk *Lamium galeobdolon*) ja tumepunaste õitega mets-nõianõgesel (*Stachys silvatica*) — kui ka põldude ja söötide umbrohtudel, nagu mõnedel teistel iminõgese, nõianõgese ja kõrviku (*Galeopsis*) liikidel, millel õied võivad olla väga mitmesuguse värvuse ja kirjaga. Huulõielisi leidub ka niisketel niitudel (tihashein, *Scutellaria*), karjamaadel (käbihein, *Prunella*), teeservadel ja jäätmail; viimaste taimestikus on madalaid ja roomavaid taimi, nagu maajalg (*Glechoma*), kuid ka suuri harunevaid püsikuid, nagu südamerohi (*Leonurus*), millel on sugukonnale ebatavaline suur sõrmlõhine leht.

Mitmete huulõieliste peamiseks kasvukohaks on kuivad nõlvad, eriti lõunapoolsematele perekondadele. Sellistes tingimustes eelistavad kasvada punemed (*Origanum*), mida kasutatakse vorstirohuna; lausa kseromorfset ilmet omavad aga väikeste jäikade



1. Peloorianähtus helekollasel sõrmkübaral (*Digitalis grandiflora*). (V. Masingu foto.)
2. Suur robirohi (*Rhinanthus serotinus*). (H. Rebassoo foto.)
3. *Salvia glutinosa.* (V. Masingu foto.)
4. *Sanchesia nobilis* (sug. *Acanthaceae*). (V. Masingu foto.)









1. *Veratrum album.* (E. Kuke foto.)
2. *Eremurus robustus*'e õisikud. (V. Masingu foto.)
3. Õitsev *Yucca* sp. (V. Masingu foto.)
4. *Agave americana.* (L. Pootsi foto.)

lehtedega vormirohke nõmm-liivatee ehk kaetisrohi (*Thymus serpyllum*) ja väike nõmmemünt (*Calamintha acinos* ehk *Acinos arvensis*). Mida enam lõuna poole, seda suurem on põuakindlate ja kserofiilsete huulõieliste osatähtsus; steppides on näiteks sagedad salveid ja tuliürdid (*Phlomis*).

Eeterlike õlide tõttu on huulõieliste seas väga palju kasulikke taimi, mida kasutatakse toitude maitsestamiseks, ravimite ja parfümeeriavahendite valmistamiseks või kasvatatakse lihtsalt meeldivate aiataimedena. Nimetame vaid olulisemaid näiteid. Vürtsitaimedest kuuluvad siia tõeline vorstirohi — aedmajoraan (*Majorana hortensis*), tüümian ehk aed-liivatee (*Thymus vulgaris*), aed-piparrohi (*Satureia hortensis*) ja vürtsbasiilik (*Ocimum basilicum*), peale müntide, mida ka selleks otstarbeks kasutatakse. Peale kõigi siin nimetatute on olulisemad ravimtaimed veel melliss (*Melissa officinalis*), iisop (*Hyssopus officinalis*), harilik salvei (*Salvia officinalis*), tähkjas lavendel (*Lavandula angustifolia*) ja rosmariin (*Rosmarinus officinalis*) — kõik Vahemeremaade taimed; vähemas ulatuses kasutatakse ravimina paljusid teisi huulõielisi. Lavendliõli (*Oleum Lavandulae*) ja rosmariiniõli (*Oleum Rosmarini*) kasutatakse ka parfümeerias, samuti patšuli-pogosteemonit ehk patšulipõõsast (*Pogostemon patschouli*). Toataimedena kasvatatakse kirjude lehtede pärast troopilisi kirinõgeseid (*Coleus*) ja plektrantusi (*Plectranthus*).

Raudürdilised (***Verbenaceae***) on lähedased huulõielistele. Tüüpilisel juhul on õied pika putkega, kahehuulelised. Vili luuvili või neljaosaline septitsiidne kupar. 2600 liiki rohttaimi, põõsaid ja puid. Viimastest on kuulsaim ränistunud puiduga suur tiikpuu ehk tekapuu (*Tectona grandis*) Indo-Hiinast. *Avicennia* on madal, laia võra ja hingamisjuurtega mangroovipuu. Raudürt (*Verbena*) on Eestis tuntud vaid värvikaõielise aiataimena.

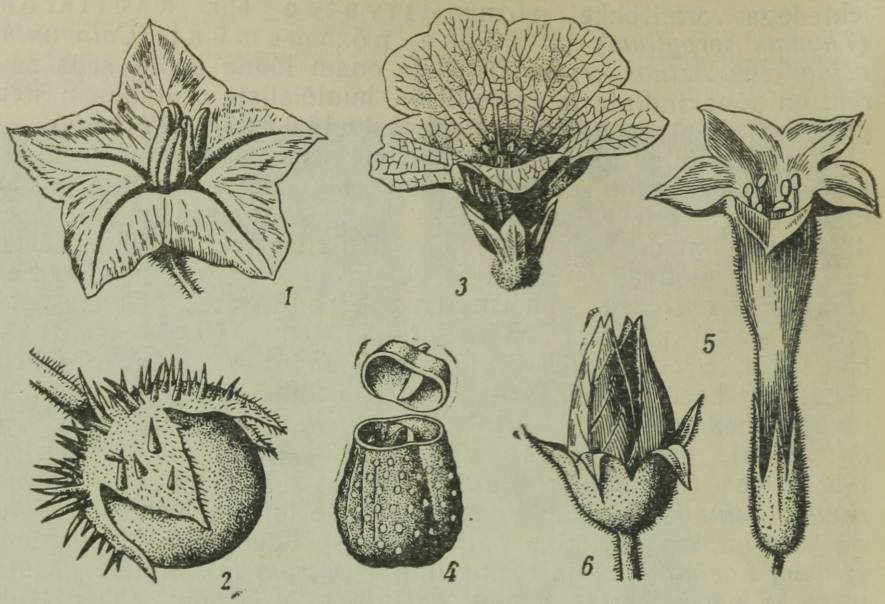
Selts mailaselaadsed — *Scrophulariales*

Õieehituses kohtume siin jällegi aktinomorfse viietise lähtetüübiga ja sellest kujunevate huuljate õitega. Vastandina iminõgeselaadsetele jääb sigimik terviklikuks, ühe- kuni viiepesaliseks; seemneid on palju. Õied paiknevad üksikult või ebasarikjais õisikuis. Vili on kas kuiv kupar või lihakas mari.

Maavitsaliste sugukond (***Solanaceae***) väärib erilist tähelepanu alkaloididesisalduse tõttu, mis tingivad ühest küljest rohtsete osade mürgisuse, kuid teiselt poolt annavad ka väga vajalikke ravimaineid.

Lehed on tavaliselt paljad, kujult lihtsad või mõne sulglehekeste paariga paaritusulgjad. Varre anatoomiliseks iseärasuseks on floeemiosade esinemine bikollateraalsete juhtkimpude säsipoolses küljes.

Mõnedel mitmeaastastel liikidel pakseneb peajuur, näiteks ini-



Joonis 354. Maavitsaliste õisi ja vilju:
1 — *Solanum balbisii* — ratasjas õis; *2* — selle vili (mari); *3* — *Hyoscyamus niger* — kellukjas õis; *4* — selle vili (karp); *5* — *Nicotiana tabacum* — putkjas õis; *6* — selle vili (kupar). (Wettsteini j.)

mese kuju meenutav juur alraunil (*Mandragora officinalis*), mida kasutati vanasti võluvahendina. Teistel võib kujuneda suuri maaaluse varre (stooloni) mugulaid (näiteks kartulil, *Solanum tuberosum*).

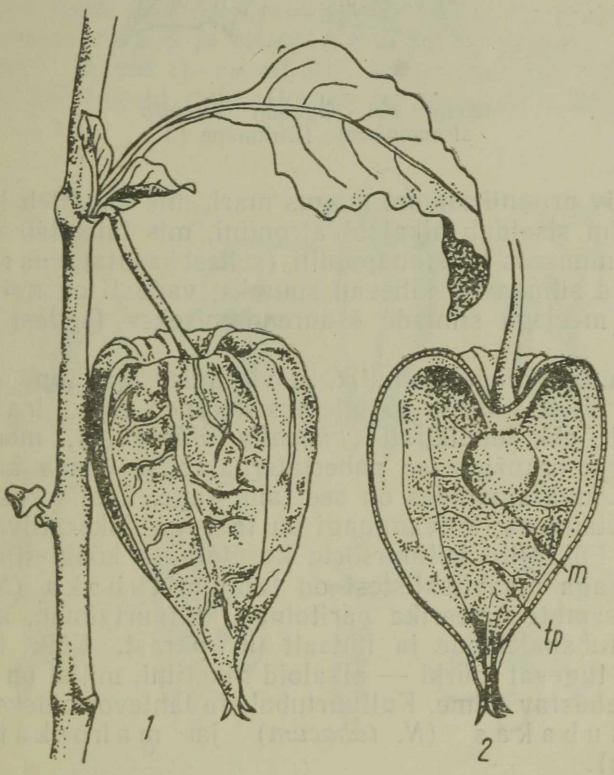
Sugukonna tunnustega tutvumiseks alustame lihakate viljadega taimedest. Nimiperekond maavits (*Solanum*) on seltsile iseloomuliku õieehitusega (joonis 354). Õis on ratasjas, kroon liitlehine, valge, kollakas kuni violetne (kõik need õievärvused on sagedad ka teistes perekondades). Tolmukad on lühikeste niitidega; tolmukapead liituvad ümber emakakaela koonusetaoliselt ja neil on tipus tolmuterade väljumiseks mulgud. Sigimik on kahest viljalehest, mis paiknevad veidi kaldu õie keskjoone (mediaani) suhtes.

Vili on kahepesaline mari, kartulil roheline, koralltomatil (*Solanum capsicastrum*) oranžpunane, tomatil (*Lycopersicon esculentum*) ja harilikul maavitsal (*S. dulcamara*) erepunane, baklažaanil (*S. melongena*) roheline kuni tumevioletne ja mustal maavitsal (*S. nigrum*) must. Neist on ainult kaks (must ja roomav maavits) Eestis pärismaised, esimene on üheaastane umbrohi, teine poolpuitunud ronipõõsas lodudes. Marjad on enamasti ümmargused või veidi piklikud; kurgitaolisteks paisuvad nad India päritoluga köögiviljal baklažaanil, mida kasvatatakse laialdaselt Nõu-

kogude Liidu lõunarajoonides. Koralltomat on Madeiralt pärinev toa- ja laboratooriumitaim (soodus objekt pookekatseteks jm., sest on tugeva regeneratsioonivõimega). Kartulid (neid on looduses palju liike) ja tomat pärinevad aga andiinsest Lõuna-Ameerikast, kus olid igipõlisteks toidutaimedeks; eurooplastele said nad tuttavaks alles pärast Kolumbuse avastusreisi. Mullastiku suhtes vähenõudlikku kartulit, lavades ka tomatit võib kasvatada isegi kaugel põhjas. Kaasajal on kartul maailma peamisi tärklistaimi.

Ameerikast (Mehhikost) pärineb ka suurte roheliste või punaste teravamaiguliste marjadega punapipar ehk paprika (*Capsicum annuum*), mida ekslikult nimetatakse hispaania, türgi või ungari pipraks.

Marju kandvaist maavitsalistest on kõige ohtlikum, kuid ravimtaimena kõige kasulikum must belladonna ehk karumustikas (*Atropa belladonna*), suur põõsataoline püsik, mis Eestissegi on kunagi ravimtaimena sisse toodud, kasvatatakse aedades ja võib metsistuda. Kogu taim on mürgine, eriti aga



Joonis 355. Harilik füüsal (*Physalis alkekengi*):
1 — varre osa lehe ja viljaga; *2* — vili (avatult): erepunane suurenenud tupp (*tp*) ümbritseb marja (*m*). (Lippmaa j.)



Joonis 356. Ogaõun (*Datura stramonium*). (Birkmane j.)

vili — läikiv pruunikasmust magus mari, mis ahvatleb lapsi seda sööma. Taim sisaldab alkaloid atropiini, mis laiendab veresooni, juhasid ja muuseas ka silmapupilli (sellest kasutatavus ravimina). Mürgistatud silmaavad lähevad suureks; vanasti on naised taime kasutanud meelega silmade «suurendamiseks» (sellest liigi epiteet).

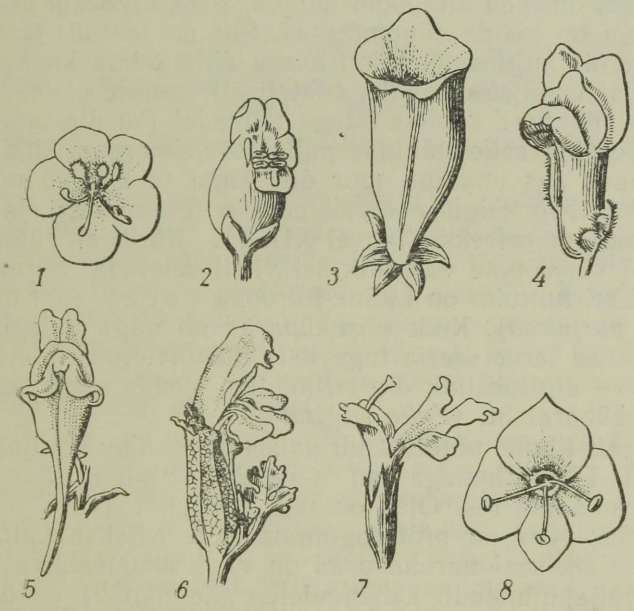
Sugukonnale on iseloomulik, et viljumise ajal tupp ei kahane ega närbu. Eriti suureks ja kilejaks kujuneb tupp harilikul füüsalil ehk juudikirsil (*Physalis alkekengi*), moodustades ümber marja oranžpunase paberlaternataolise õõnsa katte (joonis 355). Lõunarajoonides on see taim sage, Eestis kasvatatakse aedades ilutaimena; kuivanunagi on ta väga dekoratiivne (talvel vaasides). Füüsalite kultuursorte kasutatakse köögiviljana.

Kuivviljaga maavitsalistest on tuntuim tubaka (*Nicotiana*) perekond, samuti Ameerika päritoluga kultuurtaimed, mida kasvatatakse tubakalehtede ja lihtsalt ilu pärast. Kõik taimeosad sisaldavad tugevat mürki — alkaloid nikotiini, millel on väikestes annustes rahustav toime. Kultuurtubakate lähtevormideks on virgiinia tubakas (*N. tabacum*) ja mahorkatubakas (*N. rustica*).

Mürk- ja ravimtaimi leidub ka prügihunnikuil ja jäätmail kasvavate maavitsaliste seas, näiteks koera-pöörirohi (*Hyoscyamus niger*) ja harilik ogaõun (*Datura stramonium*). Esimesel

on nõrgalt sügomorfne määrdunud kollane lillasooneline õiekroon, ebameeldiv lõhn, mis on tingitud rohkete kleepuvate näärmekarvade nõrest, ja kaanega avanevad kahepesalised viljad. Teine, ogaõun, on nime saanud torkivate ogadega kaetud viljast, mis lõheneb tipust (joonis 356). Mõlemad nimetatud taimed, samuti nagu karumustikas ja skopoolia (*Scopolia*) annavad raviotstarbeks kasutatavaid alkaloide — skopolamiini ja hüostsüamiini, peale selle kasutatakse farmaatsias nende taimede lehti (*Folia Hyoscyami, F. Stramonii, F. Belladonnae*). Maavitsalised põhjustavad suhteliselt sageli lastel mürgistusi, mille tõttu eriti koolides on vaja neid tundma õppida.

Mailaselised (***Scrophulariaceae***) on suuremaid ja huvitavamaid sugukondi selles seltsis (ligi 3000 liiki). Õie ehitus erineb põhiplaanilt vähe eelmisest. Viljalehtede vahesein ühtib mediaantasapinnaga. Erinevalt eelmisest sugukonnast on aga rohkem kõrgema evolutsiooniastme tunnuseid. Aktinomorfsus on asendunud sügomorfsusega, millega kaasnevad krooni kuju mitmesugused, mõnikord üsna keerukad muutused, tupe- ja kroonitipmete arvu kahanemine neljani ja tolmukate arvu vähenemine enamasti neljani, harvem kaheni (joonised 357, 358). Enamasti rohttaimed; troopikas ka mõningaid puid. Ilmneb tendents parasiitsele toitu-



Joonis 357. Mailaseliste õisi:
1 — Verbascum; 2 — Scrophularia; 3 — Digitalis; 4 — Antirrhinum; 5 — Linaria; 6 — Pedicularis; 7 — Euphrasia; 8 — Veronica.

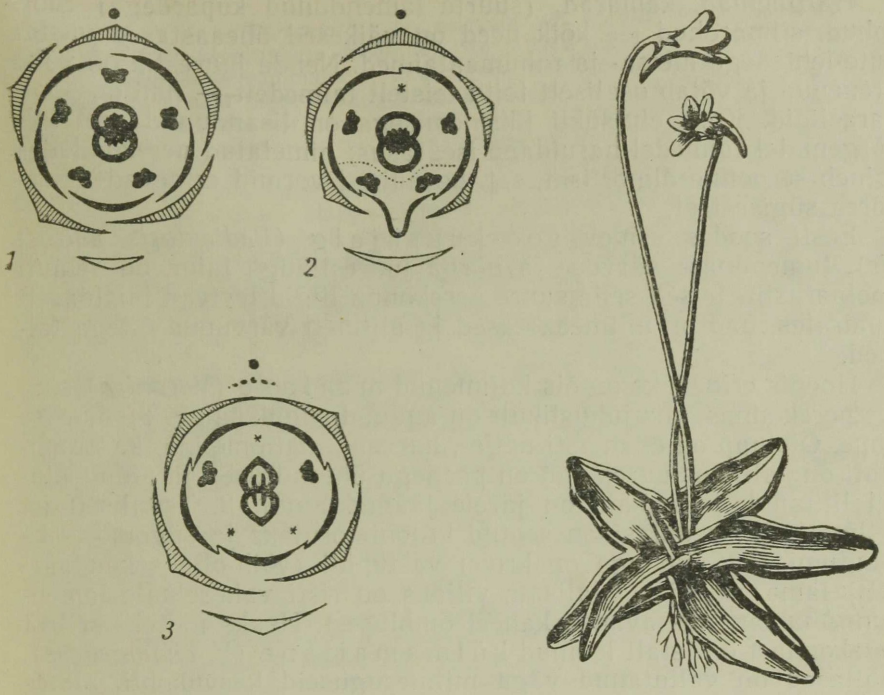
misviisile: esineb rohkesti nõrgalt arenenud juurestikuga poolparasiite ja üks täiesti parasiitne perekond — lihakas, punaste soomuslehtedega ja roosade õitega käopäkk (*Lathraea*) leppade ja sarapuude juurtel.

Mailaseliste lähemat käsitlust alustame peaaegu aktinomorfsete õitega vägiheintest (*Verbascum*). Siia kuuluvad kõrgekasvulised, suure lehekodariku ja vahelduvate varrelehtedega püsikud. Varre ülemises osas kahanevad lehed üha ja muutuvad õisi kandvateks kõrglehtedeks. Pikas tähataolises õisikus on suured kollased lühikese putkega õied; tolmukad (neid on veel 5) on karvased, tihti violetsed. Eriti kõrgekasvuline ja tugevasti viltkarvane on üheksavägine (*Verbascum thapsus*), millele rahvasuu omistab «vägivõimu üheksa haiguse vastu». Õisi korjatakse tõepoolest ravimiks, eriti lõunapoolsemail liikidel (*Flores Verbasci*).

Õite spetsialiseerumise järgmise astme näitena võib vaadelda aedades kasvatatava sõrmkübara (*Digitalis*) õie ehitust. Üks tuppleht on jäänud väikeseks ja on kadumas. Kroon on kujunenud laiaks allasuunatud kellukaks, mille tipmed (neid on jäänud 4) erinevad alles vähe ja alumised neist moodustavad veidi rohkem allavajunud ebaselge alahuule. Tolmukaist on järele jäänud samuti neli, kusjuures kaks on pikemad. Õisikut vaadeldes jääb mulje, et mida rohkem on õied allapoole longus, seda tugevam on alahuul, seda ilmsem on nende sügomorfsus. Siit on tehtud järeldus, et sügomorfse õie kujunemisele on kaasa aidanud raskustungi mõju horisontaalselt väljakasvavale, suhteliselt suurele õiele. Seda oletust toetab mõnikord selliste õitega taimedel (ka digitaalisel) esinev pelooria: selle nähtuse puhul esineb erandlikult ka võsu (õisiku) tipus üks otsmine suur õis; kuna ta kasvab püsti üles, mõjub raskustung kõigisse õielehtedesse ühesuguselt ja see õis kujuneb aktinomorfseks (tahvel XII, *1*). Kõikide sügomorfsete õite ehitust siiski pole võimalik sel viisil seletada. Sõrmkübaraid on palju liike, tuntuim on Lääne-Euroopa verev sõrmkübar (*Digitalis purpurea*). Kõik sõrmkübarad on väga mürgised, sest nad sisaldavad terve seeria tugevasti südametegevust mõjutavaid glükosiide — digitoksiini, digitaliini jne. Nende saamiseks korjatakse sõrmkübaralehti (*Folia Digitalis*).

Suhteliselt lihtne, ainult veidi paisunud ja ühe, huuljalt tagasikäändunud kroonitipmega on sealõuarohu (*Scrophularia nodosa*) pruunikas õis. Õies on neli tolmukat (viies on jäänud staminoodiks). Õis on proterogüünne, s. o. emakas valmib enne tolmukaid. Kõik sealõuarohu osad on väga ebameeldiva lõhnaga.

Hästi väljakujunenud kahehuulelise õie näiteks on harilik käokannus (*Linaria vulgaris*), tavaline taim kuivadel teepervedel ja liival. Süstjate lehtedega lehistunud vars kannab tipus kobarjat õisikut. Õiekroon on erekollane ja aheneb pikaks, nektarit sisaldavaks kannuseks. Ülahuul on kahe ülespoole paindu-



Joonis 358. Õie reduktsioon mailaselistel:
Diagrammidel nähtub tolmukate arvu kahanemine ja sügomorfsuse teke, *1* — *Verbascum*, *2* — *Linaria*, *3* — *Veronica*.

Joonis 359. Harilik võipätakas (*Pinguicula vulgaris*). (*Wettsteini j.*)

nud tipmega, alahuul on kolmetipmeline ja alusel tugeva oranži kumerusega, mis sulgeb sissepääsu krooniputkesse. Õie avamiseks on vaja alahuul alla tõugata (sellega tulevad toime ainult tugevad kiletiivalised — mesilased, kimalased). Tolmukaid on jällegi neli, neist kaks pikemat. Ka käokannusel esineb pelooria (siin selle nähtuse Linné avastaski 1744. a.); Busch kirjeldab üht sellist juhtu, kus otsmine õis koosnes viiest ühesuurusest kroonlehest, millest igaühel oli kannus.

Kahehuuleline, eri tolmeldajaile spetsialiseerunud õis on ka härgheintel (*Melampyrum*), kuuskjalgadel (*Pedicularis*) jt. (tahvel XII, *2*), eriti ilmekas aga aiataimel lõvilõual (*Antirrhinum*), mille nimigi viitab sellele iseärasusele.

Härgheintel lisandub veel üks huvitav kohastumine putuktolmlemisega: kõrglehed on neil tihti antotsüaanpunased kuni violetsed, mis tõstab kontrastselt esile väikesed valkjad kuni kollased õied. Eriti tugevat kontrasti näeme harilikul härgheinal (*M. nemorosum*), mis on sage Lääne-Eesti puisniitudel: tema kõrglehed tunduvad võhikule lillade õitena erekollaste õite kõrval.

Härgheinad, kamarad, (suurte lamendunud kupardega) robirohud, silmarohud — kõik need on väikesed üheaastased vastakute lehtedega metsa- ja rohumaataimed. Nende juurestik on vähe arenenud ja võtab osaliselt toitu teistelt taimedelt — nad on poolparasiidid. Koos elutsükli lühenemisega on lisandunud veel üks kõrgematel taimedel haruldane iseärasus: nimetatud perekondades esineb sesoonne dimorfism, s. t. kevadised vormid erinevad mõnevõrra sügisestest.

Eesti soodes esinev soo-kuuskjalg (*Pedicularis palustris*), tumepunase värvuse ja nõrga juurestikuga taim, on samuti poolparasiit; teised selle suure perekonna liigid levivad laialdaselt tundrates, nad on mitmeaastased ja mitmeti värvunud õitega taimed.

Hoopis erinevaks on õis kujunenud mailase (*Veronica*) suures perekonnas, mis juhuslikult on andnud sugukonnale eestikeelse nime. Õietupp on enamasti nelja-, harvem viietipmeline; ka kroonlehti on neli, kusjuures nad on peaaegu ühesuurused ja ainult alusel liitunud; tolmukaid on järele jäänud ainult 2. Tavaliselt on selline tugev reduktsioon seotud krooni torujaks ja sügomorfseks muutumisega, siin aga on kroon vastupidi (võib-olla sekundaarselt) lame, ratasjas. Mailaste viljaks on risti vaheseinale lamendunud kupar, mis avaneb kahest õmblusest. Heaks näiteks sellest perekonnast on laialt levinud külmamailane (*V. chamaedrys*). Mailased on vallutanud väga mitmesuguseid kasvukohti, alates kuivadest nõlvadest (kassisaba, *V. spicata*) kuni soiste metsade ja isegi allika- ja kaldaveeni (ojamailane, *V. beccabunga*). Uute liikide teke mailase perekonnas on eriti tormiline Uus-Meremaal, kus on tekkinud sadu pisiliike.

Kui kõrvale jätta eespool nimetatud ravimtaimed, siis on kasulikke taimi selles sugukonnas vähe. Peale Vahemeremaadest toodud lõvilõua ja sõrmkübara kasvatatakse meil ilutaimena veel Ameerikast pärinevaid kingataolise õiega kinglilli (*Calceolaria*), pärdiklilli (*Mimulus*) ja Lõuna-Aafrika nemeesiaid (*Nemesia*).

Vesihernelised (***Lentibulariaceae***) on mailaselistele väga lähedane sugukond, kuid kujutab endast veelgi edasiarenenumat ja spetsialiseerunumat haru. Õied sügomorfsed, kahehuulelised ja kannusega, tolmukaid kaks. Emakas kahest viljalehest, kuid ühepesaline, lüsikarpne (nagu nurmenukulistel, millega seda sugukonda vahel seotaksegi). Vili hulgaseemneline kupar (Eestis levinud liikidel) või üheseemneline sulgvili. Kokku ligi 30 liiki väikesi rohttaimi, mis kasvavad vees, samblas või märjal turbal, tihti juuretud või nõrga juurestikuga, loomtoidulised.

Kohalikus flooras on kaks erinevalt spetsialiseerunud perekonda. Võipätakas (*Pinguicula*) on madal, juurmise lehekodarikuga sootaim (joonis 359). Lehed on terveservalised, pealmiselt pinnalt näärmelised ja kleepuvalt limased. Limast nõret eritavad «varrelised» näärmerakud; limaeritust stimuleerib lehele sattunud putuka rabelemine. Putukas lämbub limas ja surutakse sisserulluva leheserva poolt tihedalt vastu laba, millel on veel teised, madalad näärmed, mis eritavad lagundavaid fermente. Võipätakail on erandlikult ainult üks iduleht. Eestis esineb kaks liiki, harilik (violetse õiega) ja väga haruldane (valge õiega) alpi võipätakas (*P. vulgaris* ja *P. alpina*).

Vesihernes (*Utricularia*) on seisvate või nõrgalt liikuvate vete taim, mis ujub vabalt, kinnitumata veepinnal (troopilised liigid elavad ka niiskel mullal või epifüütidena sammaldel). Juured on redutseerunud (ariisia); talitluslikult asendavad neid tugevasti liigestunud liitlehed, mis on täielikult vees. Veest ulatub välja vaid ühe või mitme kollase õiega õieraag. Osa lehekesi on muundunud erilisteks põiekesteks — planktoniorganismide (plankterite) püüdmise lõksudeks. Põieke (*utricula*) on raoline, valkjasroheline, peaaegu läbipaistev moodustis, mille ava ümbritsevad lehtrina jäigad karvad. Ava sulgeb õrn, ainult sissepoole avanev klapp. Plankteri põrkumisel vastu klappi avaneb see kohe ja sulgub jälle elastselt (vt. Botaanika I, lk. 312, joonis 241).

Sissesattunud organism jääb «vangi», kuni sureb. Saagi keemiline omastamine toimub rohkete, erilistest piklikest rakkudest koosnevate varreliste näärmete abil põiekese siseseinal. Eesti flooras on kolm vesiherneliiki, tavalisem neist on harilik vesihernes (*U. vulgaris*); kokku on aga vesiherneid üle 200 liigi.

Soomukalised (***Orobanchaceae***) on samuti üks mailaselistest tulenev kõrvalharu, mida iseloomustab spetsialiseerumine parasiitsele toitumisviisile. Õis on kahehuuleline, neljatolmukaline, ühe emakaga. Vili — rohkete seemnetega kupar. Lehed on soomusteks redutseerunud, vahel on neid ainult õite alusel. Taim on lihavärvuseline, roosa või pruunikas. Juured on imiorganiteks, mis kinnituvad peremehe juurestikule või puuduvad vanemas eas hoopis. Ligi 130, enamasti põhjapoolkera liiki, kõik ühe- või mitmeaastased rohttaimed. Soomukad (*Orobanche*) on meil suhteliselt haruldased. Eri liigid parasiteerivad ainult teatavate sugukondade taimedel, mille järgi neid eristataksegi. Kui Eestis esinevad liigid on suhteliselt väikesed, mõnekümnesentimeetrise pikkusega, siis mõned Kesk-Aasia kõrbesoomuka (*Cistanche*) liigid võivad ulatuda meetri kõrguseni ja omada kuni 5 cm läbimõõduga tumepunast lihakat vart (vt. Botaanika I, tahvel XI).

Mailaselaadsete hulka kuulub ka mitmeid olulisi troopilisi ja subtroopilisi sugukondi.

Gesneerialised (***Gesneriaceae***) on sügomorfse kahehuulelise õiega vastaklehised rohttaimed, sarnanevad väga mailaselistega. Õied tihti suured, silmapaistvad, asetsevad üksikult või väheseõielistes ebasarikais. Vili — kupar või mari. Üle 1600 liigi. Toataimedest on tuntumad Brasiiliast pärinev suurte sametiste kellukataoliste õitega sinningia (*Sinningia speciosa*, nimetatud ka gloksiiniaks) ja Ida-Aafrikast pärinev tumesiniste, kannikest meenutavate õitega säntpoolia, «usambara kannike» (*Saintpaulia ionantha*). *Streptocarpus* on omapärane selle poolest, et elab ainult ühe suure idulehe varal, mille adventiivpungast arenevad lisajuured ja õieraag; seega puuduvad sellel taimel nii pärislehed kui ka vars, peajuur ja külgjuured.

Bignoonialised (***Bignoniaceae***) on samuti suure sügomorfse õiega, millel (nagu eelmiselgi sugukonnal) on 2 või 4 tolmukat ja kahest viljalehest kokkukasvanud, rohkete seemnealgmetega sigimik. Vili on lihakas või omapärane pikk, kõtra meenutav septifraagne rohkete lendseemnetega kupar. Peale puude esineb selles sugukonnas eriti rohkesti liaane, kusjuures viimastel on kolmesuguseid lehtköitraage: niitjaid (nagu hernel), haakekonksudega ja imiketastega tipus. Ligi 500 liiki.

Silmapaistvate valgete õite, suurte sõrmlõhiste lehtede ja pikkade viljade poolest on tähelepandavad trompetipuud (*Catalpa*) mida kasvatatakse lõunas tihti puiesteepuudena. Troopilise Ameerika tekoomad (*Tecoma*) ja jakarandad (*Jacaranda*) annavad väärispuitu. Kummalise kujuga viljade järgi on nime saanud Aafrika vorstipuu (*Kigelia*) ja Panama küünlapuu (*Parmentiera cerifera*), kuna kõrvitsa- ehk kalebassipuu (*Crescentia*) kõvakestalistest viljadest valmistatakse jooginõusid.

Seesamiliste (***Pedaliaceae***) väike, 60-liigiline rohttaimede sugukond eelmistega analoogilise õievalemi ja pähkel- või kuparviljaga on huvipakkuv ainult laialdaselt kultiveeritava õlitaime seesami ehk kunžuti poolest (*Sesamum indicum*). Seesamiõli kasutatakse toiduõlina (ka Nõukogude Liidus) ja ravimina (*Oleum Sesami*).

Akantuseliste (*Acanthaceae*) sugukond on nõrgalt sügomorfsete või huuljate õitega, milles on 2—4 tolmukat ja 1—3 staminoodi (tahvel XII, *4*). Vili (kupar) jaguneb aluseni, kusjuures seemned lükatakse välja eriliste, seemnealgme jalast väljakasvavate haakjate tõukurite (jakulaatorite) poolt. Sisemise floeemi esinemise poolest sarnaneb sugukond maavitsalistega. Põõsad või rohttaimed vastakute lehtedega. Ligi 2600 liiki. Vahemeremaades on o g a l i n e a k a n t u s ehk karusõrg (*Acanthus spinosa*) antiikajast peale tuntud ilutaim omapäraste sulglõhiste lehtedega, mille kuju on leidnud rohket kasutamist ornamentides.

Selts teelehelaadsed — *Plantaginales*

Väike selts ühe sugukonnaga **teelehelised** (*Plantaginaceae*), millesse kuulub üks suur, 250-liigiline (teeleht — *Plantago*) ja üks väike, 2-liigiline perekond (rannikas — *Litorella*); viimasest *L. uniflora* on meil haruldane väike rannaveekogude taim Lääne-Saaremaal. Selts on väga lähedane mailaselistele nii sigimiku ehituselt kui ka seemnealgme detailidelt. Erinev on aga õie aktinomorfne neljatine ehitustüüp, milles ei ole näha viietisest õiest redutseerumise jälgi nagu sügomorfsetel mailaselistel. Vili on kaanega avanev kupar (karp) või pähkel. Lehed enamasti terveservalised ja juurmise kodarikuna, õied pikaraolises õisikus.

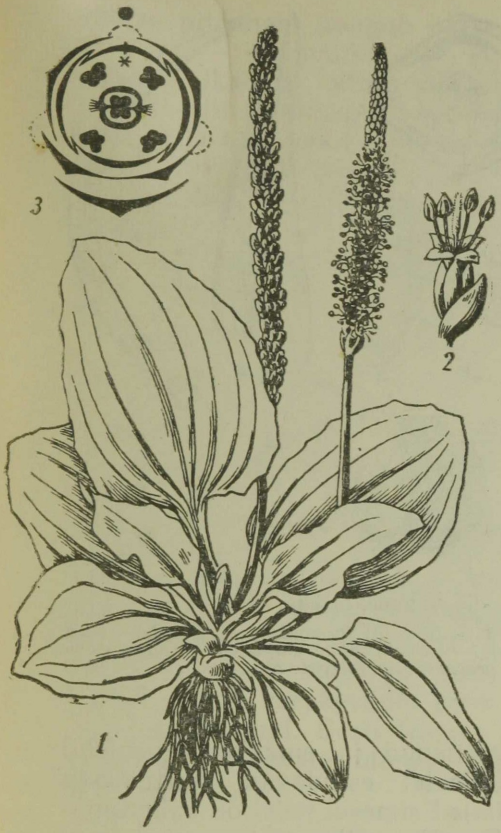
Väga laialdaselt on levinud s u u r t e e l e h t (*P. major*), mis kasvab teedel ja tallatud kohtades (joonis 360); k e s k m i n e ja s ü s t l e h i n e t e e l e h t (*P. media* ja *P. lanceolata*) aga niitudel; viimased erinevad karvaste lehtede poolest. Keskmine teeleht on elliptiliste lehtede ja helelillade tolmukatega, süstlehisele on aga iseloomulik hoopis kitsas leht ja lühike õisik. Mõned teeleheliigid kasvavad mererannikul; võimalik, et ka nüüdne inimjärgija — suur teeleht oli algselt rannikupaljastute taim.

Selts magunalaadsed — *Papaverales* (*Rhoeadales*)

Seltsi kuuluvad enamasti vahelduvate lehtedega rohttaimed, harvem põõsad või puud. Õied harilikult aktino-, harvem sügomorfsed. Iseloomulik on neljatise kaheli õiekatte esinemine. Tolmukaid on sageli palju, viljalehti kas palju või kaks-kolm. Sigimik ühe- või mitmepesaline, parietaalse platsentaga. Seemnealgmeid palju, kaetud kahe integumendiga. Vili kõder, kõdrake või kupar. Sageli esineb androgünofoor või günofoor.

Seltsi loetakse tavaliselt 6 sugukonda, millest tähtsamad on magunalised, ristõielised, kapparilised ja reseedalised. Mõned süstemaatikud, nagu A. Tahtadžjan, käsitlevad magunaliste sugukonda, biokeemilistele ja embrüoloogilistele andmetele toetudes, eri seltsina, eitades otseseid sugulussuhteid ristõielistega. Enamiku süstemaatikute arvates kujutab magunaliste sugukond seltsi piires varasemat evolutsiooniharu, mis seisab kõige lähemal tulikalaadsetele. Kuldkannilaadsete seltsiga on magunalaadsetel ühiseks tunnuseks seinmine platsentatsioon.

Magunaliste (*Papaveraceae*) sugukonda kuuluvad peamiselt lihtlehtedega ja abilehtedeta rohttaimed, harva poolpõõsad, põõsad või puud. Iseloomulik on alkaloididerikast piimmahla sisaldavate piimasoonte või mahutite esinemine. Trahheed lihtsate pooridega nagu tulikalaadsetelgi. Õied on aktino- või sügomorfsed. Tupp-



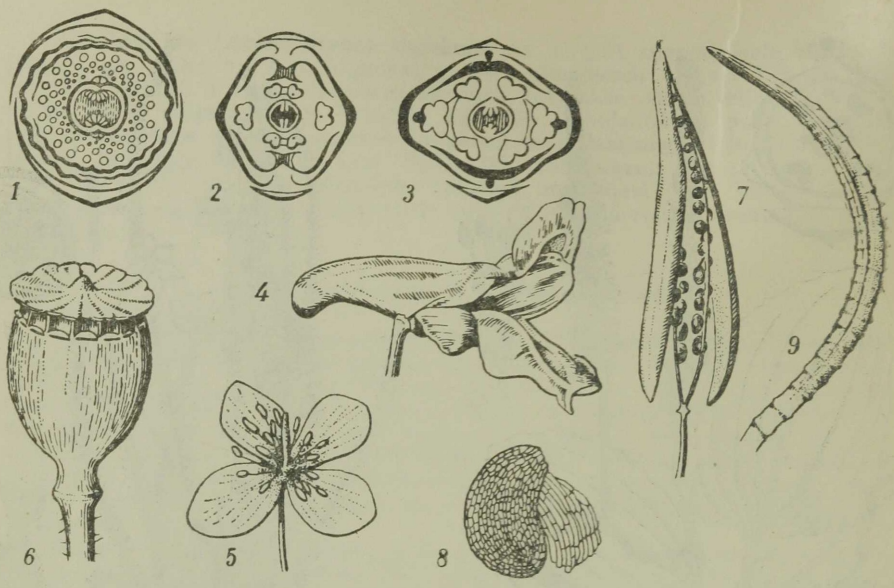
Joonis 360. Suur teeleht (*Plantago major*):
1 — õitsev taim; *2* — üksik õis; *3* — õie diagramm.



Joonis 361. *Platystemon californicus:*
1 — üldkuju; *2* — laienenud tolmukaniitidega tolmukad; *3* — vili; *4* — õie diagramm.

lehti on harilikult 2 (need varisevad varakult), kroonlehti 4 (harvem 6—12). Tolmukaid palju või 2 kuni 4. Sigimik koosneb kahest või kuni 20 viljalehest, sisseulatuva platsenta tõttu sageli mitmepesaline. Seemnealgmeid palju või reduktsiooni tõttu üks. Vili tavaliselt kupar, harvem sulgvili. Seemned on õlirikka endospermiga. Sugukonnas võib täheldada mitut arenemissuunda: aktinomorfse õie muutumist sügomorfseks; üksikute õieosade pikisuunalist lõhestumist ning nende omavahelist liitumist; seemnealgmete reduktsiooni.

Sugukonna üheks primitiivsemaks esindajaks on Ameerikast pärinev üheaastane *Platystemon californicus*, mille kolmetise õiekattega õis meenutab kukerpuuliste õit (joonis 361). Spiraalselt



Joonis 362. Magunaliste õiediagramme, õisi ja vilju:

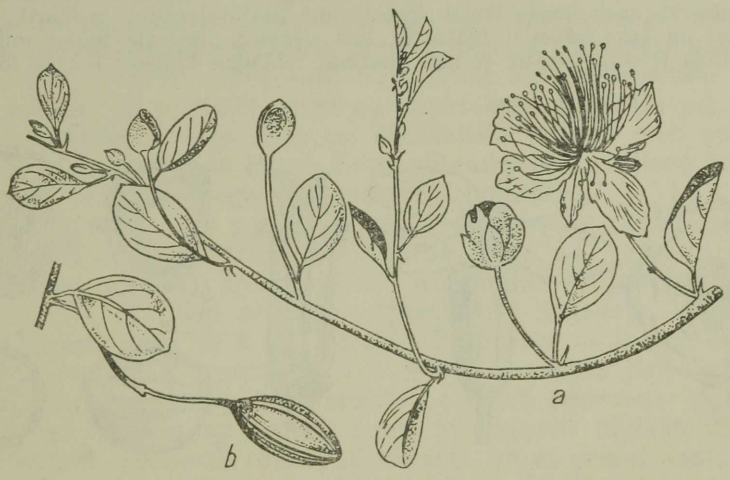
1 — Glaucium; 2 — Hypecoum procumbens; 3 — Dicentra formosa; 4 — Corydalis cava; 5 — Chelidonium majus; 6 — Papaver rhoeas; 7 — Chelidonium majus; 8 — sama, seeme suurendatult; *9 — Hypecoum procumbens.* (Wettsteini j.)

asetsevate tolmukate niidid on laienenud ja emakkond pooleldi apokarpne. Kõrgemat evolutsiooniastet esindavad murtudsüda (*Dicentra*) ja lõokannus (*Corydalis*). Esimesel neist on kahe tuppja nelja kroonlehega disümmeetriline õis, milles on toimunud omapärane tolmukate liitumine (joonis 362). Esialgsest neljast tolmukast on kaks siseringi tolmukat pikuti lõhestunud ning kahe lateraalse tolmukaga liitunud. Tolmukaniidid on seetõttu laienenud ning tolmukapead koosnevad kaheksast tolmupesast — neljast keskmisest ning kahest nendega kummaltki poolt liitunud pesast. Samasugune tolmukkond on ka lõokannusel, mille üks kroonleht moodustab pika kannuse, kuhu suubub meenääre. Selliseid õisi saavad tolmeldada ainult vähesed putukad (peamiselt kimalased), kes suudavad lahti lükata kannuse sissepääsu katvad sisemised kroonlehed. Vastavate putukate puudumisel võib sellistes õites toimuda ka isetolmlemine.

Sugukonda kuulub üle 800 liigi, mis on levinud põhjapoolkeral subtroopikast parasvöötmeni. Alkaloidide sisalduse tõttu on mitmed liigid tuntud ravimtaimedena. M a g u n a (*Papaver*) perekonna tähtsaim esindaja on meetrikõrgune suurte valgete kuni roosakasvioletjate õitega üheaastane u n i m a g u n (*Papaver somniferum*). Unimagun sisaldab piimmahla, millest saadakse oopiumi. Poolvalminud kupardesse tehakse sisselõiked, millest välja-

voolav piimmahl hangub päikesepaistel ning muutubki tumedaks massiks — oopiumiks. See farmaatsias tähtis tooraine sisaldab kuni 26 alkaloidi, millest tähtsamad on kodeiin, morfiin, papaveriin ja narkotiin. Unimaguna seemned (*Semen Papaveris*) sisaldavad toiduks ja tehnikas kasutatavat õli (*Oleum Papaveris*). Kultuuris kasvatatakse oopiumi- ja õlirikkaid sorte. Kukemagun (*P. rhoeas*) on oranžpunaste või valgete õitega, karvadega kaetud ilutaim, mille kroonlehti kasutati juba Vanas Egiptuses viina ja siirupi värvimiseks. Dekoratiivne on ka idamagun (*P. orientale*). Lõunapoolsetes piirkondades levivad need liigid umbrohtudena.

Ravimtaimena tuntakse kollaste õite ja jaguste lihtlehtedega ning tugeva risoomiga vereurmarohtu (*Chelidonium majus*), mis kasvab prahipaikades, aedades, parkides ja elamute ümbruses. Taim on mürgine, sisaldab kollast piimmahla, mida kasutatakse rahvameditsiinis mitmete nahahaiguste ja soolatüügaste raviks. Viimasel ajal valmistatakse temast nahatuberkuloosi-, maksa- ja sapipõiehaigustevastaseid ravimeid (*Herba Chelidonii*). Harilik punand (*Fumaria officinalis*), väike hallikasroheline lillade sügomorfsete õitega üheaastane umbrohi, on rahvameditsiinis tuntud isutusevastase vahendina. Taim ei sisalda piimmahla; vili on üheseemneline pähkel. Lõokannuse (*Corydalis*) perekonna liigid on enamasti maa-aluste mugulatega efemeroidid. Nad õitsevad varakevadel enne puude lehtimist; õied on kobaratesse koondunud. Eesti flooras leidub peamiselt lehtmetsades ja võsastikes lillakate õitega harilikku lõokannust (*C. halleri*).



Joonis 363. Torkav kappar (*Capparis spinosa*): oks õiega (*a*) ja viljaga (*b*).

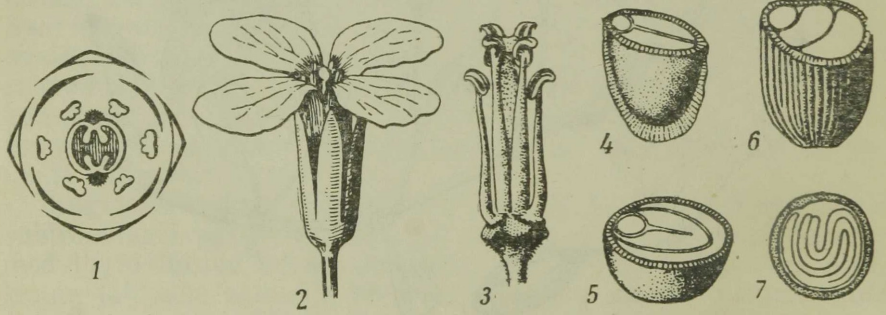
Kappariliste (*Capparaceae*) sugukonnale on iseloomulikuks tunnuseks õiepõhja pikenemine tolmukate ja emakate vahelises osas (günofoor) või allpool tolmukaid (androgünofoor). Tolmlemine toimub putukate või lindude abil, nende ligimeelitamiseks on õies hästiarenenud meenäärmed — soomusjad või kettakujulised õiepõhja väljakasved.

Kapparilised on vahelduvate lehtedega rohttaimed või põõsad. Piimmahl puudub, kuid taimed toodavad glükosiide lagundavat fermenti — mürosiini. Õiekate on neljatine — neli tupp- ja neli kroonlehte. Tolmukkond on mitmesugune — kõige sagedamini leiame õies neli või kuus tolmukat, kuid neid võib olla ka kaheksa või palju nagu magunalistel. Osa tolmukaid võib staminoodideks muunduda. Emakkond koosneb harilikult kahest, harvem paljudest viljalehtedest; vili — kupar, kõder või mari. Seemneis puudub endosperm või on väga nõrgalt arenenud.

Kapparilisi ligi 900 liiki on peamiselt troopilised ja subtroopilised taimed. Nõukogude Liidus — Kesk-Aasias, Krimmis ja Kaukaasias — levib t o r k a v k a p p a r (*Capparis spinosa*), roomavate harunevate vartega lihtlehine taim (joonis 363). Kappari õienuppe kasutatakse toiduks, mistõttu teda Lõuna-Euroopas ka kultiveeritakse. Perekond *Cleome* esindajate õie ehituses on palju sarnasust ristõielistega. Neil on neljatine kaheli õiekate, 4—6 tolmukat ning kõdrataoline vili.

Ristõieliste (***Brassicaceae*** ehk ***Cruciferae***) sugukond on hästi välja kujunenud ühtlane rühm. Nad on rohttaimed, harva poolpõõsad, vahelduvate lehtedega, abilehtedeta; lehed mitmeti lõhestunud lihtlehed, sageli rootsutud, kõrvakestega. Õied on kobar-õisikusse koondunud. Õie tüüpvalem on K2+2C4A2+4G(2+2).

Ristõieliste õieehituse kujunemise kohta on põhiliselt kaks seisukohta. Varasemate vaadete kohaselt tekkisid kroonlehed kahe sisemise perigoonilehe lõhestumisel, välimised perigoonilehed aga jäid tupplehtedeks. Viimasel ajal arvatakse, et välimised tupplehed on tekkinud kõrglehtedest (kandelehekestest). Selle tõenduseks peetakse välimiste tupplehtede moodustumist enne mediaalseid tupplehti, rohelisena säilimist ka õie ebanormaalse arenemise puhul, kuna teine paar tupplehti võib muutuda kroonlehtedetaoliseks, ning tõeliste kandelehekeste puudumist. Välimised tupplehed on alumises osas varustatud kotjate mahutitega, kuhu koguneb nende kohal asetsevatest nektaariumidest nektarit. Kuuest tolmukast on kaks välimist lühemate, neli sisemist pikemate tolmukaniitidega. Klassikaline teooria väidab, et neli siseringi tolmukat kujunesid kahe tolmuka-



Joonis 364. Ristõielised:

1 — õiediagramm; *2* — õis; *3* — sama, õiekate eemaldatud; *4—7* seemne ristlõigud (näha idu asetus). (Bailloni j.)

algme lõhestumisel. Uuemate vaadete põhjal, mis on üldise evolutsioonisuunaga paremini põhjendatavad, on toimunud tolmukkonna reduktsioon — esialgsest 4+4 tolmukast on redutseerunud kaks välisringi tolmukat. Mõnel juhul taandarenevad ka siseringi tolmukad (joonis 364).

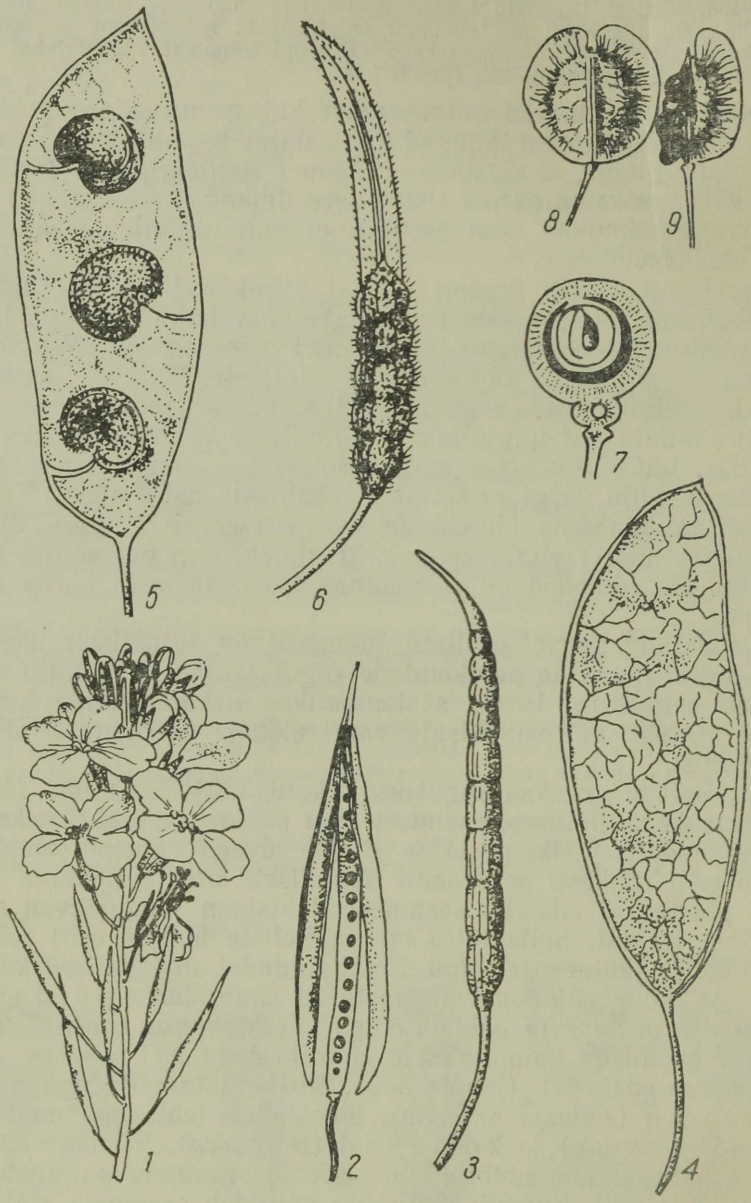
Õiepõhjal asetsevad mitmesuguse kujuga meenäärmed. Hästiarenenud meenäärmed tagavad tolmeldajatele putukatele paremaid toitumistingimusi, soodustades sel viisil risttolmlemist. Isetolmlemise vältimiseks on paljud ristõielised dihhogaamsed, mõnel juhul muudavad tolmukad oma asendit, et vältida tolmuterade sattumist emakasuudmele.

Emakas koosneb ürgselt neljast viljalehest, millest kaks on redutseerunud ning moodustavad vaheseina, kuhu kinnituvad kampülotroopsed seemnealgmed.* Mitmel perekonnal (*Nasturtium*, *Draba*) on sigimikus säilinud neli viljalehte. Vili on kõder või kõdrake. Sugukonnas esineb seemnealgmete reduktsiooni ning avavilja muutumist sulgviljaks — lüliviljaks või pähklikeseks (joonis 365). Idu ehitus on samuti mitmekesine. Idujuure asetuse ja idulehtede kuju järgi eristatakse põhiliselt nelja tüüpi: idujuur asetseb 1) lamedate idulehtede servas (servajuureline), 2) idulehe välispinnal (seljajuureline), 3) idulehed on pikisuunas kokku volditud, 4) idulehed on ristisuunas kaks või mitu korda kokku murtud.

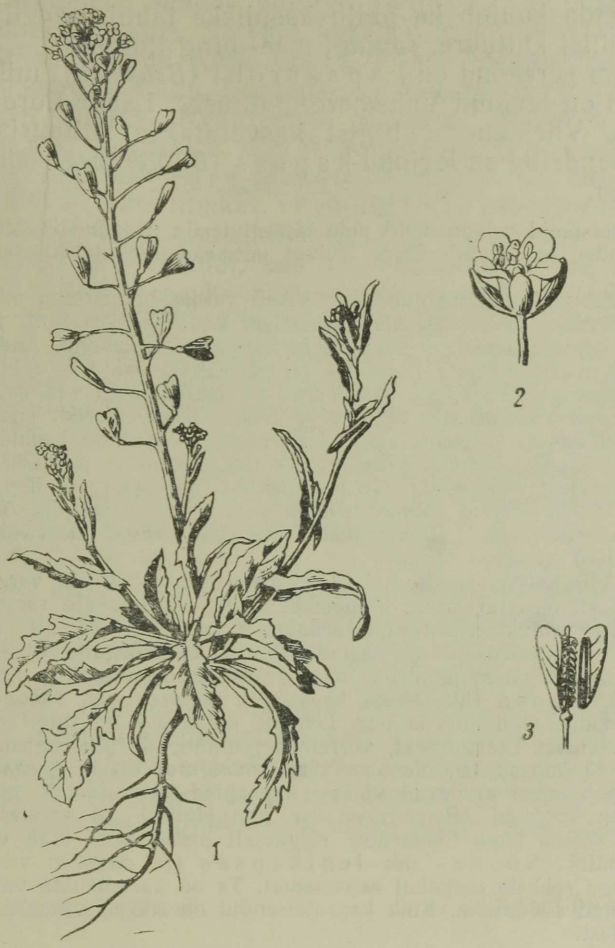
Ristõieliste morfoloogilised tunnused on suhteliselt ühesugused ning ei peegelda perekondade sugulussuhteid. Seetõttu arvestatakse sugukonnasiseses süstemaatikas nektaariumide kuju ja nende asetust, mürosiinisisaldavate rakkude paiknemist, vilja ja idu ehitust.

Ristõieliste arvukas sugukond (kuni 3000 liiki) on levinud kogu maakera ulatuses, peamiselt aga põhjapoolkeral. Üheks peamiseks levikutsentriks peetakse põuase suvega Vahemeremaid, kus leidub eriti rohkesti perekondi. Suhteliselt kiire arenemine (enne suurt põuda) ja rikkalik seemneprodukt sioon soodustavad nende laialdast levikut. Selle tõttu on ristõieliste hulgas eriti rohkesti umbrohte ja jäätmaade taimi. Eesti põldudel on tavalised kollaste õitega ja kõderviljadega üheaastased umbrohud p õ l d s i n e p (*Sinapis arvensis*) ja p õ l d r õ i g a s (*Raphanus raphanistrum*). Väga sagedad on kolmnurksete kõdrakestega h i i r e k õ r v (*Capsella bursa-pastoris*) (joonis 366), litritaoliste viljadega p õ l d l i t t e r h e i n (*Thlaspi arvense*), lõhestunud lehtedega u n i l o o g a d (*Sisymbrium*) ja k o l l a k a d (*Barbarea*). Viimane on eriti tülikas kaheaastane umbrohi, mis peale seemnete paljuneb veel juurevõsude abil. Enamik umbrohte paljuneb seemnete abil. Ühe taime produktsioon on küllalt suur, hiirekõrval näiteks 20000—70000 seemet. Seemned idanevad kiiresti, nii et samal aastal võib taim anda kaks põlvkonda. Umbrohtude tõrjet raskendab ka

* Vanema vaate järgi koosneb emakas kahest viljalehest, vilja vahesein on ebavahesein.



Joonis 365. Ristõieliste õisik ja vilju:
1 — Brassica oleracea õisik; *2* — kõder avatult; *3 — Raphanus raphanistrum* laguvili; *4, 5 — Lunaria rediviva* kõdrake; *6 — Sinapis alba* kõder; *7 — Crambe maritima* pähklikese läbilõige; *8, 9 — Thlaspi arvense* kõdrake. (Wettsteini j.)



Joonis 366. Hiirekõrv (*Capsella bursa-pastoris*):
1 — üldkuju õisiku alumises osas valmivate viljade ja tipus puhkevate õitega; *2* — õis; *3* — avanenud kõdrake.

seemnete idanemisvõime kauaaegne säilimine. Väga tülikas umbrohi on möödunud sajandil viljaga Põhja-Eestisse toodud harilik tõlkjas ehk rakvere raibe (*Bunias orientalis*) — tugevakasvuline, tugeva juurestikuga, veidi nahkjate lehtedega ja kollaste õitega taim. Viljad on pähklikesed. Mererannikult, peamiselt läänerannal, on levinud suurte sinakasroheliste lehtedega merikapsas (*Crambe maritima*) — perspektiivne söödataim. Rannavallidel kõdunevail adrudel on sage lillakate kroonlehtedega ja sulgviljadega merisinep (*Cakile maritima*). Kevadel varakult hakkavad niisketel niitudel, soodes ja lodudes õitsema valgete õitega mõru jürilill (*Cardamine amara*) ja lillakate õitega aas-jürilill (*C. pratensis*).

Sugukonda kuulub ka palju kasulikke taimi: aedvilju, söödataimi, tehnilisi kultuure, ravim-, mee- ning ilutaimi.

Tähtsaim perekond on kapsasrohi (*Brassica*), mille looduslikud liigid on levinud Vahemere ümbruses, Lääne-Euroopas ning Ida-Aasias. Viiekümnest liigist kasvatatakse kultuuris viitteist. Kõikidel mandritel on levinud kapsas (*B. oleracea*) oma mitmete teisenditega.

Kapsa metsikuid esivanemaid pole täpselt teada. Enamasti peetakse selleks Vahemeremaades ja Atlandi ääres levivat mitmeaastast metskapsast (*Brassica sylvestris*).

Kultuurteisendid on tekkinud tõenäoliselt valiku tulemusena mitmesugustes kliima-, mullastiku- ja kasvatamistingimustes. Vana-Kreekas tunti juba IV saj. e.m.a. kahte kapsateisendit — siledate ja kurruliste lehtedega. Andmed ulatuslikuma kapsakasvatuse kohta Euroopas on pärit VIII saj. Üks tähtsaim kapsateisend on kaheaastane valge peakapsas (*B. oleracea* var. *capitata alba*). Alumised suured sinakashalli vahakihiga lehed moodustavad kodariku, järgmistel lehtedel kasvab intensiivsemalt lehe alumine (välimine) pind ning lehed pöörduvad sissepoole, üksteist servadega kattes, kusjuures sisemised nooremad lehed jäävad järjest väiksemaks. Nii moodustubki suur pung — kapsapea. (Peakapsa koonilist, lühenenud sõlmevahedega vart nimetatakse igapäevases elus sageli ekslikult juurikaks). Teisel aastal arenevad ladva- ja kaenlapungadest uued maapealsed, viljuvad võsud.

Maitsva köögiviljana on tuntud lillkapsas (*B. oleracea* var. *botrytis*) — talvituv üheaastane taim, mille arenemata õitega ja lihakate raagudega õisikut tarvitatakse toiduks. Eelmisega sarnaneb spargel- ehk asparkapsas (*B. oleracea* var. *italica*) — üheaastane, 60—80 cm kõrgune, lihakate õieraagudega ja tugevate õienuppudega taim. Toiduks kasutatakse noort õisikut. Kähara peakapsa ehk savoja kapsa (*B. oleracea* var. *sabauda*) kurrulised lehed moodustavad kobeda pea. Lehtede kurrulisus on tingitud lehemesofülli intensiivsemast kasvamisest, võrreldes juhtkimpude pikenemisega. Roos- ehk brüsseli kapsas (*B. oleracea* var. *gemmifera*) on kõrgekasvuline taim, mille kaenlapungadest arenevad väikesi kapsapäid meenutavad pungad. Nuikapsas ehk koolrabi (*B. oleracea* var. *gongylodes*) on kaheaastane taim, toiduks tarvitatakse tema lühenenud, rõigasjalt paksenenud vart, mis sisaldab palju C-vitamiini. Söödа- ehk lehtkapsas (*B. oleracea* var. *acephala*) meenutab kõige rohkem metsikut esivanemat. Ta on harunemata varrega rikkalikult lehistunud söödataim. Kõik kapsateisendid on rikkad vitamiinide ja süsivesikute poolest.

Kapsasrohu perekonda kuulub ka laialt levinud juurvili kaalikas (*Brassica napus* var. *napobrassica*). Õlitaimedest on tähtis raps ehk õlikaalikas (*Brassica napus* var. *napus*), mida kultiveeritakse laialdaselt Ukrainas. Raps on üheaastane, veidi lillaka varjundiga ja vahakorraga kaetud varrega. Kõdrad on kuni 10 cm pikkused, seemned sisaldavad ligi 45% nn. poolkuivade õlide rühma kuuluvat õli, mida kasutatakse metalli-, parfümeeria- ja tekstiilitööstuses ning kummiesemete valmistamisel. Rapsist tehakse loomasöödaks tarvitatavaid õlikooke. Viimasel ajal kasvatatakse rapsi edukalt ka Eestis. Kaalikas ja õlikaalikas on kujunenud tõenäoliselt Vahemeremaades allopolüploidse kapsasrohu ja naerisheina (*Brassica campestris*) hübriidina (2n=20). Ühes suunas on arenenud toitaineterikka juurega kaalikas ja teises peenejuureline, kuid õlirikas raps. Õli sisaldavad ka sarepta kapsasrohu seemned (*Brassica juncea*, nimetatakse ka sarepta

sinepiks), Seemneist saadud pulbrist valmistatakse lauasinepit ja raviniks sinepiplaastrit. Sarepta kapsasrohi on üheaastane taim; looduslikult on levinud Kesk-Aasias, Põhja-Mongoolias, kultiveeritakse Nõukogude Liidu Euroopa-osa lõunapoolsetes rajoonides ja laialdaselt Indias. Kvaliteetset sinepiõli saadakse musta kapsasrohu (*Brassica nigra*) seemneist. Üks esimesi varakevadisi juurvilju on redis (*Raphanus sativus* var. *sativus*). Toiduks kasutatakse tema lihakat, vitamiinide- ja eeterlike õlide rikast säilitusjuurt. Lühikese elutsükli tõttu (30—40 päeva) on ta sobivaks kultuuriks põhjaaladel, kus vegetatsiooniperiood on lühike. Salatiks ja maitseainena kasutatakse ka aedrõika (*R. sativus*) ja musta rõika (*R. sativus* var. *niger*) säilitusjuuri.

Ravimtaim on hallikas harakalatv (*Erysimum diffusum*) — kaheaastane tugeva karvkatte ja kollaste õitega taim. Levinud Nõukogude Liidu stepialadel, kuivades metsades Siberis, Kaukaasias ja Kesk-Aasias. Farmaatsias tuntud südame- ja põiehaiguste vahendina, valmistatakse preparaat erüsiidi. Veresulgemise vahendina kasutatakse hiirekõrva ürti (*Herba Bursae pastoris*). Varem, kui ei tuntud aniliinvärve, oli tähtsaks tehniliseks kultuuriks sinerõigas (*Isatis tinctoria*), mille lehtedest saadi indigosarnast sinist värvi. Sinerõigas on sinaka vahakirmega kaetud stepitaim, mis levib ka Eesti klibustel rannavallidel. Ilutaimedest on meil levinud meeldiva lõhnaga üheaastane levkoi (*Matthiola incana*); kasvatatakse nii liht- kui täidisõielisi vorme. Fülogeneetiliselt on ristõielised lähedalt seotud kapparilistega ja tõenäoliselt ka nendest arenenud. Ebaselged on sugulussuhted magunalistega, kuigi mõned autorid tuletavad ristõielisi magunalistest. Ühiste tunnuste (neljatine õieehitus, seemne- ja viljakesta ehituse sarnasus) kõrval on sugukondade vahel olulisi erinevusi:

magunalised	ristõielised
seemnealgmed anatroopsed	seemnealgmed anatroopsed või kampülotroopsed
endosperm esineb	endosperm puudub
sisaldavad alkaloide	sisaldavad glükosiide ja ferment mürosiini
nektaariumid puuduvad	nektaariumid olemas

Tõenäoliselt on ristõielised ja magunalised arenenud paralleelselt ühistest esivanematest. Mõned süstemaatikud tuletavad magunalisi ja ristõielisi hoopis eri tüvedest. Seega pole ristõieliste asetus fülogeneetilises süsteemis veel küllaldaselt selgunud.

Kapparilistega on palju sarnasust väikesel **reseedaliste** (***Resedaceae***) sugukonnal, kuhu kuulub umbes 70, peamiselt lähistroopilist liiki. Õied on sügomorfsed lühikese güno- või androgünofooriga. Viljalehed (neid on tavaliselt

2—6) ei kasva täielikult kokku ning sigimiku ülemisse ossa jääb ava. Meenäärmed on kettana õiepõhjal.

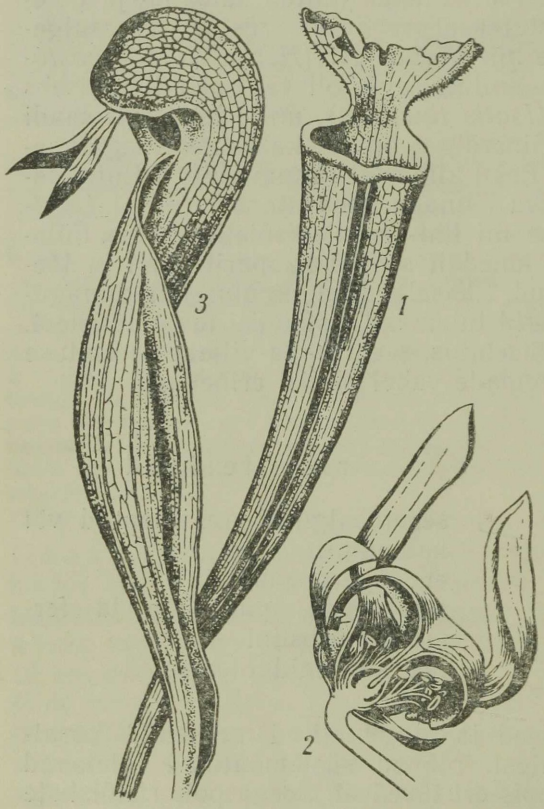
Eestis on tuntuim healõhnaline ilutaim lõhnav reseeda (*Reseda odorata*). Tulnuktaimena levib raudteedel ja kuivadel nõlvadel lõhnatu kollane reseeda (*R. lutea*).

Selts sarratseenialaadsed — *Sarraceniales*

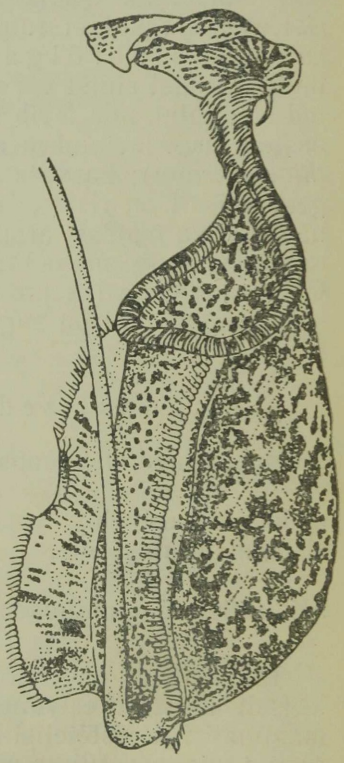
Väike selts aktinomorfsete õitega rohttaimi, mis erinevad kõigist teistest oma kohastumiste poolest putukate püügiks lehtede abil.

Sarratseenialised (***Sarraceniaceae***) püüavad putukaid pikaks toruks keerdunud lehtedega. Tegelikult moodustub toru leherootsu laienemisel, kuna lehelabast on tekkinud vaid püügiaparaadi tipuosa. Toruja püügiorgani sisepind on kaetud meenäärmetega putukate ligimeelitamiseks ja «seede»-näärmetega sissesattunud saagi lagundamiseks. Siia kuulub kuusteist liiki sootaimi, peamiselt Põhja-Ameerikast (joonis 367).

Kanntaimelistel (***Nepenthaceae***) on püügiorgani ehitus veelgi keerukam (joonis 368). Leheroots on pikalt välja veninud ja võib oma alusel vääduda



Joonis 367. Sarratseenialised:
1 — *Sarracenia* leht; *2* — selle õis läbilõikes; *3* — *Darlingtonia californica* leht. (Kerneri, Wettsteini j.)



Joonis 368. Kannpõõsa (*Nepenthes*) leht — putukate püügiurn.

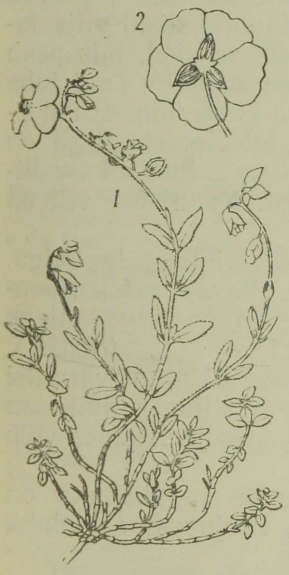
ümber toetavate taimede; järgneb mahukaks (kuni $^1/_2$-liitriseks) urniks laienenud osa, mida ülalt ääristavad sissekeerdunud karvad. Lehelabast on aga tekkinud vaid kate urni kohale. Urni serv eritab mesimahla, selle all on sisekülgsile ja vaha tõttu libe, nii et üle serva tulnud putukad kukuvad urni sisse, milles on seediv vedelik (vihmavesi lahustunud fermentidega). Harva võivad siin hukkuda ka pisikesed selgroogsed, näiteks lehekonnad. Ainus perekond *Nepenthes* ligi 80 liigiga on levinud Madagaskarist Indoneesiani, kõik ronitaimed.

Selts kuldkannilaadsed — *Cistales*

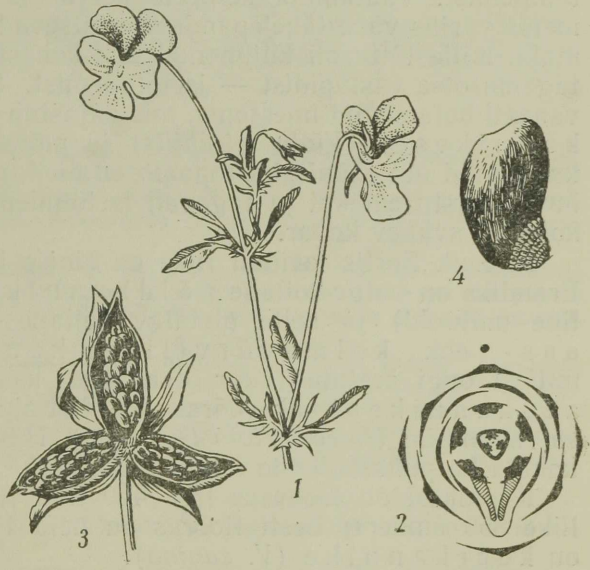
Õis on tüüpilisel juhul viieringiline ja viietine. Kroon lahklehine, aktinomorfne või nõrgalt sügomorfsuse poole kalduv. Tolmukaid palju. Sigimik parakarpne, koosneb kolmest viljalehest, ülemine või alumine. Iseloomulik on parietaalne platsentatsioon (endine nimi *Parietales*).

Seltsi tuletatakse magunalaadsetele lähedasest tüvest ja ta on omakorda seotud naistepunalaadsete ja kõrgemate evolutsiooniastmetega. Seltsi maht on vaieldav.

Kuldkannilised (***Cistaceae***) on õieehituselt seltsile kõige iseloomulikumad. Õied on suured, kollased (või roosad), kiirjad, roh-



Joonis 369. Kuldkann (*Helianthemum nummularium*):
1 — üldkuju; *2* — õis altvaates.



Joonis 370. Aaskannike (*Viola tricolor*):
1 — õied varretipus; *2* — õie diagramm; *3* — avanev vili; *4* — seeme lisemega.

kete tolmukatega (mis jäävad suurelt osalt putukaile söödaks). Püsikud ja põõsad vastakute lehtedega, 180 liiki, enamikus Vahemeremaades.

Kõige kaugemale põhja poole tungib harilik kuldkann (*Helianthemum nummularium*). Tupplehti on veel ebakindel arv, nende asetus on spiraalne (joonis 369). Õievalem K3-5 C5 A∞ G(3). Lehed vastakud, vars roomav. Kuldkann eelistab kuivemaid, hõredama rohustuga kasvukohti. Enamik teisi liike, eriti aga silmatorkavalt suurte õitega põõsad tsistused (*Cistus*), on veelgi kserofiilsemad. Mõnel liigil eritub rohkesti lõhnavat eeterlikku õli või vaiku (ladaani).

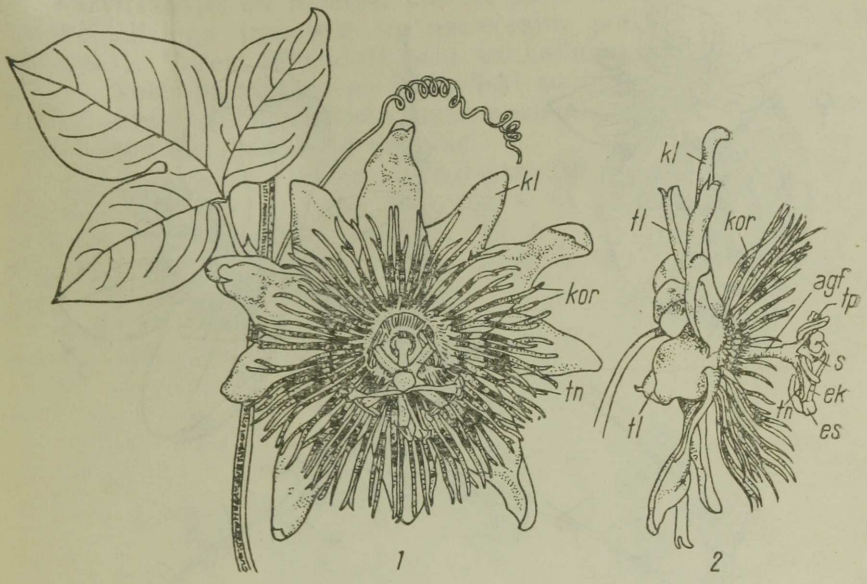
Kannikeselised (***Violaceae***) on eespool nimetatutega võrreldes sügomorfseks muutumas — on omandanud kannuse ja kaotanud ühe tolmukateringi (sisemise, joonis 370). Õievalem meie kannikestel (*Viola*) on seega: K5 C5 A5 G(3). Viietise õiekrooni eri lehed on ka suuruselt veidi erinevad, eriti ülemised kaks. Tupplehtedel on alla suunduvad lisemed. Kahel tolmukal on jätked, mis eritavad nektarit ja ulatuvad alumise (etteulatuva) kroonlehe kannusesse. Emakakael on otsast jämenenud ja suleb klapiga sissepääsu õiesse. Kui putukas surub suised õiesse, painutab ta klapiosa eemale ja jätab toodud tolmu emakakaelale; kui putukas suised tagasi tõmbab, vajub klapp jälle endisele kohale ja väldib isetolmlemist. Vaatamata sellisele keerukale mehhanismile jäävad metsa varjus vähe tähelepandavalt õitsevad taimed siiski viljastamata, millle tõttu on kujunenud uus kohastumiste ahel, mis peab tagama otse vastupidist — isetolmlemist. See asjaolu pani juba vanasti botaanikud imestama, mis kajastub ka taime nimes: imekannikesel (*Viola mirabilis*) ja mõnel teisel meie liigil on kujunenud uut tüüpi kleistogaamsed õied, milles tolmukad ise liibuvad vastu emakat ja tagavad isetolmlemist. Kannikese vili on kolmeks avanev kupar.

Enamik Eestis levinud liike on sinise kuni violetse krooniga. Erandiks on valge-kollane põldkannike (*V. arvensis*) (tavaline umbrohi) ja selle oletatav eellane — sinine-valge-kollane aas- ehk kolmevärviline kannike (*V. tricolor*), millest ongi aretatud suur osa aias kasvavaid mitmevärvilisi aedkannikesi ehk võõrasemasid. Kolmevärviline kannike on ka ravimtaim (*Herba Viola tricoloris*). Hibiinides ja Alpides võib kohata ka puhaskollaste õitega kannikesi.

Kannikesi on looduses ligi 450 liiki (kogu sugukonnas on liike 850 ümber); Eesti flooras on neid 17, kusjuures sagedaim on koerkannike (*V. canina*).

Ülejäänud sugukondi sellest seltsist saab käesolevas õpikus puudutada ainult mõne näite varal.

Õisiklehelised (***Flacourtiaceae***), troopiliste puude sugukond (umbes 1250 liiki), millest eriti huvitavad on perekond *Phyllobotryum* ja talle lähedased; suurte lehtede tipus on neil üksikõied või terved õisikud. Seemned sisaldavad sinihapet ja õli (*Hydnocarpus* — leepra ravim).



Joonis 371. Kannatuslill (*Passiflora coerulea*):

1 — varreosa lehe, kõitrao ja õiega pealtvaates; *2* — õis kõrvaltvaates; *tl* — tuppleht; *kl* — kroonleht; *kor* — koroona (õiepõhja väljakasved); *agf* — androgünofoor; *tn* — tolmukaniit; *tp* — tolmukapea; *s* — sigimik, *ek* — emakakael; *es* — emakasuue. (Lippmaa j.)

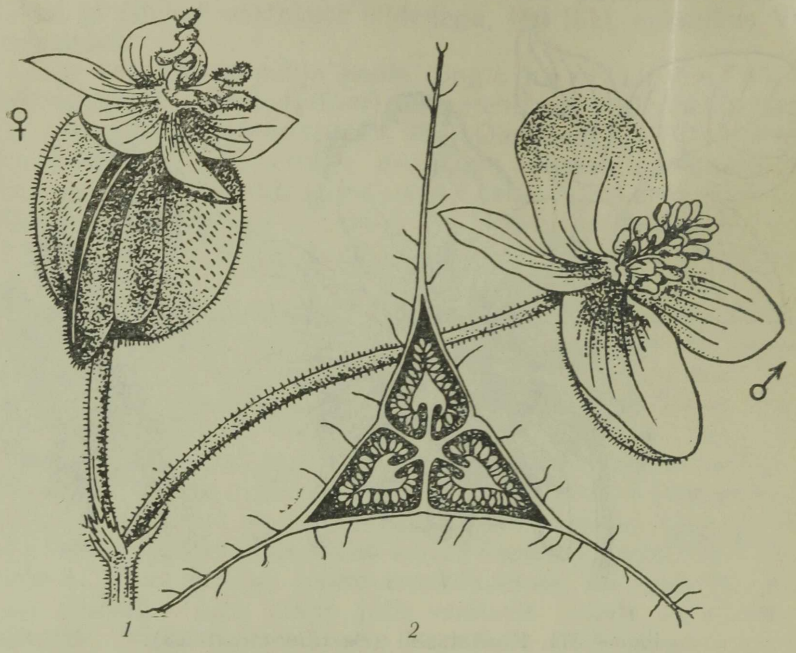
Kannatuslillelised (***Passifloraceae***), peamiselt troopilised liaanid (650 liiki). *Passiflora* õie ehitus on väga omapärane; õietelg on pikenenud, all ratasjas tupp ja keerukalt liigestunud kroon, märksa kõrgemal (androgünofooril) harali vähesed tolmukad ja emakas (joonis 371). Mõned liigid annavad suuri söödavaid marju — grenadille.

Melonipuulised (***Caricaceae***) on troopiliste puude sugukond mõnekümne liigiga, millest troopikas on üldtuntud suureviljaline melonipuu ehk papaia (*Carica papaya*) Ameerikast. Lapsepeasuurune vili meenutab ehituselt melonit. Piimmahlas on valke lagundavat fermenti papaiini.

Begoonialised (***Begoniaceae***) on üldtroopiline rohttaimede sugukond (1820 liiki). Begooniad (*Begonia*) on oma ebasümmeetriliste, tihti kirevate lehtede ja eredate õitega ammugi lillekasvatajate tähelepanu paelunud (joonis 372). Paljud kultuurbegooniad on hõlpsalt vegetatiivselt paljundatavad (lähevad kasvama isegi lehetükkidest) ja taluvad hästi toakliimat põhjamaadeski.

Vesipipralised (***Elatinaceae***) on väikesed vastakute või männaseliste lehtedega ja redutseerunud õitega veetaimed. 40 liigist esineb meil ainult üks — mõru vesipipar (*Elatine hydropiper*).

Tamariskilised (***Tamaricaceae***) on Vana Maailma soola- ja kivikõrbe taimed (ligi 120 liiki). Tamariskid (*Tamarix*) on kõrbemaastikus oma lillade ja hallikasroheliste, soomusteks redutseerunud lehtedega kohati ilmet andvad. Sool eritub lehtedele kristallikihina; mõned liigid (*T. mannifera*) tekitavad kilptäikahjustuste puhul magusaid eritisi, nn. mannat.



Joonis 372. Begoonia (*Begonia*):
1 — vasakul emasõis, paremal isasõis; *2* — vili ristlõikes. (Wettsteini j.)

Selts kõrvitsalaadsed — *Cucurbitales*

Seltsi kuulub üksainus sugukond — **kõrvitsalised** (***Cucurbitaceae***).

Kõrvitsalistel on õis ühesuguline, viietine, aktinomorfne, liitlehine (see tunnus on mõnikord vaieldav, joonis 373). Tolmukaid on 5, nende niidid on alumises osas kahekaupa või täielikult kokku kasvanud, viimasel juhul moodustades samba ehk s ü n a n d r i u m i. Tolmukotid on omapäraselt keerdunud. Õie alusel on meeketas. Sigimik on alumine, koosneb kolmest viljalehest, parakarpne, sisaldab enamasti palju seemnealgmeid. Vili on lihakas, marjataoline. Selliseid suuri kõvakestalisi vilju nimetatakse üldiselt kõrvitsviljadeks. Seemned on suurte õlirohkete idulehtedega.

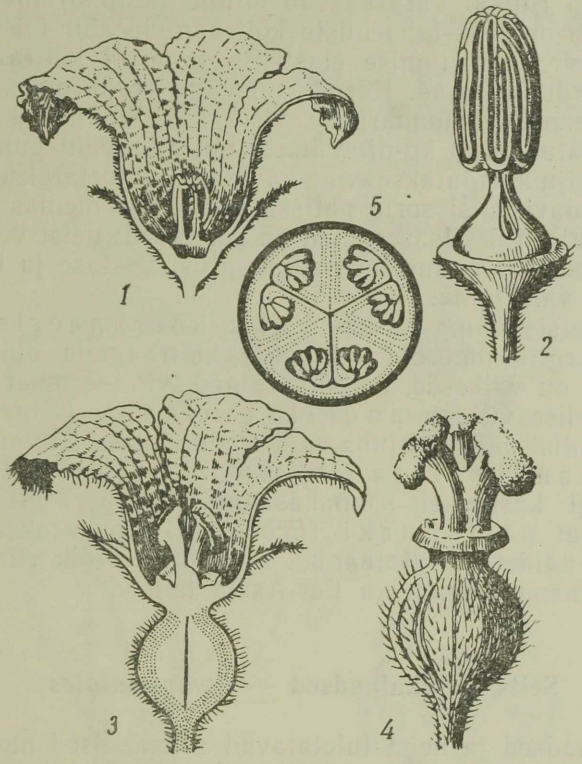
Kõrvitsalised on enamikus üheaastased ronivad rohttaimed, kuid esineb ka ronivaid püsikuid ja põõsaid. Ronimisvahendiks on lehealuselt lähtuvad köitraod, mis tõenäoliselt kujunevad muundunud võsudest. Lehed on vahelduvad, sõrmroodsed, ilma abilehtedeta.

Anatoomilise iseärasusena on oluline mainida, et juhtkimbud on bikollateraalsed (niineosa on ka säsipoolses küljes).

Kõrvitsalistel on rohkesti ühiseid jooni melonipuuliste ja kannatuslillelistega (muuseas ka parietaalne platsenta, köitraagude tekkeviis). Varem lähendati neid ka kellukalaadsetele, kuid tolmukate kokkukasvamine on siin siiski sootuks erinev. Kõrvitsalised on ilmselt kuldkanniliste suuna spetsialiseerunud evolutsioonitipp, millel pole lähemaid sugulasi.

Suurem osa kõrvitsalisi on lühikese elukestusega poolkõrbe- ja kõrbetaimed, mis koguvad oma suurtesse viljadesse vett. Kokku on siin liike ligi 1000; Euroopa lõunaosani ulatuvad neist vaid vähesed. Lõuna-Venemaal, Kaukaasias ja Kesk-Aasias kasvatatakse kultuurkõrvitsalisi põldudel (nn. bahtša-kultuurid).

Tuntuim on meil lava- ja aiataimena kasvatatav h a r i l i k kurk (*Cucumis sativus*) — vana-Indiast pärinev kultuurtaim.



Joonis 373. Hariliku kõrvitsa (*Cucurbita pepo*) õied:

1 — isasõis läbilõikes; *2* — isasõie kokkukasvanud tolmukad; *3* — emasõis läbilõikes; *4* — emakas; *5* — sigimik ristlõikes.

mida looduses enam ei esinegi. Toored (rohelised) viljad leiavad laialdast kasutamist salatina, kuigi neil pole nimetamisväärset toiteväärtust.

Kurgile lähedane on meloni perekond (*Melo*). Viljad on magusa (kuni 17% suhkruid) ja lõhnava endokarbiga. Melonitest valmistatakse siirupit, mett, seemnetest õli.

Õieehituse poolest on kurgisarnane ka Aafrikast pärinev arbuus (*Citrullus*), mille lehed on aga jagused ja köitraod harunevad. Põhja poole transporditakse peamiselt suuri magusa viljalihaga söögiarbuuse (*C. vulgaris*); peale selle on ka loomasöödaks ja ravimina kasutatavaid liike (näiteks kolokvint, *C. colocynthis*). Arbuus on veelgi soojalembesem kui melon; teda kasvatatakse peamiselt Kesk-Aasia vabariikides.

Ameerikast pärinev kõrvits (*Cucurbita*) on sugukonna suurimaid taimi. Hariliku kõrvitsa (*C. pepo*) viljaraag on kandiline ja vaoline, suureviljalisel kõrvitsal (*C. maxima*) aga ruljas. Vars kasvab mitme (kuni 5) meetri pikkuseks ja ronib oma 3—5-haruliste köitraagude abil teiste taimede peale, taradele. Kinnitumise elastsuse tagavad köitraagude spiraalseks keerdunud osad. Kõrvits on väga vormirohke. Meil kasvatatakse peamiselt ümmarguse viljaga sorte, millel üksikvilja kaal võib ulatuda 100 kg-ni. Väikesi mitteronivaid puhmikkõrvitsaid, mille vilju kasutatakse enne valmimist, nimetatakse kabatšokkideks, lamedaviljalisi sorte patissonideks. On olemas ka söödaja ilukõrvitsaid. Kõrvitsaseemned on söödavad; neist võib valmistada õli ja neid on kasutatud soolenugilistevastase ja kuseeritust stimuleeriva vahendina.

Eestis metsistununa kasvav harilik koeranaeris (*Bryonia alba*) on mürgine umbrohi, mis võib köitraagude abil taradele tõusta. Õied on väikesed, kollakasvalged, vili — must mari.

Kolvikujulise viljaga pudelkõrvitsast (*Lagenaria vulgaris*) on tehtud pudeleid juba ammu enne klaasi leiutamist. Tugevakiulise käsnkõrvitsa (*Luffa*) vili on kuivatatult ja puhastatult meilgi kasutusel saunakäsnana. Omapäraselt seemneid väljapaiskavat pritskurki (*Ecballium*) nimetatakse kui autohooria head näidet (vt. Botaanika I, lk. 381). Kõik viimati nimetatud on Vahemeremaade ja Ees-Aasia taimed.

Selts kellukalaadsed — *Campanulales*

Kellukalaadsed ja neist tuletatavad astrilaadsed moodustavad ühe kõrgeimale arenenud evolutsiooniharu taimeriigis. Mõlemal seltsil on mitmeid üha progresseeruvaid tunnuseid, mis on viinud korvõieliste väga omapäraselt väljakujunenud ehitustüübini. Õieosad on suurel määral kokku kasvanud. See ei kehti mitte ainult tupe ja krooni kohta, vaid hõlmab ka tolmukkonda. Siin võime

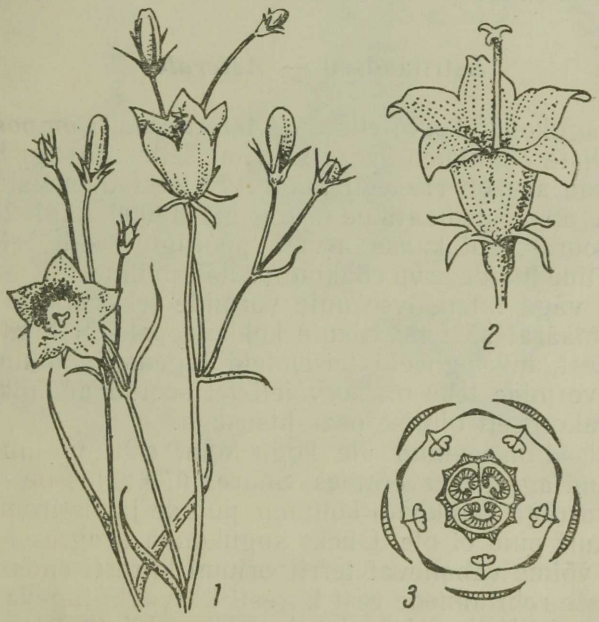
näha mitmeid üleminekuastmeid tipust lähendunud ja osaliselt kokku kasvanud tolmukatest kuni torujalt liitunud tolmukkonnani korvõielistel. Emakakael kasvab läbi tolmukottidest moodustunud toru, lükates sellega välja sissepoole vabaneva õietolmu ja alles seejärel lähevad emakasuudme hõlmad laiali. Õis on seega proterandriline. Sigimik on alumine, kolme- (kuni viie) pesaline ja rohkete seemnealgmetega (kellukalistel), kuni taandub ühepesaliseks (kahest viljalehest) ühe anatroopse seemnealgmega (korvõielistel), millest areneb seemnis.

Mõlemal seltsil võib vartes areneda lüliline piimasoonestik (näiteks suureõielisel kellukal, piimohakal, piimjuurel, võilillel jt.). Säilitusaineks on tihti inuliin.

Enamikus rohttaimed; väikesi puid ja põõsaid leidub vaid mõnedes primitiivsemates perekondades.

Fülogeneetilised vahekorrad madalama arenemistasemega rühmade suhtes ei ole selged. Esineb üksikuid jooni, mis võimaldavad seltsi lähendada iminõgeselaadsetele ja mõnedele teistele seltsidele.

Kellukalised (***Campanulaceae***) on korrapärase viietise õiekroonniga, milles tolmukad avaldavad alles nõrka liginemistendentsi.



Joonis 374. Ümaralehine kellukas (*Campanula rotundifolia*):
1 — õisik; *2* — üksik õis; *3* — õie diagramm.

Emakasuudmel on karvu, mis koguvad vabanevat õietolmu ja puistavad seda laiali. Sünkarpne sigimik areneb (Eestis levinud perekondades) seemnerohkeks kupraks. Õied on sinised, violetsed või valkjad, suured ja eemaldunud või väiksemad ja tähkadeks (rapuntsel, *Phyteuma*) või nuttideks (sininukk, *Jasione*) liitunud. Seega avaldub juba siin õisikute sünangiumideks koondumise tendents (vt. lk. 574).

Suurim perekond kellukas (*Campanula*) on saanud nime iseloomuliku kujuga õite tõttu (joonis 374). Õied on raolised ja ripuvad hõredas kobaras, nagu suureõielisel kellukal (*C. persicifolia*), pöörises, nagu harilikul kellukal (*C. patula*), või on raotud ja tipmistesse männastesse koondunud (kerakellukal, *C. glomerata*). Eriti rohkesti on kauneid kellukaid mägedes (näiteks Alpides, Kaukaasias), kust osa liike on võetud ilutaimedena kultuuri. Enamik ligi 900 liigist on parasvööndi rohttaimed.

Lobeelialised (***Lobeliaceae***) erinevad eelmisest sugukonnast sügomorfse õiekrooni, tolmukate kokkukasvamise ja kahepesalise sigimiku poolest. Väga lähedane eelmisele sugukonnale, ligi 1200 liiki (väikeses mahus). Levikult kaldub suuremal määral lõunapoolkerale, nagu ka mõned lähedased väiksemad sugukonnad, mida siin ei käsitleta.

Lobeelia perekonna liigid on kasutusel ilutaimedena (näiteks meil aedades sage *Lobelia erinus*). Eesti flooras on ainult üks liik vesilobeelia (*L. dortmanna*), haruldane veetaim selgeveelistes järvedes. Põhja-Ameerikas kasvav mürgine *L. inflata* on ravimtaim (*Herba Lobeliae*).

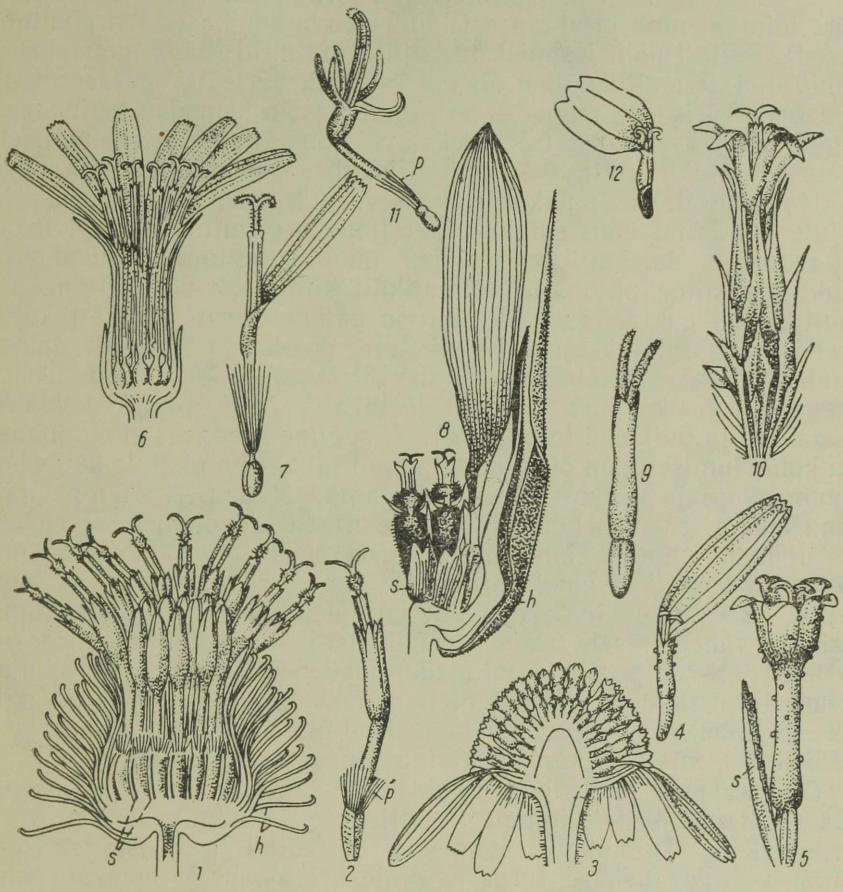
Astrilaadsed — *Asterales*

Ainus sugukond **korvõielised** (***Asteraceae***, ***Compositae***) on kaheiduleheliste õistaimede seas suurim: selles on ligi 8000 perekonda. Liikide arv on raskesti määratav, sest olenevalt liigi kriteeriumidest on süstemaatikud eristanud 14000 kuni 25000 liiki. Ka Eesti flooras, kui kaasa arvata pisiliigid, võib eristada ligi 300 liiki. Selline liikide arvu ebakindlus näitab ilmekalt, et tegemist on kaasajal väga intensiivse uute vormide tekkimisega ning oleneb suurel määral süstemaatikute kokkuleppeliselt kindlaks määratud piiridest, missuguseid teisendeid lugeda juba uuteks liikideks. Uute vormide teke on korvõielistel seotud apomiktilise paljunemise erakordselt olulise osatähtsusega.

Korvõielised on levinud üle kogu Maa, eriti vormirohkelt on nad esindatud aga parasvöötmes. Suures ülekaalus on rohttaimed (puitunud varrega perekondi kohtame pujude ja ristirohtude käsitlemisel); suuri puid ei ole. Üheks sugukonna progressi põhjuseks näib olevat võime vabanevat territooriumi kiiresti enda alla võtta ja hoida teiste rohttaimede eest kiiresti kasvava, tugeva, uuendusvõimelise juurestiku ja laiuva lehekodariku abil (näiteks võib tuua kas või võilille, mille tõrjumine kultuurtaimekooslustes ei ole kerge). Tihedates troopikametsades on korvõielistel siiski tagasihoidlikum osa; siin esineb neid epifüütidena võrastikus.

Vaieldamatult on efektiivseks osutunud õite koondumine tihedatesse õisikutesse, milles otstarbekas putukate ligimeelitamise süsteem (õisiku kuju, suurus, värvus ja lõhn) on ühendatud rohkete üksikõite garanteeritud viljastamisega ja viljade tõhusate levimisviisidega.

Kõigepealt tulekski lähemalt tutvuda korvõieliste omapärase õisiku ja õite ehitusega (joonis 375). Õisikuraag on laienenud lamedaks, nõgusaks või kumeraks õisikupõhjaks, millele kinnitub enamasti suur arv ligistunud üksikõisi. Sageli on õie kandelehed



Joonis 375. Korvõieliste õisikuid ja õisi:

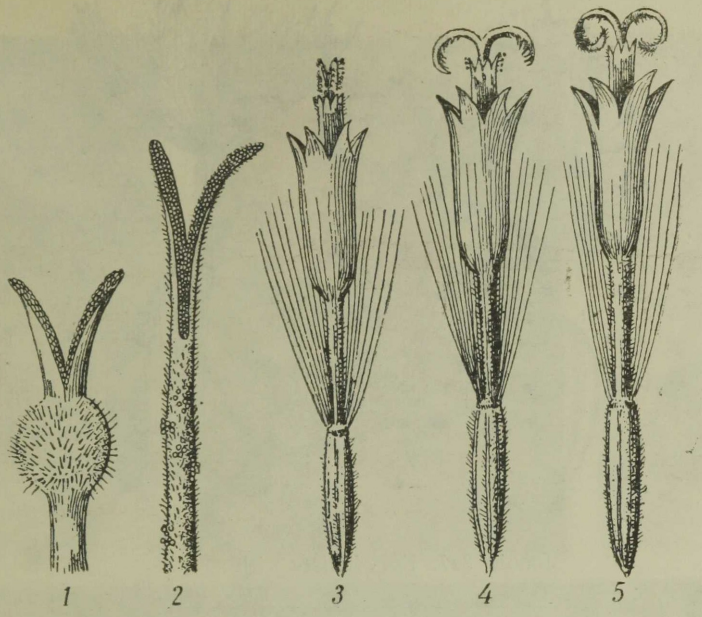
1 — ainult putkõitest korvõisik takjal (*Arctium lappa*), läbilõikes; *2* — üksik putkõis; *3* — keel- ja putkõitega korvõisik karikakral (*Anthemis*), läbilõikes; *4* — üksik keelõis; *5* — üksik putkõis; *6* — ainult keelõitega korvõisik salatil (*Lactuca*); *7* — üksik keelõis; *8* — kaks putkõit ja üks keelõis päevalille (*Helianthus*) õisiku serval; *9* — üksik putkõis pujul (*Artemisia*); *10* — üheõieline korvõisik (liitkorvõisiku osana) mesiohakal (*Echinops*); *11* — lehterjas õis rukkilille õisiku keskelt (*Centaurea cyanus*); *12* — keelõis raudrohu (*Achillea*) õisiku servalt. *h* — üldkatise kõrglehed, *s* — õisikupõhja sõkalsoomused, *p* — pappus. (Bergi ja Wettsteini j.)

säilinud sõkalsoomustena õiepõhjal. Taolise tiheda õisiku kujunemise tendentse võisime märgata ka liblikõielistel (ristikud), eriti aga uniohakalistel (äiatar). Morfogeneetiliselt on niisuguse õisiku teke lähedane radiaalsele fastsiatsioonile (Botaanika I, lk. 212). Õisikut väljastpoolt (noores eas) ja alt (hiljem) katvad õisikukandelehed moodustavad suuremal või vähemal määral kompaktse üldkatise, varasema nimetusega üldkatte. Nii kujunebki õisiku korvitaoline üldilme, mis on andnud sellele õisikutüübile nime. *

Üksikõied on lihtsamal juhul kõik enam-vähem ühesugused, korrapärased (lehterõied) ja säilitanud viis redutseerunud tupplehte, viis kokkukasvanud kroonlehte, toruks ühinenud tolmukottidega tolmukkonna ja viimasest läbikasvava emaka (seltsi põhitunnused). Sellest põhiskeemist on kujunenud mitu tüüpi spetsialiseerunud õisi. Asendilt võime õisikul eristada äärisõisi ja (seesmisi) ketasõisi. Äärisõied, mõnedes perekondades ka ketasõied kujunevad sügomorfseteks, kahehuulelisteks või omandavad keeletaoliselt ühele poole väljaulatuva krooni. Niisugused k e e l õ i e d (laiemas mõttes) jaotatakse omakorda vastavalt kroonitipmete arvule ja kujule. Keelõitel võib emakas ja tolmukkond mitmesugusel määral redutseeruda, kuni neile ei jää muud ülesannet, kui muuta õisiku välisilme putukaile võimalikult silmatorkavaks. Teine õie põhitüüp on p u t k õ i s, millel kroon paikneb toru- (putke-) kujuliselt ümber tolmukkonna ja viimane omakorda torujalt ümber emakakaela. Tervikuna meenutab sel kombel eristunud üksikõitega korvõisik suurt üksikõit (üldkatis selle tuppe, keelõied kroonlehti ja putkõied tolmukaid). Niisugune sarnasus ei ole juhuslik: kohastumisena on õisik omandanud jällegi putukatele kõige leitavama kuju ja värvuse. Sellist õietaolist õisikut — s ü n a n g i u m i ehk p s e u d a n t i u m i võib käsitleda kui omapärast superevolutsiooni nähtust, kus endine otstarbekas vorm evolutsiooni käigus kõrgemal tasemel kordub (vt. ka lk. 532). Huvitaval kombel on õisikute edasine arenemine korvõielistel mõnel juhul viinud õisikute vähenemisele (kuni üheõielisteni, mõne millimeetri suurusteni), mis on põhjustanud õisikute lähenemist, liitumist, ja kujunenud liitõisikud on jällegi õietaolisteks muutunud. Nii on näiteks mesiohakal (*Echinops*) üheõielised õisikud ühinenud kerajaks liitõisikuks, mis tervikuna meelitab juurde tolmeldajaid.

Õite avanemine õisikus algab servast ja jätkub keskosa suunas (vastavalt sellele toimub ka viljade valmimine). Õied on proterandrilised. Tolmukotid avanevad siseküljel ja puistavad õietolmu kottidevahelisse torusse, millest läbikasvav emakas selle hiljem üles ja välja tõukab. Emakakael on sellekohaselt karvane või pudeliharjataolise karvavööga varustatud. Emakasuudme harud on algul, kokkupuutel oma tolmuga, suletud (vastakuti suru-

* Aianduse praktikast on tulnud ettepanek termin korvõisik lühendada k o r v i k u k s, mis on tõesti kujukas ja lakooniline sõna, kuid esialgu pole veel leidnud botaanikas kasutamist.

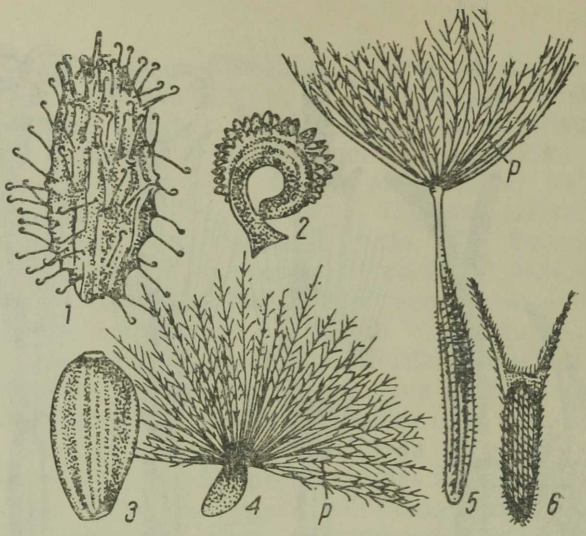


Joonis 376. Emaka ehitus ja kasv korvõielistel:
1 ja *2* — emaka tipmine osa karvase emakakaela ja kahe suudmega;
3—5 — emaka väljumise faasid.

tud), siis avanevad, eemalduvad ja lõpuks, kui tolmlemist võõra tolmuga ei toimunud, võivad käänduda tagasi ja puudutada oma või naaberõie tolmukaid (joonis 376). Korvõisikutel on tavaliselt rohkesti õisi külastavaid putukaid, kes püüavad õiepõhjal olevate meenäärmete juurde tungida, või toituvad rohkeist tolmukaist.

Oluline on jälgida ka emaka ja vilja — seemnise arenemist. Alumine parakarpne sigimik moodustub kahest viljalehest, muutub ühepesaliseks ja sisaldab ainult ühe anatroopse seemnealgme. Seeme on endospermita, ei vabane viljast. Viljakest võib pähklitaoliselt puituda. Viljade levimiseks kujuneb mitmesuguseid kohastumisi (joonis 377). Redutseerunud tupest kujuneb sageli karvadekimp — p a p p u s, mis moodustab vilja hõljumiseks soodsa lennuaparaadi, mis mõnel perekonnal (võilill, salat) tõuseb erilisel raol vihmavarjutaoliselt seemnest kõrgemale. Teistel perekondadel on seemnis varustatud kidaliste jätketega (ruskmetel) või eraldub õisik tervikuna ja levib epizoohoorselt (takjal). Korvõielistel esineb ka heterokarpiat, s. t. erinevaid vilju sama õisiku piires (saialill, *Calendula*).

Ülevaatlikkuse mõttes jaotame korvõielised järgmistesse rühmadesse:



Joonis 377. Korvõieliste vilju:
1 — Xanthium spinosum; 2 — Calendula officinalis; 3 — Helianthus annuus; 4 — Cynara scolymus; 5 — Tragopogon floccosus; 6 — Synedrella nodiflora, p — pappusest tekkinud lendkarvad. (Wettsteini j.)

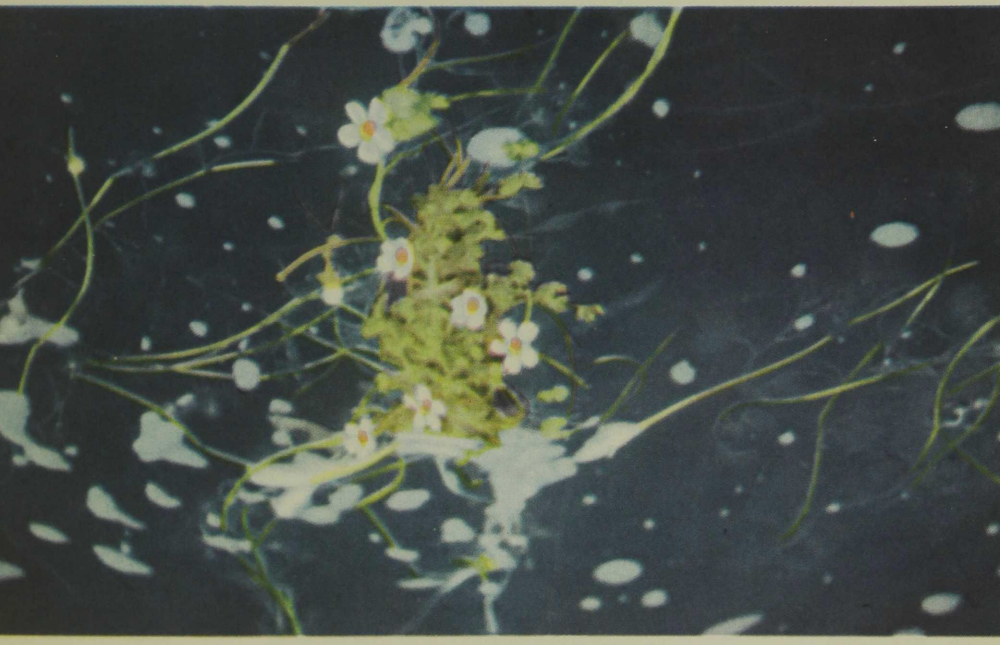
I. Putk- ja keelõitega õisikud	(joonis 375, *3*)	alamsugukond putkõielised
II. Lehterjate õitega õisikud		
III. Ainult putkõitega õisikud	(joonis 375, *1*)	
IV. Ainult keelõitega õisikud	(joonis 375, *6*)	alamsugukond keelõielised

Alamsugukond putkõielised (*Tubuliflorae*) on väga vormirohke, kuid õisiku keskel (ketasõitena) pole kunagi keelõisi. Piimasooned puuduvad. Esineb lõhnavate eeterlike õlidega skisogeenseid õlimahuteid.

I. Üldiselt on primitiivseid jooni kõige rohkem päevalillel (*Helianthus*) ja sellele lähedastel perekondadel. Näiteks Havai saartel kasvavatel korvõielistel puukestel ei ole veel täielikku üldkatist. Päevalillel on vars õõnes, tihti kõva, sügiseks puituv, kuni 5 m kõrgune. Varrekarvu ümbritsevad ränistunud rakud, mis teevad varre karedaks (kaitseks limuste vastu). Lehed on suured, vahelduvad, südaja aluse ja munaja kujuga.

Suur päevalilleõisik on heaks õppevahendiks korvõieliste õie ehituse tundmaõppimisel (joonis 375, *8*). Erekollased keelõied on viljatud. Putkõitel on kaks kilejat tupplehte, veidi paisunud kol-



Üleval: Kukekannus (*Delphinium* sp.) (Kirgiisia); Mürdiline *Callistemon phoeniceus* (Austraalia); *Saxifraga melaleuca* (Altai).
All: Meri-sõrjesilm (*Ranunculus marinus*) (Karjala).



Lenkorani albitsia
(Albizzia julibrissin)
(Kesk-Aasia, kultuuris).



Acacia pulchella
(Austraalia).



Lathyrus mulkak
(Kesk-Aasia).

lane viietipmeline kroon ja tolmukad kinnituvad niitidega õiekrooni laienenud osale (nende tumedamad tolmukapead on kokku kasvanud). Emakakaela alusel on meenääre, pikenemisel on tal harjataoline karvatutt («tolmupühkija») ja kahehõlmaline suue. Noored õisikud pöörduvad päeva jooksul vastavalt päikese asendile (võib-olla sellest nimigi).

Harilik päevalill (*H. annuus*) pärineb Põhja-Ameerika lõunaosast, kus on rohkesti selle perekonna teisigi liikmeid. Kultuuri on võetud peamiselt üheaastased õlirohkete seemnetega või dekoratiivsed liigid. Venemaa steppides on päevalill kujunenud eriti tootlikuks õlitaimeks. Viimasel ajal on Nõukogude Liidus aretustööga saadud eriti kõrge (kuni 57%-lise) õlisisaldusega sorte. Päevalilleõli on hinnatud toiduõlina, pealseid kasutatakse loomasöödana, vartest valmistatakse tselluloosi.

Päevalille perekonda kuulub ka mugulpäevalill, maapirn ehk topinambur (*Helianthus tuberosus*), mis on väärtuslik söödataim. Tema risoomimugulad sisaldavad toitvat tärkliselähedast süsivesikut inuliini (kuni 17% kuivainest).

Teistest tähtsamatest toidutaimedest tuleb nimetada veel safloori (*Carthamus tinctoria*), samuti kollaseõisikulist üheaastast taime Aasiast. Põuastes piirkondades (India, Kesk-Aasia) asendab ta päevalille, andes väärtuslikku toiduõli (kuni 37%), tehnilisi õlisid, loomasööta ja varematel aegadel ka kollast värvi.

Suurem osa keelõitega putkõielisi on hästi tuntud ilutaimedena ja paistavad looduslikus taimestikuski silma oma dekoratiivsete õisikute poolest.

Valged keelõied äärisel ja kollased putkõied õisiku sees on valgel karikakral (*Anthemis arvensis*), kesalillel (*Tripleurospermum inodorum*) ja härjasilmal (*Leucanthemum vulgare*); koos madala, kergesti metsistuva kirikakraga (*Bellis perennis*) on nad rahvasuus kõik laialt tuntud karikakra, kanapasalille ja paljude teiste nimede all.

Kollaste keelõitega ja samuti kollaste putkõitega õisikud on kollasel karikakral (*Anthemis tinctoria*), kuldvitsal (*Solidago*), ristirohul (*Senecio*), paiselehel (*Tussilago*) jt. Aedades kasvatatakse sageli võõrsilt tulnud saialilli (*Calendula*), päevakübaraid (*Rudbeckia*) jt.

Roosad, purpurpunased kuni sinakaslillad on astri (*Aster*) ja lähedaste perekondade (Eestis mererannal näiteks randastri, *Tripolium vulgare*), õnneheina (*Erigeron*) ja daalia (*Dahlia*) keelõied. Kõik viimati nimetatud antotsüaanivärvusega perekonnad on levinud peamiselt Põhja-Ameerikas. Kultuuris võivad nad mitmesuguseid värvuse varjundeid omandada.

II. Lehterjate õitega õisikud on jumikate (*Centaurea*) perekonnas. Äärisõied on suuremad, steriilsed, sisemised õied väiksemad, kahesugulised. Õisikud on võrdlemisi silmapaistvad, Eestis kasvavatel liikidel punakaslilla, roosa või sinise antotsüaan-

värvusega. Üldkatiselehed asetsevad katusekivide taoliselt ja on tihti keerukalt narmastunud. Sagedamini esinevad Eestis tugevasti lõhestunud lehelabaga põldjumikas (*Centaurea scabiosa*), vähe liigestunud lehelabaga arujumikas (*C. jacea*) ning üldtuntud kitsaleheline rukkilill (*C. cyanus*). Viimasel on nõela abil demonstreeritav huvitav kohastumine putuktolmlemisele. Krooniputkele kinnitunud tolmukaniidid tõmbuvad puudutamisel kiiresti kokku, kutsudes esile tolmumassi väljatõukamise putuka kehale.

Jumikad on pärit enamikus Lõuna-Euroopast ja rändasid sisse alles põllukultuuri algperioodil.

III. Keelõiteta putkõielised moodustavad mitu morfoloogiliselt ja ökoloogiliselt selgeilmelist liikide rühma.

Kõigepealt on hulk madalakasvulisi valgeviltjaid rohttaimi juurmise lehekodariku või väikeste varrelehtedega ja väikeste nutitaoliste korvõisikutega. Valge kahesugulise ja roosaka emasõisikuga kassikäpp (*Antennaria dioica*) on levinumaid kserofüüte liivadel ja loodudel. Kuivalembene on ka erekollaste õisikutega käokuld (*Helichrysum arenarium*); Eestis looduskaitse all. Vähe märgatava õisikuga kassiurvad (*Gnaphalium*) ja paganapead (*Filago*) kasvavad umbrohtudena põldudel ja ruderaaltaimedena teepervedel jm. Suurte valgeviltjate kõrglehtedega kaljutaim alpi jänesekäpp (*Leontopodium alpinum*) on legendaarse eedelveisina üks alpinistide lemmiktaimi, Kesk-Euroopa riikides on ta looduskaitse all.

Pisikesed kerajad korvõisikud moodustavad suuri liitõisikuid suures pujude (*Artemisia*) perekonnas. Eluvormilt on nad poolpõõsad (talvituva puitunud varrega) või rohtsed püsikud. Enamik liike pärineb Euraasia steppidest ja poolkõrbeist; Eestis asustavad nad umbrohualasid ja kuivi nõlvu. Transpiratsiooni piiramise huvides on lehelaba tugevasti liigestunud (võrreldagu lehti harilikul pujul, *A. vulgaris*, ja põldpujul, *A. campestris*) ja lisaks sellele veel valgeviltjas (koirohi, *A. absinthium*). Pujud sisaldavad rohkesti tugevalõhnalisi eeterlikke õilisid ja mõrumaigulisi alkaloide. Koirohi on populaarsemaid rahvaravimeid (*Herba Absinthii*), koirohuekstrakt annab vermutile jt. alkohoolsetele jookidele spetsiifilise maigu. Estragonpuju (*A. dracunculus*) on samuti vürtsitaim. Ussipuju (*A. cina*) annab mõjukat ravimit solkmete vastu — santoniini (*Flores Cinae*, nn. sitvariseemne; tegelikult on droogiks noored õisikud).

Tugeva kasvu ning ogaliste lehtede ja varte poolest on äratuntavad ohakad (*Cirsium*) ja neile lähedased perekonnad, eriti tugevate ogadega karuohakad (*Carduus*) ja karedate karvadega takjad (*Arctium*). Kõik need on meil tülikad umbrohud põldudel ja aedades. Paljunemine ja levimine on eriti ohakail väga efektiivne. Põldohaka (*C. arvense*) taim annab tuhandeid sulgjate lendkarvadega varustatud seemniseid, mis kandu-

vad kilomeetrite kaugusele. Piimohakas paljuneb peale selle väga hõlpsasti juurevõsundite varal. Ühest taimest võib aastas vegetatiivselt tekkida kuni 60 tütartaime. Kui maaharimisel ohaka sügav (kuni 6 m) juurestik purustatakse, võivad juuretükid hõlpsasti uusi võsusid anda. Ohakate tõrjeks tuleb rakendada kogu agrotehnika kompleksi; õigeaegset kõrrepõldude koorimist, sügavat kündi, külvikordade vaheldust jm. Õisikud on kahekojalisel põldohakal violetsed, tuli- (*C. vulgare*) ja soo-ohakal (*C. palustre*) purpurpunased, samuti villohakal (*C. heterophyllum*), mille lehtede alumine pind on valgeviltjas. Tugeva heterofüllia poolest on tähelepanuväärt ka valkjaõisikuline pehmelehine seaohakas ehk seakapsas (*C. oleraceum*).

Eluvormilt ühtiv, välisilmelt väga sarnane ohakatega, kuid õisiku ehituselt keelõieline on piimohakas (*Sonchus*). Ta on ohakaist eristatav piimmahla ja kollaste õite poolest.

Ohakatele lähedased on mõned Lõuna-Euroopa aedviljad, nimelt harilik artišokk (*Cynara scolymus*) ja hispaania artišokk (*C. cardunculus*), esimesel kasutatakse toiduna õisiku üldkatise lehti, teisel leheroodusid.

Putkõieliste alamsugukonnas on palju ravimtaimi (peale juba nimetatud koirohu). Üldtuntud on kevadel õitseva paiselehe (*Tussilago farfara*) õisikute ja noorte lehtede (*Folia Farfarae*) kasutamine paistetuste, samuti hingamisteede haiguste korral. Niisugust aastase arenemistsükli kaheosalisust (varakevadel õisikuid kandvad varred, suvel suured lehed lühivõrseil) kohtame ka katkujuurel (*Petasites*), mille lehti kasutatakse samaks otstarbeks, kuid harvemini.

Harilik raudrohi ehk verihein (*Achillea millefolium*) on sagedamaid taimi teepervedel ja põllupeenardel. Tema lehti (*Herba Millefolii*) kasutatakse väga mitmesugusel viisil verejooksu sulgeva vahendina, köharohuna ja maohaiguste ravimina. Suuremate õisikute ja tähelepandavamate keelõitega võsaraudrohi (*A. ptarmica*) on samuti ravimtaim, kuid teda kasvatatakse ka ilutaimena.

Soolikarohi ehk reinvars (*Tanacetum vulgare*) on vana rahvaravim sisuseusside vastu (droogiks kasutatakse lehti ja õisi — *Herba* et *Flores Tanaceti*).

Eestis levinud liikidest tuleb nimetada veel valgete keelõitega teekummelit (*Matricaria chamomilla*), mille õisi (*Flores Chamomillae vulgaris*) kasutatakse ravimteena; lõhn on tingitud eeterlikust õlist. Samasuguse ravitoimega on Põhja-Ameerikast sissetulnud ja meil kiiresti levinud keelõiteta lõhnav kummel (*M. matricarioides*). Teistest lähedastest, Eesti looduses puuduvatest liikidest on ravimtaimedena kasutusel veel väänis-karikakar ehk nn. roomav kummel (*Anthemis nobilis*, droogina *Flores Chamomillae romanae*). Dalmaatsia püreeter (*Pyrethrum cinerariaefolium*), roosa püreeter (*P. roseum*) ja teised

püreetriliigid olid varem inimesele ohutu püretriini sisalduse tõttu laialt kasutusel putukamürkidena, nüüd on nad jäänud aedadesse ilutaimedena.

IV. Keelõieliste alamsugukond (*Liguliflorae*) on eluvormidelt ja morfoloogiliselt märksa ühetaolisem. Õisikus on ainult keelõied. Sageli esineb piimasooni, eeterlikke õlisid aga väga harva.

Valdav on erekollane õisik, nagu võilillel (*Taraxacum*). Suurem osa lehti moodustab juurmise lehekodariku, varrel on lehti vähe või need puuduvad hoopis. Sellised on hundituubakad (*Hieracium*), koeratubakad (*Crepis*), seanupud (*Leontodon*), mustjuured (*Scorzonera*) ja teised keelõielised oma valdavas enamikus.

Erandlikult tugevasti haruneva ja lehistunud varrega on väikeseõieline umbrohutaim linnukapsas (*Lapsana communis*) ja salatid.

Rohke mõru piimmahla poolest on peale võilille tuntud veel piimjuur (*Tragopogon*) ja mustjuur. Kui Nõukogude Liit oli kolmekümnendail aastail loodusliku kautšuki kõrgete hindade tõttu maailmaturul suurtes majanduslikes raskustes, päästsid just selle alamsugukonna taimed olukorra. Kautšuki aseainena kasutatavat piimmahla leiti tootmist väärivates kogustes ühe Kesk-Aasia võilille — koksagõssi (*Taraxacum kok-saghyz*), Krimmis kasvava krõmsagõssi (*T. hibernum*) ja Kasahstanist pärineva tausagõssi (*Scorzonera tau-saghyz*) juurtest.

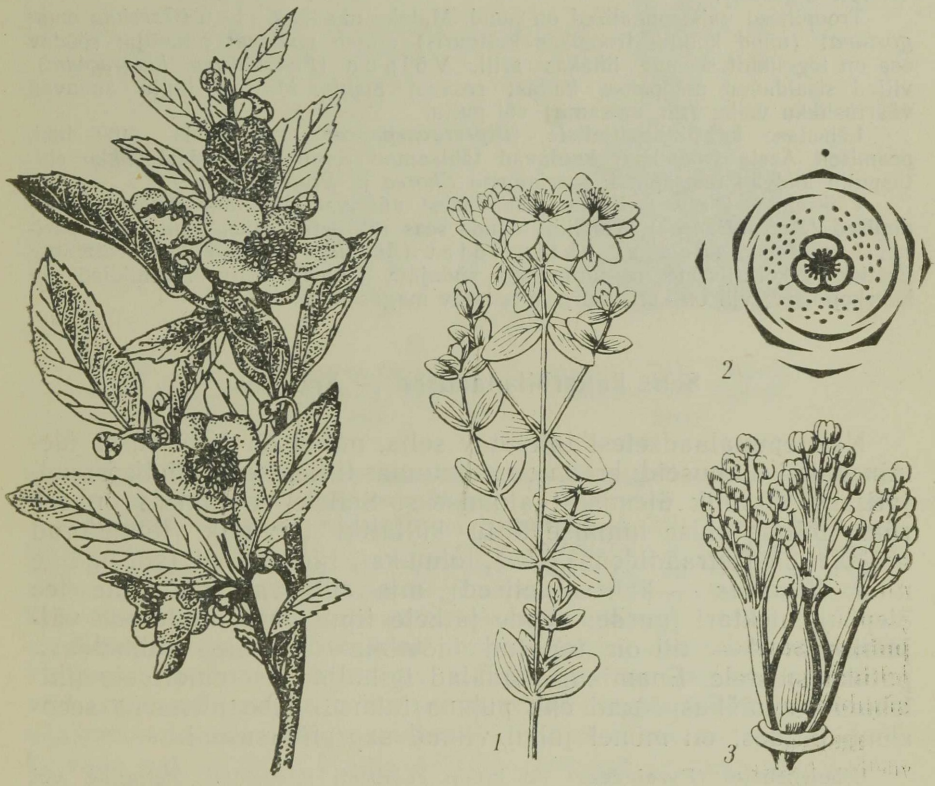
Erandlikult sinise- ja lillaõielised on keelõieliste seas sigurid (*Cichorium*) ja piimikad (*Mulgedium*). Siguri lihakas peajuur on kasutusel seedeelundeid ergutava mõruaine saamiseks, samuti (ahjus pruunistatult) kohvi aseainena. Metsistununa kasvab sigur sageli ka Eestis, kultuuris peamiselt Kesk-Vene oblastites. Noori sigurilehti, eriti aga sama perekonna teise liigi — endiiviasiguri (*C. endivia*) lehti kasutatakse salatina. Ka noori võililleleht kasutatakse vitamiinirohke salatina, kuigi rohkem on levinud võilille juure kasutamine isuparandava droogina (*Radix Taraxaci*).

Ka tõelised salatid kuuluvad siia: peasalatina tuntud taim on aedsalati vastav teisend (*Lactuca sativa* var. *capitata*). Mürksalati (*L. virosa*) piimmahlast saadakse droogi (*Lactucarium*). Noollehine salat (*L. serriola*) on kompasstaim: tema lehelabad on orienteeritud enam-vähem põhja—lõuna suunas (Eestis tulnukana raudteedel). Lähedane jänesesalat (*Mycelis muralis*) on meie kuusikute karaktertaim. Kõik salatid on kollaste keelõitega.

Rida sugukondi, millest primitiivsemail on välised õieringid spiraalsed ja ebakindla õieosade arvuga, tolmukaid enamasti palju, ühinenud kimpudena (või tekkinud kimphaaval). Õis aktinomorfne. Sigimik ülemine sünkarpne, enamasti kolmest viljalehest. Platsentatsioon tsentraalne, harvem parietaalne. Esinevad õlinäärmed ja vaigukäigud. Enamasti puittaimed.

Seltsil on ühiseid jooni kuldkannilaadsetega ja koguni kaheiduleheliste primitiivsemate sugukondadega (nagu *Dilleniaceae*), milles leidub veel apokarpset sigimikku.

Teepõõsalised (***Theaceae***) on vahelduvate terveservaliste igihaljaste lehtedega põõsad. Tupp on spiraalne, rohkelehine (5—7), ka kroonlehtede arv on küllalt suur ja kõikuv (kuni 9), aluselt on kroonlehed mõnikord liitunud; tol-



Joonis 378. Hiina teepõõsas (*Thea sinensis*). (Bailloni j.)

Joonis 379. Kandiline naistepuna (*Hypericum maculatum*):
1 — õitsev taim; *2* — õie diagramm; *3* — õie sisemus (pärast õie katte kõrvaldamist), tolmukad kimpudena.

mukaid on palju, nad võivad samuti rühmiti liituda ja alusel kroonlehtedega ühineda (joonis 378). Sigimik koosneb kolmest kuni viiest viljalehest; vili kupar või pähklike, harvem mari; 600 liiki.

Teepõõsas (*Thea*) ja sellele lähedane dekoratiivne kameelia (*Camellia*) pärinevad Kagu-Aasiast ja Jaapanist ning on ammu kultuuris. Hiina teepõõsa (*Thea sinensis*) lehed sisaldavad kofeiini ja teofülliini — sellest ergutav toime närvisüsteemile. Kultuurtaime looduslikuks eellaseks peetakse assami teepõõsast — *Thea* (*Camellia*) *assamica* Indo-Hiinast. Teepõõsa aklimatisatsiooni võimalusi Venemaale uurisid mitmed väljapaistvad teadlased. Nüüd kasvatatakse teepõõsast tootmiskultuurina Gruusias ja Aserbaidžaanis.

Naistepunalised (***Clusiaceae***, ***Guttiferae***) on seltsis kõige tüüpilisem sugukond suurte õite ja vastakute või männaseliste lihtlehtedega. Kõikides taimeosades on õlinäärmed; lehtedes paistavad nad vastu valgust vaadates heledate täppidena, mis meenutavad tilku (siit sugukonna traditsiooniline teaduslik nimi: tilgakandjad). Kokku üle 900 liigi.

Naistepunad (*Hypericum*) on Eestis esindatud kollaseõieliste liikidega, millel on apokarpsete osakukrute liitumisel kujunenud kupar. Rahva- ja teaduslikus meditsiinis on kasutatud liht-naistepuna (*H. perforatum*), kandilist naistepuna (*H. maculatum*, joonis 379), samuti teisi liike (*Herba Gyperici*).

Troopilised naistepunalised on puud. Malaka mangostan (*Garcinia mangostana*) (nüüd kõikjal troopikas kultuuris) annab maitsvat puuvilja; söödav osa on tegelikult seemne lihakas arill. Võipuu (*Pentadesma butyraceum*) viljad sisaldavad poolpaksu kollast rasvast mahla. Mitmed liigid annavad väärtuslikku vaiku (nn. palsamit) või puitu.

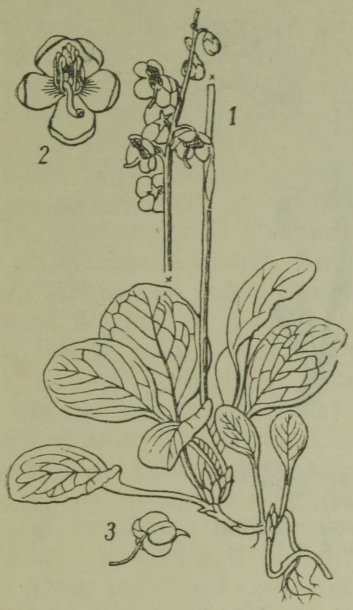
Lähedase **kaksiktiibviljaliste** (***Dipterocarpaceae***) sugukonda (400 liiki, peamiselt Aasia troopikas) kuuluvad tähtsamad Kagu-Aasia väärtuslikku ehituspuitu andvad metsapuud: perekonnad *Shorea* ja *Dipterocarpus*.

Väiksematest selle seltsi sugukondadest väärivad nimetamist vaid **aktiniidialised** (***Actinidiaceae***), 320 liiki, nende seas rohkesti liaane. Kaug-Idast pärinevat ronitaime südajat aktiniidiat (*Actinidia kolomicta*) kasvatatakse Eestiski dekoratiivsete roosatipuliste südajate lehtede tõttu. Aktiniidiad on kahekojalised; vili on karusmarja meenutav magus mari.

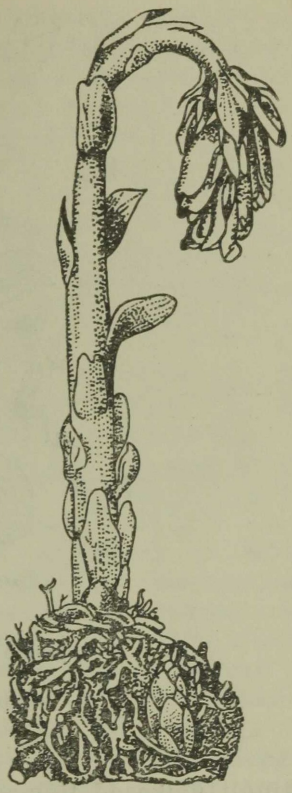
Selts kanarbikulaadsed — *Ericales*

Naistepunalaadsetest tuletatav selts, millel on õieehituses üleminekulisi tunnuseid: kroon on muutumas liitlehiseks, viietisest neljatiseks, sigimik ülemisest alumiseks. Sellele vaatamata on see rühm mitme ühise tunnuse tõttu küllaltki terviklik: tolmuterad neljakaupa (tetraadidena) koos, tolmukail tihti jätked (siit endine nimi: *Bicornes* — kahesarvelised), mis sulgevad putukaile tee õiepõhja nektari juurde; nende jätkete tipul on tolmuterade väljumise avad — nii on tagatud õietolmu sattumine tolmeldava putuka suistele. Enamikus madalad igihaljad kseromorfsete lihtlehtedega kääbuspõõsad ehk puhmastaimed. Tihe olenevus seensümbiontidest on mõnel juhul viinud saprofüütsuseni.

Uibulehelistel (***Pyrolaceae***) on kroon enamasti lahklehine, neljatine või viietine. Näiteks ümaralehisel uibulehel (*Pyrola rotundifolia*) on veel tüüpiline pentatsükliline ja pentameerne õis; aktinomorfsust häirib vaid allasuunatud emakakael (joonis 380). Ilmneb mitmeid kohastumisi eluga hämarates valgusevaestes okasmetsades. Juurestik korraldub juba noores eas ümber seente abil toitumisele (mükotroofsusele), selles avaldub üleminek saprofüütsele eluviisile, mille äärmuslikuks näiteks on seenlill (*Monotropa hypopitys*) — kahkjas



Joonis 380. Ümarlehine uibuleht (*Pyrola rotundifolia*), kõrval üksik õis ja vili.



Joonis 381. Seenlill (*Monotropa hypopitys*).

klorofüllita kõdutaim, mis võib tekitada «nõiaringe» nagu metsaseenedki. Seemned on tolmpeened, väljaarenemata iduga.

Sugukonda kuuluvad veel igihaljad kääbuspõõsad (siia kuulub Eesti flooras hajusalt levinud talvik (*Chimaphila umbellata*) ja talihaljad ülessirutuva kobarõisikuga uibulehed (*Pyrola*). Viimastest on eraldatud omaette perekonnaks üksiku suure lõhnava õiega kuningakübar (*Moneses uniflora*). Kõik uibulehelised (75 liiki) on põhjapoolkera metsataimed.

Kanarbikulised (*Ericaceae*) on valdavas enamikus mägedes kujunenud puhmastaimed, mis jääaja järel on laialdaselt asustanud arktilised tundrad, nõmmed ja rabad ning osaliselt asunud ka okasmetsade alla. Lõunapoolkeral levinud liigid on seotud poolkuivade paljastutega Lõuna-Aafrika rannikul ja mägedes. Kokku ligi 2500 liiki.

Õiekroon on lahklehine või liitlehine. Esimesel juhul ratasjas (kail, *Ledum*) või tugevasti tagasi käändunud (jõhvikas, *Oxycoccus*); teisel juhul sügavalt lõhestunud, näivalt lahklehine (kanarbik, *Calluna*) kuni peaaegu kerajas (kupjas), üleni liitunud, nii



Joonis 382. Mustikas (*Vaccinium myrtillus*):
1 — õitsev võrse; *2* — õis läbilõikes; *3* — üksik tolmukas; *4* — vili.

et ainult väikesed tipmed näitavad kroonlehtede arvu (mustikas, *Vaccinium myrtillus*) (joonis 382). Tolmukaniidid karvased, tihti sarvjate jätketega, meenäärmed asetsevad tolmukate vahel õie alusel. Vili kuiv (kupar väikeste seemnetega) või lihakas (mari, näiteks mustikal, või mitmeseemneline luuvili leesikal, *Arctostaphylos*).

Kanarbikuliste sugukonnas on mitmeid silmatorkavate õite või maitsvate marjadega ning omapärase leviku ja kasvukohanõudlusega liike, mille tõttu nad paeluvad ka mittebotaanikute tähelepanu.

Kõrgmäestike subalpiinses vöötmes võib kohata suurte õite ja nahkjate lehtedega kaharaid põõsaid — r o d o d e n d r o n e i d ehk nn. alpiroose (*Rhododendron*). Matkajaid paelub Lääne-Kaukaasias suur roosaõieline p o n t i l i n e r o d o d e n d r o n (*R. ponticum*), kõrgemal, metsapiiril aga kreemikasvalge *R. caucasicum*; Karpaatides levib madal roosa *R. kotschyi*, Alpides sellele lähedane *R. ferrugineum*; Ida-Siberis on tavaline *R. dahuricum*. Suvehaljaid rododendroneid nimetatakse ka a s a l e a d e k s ja eraldatakse mõnikord iseseisvasse perekonda *Azalea*; neist on Kaukaasias levinuim mürgine kollaseõieline *R. flavum*. Kultuuris nõuavad rododendronid happelist turbamulda ja jahedat kasvu-

hoonet. Mõned rododendronid kasvavad väikesteks puudeks, nagu Vahemeremaades sage maasikapuugi (*Arbutus unedo*).

Väikestest kellukjate või kupjate õitega roomavatest kääbuspõõsastest Arktikas ja mägitundrates tuleb nimetada lillakaõielist kivikanarbikku (*Phyllodoce coerulea*) ja redutseerunud lehtedega valgeõielisi soomuskanarbikuliike (näiteks Hibiinides neljatahulise varrega *Cassiope tetragona*). Eesti rabades kasvavad roosaka õiega ja alt valgevahaste lehtedega küüvits (*Andromeda polifolia*) ja kõrgema kasvuga ning valge õiega hanevits (*Chamaedaphne calyculata*). Need ja nendele lähedased liigid levivad põhjapoolkeral ringi ümber pooluse (tsirkumpolaarselt). Kõigil selles lõigus nimetatuil on viljaks kupar.

Marjade poolest on üldtuntud perekonnad *Vaccinium* ja *Oxycoccus*, mis on laialt levinud metsatundras ja okasmetsade vöötmes (tsirkumpolaarselt). Sinaka vahakirme ja punakaslilla viljalihaga marjad on peale mustika veel sinikal (*V. uliginosum*), punased marjad on pohlal ehk palukal (*Rhodococcum vitis-idaea* ehk *V. vitis-idaea*), harilikul jõhvikal ehk kuremarjal (*O. palustris*; õis eranditult neljatine) ja Ameerikas kultuuriski kasvatataval suurel jõhvikal (*O. macrocarpus*). Viimased kolm on igihaljad, sinikas ja mustikas on aga muutunud heitlehisteks (noortaimed on neilgi igihaljad). Seoses elutingimustega on nendel, kunagi suurtest puittaimedest pärinevail põõsakestel üksikvõsu elukestus üha enam lühenenud. Kui sinikal on aastakasv veel küllalt puitunud ja pikaealine, siis pohlal ja mustikal püsib see algul rohtsena ja on ainult 3—4-aastane. Seega ei ole siiski õige neid pidada poolpõõsaiks (nagu varem arvati); aastakasv on lühiealine, kuid mitte üheaastane.

Harilik kanarbik (*Calluna vulgaris*) on vastandina eelmainituile atlantilise levikuga nõmmetaim, mis kummalisel kombel nii liival kui ka rabades kasvada suudab. Õie ehitus on neljatine, nii tupp kui kroon lillakas, veidi nahkjas, meenäärmed hästi arenenud (meetaim). Vili — kupar. Lehed on redutseerunud igihaljasteks soomusteks, mis paiknevad võrsel nelja reana. Suurest erikate perekonnast (*Erica*) kasvab enamik (üle 500) Kapimaal; Euroopas levivad nad Atlandi rannikumail; üks liik — sooerika ehk mudakanarbik (*Erica tetralix*), mis on tüüpiline Loode-Saksa nõmmedele, ulatub Lätissegi (Eestis hävinud). Erikatele on iseloomulik kellukja krooniga neljatine õis. Lehed on mitmesugusel määral redutseerunud (väikesi kseromorfseid tagasikäändunud igihaljaid lehti nimetatakse seetõttu tihti erikoidseteks).

Kanarbikulised sisaldavad mitmesuguseid mürkaineid, näit. lediini, andromedotoksiini jt., mille tõttu kariloomad näit. küüvitsat ei söö, rääkimata üldtuntult mürgisest sookailust (*Ledum palustre*), mida kasutati vanasti putukatõrjeks. Neeruhaiguste ja kuseteede raviks kasutatakse edukalt leesika (*Arctostaphylos*

uva-ursi) lehti (*Folium Uvae ursi*). Ka mustikamarjad ja jõhvikamahl on hästi tuntud rahvaravimina. Pohla (vähemal määral ka jõhvika) marjades leiduv bakteritsiidne bensoehape ei lase keedistel rikneda.

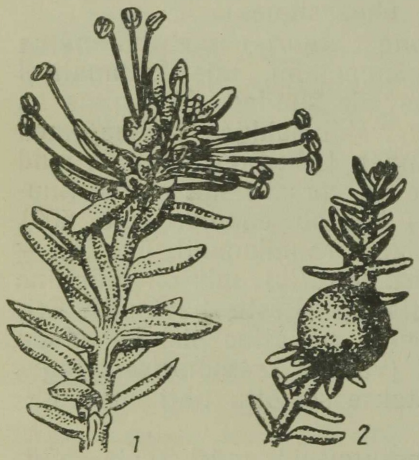
Kanarbikuliste suuri marjavarusid on Nõukogude Liidus alles viimastel aastatel hakatud arvele võtma ja nende kasutamist mõnevõrra planeerima. Suurte kuivendustööde tõttu on kahanenud jõhvikasaagid, samuti on mehaanilised korjeabinõud (nn. kombainid) kahandanud mustika ja pohla saagikust, mille tõttu on vajalikuks osutunud looduskaitseabinõude kehtestamine.

Kanarbikulisi asendab Austraalias lähedane kääbuspõõsaste sugukond **epakriselised** (***Epacridaceae***) (400 liiki). Ka bipolaarset (nii põhja- kui lõunapoolkera tundrates levinud) **kukemarjaliste** (***Empetraceae***) kümneliigilist sugukonda lähendatakse kanarbikulistele. Raskusi valmistab süstemaatikule seejuures kukemarja (*Empetrum*) lihtsustunud, tuultolmlemisele üleläinud õis, mis Eestis levinud liigil (*E. nigrum*) on pealegi ühesuguline (joonis 383). Ökoloogialt on kukemari väga sarnane kanarbikuga (kasvab nii kuival liival kui ka märjal turbal). Lehed on pisikesteks torukesteks rullunud. Vili — must mari.

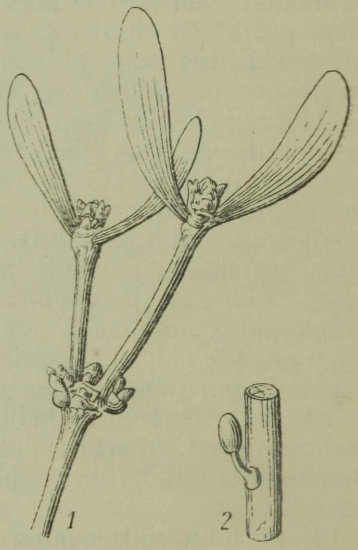
Selts linalehikulaadsed — *Santalales*

Lihtsa õiekattaga taimed, mis pakuvad huvi eelkõige oma mitmesuguste kohastumiste poolest parasitismiks.

Linalehikuliste (***Santalaceae***) sugukonda kuuluvad troopilised sandlipuud (*Santalum*), mis annavad valget sandlipuitu ja ravitoimega sandliõli (*Oleum Santale*); 400 liiki. Eesti flooras on vaid kaks haruldast liiki lina-



Joonis 383. Kukemari (*Empetrum nigrum*):
1 — isastaime võrsetipp isasõitega; *2* — emastaime võrsetipp marjaga. (Wettsteini j.)



Joonis 384. Valge puuvõõrik (*Viscum album*):
1 — osa isastaimest; *2* — idand kinnitusketta abil kinnitatuna oksale. (Engleri j.)

lehikuid (*Thesium*), väikesi, lehtedelt lina meenutavaid poolparasiitseid umbrohtusid.

Võõrikuliste (***Loranthaceae***) sugukonda iseloomustavad puude okstel kasvavad põõsasjad poolparasiidid, mille näitena vaatleme valget puuvõõrikut (*Viscum album*). See kahekojaline liik parasiteerib lehtpuudel (eeskätt paplitel) eriti Kesk-Euroopas. Lehed on nahkjad, terveservalised, igihaljad, okste harunemine korrapäraselt ebasarikjas (joonis 384). Valgete lihakate viljade sisu on väga kleepuv (mõnedel liikidel kautšukit sisaldav), mistõttu linnud, kes seda levitavad, kleebivad oma nokka puhastades seemneid puude okstele. Idanenud seemnest väljub algul hüpokotüül, liibub vastu oksa ja moodustab kinnitusketta, millest tungib koore sisse imev haustor. Alles järgmisel aastal vabanevad idulehed seemnest ja tekivad lisajuured, mis samuti annavad vertikaalseid harusid kooresse. Vastavalt oksa jämedamaks kasvamisele tekivad üha uued juureharud, mille abil puuvõõrik kinnitub tugevasti puule ja võtab sellelt täiendavalt toitu. Sugukonda kuulub ligi 1400 liiki, neist mõned mõne millimeetri pikkused. Esineb ka klorofüllita pärisparasiite.

Suured lihakad klorofüllita puuparasiidid kuuluvad troopilisse sugukonda ***Balanophoraceae***; nende vahataolisest vaigust valmistatakse küünlaid.

Selts prootealaadsed — *Proteales*

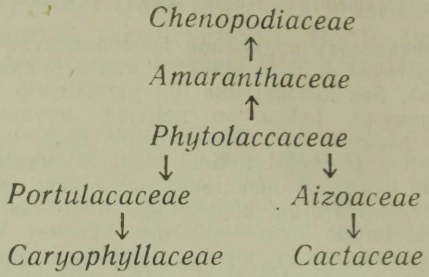
Ainus sugukond **prootealised** (***Proteaceae***), mis on levinud ainult lõunapoolkeral; 1400 liiki, neist enamik Austraalias ja Lõuna-Aafrikas, vähesed ka troopikas. Valdavalt igihaljad puud ja põõsad.

Õiekate on lihtne, kroonjas, neljatine aktinomorfne või sügomorfne, kohastunud putuk- või lindtolmlemisega. Ülemine sigimik ühest viljalehest. Õisik on tihe tähk või nutt, harvem on õied üksikult. Lehtede mitmekesisus on väga suur: tugevasti liigestunud sulglõhisest sõnajalataolisest kuni liigestumata süstja või okasja kujuni. Tähtsamaid perekondi: *Protea* ja *Leucadendron* Lõuna-Aafrikast, *Grevillea* ja *Banksia* Austraaliast.

Selts nelgilaadsed — *Caryophyllales* (*Centrospermae*)

Seltsi kuuluvad enamasti rohttaimed, harva puud või põõsad. Lehed valdavalt abilehtedeta. Õied lihtsa või kaheli õiekattega, ühe- või kahesugulised. Tolmukad ühes või kahes ringis, mõnikord arvukalt. Viljalehti õies üks kuni palju. Üldiseks tunnuseks on ka kahe integumendiga kampülotroopsete seemnealgmete esinemine. Seemnetes esineb toitekoena ainult perisperm.

Seltsi kuulub kümmekond sugukonda, mille vahel on raske piiri tõmmata. Mitmes sugukonnas esineb laialt sukulentsust. Kõige isoleeritumalt seisvaks sugukonnaks on kaktuselised; paljud süstemaatikud eraldavadki nad omaette seltsiks (*Cactales*). Fülogeneetiliselt seotakse seltsi *Caryophyllales* ühelt poolt tulikalaadsetega ja teiselt poolt nurmenukulaadsetega. Mõned autorid peavad nelgilaadseid nõgeselaadsete lähedasteks. Sugukondadevahelisi suhteid kajastab skeem:

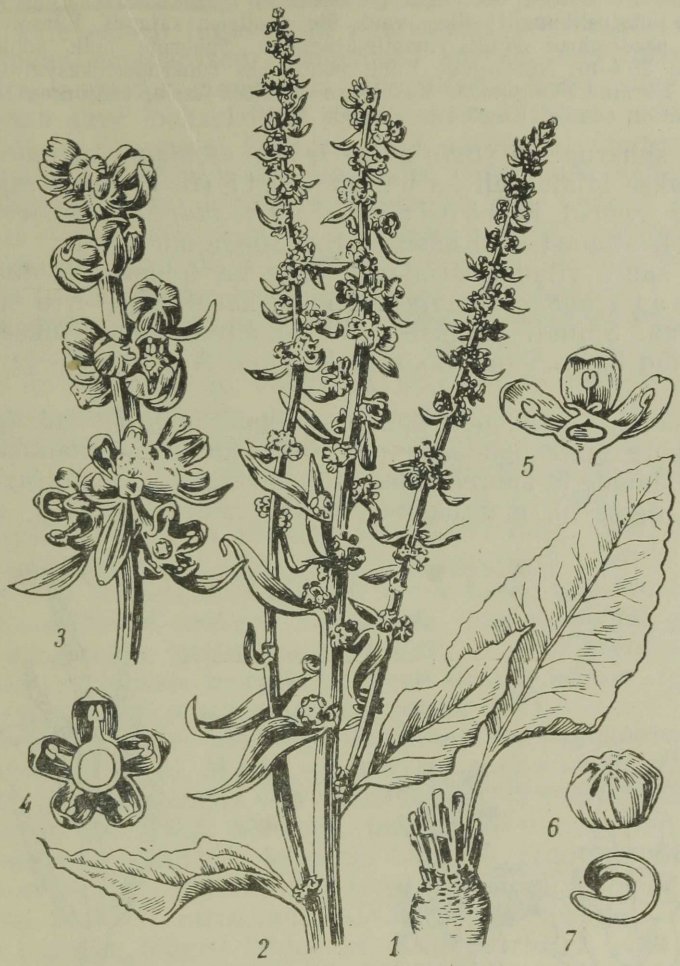


Maltsalised (***Chenopodiaceae***) on rohttaimed, harva poolpõõsad, põõsad või isegi puud. Lehed asetsevad kas vahelduvalt või vastakult ja on mõnikord säbrulised. Sukulentsuse esinemisel võivad lehed pakseneda, isegi hoopis puududa või siis varre sõlmevahedega kokku kasvada. Õied ühe- või kahesugulised, silmapaistmatud, tähk- või ebasarikõisikutes, õieraagude lühenemise tulemusena võivad õied esineda ka koos lehekaenaldes. Õiekate lihtne, ühe- kuni viieleheline (viimast tüüpi esineb kõige sagedamini) või puudub hoopis. Tolmukate arv võrdne või väiksem perigooni lehtede arvust. Sigimik ülemine, kahest viljalehest koosnev. Vili — pähkel. Õie lähtetüübiks peetakse lihtsa (tupja, rohtse või kileja) viietise perigooni, viie tolmuka, kahest viljalehest koosneva ühepesase sigimiku ja kahe emakasuudmega õit. Taandarenemise tõttu aga võib peaaegu kõigi õieosade arv kahaneda kuni nullini. Enamik sugukonna esindajaid on tuultolmlejad, kuid ei puudu ka entomofiilid; selle tunnuseks on meenäärmete esinemine õies ja söödava, eredalt värvunud liseme olemasolu konnektiivi küljes. Viljad on mitmeti kohastunud levimiseks loomade ja tuule abil, neil esinevad karvakesed, ogad, tiivad või lihakas ümbris.

Sugukonnas on ligi 1500 liiki rohkem kui sajast perekonnast. Maltsaliste peamisteks levikupiirkondadeks on kõrbe- ja poolkõrbealad, kus nad kasvavad ka sooldunud muldadel. Paiguti võivad nad maastikule isegi ilmet anda, esinedes arvukalt suurtel aladel. Hulk liike on levinud mererannikute soolakutel või tulnuktaimedena ning umbrohtudena asulate läheduses.

Majanduslikult tähtsaimaks esindajaks sugukonnas on harilik peet (*Beta vulgaris*, joonis 385) oma mitmete teisendite ja alamliikidega.

Harilikul peedil on jämenenud epikotüüli alumine osa, hüpokotüül ja peajuure ülemine osa; juurestik võib ulatuda kuni 1,5 m sügavuseni mulda. Õis on kahvaturoheline, piklikest andurjatest lehekestest koosneva viietise õiekattega. Sigimik on pooleldi alumine, tolmukaniidid alusel kettaks kokku kasvanud. Õied 1—8-õielistes õisikutes, mis moodustavad algul tiheda, hiljem aga hõreneva pöörise. Viljakate puitub, viljad on 2—3-kaupa kokku kasvanud, mille tulemusena tekib krobelise välispinnaga liitvili, nn. kägar. Peet on enamasti kaheaastane taim, esimesel aastal moo-



Joonis 385. Harilik peet (*Beta vulgaris*):
1 — juurmine lehekodarik ja lihakas hüpokotüül; *2* — varre ülaosa õitega; *3* — lehekaenaldes olevad õied; *4* — õis pealtvaates; *5* — sama läbilõikes; *6* — vili; *7* — perispermi ümbritsev idu pikilõikes.

dustub tal ainult maasisene säilitusjuur ja sellel lehekodarik, teisel aastal aga vars ja õisik.

Peedi jämenenud juurele on iseloomulik ristlõikes kontsentriliselt kihiline ehitus. Viimane on tingitud polükambiaalsusest, mille puhul uued juhtkimbud asetuvad kontsentriliste ringidena (vt. Botaanika I, lk. 192). Selline põhiorgani sekundaarne jämenemine on kaheidulehelistest iseloomulik just maltsalistele.

Hariliku peedi esivanemaks peetakse Lääne-Euroopa Atlandi ja Vahemere rannikul, Ida-Kaukaasias ning Kesk-Aasias metsikult kasvavat mitmeaastast peeti (*Beta perennis*). Harilik peet on kultuuris niivõrd muutu-

nud, et teda eraldatakse täie õigusega iseseisva liigina. Suhkrupeeti kultiveeritakse ulatuslikumalt alles veidi üle poolteise sajandi. Käesoleval ajal toodetakse peedisuhrut kõigis maailmajagudes. Suhkrute hulk suhkrupeedis ulatub kuni 20%-ni. Nõukogude Liidu põhilisteks suhkrupeedikasvatuse rajoonideks on Ukraina, Volgamaa, Kasahstan ja Kesk-Aasia, kusjuures suurimaid hektarisaake on saadud Kirgiisi ja Kasahhi NSV-s.

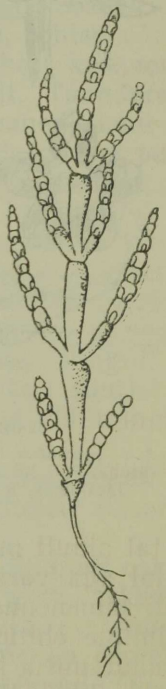
Peale suhkrupeedi (*Beta vulgaris* ssp. *esculenta* var. *altissima*) kasvatatakse laialdaselt ka punapeeti (*B. vulgaris* ssp. *esculenta* var. *rubra*) ja söödapeeti (*B. vulgaris* ssp. *esculenta* var. *alba*), viimast eriti hästi säiliva söödajuurviljana.

Oma suure vitamiinisisalduse tõttu on tähtsaks toidutaimeks ka spinat (*Spinacia oleracea*), mida kasutatakse eriti suppides ja salatina. Spinati valgusisaldus on ainult veidi väiksem liha omast, kuid lisaks valgule sisaldab spinat A_1-, B_1-, B_2- ja C-vitamiini.

Maltsaliste sugukonda kuulub tülikaid umbrohtusid. Hanemaltsade (*Chenopodium*) perekonda kuuluvad enamikus üheaastased, laiade ja suurehambuliste lehtedega taimed. Kõige sagedamaks liigiks nii umbrohuna kui ka prahipaikadel on valge



Joonis 386. Valge hanemalts (*Chenopodium album*):
1 — võrse tipp õisikutega; *2* — leht.



Joonis 387. Harilik soolarohi (*Salicornia europaea*).

hanemalts (*C. album*, joonis 386), hallika jahuja kattega taim. Jahujas kate esineb tugevamini noorematel taimeosadel ja selle moodustavad omapärased põielaadsed karvad, mis taime vananedes ära langevad. Hanemalts võib õitseda kogu suve ja üks taim annab suve jooksul kuni paarkümmend tuhat seemet, mis kõik ei idane järgmisel kevadel, vaid säilitavad idanemisvõime aastateks. Eriti kahjulik on hanemalts umbrohuna selletõttu, et ta võtab mullast ära palju mineraalaineid, eriti fosforit, kaaliumi ja lämmastikku. Peajat hanemaltsa (*C. capitatum*) on kasutatud salatitaimena, *C. ambrosioides* aga sisaldab eeterlikke õlisid, mida kasutatakse soolenugilistest vabanemiseks.

Nõukogude Liidu Euroopa-osa kagurajoonides ja Kasahstanis esineb soolakutel rohkesti maltsa (*Atriplex*) perekonna liike. Maltsad on ühekojalised, kusjuures isasõied on perigooni ja viie tolmukaga, emasõied aga peaaegu õiekatteta, kuid kaetud kahe vaba või täielikult kokkukasvanud õiekandelehekesega. Meil on tavalisteks umbrohtudeks ja prahipaikade asukateks harilik ja odalehine malts (*A. patula* ja *A. hastata*).

Euraasia ja Aafrika sisemaa soolakutel ning rannikutel kasvavad sukulentsed soolarohud (*Salicornia*). Nende taimede kudedes võib soolade hulk olla üle poole taime kogumahust. Soolarohud sisaldavad rohkesti keedusoola, soodat, potast ja glaubrisoola ning rohke leelistesisalduse tõttu on neid kasutatud seebi valmistamisel leeliste toorainena. Eesti flooras esineb harilik soolarohi (*Salicornia europaea*, joonis 387).

Kõrbepiirkondades kasvavad ka maltsaliste sugukonna puu- ja põõsakujulised liigid. Must ja valge saksauul (*Haloxylon aphyllum* ja *H. persicum*) võivad kasvada 4—5 m kõrguseks puuks ning moodustada isegi hõredaid metsi. Saksauulimets ei anna varju, sest nende taimede lehed on täielikult redutseerunud. Assimilatsiooniülesannet täidavad noored rohelised lülilised võrsed, mis suvel osaliselt varisevad. Saksauulipuit on väga kõva, upub vees ja puruneb löögist kildudeks. Küttevääruselt jääb see puit maha ainult heast kivisõest. Poolkõrbetele on iseloomulikud ka *Anabasis*'e liigid. *Anabasis subsalsa* noortest rohelistest okstest saadakse tugevatoimelist, insektitsiidse mõjuga alkaloidi anabasiini.

Rebasheinalised (*Amaranthaceae*) (umbes 900 liiki) on rohttaimed, põõsad, harva puud; välimuselt ja õieehituselt sarnanevad eelmise sugukonnaga. Erinevuseks on tolmukate liitumine alusel toruks. Vabaks jäänud niitide vahele aga ulatuvad kroonlehtedelaadsed tipmed — staminoodide rudimendid. Õisikuks on sageli dihaasium, mille äärmised õied on steriilsed ja kujunevad viljade levimist soodustavateks haakemoodustisteks. Sugukond on levinud peamiselt subtroopikas, kuid mõned liigid on tavalised ka mõõduka kliima piirkondades. Meil kasvatatakse ilutaimena aedades (kust see ka juhuslikult metsistub) longus rebasheina (*Amaranthus caudatus*) ja madalat mätasharja (*Celosia cristata*). Viimasel liigil on aretatud huvitava välimusega, fastsieerunud varre ja tiheda õisikuga eredavärvilisi vorme.

Kivileheliste (*Aizoaceae*) sugukonda kuulub üle 2000 liigi, mis on levinud

peamiselt Aafrika troopikas ja subtroopikas kserofiilsetes tingimustes. Õied kahesugulised, neljatise või viietise, vaba või kokkukasvanud perigooniga, tolmukaid viis või rohkem, kusjuures tolmukad võivad jaguneda ja välimised muutuda kroonlehtedeks. Vili — kupar. Valdav enamik sugukonna esindajatest on lehtsukulendid, mõnedel liikidel esineb ainult kaks kivi meenutavat lihakat lehte. Osa liike on kuivuse ja ereda päikesevalguse eest peaaegu üleni mulla sisse peitunud. Maapinnale ulatuvad ainult lehetipud. Äärmuslike tingimuste tõttu on ka kohastumised keskkonnatingimustega selles rühmas väga omapärased. Sugugi erandlikud pole nende taimede kasvukohtades maapinnal temperatuurid päeval kuni +70°, öösel aga alla nulli. Intensiivselt transpireerivad taimed aga taluvad ka kõrgeid temperatuure ilma kahjustusteta. Epiderm on paljas või kaetud näärmetega, mis eritavad taime välispinnale kleepuvat sekreeti. See omakorda seob taime pinnale liivaterakesi, mis kaitsevad lehti kiirguskahjustuste vastu. Lihakad lehed on nii vee säilitajateks kui ka transpiratsiooniorganiks. Mõnedel liikidel on lehtedel arenenud isegi omapärased süvendid, nn. assimilatsiooni- ja transpiratsiooniaknad, mille kaudu valgus ulatub ka lehekudede sügavamatesse kihtidesse.

Sugukonna kodumaaks on Lõuna-Aafrika äärmiselt kontinentaalsed piirkonnad (Suur ja Väike Karroo), kust liigid on arvatavasti teistesse Aafrika osadesse levinud, mõned ka lõunapoolkera teistesse piirkondadesse (Austraalia, Uus-Meremaa, Tšiili, Peruu ja Kalifornia). Tuntuimaks perekonnaks on k e s k p ä e v a l i l l (*Mesembryanthemum*), kuhu kuuluvad enamikus ühe- või kaheaastased rohttaimed, väga läikiva välispinnaga (läigivad isegi kroonlehed). Õis meenutab korvõisikut. Paljusid liike kasvatatakse soojema kliima piirkondades aia-ilutaimedena, mujal aga toataimedena. *M. edule* ja *M. acinaciforme* viljad on söödavad.

Kermeslillelistel (***Phytolaccaceae***) on vastakud lehed ja omapärane õiekate. Mõnedel perekondadel esineb õiealusel värvunud kõrglehtedest tupp, mõnedel aga on lihtne kroonjas viietine õiekate. Sugukond on levinud troopilises ja subtroopilises Ameerikas, Aasias ja Aafrikas. *Phytolacca americana* marjadest saadakse tumepunast värvainet kondiitri- ja värvitööstusele, värskete juurte essentsi kasutatakse ravimina.

Imelilleliste (***Nyctaginaceae***) hulka kuuluvad ka mitmed puud. Dekoratiivsed on kirevate kõrglehtede ja dekoratiivse õisikuga ronitaim *Bougainvillea spectabilis* ja rohttaim imelill (*Mirabilis jalapa*).

Portulakilised (***Portulacaceae***) on levinud peamiselt troopikas ja parasvöötmes, eriti Vaikse ookeani rannikul ja Andides. Enamasti lihakate lehtedega rohttaimed. Õied redutseerunud krooniga, kuid varakult äralangevate värvunud tupplehtedega. Sigimik lüsikarpne nagu nelgilistel, kuid mitmete teiste tunnuste poolest on portulakilised lähedased kivilehelistele.

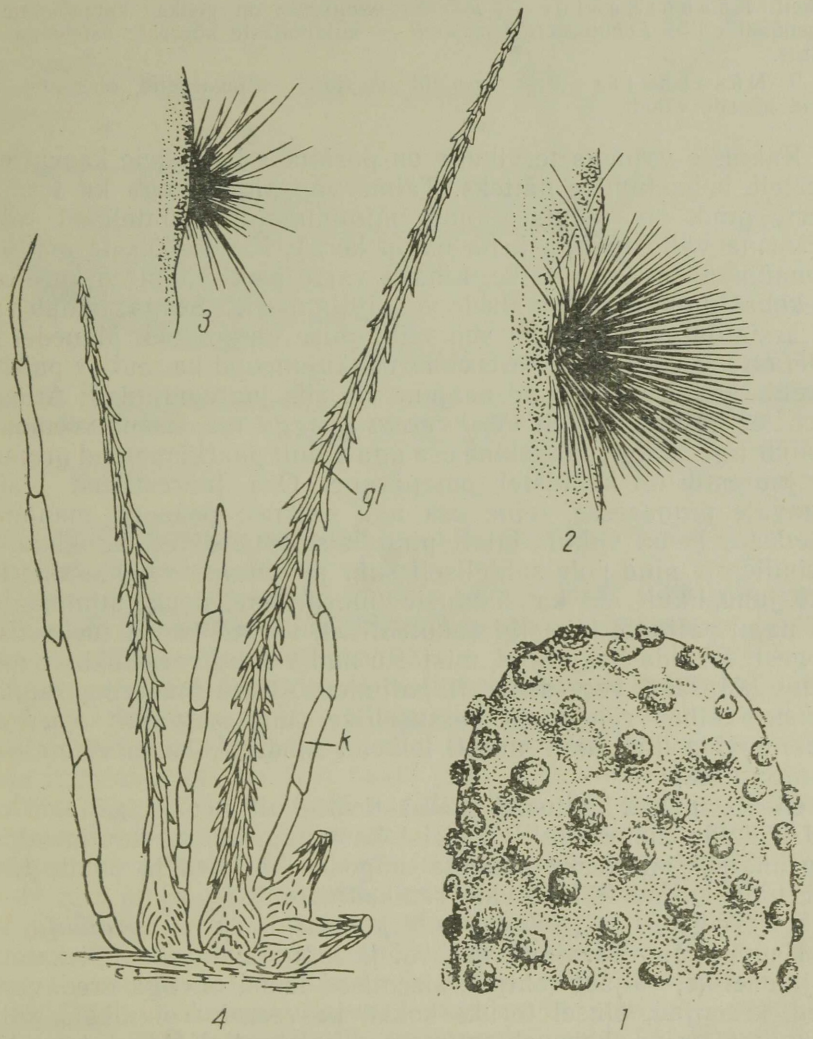
Eesti flooras on levinud vees ja veekogude kallastel a l l i k a r o h u (*Montia*) liigid. Ilutaimena kasvatatakse valgete ja punaste õitega s u u r e õ i e l i s t p o r t u l a k k i (*Portulaca grandiflora*).

Kaktuselised (***Cactaceae***). Omapärane sukulentide sugukond, kus enamikul liikidest on lehed asteldeks ja karvakesteks muundunud. Lehealgmeid võime näha vaid noortel taimeosadel, kus nad esinevad kas lihakate, ruljate või lamedate väljakasvetena või siis väikeste soomustena. Astlad ja karvakesed esinevad vartel kimpudena väikestel kõrgendikel, mida nimetatakse a r e o o l i d e k s. Sageli esinevad kõrvuti pikkade (kuni 10 cm), jäikade ja väga tugevate asteldega veel väikesed, konksukestega varustatud astlad, nn. g l o h h i i d i d, mis haakuvad tugevasti loomade karvadesse ja soodustavad koos varretükiga murdudes vegetatiivset paljunemist.

Kaktuseliste sugukonda kuuluvad enamikus rohtjad ja põõsasjad, harva puukujulised sinakate vartega taimed.

Vastavalt muundunud varre kujule eristatakse kümmekonda erinevat gruppi, millest tuntumaks on:

1. Lehiskaktused — tõeliste lehtedega ning pöörisõisikuga, näiteks *Peireskia* ja *Peireskiopsis*.
2. Lehtkaktused — plaatjate või kolmeribiliste lehtjate vartega, väheste asteldega: perekond *Phyllocactus*.
3. Lülikaktused — lüliliste lehtjate vartega: *Zygocactus* ehk *Epiphyllum*.
4. Helmekaktused — ruljate või lehtjate lüliliste vartega ja rohkete õite ning eredavärviliste viljadega: *Rhipsalis*.



Joonis 388. *Opuntia microdasys*

1 — varrelüli areoolidega; *2, 3* — glohhiide kandvad areoolid; *4* — glohhiidid (*gl*), karvad (*k*).

5. Viigikaktused — enamasti plaatjate, ümarate või ellipsoidsete lülidega, mis on kaetud aeroolidega, nn. ämmakeeled: *Opuntia ficus-indica*, *O. microdasys* (joonis 388).

6. Sammaskaktused — ümara või vaolise, kandilise või silinderja varrega: *Trichocereus*, kuni 15 meetri kõrgused, roomavate vartega: siugkaktus — *Aporocactus flagelliformis*.

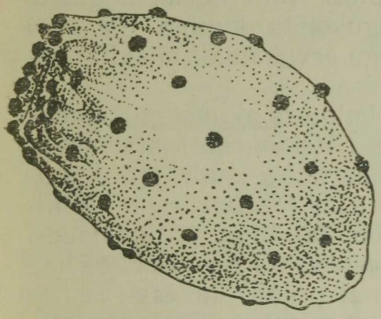
7, 8. Keraskaktused ja siilkaktused — ümarad või pikergused, mõningad isegi peaaegu silinderjad, sileda või vaolise välispinnaga ja väga mitmesuguse suuruse ning tihedusega areoolide ja asteldega. Keraskaktuste õiepungad väljuvad areoolide servaosast või kõrvalt, siilkaktustel aga areooli keskelt. Käbuskaktus — *Rebutia minuscula* on pisike, suureõieline ja vähenõudlik liik. *Echinocactus grusonii* — kuldkollaste kõverate asteldega siilkaktus.

9. Näsakaktused — areoolid näsajatel väljakasvetel, õienupud väljuvad näsade vahelt.

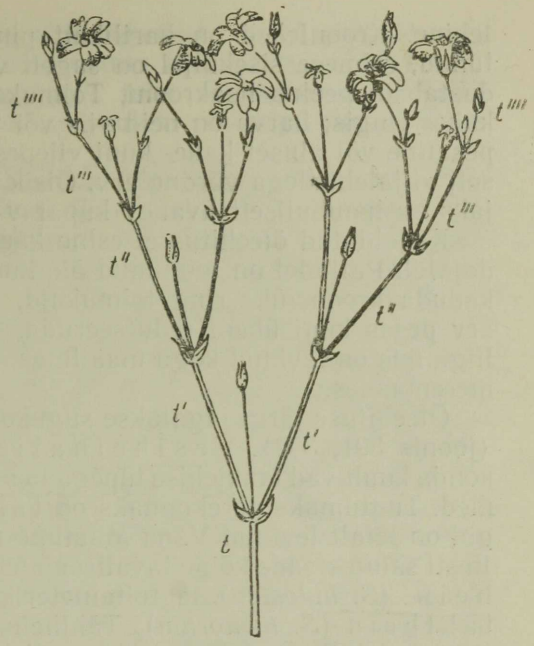
Kaktuste välimus tervikuna on parimaks kuivadele kasvutingimustele kohastumise näiteks. Taime välispind, seega ka transpireeriv pind, on redutseerunud miinimumini (suhteliselt kõige väiksema välispinnaga keha on ju kera). Ka õhulõhede arv ühel pinnaühikul on üsna väike. Lihaka varre parenhüümsed koed aga on kohastunud maksimaalsele veesäilitamisele. Seega täidab vars nii assimilatsiooni kui ka vee säilitamise ülesandeid. Mõnedel liikidel on veesäilitamise reservuaariks kujunenud ka mullas paiknev mugulalaadne jämenenud peajuur või siis juuremugulad; Arizona kõrbetes kasvaval liigil *Peniocereus greggii* maasisene veemahuti kaalub ligi 50 kg, maapealne osa aga ainult paarkümmend grammi. Ka juurestik on kaktustel omapärane. Osa juurestikust ulatub sügavale pinnasesse, teine osa aga paikneb peaaegu maapinna läheduses ja on valmis laialt pinnalt sademete vett hankima. Et assimileeriv pind pole suhteliselt suur ja toitainete hankimine toimub juhuslikult, on ka kaktuste juurdekasv üsna minimaalne. Nii nagu paljudel teistelgi sukulentidel, võivad ka kaktustel üsna kergesti tekkida lisajuured, mistõttu nad võivad varretükkide murdudes hõlpsasti vegetatiivselt paljuneda. Kesk-Ameerika ranniku liivadel esineb rändavaid kaktuseliike, mis aeg-ajalt veerevad edasi mööda liiva, kuni uuesti leiavad soodsa koha ja võimalused kinnitumiseks.

Õied esinevad kaktustel enamasti üksikult, nende mõõtmed võivad kõikuda mõnest millimeetrist kuni paarikümne sentimeetrini. Suurimateks on Kesk-Ameerika mägedes kasvava ja puude tüvedele ning kaljudele toetuvate ronikaktuste ööprintsessi ja öökuninganna (*Selenicereus pteranthus* ja *S. grandiflorus*) õied, mis avanevad ainult kesköö ja mõneks tunniks. Õiekate on paljuleheline, väljast rohtjas, sisemised lehed on aga eredavärvilised, kroonjad, alusel toruks kokku kasvanud. Tolmukaid palju, sigimik alumine, koosneb mitmest viljalehest. Kaktusi tolmeldavad putukad ja linnud.

Viljad on kaktustel lihakad, marjalaadsed, seemned võivad juba vilja sees idanema hakata. Viigikaktuse (*Opuntia ficus-*



Joonis 389. Viigikaktuse (*Opuntia ficus-indica*) vili.



Joonis 390. Põld-kadakkaera (*Cerastium arvense*) õisik — dihaasium. *t*—*t*'''' järjestikku arenevad raod. (Duchartre j.)

indica) vilju peetakse delikatessiks (joonis 389), söödavad on aga ka paljude sammaskaktuste viljad.

Kaktuseliste sugukonda kuulub umbes 2000 liiki, põhiliseks levilaks on Kesk-Ameerika, Põhja-Ameerika lõunaosa ja Lõuna-Ameerika põhja- ning keskosa.

Peaaegu Lõuna-Ameerika lõunatipuni ulatuvad mitmed *Opuntia* liigid. Üks helmekaktustest (*Rhipsalis*) esineb ka Aafrikas. Austraalias muutusid mõned sisseveetud ämmakeeled lambakasvatusele lausa nuhtluseks ja nendest saadi jagu alles viirushaigustega.

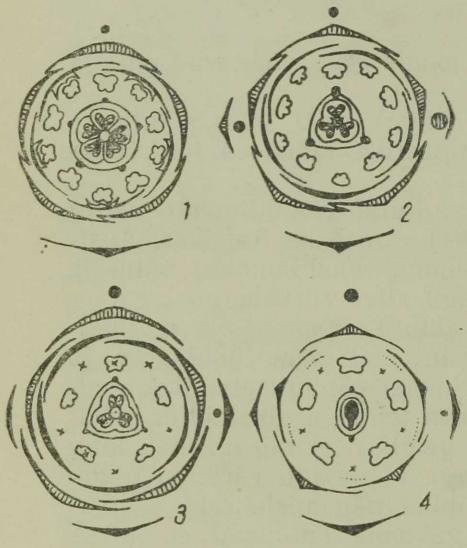
Juba asteekidele oli tuntud siilkaktuse *Lophophora williamsii* kuivatatud lõikude (peyote) hallutsinatsioone põhjustav ja väsimust kõrvaldav toime. Tema närimisel või suitsetamisel avaldavad oma mõju mitmesugused erineva toimega alkaloidid: anhaloniin rahustab, kuid ei lase uinuda, peiotiin tekitab unisust, loforiin paneb näo punetama, eskaliin aga põhjustab värvilisi nägemusi, muusikahallutsinatsioone ja üldisi nägemishäireid.

Nelgiliste (***Caryophyllaceae***) sugukonda kuuluvad enamikus rohttaimed, kuid esineb ka üksikuid poolpõõsaid. Lehed asetsevad enamasti vastakult, on suhteliselt kitsad ja tavaliselt abilehtedeta. Õied kahesugulised, korrapärased, õiekate enamasti kaheli; tupp ja kroon viietised, harva ka neljatised. Tupp võib olla liit- või lahk-

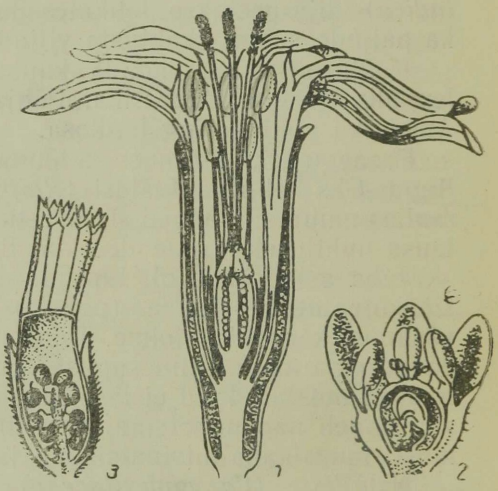
lehine. Kroonlehed on harilikult pinnukeseks ja naastuks liigestunud, esimese siseküljel on sageli väike kroonjas lise, mis moodustab õieneelus lisakrooni. Tolmukaid enamasti kümme, nad on kahes ringis; harva on neid viis või vähem. Sigimik ülemine, ühepesaline või alusel kahe- kuni viiepesaline. Emakakaelu on tavaliselt viljalehtedega võrdne arv. Õisik ebasarikjas (joonis 390). Viljaks on hambuliselt avanev kupar või ka pähklike.

Kirjeldatud õieehitus ei esine kaugeltki kõigil sugukonna esindajatel. Paljudel on toimunud õie taandarenemine, mille tõttu võib kaduda kroon, üks ring tolmukaid, samuti võib seemnealgmete arv pesas kuni üheni redutseeruda. Sugukonda kuulub üle 2000 liigi, mis on levinud kogu maailmas, kõige arvukamalt siiski Vahemeremaades.

Õieehituse järgi jagatakse sugukond kolmeks alamsugukonnaks (joonis 391, 392). Vesiheinaliste (*Alsinoideae*) alamsugukonda kuuluvad lahklehise tupega ja pinnukeseta kroonlehtedega taimed. Tuntumaks perekonnaks on tähthein (*Stellaria*), mille liigid on laialt levinud Vana Maailma mõõduka kliima piirkondades. Eesti salumetsade kõige tavalisemateks asukateks on metstähthein (*S. holostea*) ja toitaineterikkamal pinnal kasvav salutähthein (*S. nemorum*). Tähtheinad on võrdlemisi nõrgavarrelised, mistõttu nad toetuvad sageli teistele taimedele, sügisel aga



Joonis 391. Nelgiliste õiediagramme:
1 — Viscaria vulgaris, 2 — Silene cucubalus, 3 — Stellaria media, 4 — Paronychia sp. (ristiga märgitud redutseerunud tolmukad). (Eichleri j. muudetult.)



Joonis 392. Nelgiliste õisi:
1 — Silene nutans'i õie läbilõige; *2 — Herniaria glabra* õie läbilõige; *3 — Cerastium caespitosum*'i kupra läbilõige. (Beck-Mannagetta j.)

taimevarred lamanduvad ja kaenlapungadest võivad areneda uued taimed. Mitmed liigid, nagu umbrohuna tuntud vesihein (*S. media*) jt. juurduvad sõlmekohtades juba vegetatsiooniperioodil. Mõnedel liikidel on kroonlehed kas pooleni või isegi aluseni kahejagused.

Nii vesihein kui ka nälgheina (*Spergula*) perekonna liigid on võrdlemisi tülikad umbrohud. Esimene võib anda ühel vegetatsiooniperioodil kuni kaks viljuvat põlvkonda või siis talvituda vegetatiivses olekus ja anda juba kevadsuvel seemneid. Nälgheinad võivad suhteliselt kiiresti spetsialiseeruda ja muutuda ainult teatavate kultuurtaimede saatjateks-umbrohtudeks.

Põisrohuliste (*Silenoideae*) alamsugukonda kuuluvad liitlehise tupega nelgilised. Kroonlehed on selgelt pinnukeseks ja naastuks jaotunud, naastud jätavad isegi mulje, nagu oleks tegemist ratasja õiega. Mitmetel põisrohulistel võib pikeneda õiepõhjast veidi kõrgemal olev tupplehtede piirkond, mille tõttu õis seisab nagu pikal jalal. Harilik äiakas ehk nisulill (*Agrostemma githago*) on roosaõieline taliviljade umbrohi. Suured seemned on viljaterade hulgast raskesti eraldatavad ning alkaloididesisalduse tõttu tugevasti mürgised. Juba 0,5% äiakaseemnete sisaldus muudab jahu mõruks ja toiduna tarvitamiskõlbmatuks.

Sellesse alamsugukonda kuuluvad sageli paisunud tupega põisrohud (*Silene*) ja pusurohud (*Melandrium*). Tõrvalill (*Viscaria vulgaris*) on ära tuntav kirsipunaste pügaldunud naastude ja varresõlmede alusele kleepuva tumeda eritise poolest. Suurte valkjasroosade õitega seebililled (*Saponaria officinalis*) juur sisaldab rohkesti saponiine ja teda kasutatakse isegi seebi aseainena. Täidisõieline vorm on levinud dekoratiivtaimena. Niitudel ja jõekallastel ning võsastikus esineb käokann (*Coronaria flos-cuculi*), sügavalt neljaks lõhestunud naastudega.

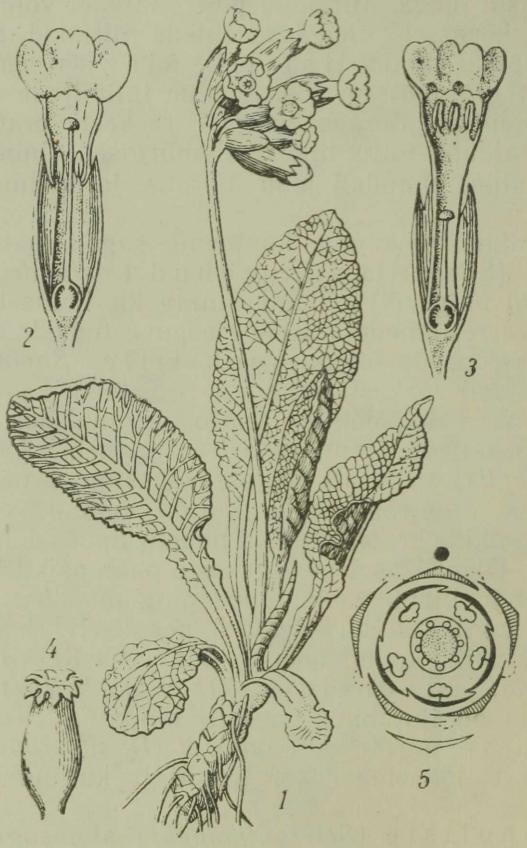
Kahtlemata kõige rohkem ilutaimi on andnud nelgi perekond (*Dianthus*). Nelkide kroonlehed on naastu tipuosas hambulised või narmastunud. Õie all asetsev lehekeste paar paikneb täiesti tupplehtede alusel ja liibub vastu tuppe ning moodustab seega nagu lisatupe. Kultuurnelgid on aretatud peamiselt habenelgist (*D. barbatus*), mille kodumaaks on Lääne- ja Kesk-Euroopa mägised piirkonnad, ja aednelgist (*D. caryophyllus*), mille täidisõielised sordid on ilutaimedena eriti hinnatud. Kuid ka Eestis levinud liigid aas-, nurm- ja nõmmnelk (*D. superbus*, *D. deltoides*, *D. arenarius*) ei jää oma dekoratiivsuselt kultuursortidest palju maha.

Kaderohuliste (*Scleranthoideae*) alamsugukonda kuuluvad väikeseõielised, sageli ilma kroonita ja lahklehise tupega liigid. Esinevad abilehed. Tuntumaks on nälgheina (*Spergula*) perekond — põldudel, kuivadel küngastel ning jäätmaadel umbrohtudena kasvavad madalad valgete tervete kroonlehtedega tai-

med. Sööt-reiarohi (*Herniaria glabra*) aga on rohekaskollaste varte ja lehtedega, kasvab liivaküngastel, loodudel, teeservades ning põldudel. Vili, üheseemneline pähklike, variseb koos tupega.

Selts nurmenukulaadsed — *Primulales*

Nurmenukulaadsete seltsi kuuluvatel taimedel on õied viietised, harva neljatised või rohkemaosalised, enamasti aktinomorfsed, harva ka sügomorfsed. Tolmukaid viis, need paiknevad kohakuti kroonlehtedega, mõnedel liikidel on peale selle veel tupplehtedega kohakuti olevaid staminoode. Emakkond liitviljalehine, sigimik enamasti ülemine, tsentraalse platsentatsiooniga, seemnealgmeid üks kuni palju.



Joonis 393. Harilik nurmenukk (*Primula veris*):

1 — taime üldkuju; *2* — pikakaelalise ja *3* — lühikaelalise emakaga õis; *4* — vili; *5* — õie diagramm

Nurmenukulised (***Primulaceae***) on enamikus rohttaimed. Lehed on lihtsad, asetsevad vahelduvalt, sageli ka juurmise kodarikuna. Abilehti pole. Õied enamasti aktinomorfsed. Tupplehed kasvavad pärast õitsemist edasi ja jäävad enamasti vilja külge. Kroon liitlehine, kuid mõnikord peaaegu aluseni lõhestunud. Tolmukad on liitunud krooniputkega, peale nende esinevad tupplehtede kohal staminoodid või hambakesed. Sageli esineb emakate erikaelsust (joonis 393). Vili — kupar.

Sugukonnas on umbes 800 liiki, mis levivad peamiselt põhjapoolkera parasvöötmes, vähesel määral ka troopikas. Suurimaks perekonnaks on n u r m e n u k u ehk priimula (*Primula*) perekond — ligi 540 liigiga. Eriti arvukalt esinevad nurmenukud mägedes. Neile on iseloomulik näärmete ning intertsellulaarsete mahutite esinemine. Nahale sattudes võib primitiini sisaldav näärmevedelik põhjustada põletikku (dermatiiti). Suurte eredavärviliste õite tõttu on paljud priimulate liigid laialt kasutusel ilutaimedena. Avamaal ja kiviktaimlates kasvatatakse liike, nagu *P. acaulis*, *P. auricula*, *P. denticulata* jt., toataimedena aga kultiveeritakse liike *P. sinensis* ja *P. obconica*. Eestis ja Nõukogude Liidus on levinuimaks liigiks (Kesk-Euroopast Ida-Siberini) harilik nurmenukk (*P. veris*), mida kohati kasutatakse ka rahvameditsiinis.

Perekonna *Soldanella* esindajad on kohastunud eluks mägedes lumepiiri vahetus naabruses. Soldanellide õites on säilinud rudimentidena välise ringi tolmukad.

Eesti floora esindajatest väärib veel märkimist peamiselt vegetatiivselt paljunev kollaseõieline r o o m a v m e t s v i t s (*Lysimachia nummularia*) ning okasmetsades kasvav seitsme valge kroonlehe ning seitsme tolmukaga l a a n e l i l l (*Trientalis europaea*). Soodes ja veekogudes esineb ujuvana v e s i s u l g (*Hottonia palustris*).

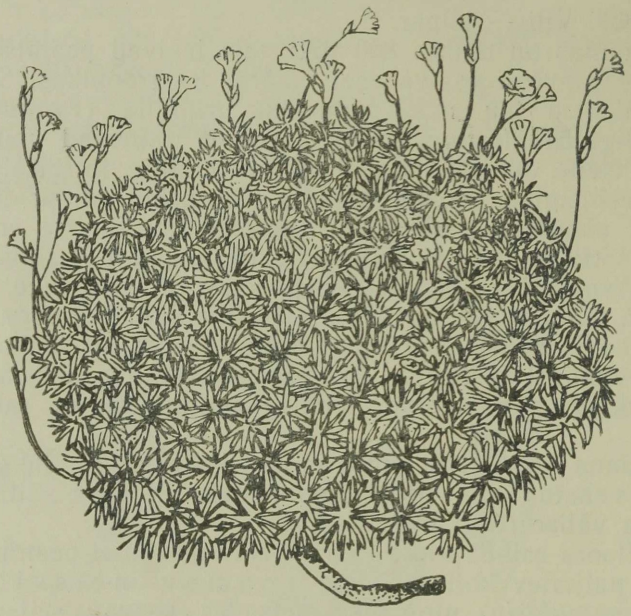
Vahemeremaades, Ees-Aasias ning Kesk- ja Lõuna-Euroopas leidub a l p i k a n n e (*Cyclamen*). Ilutaimedena on kasutusel peamiselt *C. persicum* ja *C. europaeum*, millest on aretatud rohkesti dekoratiivseid, erineva õiekuju ja -värvusega vorme. Alpikannidele on iseloomulik hüpokotüüli ülemisest osast moodustunud, rohkesti alkaloide sisaldav mugul.

Fülogeneetiliselt on selts põlvnenud seltsist *Theales*, olles seega seltsiga *Ebenales* paralleelseks, kuid spetsialiseerunumaks arenemisreaks.

Primitiivsematest troopilistest nurmenukulaadsetest võib nimetada ligi tuhandeliigilist sugukonda ***Myrsinaceae***.

Selts tinajuurelaadsed — *Plumbaginales*

Väike selts ühe **tinajuureliste** (***Plumbaginaceae***) sugukonnaga, mis paigutatakse süsteemis nelgilaadsete lähedale (ühised tunnused on näiteks ühepesane, basaalse pikajalalise seemnealgmega sigimik, õiekandelehed, teisniin, meenäärmete tekkeviis). Rohttaimed, poolpõõsad või põõsad, peamiselt stepi-, poolkõrbe- või mererannataimed; kokku 500 liiki, enamik Euraasias.



Joonis 394. Alatau akantoliimon (*Acantholimon alatavicum*).

K e r m e k i (*Limonium*) perekonda kuulub Lõuna-Vene ja Kasahstani iseloomulikumaid taimi. Paksust mitmeaastasest juurest ja laiade lehtede kodarikust kasvab tugevasti harunev vars, mille tipul on rohkesti väikesi violetseid õisi. Nagu mitmed teised stepitaimed, moodustab kermek sügisel kuivi veerevaid kerasid — veerpalle, milles toimubki seemnete vabanemine kupraist ja levimine. Iraani ja Kesk-Aasia kuivade kiltmaade karaktertaimi on a k a n t o l i i m o n (*Acantholimon*), ümarik torkiv poolpõõsas või kivitaoline hall padjandtaim (joonis 394).

Eesti flooras esindab seda sugukonda ainult väike haruldane rannataim m e r i k a n n — *Armeria vulgaris*.

Selts eebenipuulaadsed — *Ebenales (Diospyrales)*

Liitkroonlehised, ühe või mitme krooniringiga ja ühe kuni kolme tolmukateringiga õied. Vili enamasti mari. Vahelduvate lihtlehtedega peamiselt troopilised puud, mis annavad hinnalisi vaike ja eriti kõva puitu. Siia kuuluvaist sugukondadest nimetame vaid mõne tähtsama.

Sapotaceae (800 liiki): õlirikaste seemnetega ja maitsvate viljadega puud, näit. s a p o t i l l i p u u (*Achras sapota*) troopilisest Ameerikast, «gutapertšipuud» (*Palaquium, Mimusops* jt.), «raudpuud» (*Sideroxylon, Mimusops*).

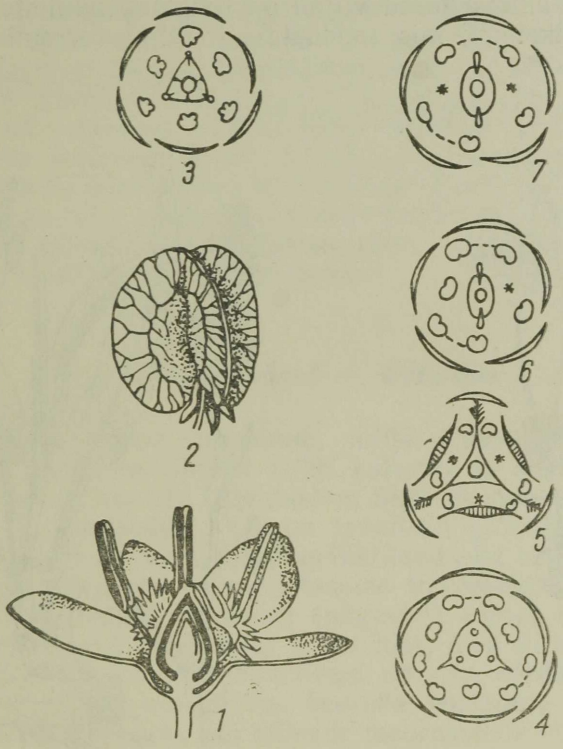
Ebenaceae (450 liiki): viljapuud, mida kasvatatakse ka subtroopikas, nagu harilik diospüür ehk hurmaa (*Diospyros lotus*), kakidiospüür (*D. kaki*) — mõlemad Ida-Aasiast; eebenidiospüür (*D. ebenum*) Indoneesiast annab kuulsat musta eebenipuitu.

Styracaceae (150 liiki): bensoevaiku annab *Styrax bensoin* (Kagu-Aasia), stooraksvaiku *S. officinalis*.

Teised siia kuuluvad sugukonnad on vähemtähtsad.

Selts tatralaadsed — *Polygonales*

Tatralised (***Polygonaceae***) on seltsi ainsaks sugukonnaks 900 liigiga. Rohttaimed ja põõsad vahelduvate lihtlehtedega, mille alusel on kaks abilehte tõrveks kokku kasvanud. Tõri lähendab tatralisi nõgeselaadsetele (sest see on olemas ka mõnedel fiikustel). Teisest küljest tuletatakse tatralisi lihtsustunud õieehitusega nelgilaadsetest. Tatralised annavad häid näiteid õieosade arvu muutumise kohta.



Joonis 395. Õie ehitus tatralistel:

1 — Rumex acetosa õis läbilõikes; *2 — Rumex*' vili; *3—7* — õie diagrammid: *3 — Pterostegia, 4 — Rheum, 5 — Rumex, 6 — Polygonum lapathifolium, 7 — P. amphibium.* (Eichleri j.)

Õie esialgne põhitüüp on kolmetine, selle näiteks võib olla viieringiline *Pterostegia* õis (joonis 395). Välise ringi tolmukate kahekordistumise tõttu on rabarberil (*Rheum*) 6+3 tolmukat. Edasine sisemise tolmukateringi reduktsioon on oblikatel (*Rumex*) viinud jällegi kuue tolmukani, nüüd juba ühes ringis. Perekondades tatar (*Fagopyrum*) ja kirburohi (*Polygonum*) on veel teisigi variante — 5 kuni 8 tolmukat. Õiekate on samuti mitmeti redutseerunud. Näiteks vesi-kirburohul (*P. amphibium*) on kujunenud viietine õis (2+3 õiekattelehte ja 5 välise ringi tolmukat). Osal perekondadest on kujunenud uusi kohastumisi putuktolmlemisega (ere õiekate, nektarimahutid õiepõhjas, dihhogaamia kirburohul, heterostüülia tatral jm.).

Emakas on kokku kasvanud kolmest või kahest viljalehest; millele vastavalt moodustub kolmetahuline või lapik läätsjas pähkelvili. Levimise soodustamiseks on tahkude nurkades tekkinud tiivataolised lisemed või konksjad jätked. Eriti täiuslik levimismehhanism on Kesk-Aasia kõrbepõõsal k a l l i g o o n u m i l (*Calligonum*). Selle ümmargused viljad on rohkete tiivuliste või peeneharuliste jätketega, mis soodustavad vilja veeremist üle liiva



Joonis 396. *Calligonum caput-medusae* viljuv võrse.



Joonis 397. Ussitatar (*Polygonum bistorta*): *1* — varretipp õisikuga; *2* — varre alumine osa ja risoomilõik; *3* — üksik õis; *4* — vili.

(joonis 396). Piisab nõrgast tuulest, et panna see õhuline kerake hüpeldes liikuma. Võrkjad jätked lasevad liiva läbi ja väldivad mattumist kohtades, kus luited ei püsi paigal. Lehed on kalligoonumil redutseerunud, võrsed rohelised, sõlmised, kergesti juurduvad, mis soodustab selle põõsa kasutamist liivade kinnistamiseks.

Eesti floora tatralised on kõik rohttaimed väikeste valgete või punakate õitega sageli suurtes õisikutes. Mõned neist on laialt levinud umbrohud, nagu paljud oblikad ja kirburohud. Suuruselt ja eluvormilt on tatraliste seas nii lopsakakasvulisi püsikuid (rabarber, vesioblikas, kuni 3 m kõrgune sahhalini kirburohi) kui ka väänduvaid (konnatatar) ja roomavaid üheaastasi liike (linnurohi); nende seas on nii kuivade põldude asukaid kui ka kalda- ja veetaimi. Pisike p u n g - k i r b u r o h i (*P. viviparum*), mille õisiku alumises osas tekivad sigipungad vegetatiivseks paljunemiseks, on üks klimaatiliselt kõige «visamaid» taimeliike; ta levib nii Arktikas kui ka Kesk-Aasia kõrgmäestike lumepiiril (Pamiiris).

Orgaaniliste hapete tõttu kasutatakse mõningaid tatralisi toiduks, eriti rabarber on hinnatud kui varane kiiresti kasvav aedviljataim. Rabarberi risoomi kasutatakse ravimina (*Rhizoma Rhei*) ja parkainete saamiseks. H a p u o b l i k a s (*Rumex acetosa*) on nimegi saanud hapudest, supiks kasutatavatest lehtedest.

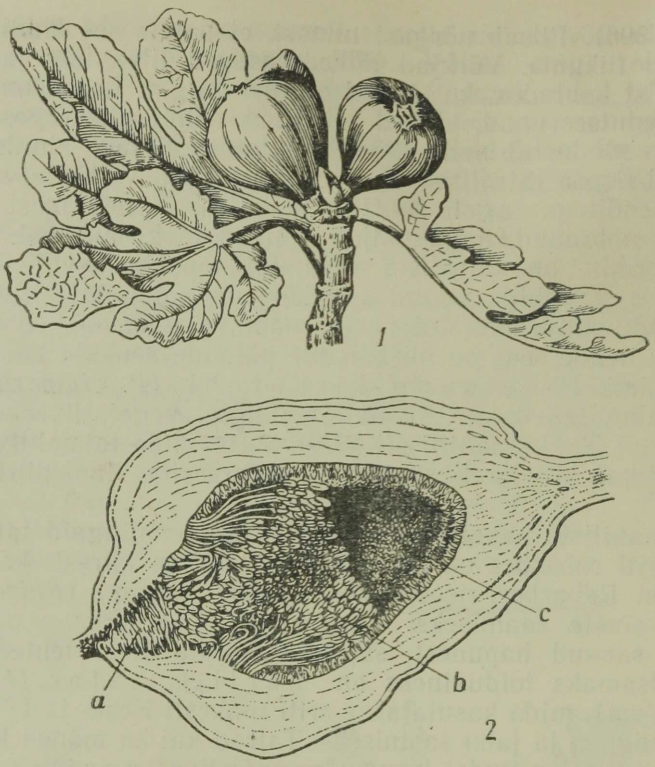
Tähtsamaks toiduaineks on h a r i l i k t a t a r (*Fagopyrum esculentum*), mida kasutatakse eriti rohkesti Kesk- ja Lõuna-Venemaal tangude ja jahu saamiseks. Tatrad kui ka mõned kirburohud (eriti niisketel niitudel kasvav roosaõieline u s s i t a t a r — *P. bistorta* (joonis 397) on head meetaimed.

Selts nõgeselaadsed — *Urticales*

Selts ühendab rühma sugukondi, mille ühesugulised (harva kahesugulised) õied on lihtsad (tihti katteta) ja spiraalse ehitusega. Tavaline on õieosade reduktsioon. Sigimik kahest viljalehest, ühepesaline, üheseemneline. Vili on tavaliselt pähklike.

Nõgeselaadseid tuletatakse nõiapähklilaadseist eellastest. Seltsil on mitmeid kõrgema arenemistaseme tunnuseid. Emakasuudmed on hästi arenenud, tolmukail (nõgestel) esineb vedrutaoline paiskemehhanism (vt. Botaanika I, lk. 363), õied liituvad tihedateks õisikuteks. Ka kaitsekohastumised on siin võrdlemisi täiuslikud; nimetagem kas või nõgese keeruka ehitusega (vt. Botaanika I, lk. 137) kõrvekarvu või mõnede mooruseliste mürgist piimmahla.

Mooruselised (*Moraceae*) on levinud troopikas ja lähistroopikas. Siia kuulub puid, põõsaid, liaane ja epifüüte, kokku ligi 1500 liiki; kasvuviis, leheseis ja lehtede väliskuju on väga varieeruv. Õied ühesugulised; õisik kujuneb liitvilikonnaks.



Joonis 398. Viigipuu (*Ficus*):
1 — võrse vilikondadega; *2* — õisik läbilõikes, *a* — steriilsed õied, *b* — isasõied, *c* — emasõied. (Wettsteini j.)

Mooruspuu (*Morus*) on heitlehelised munajate lehtedega puud, mis on osalt ebasümmeetriliselt hõlmised. Vilikond meenutab vaarika koguvilja; värvuselt on see valkjas, punane või sinakasmust, maigult magus, söödav. Mooruspuud pärinevad Ida-Aasiast. Juba aastatuhandete eest toideti Hiinas mooruspuu lehtedega siidikedriku vastseid («siidiusse») ja võsudest valmistati paberit. Nõukogude Liidus kasvatatakse mooruspuid rohkesti Kesk-Aasias; Eestis on nad külmahellad.

Harilik viigipuu (*Ficus carica*) on väheseid heitlehiseid puid suures fiikuste perekonnas, mille liikide arv ulatub üle tuhande. Omapärane kotjas õisik (sükooonium) on kohastunud tolmeldamisega ainult teatava putukaliigi abil, vastavalt sellele on kujunenud ka eriline kahekojalisus (joonis 398). (Lähemalt selle liigi bioloogiast vt. Botaanika I, lk. 366). Vilikond, nn. viigimari ehk viik sisaldab suure arvu pisikesi pähklikesi; ta on väga maitsev ja toiteväärtuslik (suhkruid kuni 75%), kasutatakse toorelt või kuivatatult. Viigipuid kasvatatakse igipõlistest aegadest peale Kesk-Aasias ja Taga-Kaukaasias; tema tõeline kodumaa on täpsemalt teadmata. Troopilised viigipuud on eluvormilt väga mitmesugused: siin on hiigelsuuri nahklehiseid puid, puukägistajaid liaane kui ka pisikesi epifüüte. Teatava kujutluse fiikustest annab tubades kasvatatav kummipuu (*Ficus elastica*), mis oma kodumaal on elu alguses epifüüt, hiljem aga suur puu.

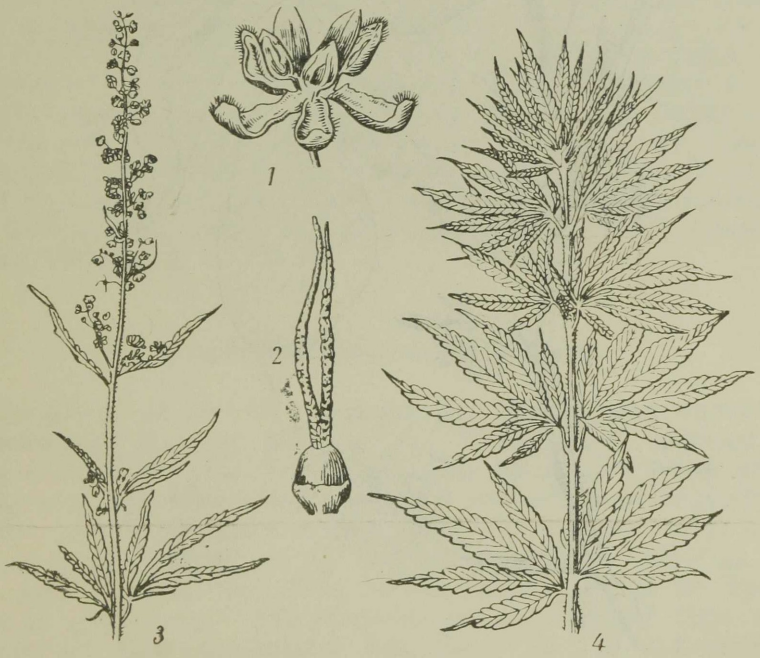
Mooruselistel tekib lülistumata piimasoontes valget piimmahla, mille tõttu

mitmed neist (ka kummipuu) annavad looduslikku kautšukit. Mõnel liigil on piimmahl mürgine ja oli kasutatav noolemürgina, näiteks mürgisel antšaril (*Antiaris toxicaria*) Kagu-Aasiast. Seevastu Lõuna-Ameerika piimapuul ehk piimbrosimumil (*Brosimum galactodendron*) on mahl toitevääruslik piimaasendaja: selle keetmisel saadakse vaha. Eriti kasulik toidutaim on aga leivapuu (*Artocarpus*), mille hiigelsuured ovaalsed liitvilikonnad sisaldavad kõiki leivataigna koostisaineid; looduslike pärmiseente toimel käärinud ja kerkinud viljasisust küpsetataksegi Okeaanias leiba.

Kanepilised (***Cannabaceae***) on väike sugukond kahekojalisi rohttaimi. Lehed on sõrmhõlmised või sõrmjad liitlehed, abilehtedega. Vartes on tugevad niinekiud. Siia kuulub ainult kaks põhjapoolkera perekonda.

Harilik kanep (*Cannabis sativa*) on tugev püstine rohttaim (joonis 399). Varre alumises osas on vastakud liitlehed, ülalpool lehed vähenevad, lihtsustuvad, paiknevad vahelduvalt. Õied on kaenlasisestes õisikutes. Isasõied pööristes, lihtsa viietise õiekattega, mis kultuursortidel võib ka kaduda. Tähkõisikuis emasõied on redutseerunud õiekattega. Vili — kerajas pähklike.

Kanep on Aasia päritoluga kultuurtaim: niinekiud annavad jämedat tekstiilitoorainet ja takku, seemned sisaldavad kanepiõli



Joonis 399. Harilik kanep (*Cannabis sativa*):
1 — isasõis; *2* — emasõis; *3* — isasõisik; *4* — osa emastaimest.

(30—40%). India kanepist (*C. indica*) saadakse ohtlikku uimastusainet hašišit, mida suitsetatakse Ees-Aasia maades. Kaasajal kasutatakse seda uimastusainet ohtliku narkootikumina (marihuaana).

Humal ehk tapp (*Humulus lupulus*) on kõrge rohtne väänttaim, mis ronib jõeäärsetes võsades ja lammimetsades üles mööda leppi ja teisi puid. Ka humal on võetud kultuuri, kus teda kasvatatakse tugivarrastel näiteks Saaremaa tapuaedades. Lehed on vastakud, karedad, hõlmised. Isasõied on hõredates pööristes, emasõied tihedatesse nuttidesse koondunud. Pärast õitsemist suurenevad kandelehekesed ja tekivad käbikujulised vilikonnad. Vili — pähklike. Viljastamata emasõitest vilikondi, mis sisaldavad mõruaineid lupuliini ja humulooni, kasutatakse õlle tegemisel.



Joonis 400. Põldjalakas (*Ulmus campestris*):
1 — õitsev võrse; *2* — lehistunud võrse viljadega; *3* — üksik õis; *4* — vili.

Nõgeselised (***Urticaceae***) on valdavalt troopiline-subtroopiline rohttaimede sugukond (700 liiki); parasvöötmesse ulatuvad vaid mõned liigid. Peale ühe või mitmeaastaste rohttaimede kuulub siia ka põõsaid ja isegi puid. Lehed on vastakud. Taimed ühe- või kahekojalised. Õisikud on rohkeõielised, õied väikesed, vähe tähelepandava lihtsa neljatise õiekattega. Sigimik tekib kahest viljalehest, ühepesaline. Vili — pähklike.

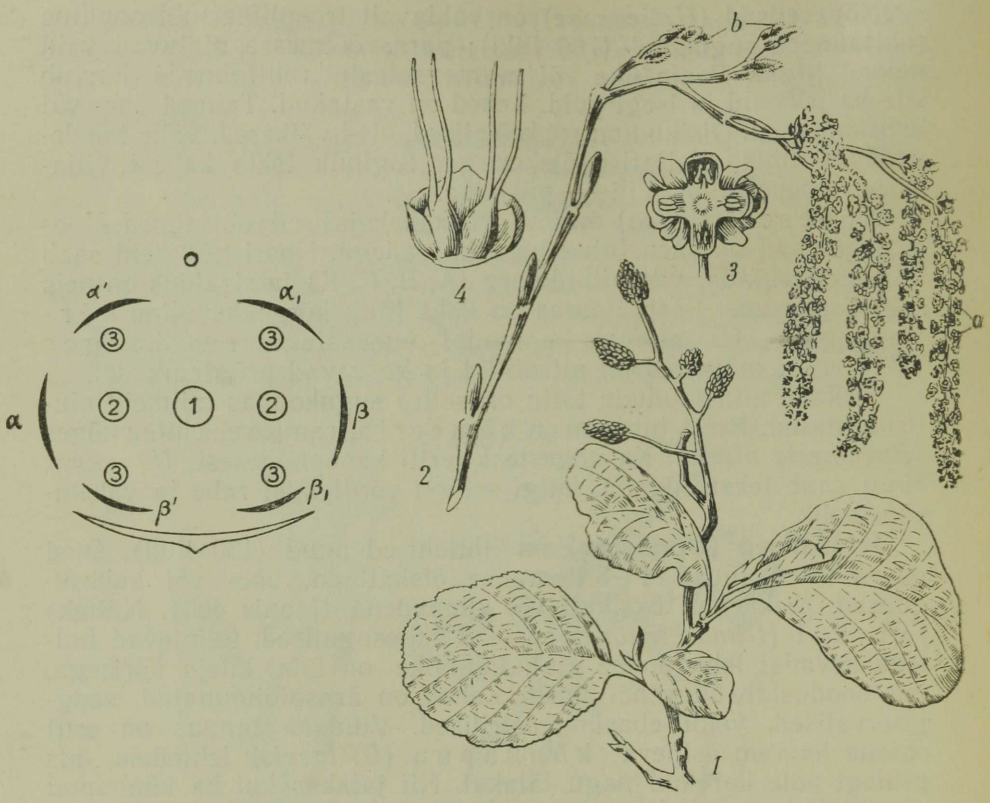
Nõgesed (*Urtica*) on ühe- või kahekojalised rohttaimed. Maapealsed osad on varustatud kõrvekarvadega. Noori nõgeseid saab toiduks kasutada; vitamiinide arv (A, B, C, K) ja sisaldus on neis suhteliselt suur. Eesti flooras on kaks liiki: kõrgekasvuline kõrvenõges (*U. dioica*) ja madal üheaastane raudnõges (*U. urens*); mõlemad on nitrofiilid ja kasvavad prügipaikadel.

Pikkade niinekiudude tõttu on selles sugukonnas mitmeid olulisi kiutaimi. Neist tuntuim on bömeeria, ramjee ehk hiina nõges (*Boehmeria nivea*). Ka nõgestest (eriti kanepnõgesest, *U. cannabina*) saab tekstiilikiudu, kuigi see on võrdlemisi rabe ja vähemväärtuslik.

Jalakalised (***Ulmaceae***) on lihtlehised puud (150 liiki). Õied on väikesed, lihtsa 4—8-tipmelise õiekattega, ühe- või kahesugulised, paiknevad üksikult või kimpudena (joonis 400). Näiteks jalakal (*Ulmus scabra*) on õied kahesugulised, tolmlevad tuulega kevadel lehistumise ajal. Pähklike on laia kileja äärisega, mis soodustab õhus hõljumist. Lehed on äraspidimunajad, saagjaservalised, veidi ebasümmeetrilised. Viimane tunnus on eriti omane harvem esineva künnapuu (*U. laevis*) lehtedele, mis pealegi pole karedad nagu jalakal. Nii jalakas kui ka künnapuu on viljakate muldade metsapuud, mis varem olid Baltimail laiemalt levinud. Nende kasvatamist parkides raskendab seenhaigus, nn. jalakasurm, mida levitavad üraskid; haigestunud puudel kuivavad võrsetipud.

Selts pöögilaadsed — *Fagales*

Pöögilaadsed on kõik tuultolmlejad ühekojalised vahelduvate lihtlehtedega puud ja põõsad. Õied ühesugulised, väikesed, peaaegu õiekatteta ja koonduvad omapärastesse tihedatesse liittähkõisikutesse, mis koosnevad üksikutest ebasarikjatest osaõisikutest. Õisiku peateljelt, kandelehekese kaenlast (joonis 401) saavad alguse esimese järgu harud, mis lõpevad kõige varasema õiega (*1*), kuid annavad omakorda kandelehekeste (α ja β) kaenlast teise järgu harusid. Teise järgu harud eemalduvad telje suhtes ristipidises (transversaalses) tasapinnas ja lõpevad omakorda õitega (*2*). Ka need harud kannavad allpool õit, andes alguse hilisematele, kolmanda järgu harudele, mis jällegi on oma kandelehekeste (α_1 ja β_1) kaenlas, paiknevad risti eelmistega ja lõpevad



Joonis 401. Dihaasiumi skeem. Numbrid tähistavad õite tekke järjekorda.

Joonis 402. Sanglepp (*Alnus glutinosa*):
1 — lehistunud võrse valmivate vilikondadega; *2* — õitsev võrse isas- (*a*) ja emasõisikutega (*b*); *3* — keskmise õiega dihaasium isasõisikust; *4* — kaheõieline dihaasium emasõisikust.

õitega (*3*). Selline ebasarikjas kaheks harunemine kannab dihaasiumi nimetust. Kõik dihaasiumiharud on lühenenud, mille tõttu õisik tervikuna meenutab pea- ehk tähkõisikut, ja kui selle peatelg pikeneb, moodustab ta allarippuva silinderja urva. Kirjeldatud õisiku-põhitüüpidest on mitmeid kõrvalekaldeid: varieerub harude arv (kuid see ei ulatu üle kolme) ja õite arv; kandelehekesed võivad mitmeti redutseeruda, mille tõttu igast osaõisikust võib äärmisel juhul säilida ainult üks õis ja õisik redutseerub seega lihttähaks.

Sigimik areneb mitmest viljalehest. Igas sigimikus kujuneb välja tavaliselt üks seemnealge, mille tõttu vili (pähkel või pähklike) on üheseemneline. Vilja võib ümbritseda lüdi ehk kuupula.

Pöögilaadseil on peale kõrge arenemistaseme tunnuste (keerukas, enamasti mitmeti redutseerunud õisik; viljade omapärased levimisvahendid) ka rohkesti



Dictamnus angustifolius (Kesk-Aasia).



Rootsi kukits *(Chamaepericlymenum suecicum)* (Karjala).



Banksia menziesii (Austraalia).







Üleval: Harilik kikkapuu *(Euonymus europaea)* (Eesti); must vägihein *(Verbascum nigrum)* (Eesti).

All: Seatapp (*Calystegia* sp.) (Kesk-Aasia).







Üleval: Kannpõõsas (*Nepenthes* sp.) (Malaisia); harilik astelpaju (*Hippophaë rhamnoides*) (Moskva, Peabotaanikaaed).

All: Altai kannike (*Viola altaica*) (Altai).



Alpi aster
(Aster alpinus)
(Krimm).



Leonthopodium ochroleucum
(Kesk-Aasia).



Siberi soolikarohi
(Tanacetum sibiricum)
(Kesk-Siber).

primitiivseid jooni: arhespoor võib olla paljurakuline ja seemnealgmes rohkesti lootekotte; integument võib olla ühekihiline; tolmutoru kasvab aeglaselt ja viljastumine viibib; esineb kalatsogaamiat.

Paleobotaanilised andmed näitavad seltsi laia levikut kriidis ja tertsiaaris, kus nad ulatusid kaugele põhja. Eriti rohkesti on leitud fossiilseid tammi. Tertsiaarist alates on pöögilaadsed väga vähe muutunud, ilmselt on aga suurenenud põõsasjate liikide arv ja osatähtsus, kusjuures suuri igihaljaid puuliike esineb nüüd märksa vähem.

Kaseliste (***Betulaceae***) sugukonnas on õiekate lihtne, vähemärgatav; see esineb kas isasõitel (kask, lepp) või emasõitel (sarapuu, valgepöök) ja on neljatine või kahetine. Isasõitel on mitmesugune arv (1—6) tolmukaid; tolmukate pikijagunemise teel on kujunenud ühetolmukotilised tolmukad. Emasõied on kahest (harva kolmest) viljalehest kokku kasvanud, vastav arv on ka emakakaelu, alumise sigimikuga (kui seda õiekatte olemasolu üldse võimaldab määrata). Vili — üheseemneline pähkel või tuulega leviv kahetiivaline pähklike.

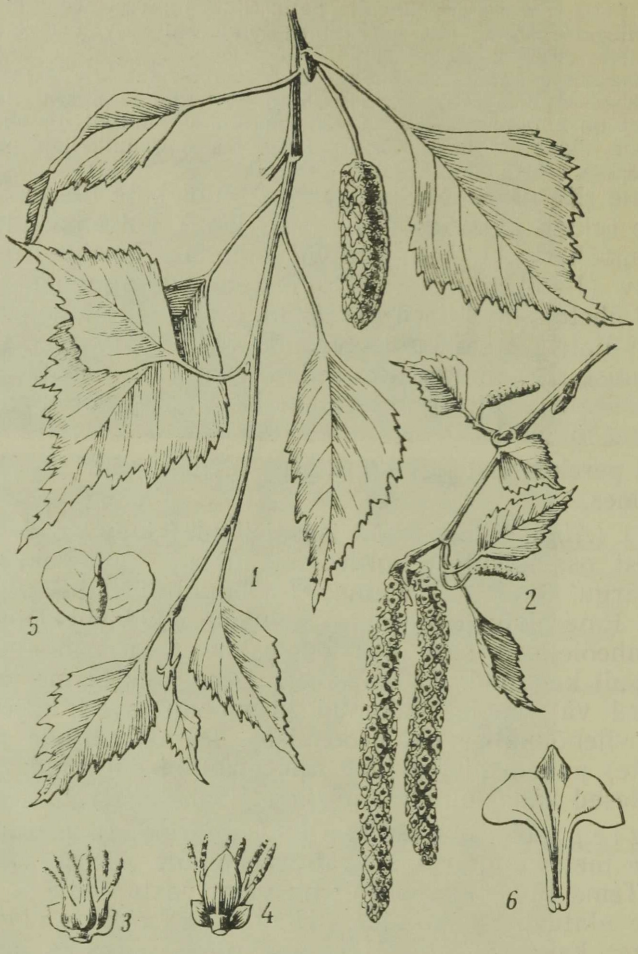
Kuuest perekonnast ligi 130 liigiga levib enamik põhjapoolkera parasvöötmes.

L e p a l (*Alnus*) koosnevad isasõisikud (rippuvad urvad) kolmeõielistest osaõisikutest, mille soomusjad kandelehekesed on esimese järgu kandelehe suunas (õisikutelje suhtes väljapoole) nihkunud. Emasõisikud meenutavad väikesi käbisid. Dihaasiumid on siin kaheõielised, sest õied on esimese ja kolmanda järgu harude tipult kadunud. Ka emasõisikuis on kõik kolme järgu kandelehekesed väljapoole nihkunud ja moodustavad hiljem kokku kasvades viiehõlmalise «käbisoomuse». Pärast viljade (tiivuliste pähklikeste) pudenemist jäävad tumepruunid puitunud vilikonnad nagu väikesed käbid puudele püsima (joonis 402).

S a n g l e p p ehk m u s t l e p p (*A. glutinosa*) on suur niiskuselembene metsapuu, mis kasvab veekogude ääres ja märgades lodudes. Tema tumepunane puit on väga vastupidav ja hinnatav, eriti vette ulatuvates ehitistes. H a r i l i k ehk v a l g e l e p p (*A. incana*) kasvab enamasti võsana ojade ääres ja jäätmaadel, kus toimib juurtel leiduvate mügarbakterite tõttu mulla lämmastikuga rikastajana.

K a s k e d e l (*Betula*) on nii isas- kui emasõied piklikes urbades (joonis 403). Isasõied paiknevad kolmekaupa peateljel, kusjuures igaühes neist on kaks soomusjat õiekatterudimenti, kandeleheke ja kaks kaheks harunenud tolmukat. Õiekatteta emasõied on samuti kolmekaupa osaõisikuis; neil on pikad emakasuudmed ja kandelehekesed. Viimased liituvad kolmehõlmalisteks kattesoomusteks, mis pudenevad koos valminud viljadega. Lamedast sigimikust tekib pähklike, mille külgedel on kaks kilejat tiibjat väljakasvet, mis soodustavad õhus liuglemist.

Valgekooreline Linné liik — *Betula alba* on jaotatud rohketeks üleminekutega seotud liikideks. Neist kasvab Eestis peente rippuvate okste ja rombjate lehtedega a r u k a s k (*B. pendula*) ning



Joonis 403. Arukask (*Betula pendula*):
1 — võrse emasõisikuga; *2* — võrse isasõisikutega; *3* — kolmeõieline emasdihaasium (vaadatuna urva telje poolt); *4* — sama, vaadatuna väljastpoolt; *5* — vili; *6* — vilja kattesoomus.

niiskemates kasvukohtades karvaste võrsete ja ümaramate lehtedega sookask (*B. pubescens*). Ida pool asendavad neid teised liigid.

Kased etendavad olulist osa meie metsamajanduses. Kask viljub rikkalikult ja asustab kiiresti raiestikke, põlendikke ja kuivendatud sood, kuid taandub hiljem uuesti okaspuude ees. Kui puhtkaasikud on meil vaid sihikindla metsakasvatusliku tegevuse tulemuseks, siis Lääne-Siberis ja Uuralis leidub looduslikke kasemetsi, milles okaspuud ei saa kasega võistelda, teisi olulisi lehtpuuliike seal aga pole.

Põhjapoolsetel aladel levivad põõsasjad kaseliigid, nagu väikeste ovaalsete lehtedega m a d a l k a s k (*B. humilis*) ja hoopiski maadjas, pisikeste ümmarguste lehtedega v a e v a k a s k (*B. nana*). Eestis on põõsasjad kased sootaimed, kaugemal põhjas, eriti metsatundras, etendavad nad maastikus aga ilmet andvat osa.

Kased on leidnud väga rohket ja mitmelaadset kasutamist, eriti vanasti, kui kõva valget kasepuitu ja elastset kasetohtu kasutati paljude tarbeesemete ja majapidamisriistade valmistamiseks. Kasekoort kasutati ka naha parkimisel ja tökati ajamiseks. Tänini on säilinud kase väärtus mööblipuiduna (nüüd küll kasevineeri kasutamise näol); eriti hinnatakse sellest aspektist viirulise puidutekstuuriga pahklikku nn. karjala kaske. Kasepuitu kasutatakse meil ka spordiinventari, eriti suuskade valmistamiseks. Siiski kasutatakse teda rohkesti ka lihtsalt ahjukütteks hea kütteväärtuse tõttu.

Lääne-Euroopas etendab madalama metsapuuna nimetamisväärset osa veel v a l g e p ö ö k (*Carpinus betulus*). Valgepöögi puit on kõva ja väga vastupidav.

S a r a p u u (*Corylus avellana*) on tuntud peamiselt viljade — pähklite tõttu. Varakevadel, õitsemisajal, on emasõied varjul pungades, millest ulatuvad välja ainult pikad punased emakasuudmed. Noort õit katavad seega peale õiekattesoomuste noored lehealgmed ja pungasoomused. Areneva sigimiku ümber kujuneb kolmest kattesoomusest ümbris — lüdi. Isasõied on pikkades urbades (dihaasiumid) ja on üheõielisteks redutseerunud. Iga osaõisiku kolm säilinud kandelehekest kasvavad kokku ja pikenevad hiljem aluselt, nii et isasõis osutub kattesoomuse peale kinnitunuks. Selline kandelehekeste kokkukasvamine ja ühinemine isasõitega on iseloomulik ka teistele kaselistele.

Sarapuu eelistab lubjarohkeid valgusrikkaid kasvukohti; eriti viljakandev on ta Lääne-Eesti karbonaatsetel muldadel. Suuremaid söödavaid pähkleid saadakse Kaukaasias kasvatatavailt kultuursortidelt.

Pöögilised (*Fagaceae*). Õiekate on lihtne, harva kaheli, neljatine kuni kuuetine. Tolmukate arv vastab enamasti õiekattelehtede arvule. Sigimik tekib tavaliselt kolmest viljalehest, on kolmepesaline, igas pesas kaks rippuvat seemnealget, millest edasi areneb enamasti ainult üks. Kattesoomused kujunevad lüdiks, milles on üks või mitu vilja — pähklit. Lüdi on kaetud soomusjate või ogajate väljakasvetega. Viljad on suurte toitaineterohkete seemnetega, mida levitavad loomad sünzoohoorselt. Lehed on terved või hõlmised, igihaljad või nahkjad, suvihaljad.

Sugukonda kuulub seitse perekonda ligi 900 liigiga, mis levivad parasvöötmest troopikani, vältides äärmuslikke klimaatilisi tingimusi.

Õisiku ja õie ehitust võib lähemalt vaadelda h a r i l i k u l t a m m e l (*Quercus robur*, joonis 404). Tamm õitseb lehtede puh-



Joonis 404. Harilik tamm (*Quercus robur*):
1 — oks isasõisikutega; *2* — osa isasõisikust; *3* — üksik isasõis; *4* — emasõis.

kemise ajal. Isasõisik on hõre ja rippuv urb. Isasõied on varieeruva kattelehtede ja tolmukate arvuga. Emasõied on üksikult või väheõielistes püstistes urbades. Emakal on kolmeharuline suue ja kolmepesaline sigimik; selles areneb seemneks siiski ainult üks seemnealge. Emasõie alusel on karikjas moodustis, mida peetakse laienenud õisikuraoks; sellel olevaid väljakasveid homologiseeritakse redutseerunud õisiku kandelehekestega. Vilja arenedes kujuneb osaliselt seda ümbritsev lüdi. Tamme vilja nimetatakse tõruks; see on üheseemneline, tugevalt arenenud idulehtedega sulgvili, mille alust ümbritseb lüdi.

Tamme õisikut tuleb vaadelda kui seltsile omase liitõisiku redutseerumise tulemust. Teistel perekondadel on veel ilmsed dihaasiumid (kastanil) kolme või (pöögil) kahe emasõiega. Erinevalt tammest sisaldab lüdi viimati mainituil kõiki ühe osaõisiku vilju, ümbritseb neid täielikult ja avaneb valmides nelja lõhega.

Liigirohkeim perekond t a m m (*Quercus*) levib peamiselt põhjapoolkera subtroopilistel ja mäestikualadel. Põhja- ja Ida-Euroopani on levinud ainult üks liik, kogu Nõukogude Liidus on 20 loo-

duslikku tammeliiki. Tammede seas on suuri pikaealisi metsapuid, mis moodustavad tammikuid ja tamme-segametsi. Tammemetsade kahanemist ajaloolisel ajal on tinginud peale kliimamuutuste eriti inimese mõju. Tammepuit on väga vastupidav ja selle tõttu juba ammust ajast eelistatud laevaehituses, mööblitööstuses, varemalt ka tänavasillutamiseks, silla- ja elamuehituseks jm. Uuemal ajal on tammepuidu kasutamisviise piiratud; ta on osutunud siiski asendamatuks veini- ja konjakivaatide valmistamisel, parketi ning vineeripuiduna. Tammekoort kasutatakse laialdaselt parkainete



Joonis 405. Kastanipuu (*Castanea sativa*):
1 — õitsev võrse; *2* — avanev vili.

saamiseks, samuti nagu tammelehtedel putukkahjustustena tekkivate pahkade (gallide) sisu. Mõnel liigil on tõrud söödavad; hariliku tamme tõrusid kasutatakse vaid kohvi aseainena ja loomasöödaks. Vahemeremaades kasvav korgitamm (*Q. suber*) annab suurema osa kogu maailma korgitoodangust.

Tamm kui võimsaim puudest on leidnud aukoha paljude rahvaste, nende seas ka eestlaste folklooris. Tammega seotud isikunimesid on meil kõige rohkem; osalt tulenevad nad muidugi vastavaist kohanimedest. Sajanditevanused tammed olid tihti seotud rahvamuistenditega ja kuulsate isikute tegevusega. Ka praegu looduskaitse alla võetud puudest on enamik tammed.

Lääne- ja Lõuna-Euroopa laialehistes metsades on peamiseks puuliigiks varjulembene harilik pöök (*Fagus sylvatica*). Vastandina valgepöögile on teda nimetatud ka punapöögiks, seda peamiselt lehtede punase kevadvärvuse tõttu; intensiivselt punane on eriti mõnede aedvormide dekoratiivne lehestik. Sileda halli koore, tugevasti haruneva võra ja läikivate lehtede poolest on pöök maastikus ilmet andev. Põhja-Kaukaasia mägimetsades kasvab lähedane liik *F. orientalis*. Punakas pöögipuit on kasutusel peamiselt mööblitööstuses. Õlirohked kolmetahulised pöögipähklid (kaukaasia eestlaste «sinarid») on söödavad; nagu tammetõrudki on nad paljude ulukite eelistoiduks.

Lõuna-Euroopa kastanipuu (*Castanea sativa*) on eelmistest veel mõnevõrra soojanõudlikum laialehiste metsade puu. Viljad («kastanid») on tumepruunid, jahuse, veidi läägelt magusa sisuga; neid kasutatakse peamiselt keedetult ja praetult. Erinevalt meil kasvatatavast hobukastanist on viljad teravatipulised ja arenevad kolmekaupa ogalises lüdis (joonis 405). Kastani lihtlehed on laisüstjad, teravsaagja servaga, seega märksa erinevad hobukastani sõrmjaist liitlehtedest. Kastanit Eestis kasvatada ei saa; ka pöök on külmahell ja jääb sageli põõsakujuliseks.

Selts pähklipuulaadsed — *Juglandales*

Samuti tuultolmlevate ühekojaliste puude selts, millel on pöögilaadsetega ühiseid jooni, kuid erinevalt neist suured sulgjad liitlehed kleepuvate näärmetega. Väikesed õied on lihtsa õiekattega ja kaheviljalehelise emakaga, millest areneb luuvili või pähkel. Tähtsaim sugukond — **pähklipuulised** (***Juglandaceae***).

Vähestest siia kuuluvatest perekondadest, mis levivad kõik põhjapoolkera laialehiste metsade vöötmes, on olulisem kreeka pähklipuu (*Juglans regia*, joonis 406). See puu on oma laia võra ja suurte lehtedega väga dekoratiivne; teda kasvatatakse lõunas sageli pargi- ja viljapuuna, meil Eestis külmahell. Vili on noorena kaetud näärmelise lihaka kihiga (ekso- ja mesokarp), mille all valmib luukõva endokarbiga ümbritsetud seeme; seega botaaniliselt see vili ei olegi pähkel, vaid luuvili. Seeme on kahe väga sopilise idulehega, milles on varutud rohkesti õli. Viljadest toodetaksegi toiduõli ja värvaineid, puit on kasutatav peamiselt mööblitööstuses. Lehed (*Folia Juglandis*) annavad ravimeid.



Joonis 406. Kreeka pähklipuu (*Juglans regia*): *1* — õitsev oks; *2* — vili (pooleldi kooritud).



Joonis 407. Harilik porss (*Myrica gale*).

Selts porsalaadsed — *Myricales*

Porsalised (***Myricaceae***) on seltsi ainus sugukond. Õie ja vilja ehituselt on neil palju sarnast pähklipuulistega. See tertsiaaris laialt levinud sugukond on nüüd esindatud ainult poolesaja liigiga, millest Eesti flooras esineb üksainus — harilik porss (*Myrica gale*). Fossiilne materjal näitab tugevat lehtede reduktsiooni (sulgjast liitlehest peaaegu terveservase lihtleheni) ja õisikute lihtsustumist.

Porss on kuni meetrikõrgune soodes kasvav kääbuspõõsas, mis mitmeti meenutab paju (joonis 407). Lehed on vahelduvad, kõvad. Õied on püstistesse urvataolistesse isas- ja emasõisikutesse koondunud. Nagu tuultolmlejaile tavaline, ulatuvad emasõite emakasuudmed õisikust pikalt välja. Emakas kasvab kokku kahest viljalehest ja kahest õiekandelehest; viimased moodustavad viljal (pähklikesel) kaks tiibjat liset. Isasõis sisaldab 4 tolmukat. Nii isas- kui emasõied on soomusjate kandelehtede kaenlais. Kõik maapealsed osad, eriti

lehed ja viljad eritavad lõhnavat vaiku, mida kasutatakse jookide (õlle, likööri) maitsestamiseks ja vaha valmistamiseks. Porsajuurtel on tugevad juuremügarad kiirikseentega, mis võimaldavad paremini turbast lämmastikuühendeid omastada.

Selts pajulaadsed — *Salicales*

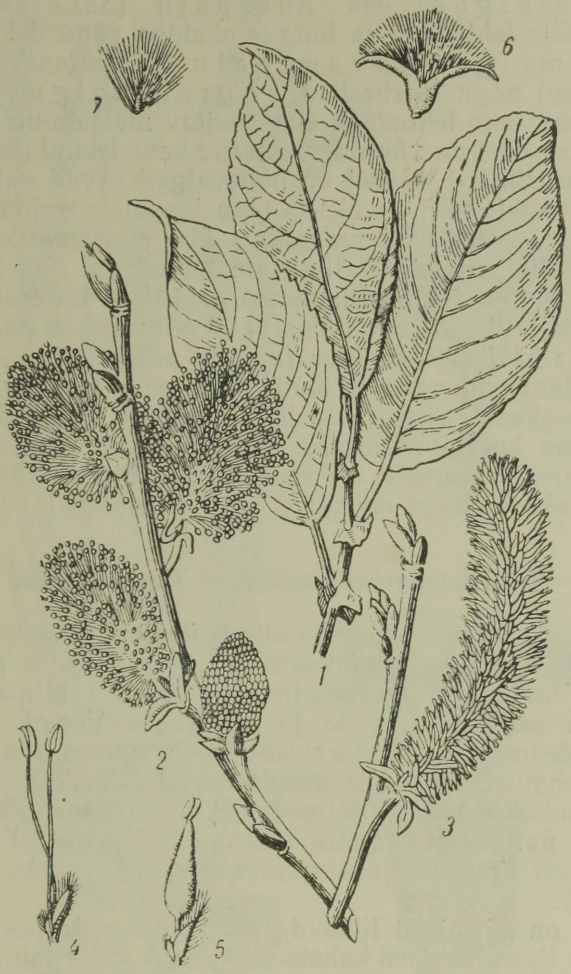
Ainus sugukond **pajulised** (***Salicaceae***) koosneb vaid kahest suurest perekonnast — paju (*Salix*) ja pappel (*Populus*) — ning üheliigilisest vahepealsest perekonnast *Chosenia* (Kaug-Idas). Kõik on vahelduvate lihtlehtedega puud, põõsad või käbuspõõsad.

Õied on lihtsad, ühesugulised, ilma õiekatteta ja asetsevad väikeste kõrglehtede (kandesoomuste) kaenlais, moodustades tihedaid urbi (joonis 408). Emasõite sigimik koosneb kahest viljalehest ja sisaldab ainsas pesas suure hulga seemnealgmeid; areneb kahepoolseks, rohkete peenikeste lendkarvaliste seemnetega kupraks. Isasõites on tolmukaid kaks (harva kuni mitukümmend). Mõlemast soost õites on karikjas meeketas või üks kuni kaks meenääret. Enamikus on pajulised kahekojalised. Et väga harva on leitud ka kahesugulisi õisi ja mõnikord on ühes õisikus mõlemast soost õisi, võib arvata, et lahksugulisus on nagu teisteski seltsides tekkinud hiljem.

Pajuliste lihtne õis on tekitanud fülogeneetikute seas palju vaidlusi. Ühest küljest näib õis olevat juba algselt lihtne, sest pole leida mingeid õiekatte rudimentegi. Teiselt poolt on võimalik rohkesti näiteid tuua reduktsiooni kohta algsest paljuringilisest õiest ja siingi võib sellise lihtsustumisega tegemist olla. Kuigi enamasti käsitletakse pajulisi koos eelnimetatud ühekatteliste sugukondadega, on kaalukaid argumente ka nende tuletamise poolt kuldkannilaadsetest (eriti sugukonnast *Flacourtiaceae*).

Paplid näivad olevat primitiivsemad: neil on õites rohkem tolmukaid, meeketas on arenenum ja kõrglehed suuremad kui pajudel, millel kõik need tunnused on redutseerunud; seda tõendab ka fossiilne materjal. Pajud on rohkem seotud putuktolmlemisega, kuigi siingi on tuultolmlejaid (eriti Arktikas). Silmapaistvad õisikud, nende lõhn ja meesisaldus näitab, et putuktolmlemine on pajudel edukas, vaatamata õiekatte puudumisele.

Paplid on kõik suured põhjapoolkera puud. Paljudel neist on pungad lõhnavavaigulised, näiteks Põhja-Ameerika palsamipaplil (*P. balsamifera*) ja Ida-Aasia lõhnaval paplil (*P. suaveolens*). Euraasias on levinuim haab (*P. tremula*) omapäraste ümardunud lehtedega pikal võnkuval rootsul. Haab on hinnatud tikupuidu poolest; kahjuks kannatab ta tugevasti seenhaiguste all ja puit pehastub kiiresti. Hõlpsa paljunemise, kiire kasvu ja mõnede vormide saleda (nn. püramiidja) võrakuju tõttu on paplitel palju eeliseid pargipuuna; lühike eluiga ja rohke seemnevill on siinjuures negatiivseiks omadusteks. Väga dekoratiivne on



Joonis 408. Raagremmelgas (*Salix caprea*):
1 — lehistunud võrse; *2* — võrse isasõitega; *3* — võrse emasõitega; *4* — isasõis; *5* — emasõis; *6* — avanenud vili; *7* — seeme.

hõbepappel ehk hõbehaab (*P. alba*), sest selle puu lehed ja noored võrsed on tihedalt valgeviltjad.

Pajude perekond on liigirikkam: ligi 300-st liigist esineb Nõukogude Liidus umbes kaks kolmandikku (Eestis 21). Liikide eristamine on suure liigisisese muutlikkuse ja rohkete hübriidide tõttu tihti tülikas. Ka klimaatiliselt on pajud märksa plastilisemad: nad ulatuvad troopikast Arktikani, eelistades kõikjal niiskeid kasvukohti — veekogude kaldaid ja soid.

Puukujulistest pajudest (remmelgatest) väärib nimetamist eriti hõberemmelgas ehk hõbepaju (*Salix alba*), mis on oma hõbedaste lehtedega ja longus okstega väga dekoratiivne, ja raudremmelgas ehk raudpaju (*S. pentandra*), millel on läikivad lehed nagu loorberil. Raagremmelgas (*S. caprea*) on hallide karvaste lehtedega ebasoovitav metsapuu.

Põõsaspajudest on väga armastatud kevadekuulutajaks halapaju (*S. acutifolia*), millel on hõbevalged urvad vahastel tumepunastel võrsetel; tihti tuuakse tuppa ka teiste pajude oksi.

Põhja pool etendavad maastikus üha suuremat osa madalad põõsasjad pajud, näiteks hallviltjate lehtedega lapi paju (*S. lapponum*). Kõige äärmuslikumates arktiliste tundrate tingimustes ja kõrgmäestike hilja lahtisulavatel nõlvadel on pajud omandanud roomava kääbuspõõsa ilme (näiteks polaarpaju — *S. polaris*).

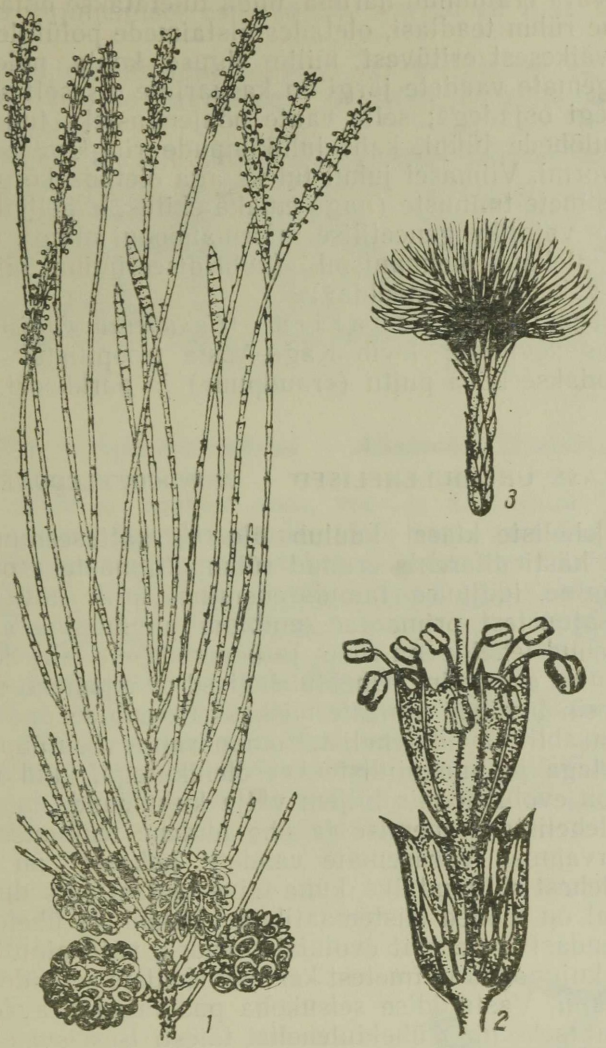
Pajud etendasid vanasti olulist osa oma tarbepuiduga: neist valmistati lookasid, vitstarasid jm. Praegugi annavad pajud peamise tooraine korvipunumiseks. Pajude koort kasutatakse parkainete saamiseks; vanasti oli see (salitsüülisisalduse tõttu) ka palavikurohuks. Pealegi on pajud head meetaimed.

Selts kasuariinilaadsed — *Casuarinales*

Erakordselt omapärane selts ainult ühe sugukonnaga **kasuariinilised** (***Casuarinaceae***) ja üheainsa poolesajaliigilise perekonnaga *Casuarina*. Väliskujult ja vegetatiivsete organite ehituselt on kasuariinid väga sarnased osjade ja efedraga. Võsud on haprad, lülilised, rohelised (assimileerivad) ja hargnevad männaseliselt. Lehed on soomusetaolised ja moodustavad sõlmekohtades vaevaltnähtava hambulise rõnga. Sõlmevahed on võsudel soonilised nagu osjadel. Ka paljunemisorganid meenutavad esimesel pilgul osje: isasõisikud on tipmised ja sarnanevad veidi osjade eospeadega (joonis 409).

Isasõied on äärmiselt lihtsad, nad koosnevad ühestainsast tolmukast, mis tipus haruneb kaheks ja kannab nelja tolmukotti. Isasõied paiknevad võsutipu lähenenud sõlmedes männastena ja on kaetud ainult kõrglehetaoliste soomustega.

Hoopis erinev ehitus on emasõisikul, mis õitsemise ajal meenutab pintslit, viljumisel aga pisikest puitunud käbi. Üksikud emasõied koosnevad kahest viljalehest, viimaseist üks redutseerub. Emakasuudmeid on kaks ja need ulatuvad kaugele välja (tuultolmleja). Vili on nahkja tiivaga pähklike. Eriti primitiivse joonena tuleb märkida veel rohkete lootekottide (kuni 20) valmimist seemnealgmes, kui arvestada, et juba sõnajalgtaimedel redutseerub makrospooride arv ja paljasseemne- ning katteseemnetaimedel on neid jäänud ainult üks. Mõned lootekotid kasvavad torujalt kalatsa suunas, ja kuigi nad seejuures hävivad, loovad nad läbi kalatsa tee sissetungivale tolmutorule.



Joonis 409. Osjalehine kasuariin (*Casuarina equisetifolia*):

1 — võrsed isasõisikutega tipul ja vilikondadega alusel; *2* — kaks männast isasõisikust, ülemises on tolmukad vabanenud; *3* — emasõisik. (Engleri j.)

Eeltoodu näitab eri evolutsiooniastmete tunnuste kummalist segunemist kasuariinidel. Enamik süstemaatikuid käsitleb osjataolist välisilmet kui konvergentsi, mis on tingitud kohastumisest Austraalia kõrbelise kliimaga, kust kasuariinid on pärit. Õieehituse põhjal aga käsitletakse neid primitiivsemate õistaimede arenemise

umbse ja vara eraldunud haruna, mida tuletatakse nõiapähklilaadseist. Teine rühm teadlasi, oletades õistaimede polüfületismi, tuletab neid väikesest eritüvest, mille alguse kohta pole andmeid. Kõige julgemate vaadete järgi on kasuariine otseselt seotud efedrate ja isegi osjadega; selle vaate põhjendusteks tuuakse primitiivset õhulõhede tüüpi, kaht juhtkimpude ringi varres ja üldse taime eluvormi. Viimasel juhul tuleks aga oletada kõrgemate evolutsiooniastmete tunnuste (nagu emaka ehitus, kahelilviljastamine) tekkimiseks vajaliku geneetilise informatsiooni mingit erilist, seni tundmata ülekandemehhanismi (hübridiseerimine nii erinevate vanemate vahel ei ole mõeldav).

Osjalehine kasuariin (*Casuarina equisetifolia*) on sugukonnas levinum, levib Kagu-Aasia troopilistel rannikutel; temast saadakse kõva puitu («raudpuu») ja parkkoort.

KLASS ÜHEIDULEHELISED — *MONOCOTYLEDONEAE*

Üheiduleheliste klassi kuulub üle 1/4 katteseemnetaimedest. Suhteliselt hästi diferentseerunud rühma tunnusteks on ühe idulehe esinemine, idujuure taandarenemine, mille tõttu juurestik koosneb lisajuurtest, primaarse kambiumi puudumine, ataktosteeli, hästi arenenud lehetupega rööp- ja kaarroodsete lehtede ning kolmetise õietüübi esinemine. Üheidulehelised on enamasti rohttaimed, puittaimi esineb vähe; viimaste teiskasv toimub sekundaarse kambiumirõnga abil. Üheiduleheliste omapärane võsutüüp sarnaneb palmlehikutega ja puukujuliste keerdlehikutega, kuid viimastega võrreldes on evolutsioonis hiljem välja kujunenud.

Üheiduleheliste arenemise ja ühe idulehe tekkimise kohta on mitmeid arvamusi. Varasemate vaadete kohaselt on esialgsest kahest idulehest säilinud üks, kuna teine iduleht on redutseerunud. Selle põhjal on mõned süstemaatikud väitnud, et üheidulehelised ei kujuta endast iseseisvat evolutsiooniharu, vaid ainult eri astet; nad olevat kujunenud mitmetest kaheiduleheliste seltsidest teataval arenemisetapil. Vastupidise seisukoha pooldajad peavad üht idulehte primaarseks ning üheidulehelisi täiesti iseseisvaks, kaheidulehelistest sõltumatuks rühmaks.

Tänapäeval peab enamik süstemaatikuid üheidulehelisi iseseisvaks kaheidulehelistest, viimaste varases arenemisstaadiumis tekkinud evolutsiooniharuks.

Kõige tõenäolisem on pidada üheiduleheliste lähtevormideks ürgseid, võib-olla juba ammu väljasurnud kaheiduleheliste esindajaid, millest arenesid magnoolialised ja edasi vesiroosilised. Selle kasuks räägib embrüonaalse arenemise esimeste etappide sarnasus primitiivses konnarohulaadsete seltsis ning vesiroosiliste sugukonnas. Esialgu arenevast kahest idulehest areneb üks kiiremini ning võtab tipmise asendi. Siin on teatav sarnasus dihhopodi-

aalse võsu kujunemisel esineva ühe varreharu n.-ö. ülekasvamisega.

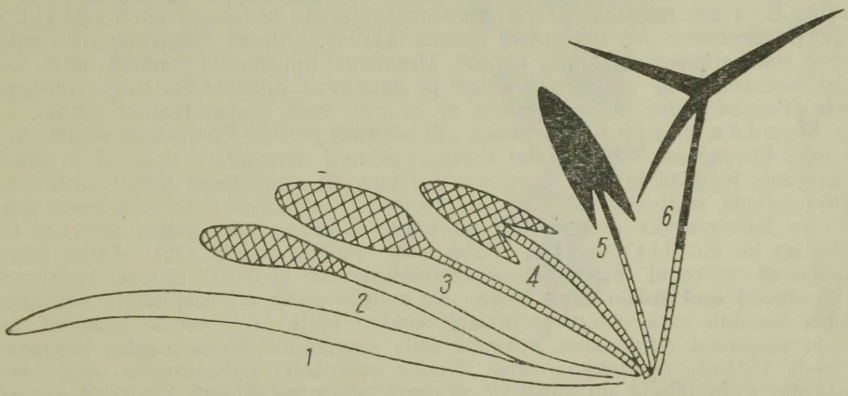
Primitiivseteks üheidulehelisteks on veetaimed, millel on sarnaseid jooni vesiroosilaadsetega ja mõnede teiste primitiivsete kaheidulehelistega.

Üheiduleheliste evolutsioon on kulgenud kolmes suunas — loom-, tuul- ja isetolmlemise suunas. Esimeses suunas toimub sisemiste õieosade reduktsioon, õied muutuvad sügomorfseks; selle suuna lõpplüliks on selts orhideelaadsed. Tuultolmlemise suund viib õiekatte lihtsustumisele ja redutseerimisele, saavutades kõrgema astme kõrreliselaadsete ja lõikheinalaadsete seltsis. Isetolmlemise suunda esindavad mõned suletud õiekattega veetaimed.

Selts konnarohulaadsed — *Alismales* (*Helobiae*)

Seltsi kuuluvad rohtsed soo-, vee- ja kaldataimed. Õieehitus on sageli esineva taandarenemise tõttu üsna varieeruv. Täielikult arenenud õied on aktinomorfsed, kaheli õiekattega, kusjuures välise ringi lehekesed on tupjad, sisemise omad aga kroonjad. Tolmukate ja viljalehtede arv varieerub paljudest kuni üheni. Emakkond on kas lahk- või liitviljalehine, kuid ka liitviljalehisuse korral jäävad emakasuudmed vabaks. Sigimik enamasti ülemine. Seemned kas ilma endospermita või nõrgalt arenenud endospermiga.

Kogu seltsile on iseloomulikud paljud ühised tunnused, mis on tingitud veekeskkonna iseärasustest, näiteks heterofüllia, aerenhüümi esinemine, mehaaniliste kudede reduktsioon ja (veesisestel taimeosadel) lima eritamine taime välispinnale.



Joonis 410. Kõõluslehe (*Sagittaria sagittifolia*) lehekujud (numbrid tähistavad arenemise järjekorda).

Sugukonda **konnarohulised** (*Alismaceae*) kuuluvad vees või niisketes kasvukohtades elavad veesiseste või ujulehtedega ja sarik- või ebasarikõisikuga, juurmise leherosetiga taimed. Õied enamasti kahesugulised, aktinomorfsed, tüüpiliselt kolmetise ehitusega. Emakkond lahkviljalehine, viljaks enamasti seemnis, mis on varustatud õhurikka, ujumist soodustava koega. Lehed ja varred sageli piimasoontega, lehtedel tipu läheduses allküljel hüdatoodid, soonestus sageli võrkroodne.

Tuntumateks soo- ja kaldaveetaimedeks on jõgi-kõõlusleht (*Sagittaria sagittifolia*) ning harilik konnarohi (*Alisma plantago-aquatica*). Esimesel neist esineb kuus erinevat lehekuju (joonis 410). Tüüpilisteks on veesisesed, uju- ja õhulehed, viimased kõrguvad veepinna kohal; peale nende esineb üleminekuvorm vee- ja ujulehtede vahel, üks ujuv ja üks vee kohal kõrguv vorm aga uju- ja õhulehtede vahel. Kõige esimesena tekivad kevadel pikad paeljad veesisesed lehed, millele hiljem lisanduvad järjest kõik teised tüübid. Sügiseks moodustuvad juurte külge söödavad mugulad. Ka valgete või heleroosade õitega ja pöörisõisikuga konnarohu tärkliserikkad mugulad on praetult söödavad (toorelt on taim mürgine).

Kilbukaliste (***Hydrocharitaceae***) sugukonda kuuluvad veesisesed või ujulehtedega rohttaimed. Paljudel liikidel on õied ühesugulised, taimed kahekojalised, isasõites esineb sageli redutseerunud emakas, emasõites aga staminoodid. Isasõisi on õisikus palju, emasõied aga on üksikult, enne õitsemist ühest või kahest kõrglehest moodustunud tupega ümbritsetud. Õied aktinomorfsed, enamasti kaheli õiekattega, harva õiekatteta. Tolmukaid 3—15, viljalehti 2—15: kui tolmukate arv on üle kolme, siis esinevad nad mitme kimbuna. Emakkond sünkarpne, sigimik alumine. Vili marjalaadne.

Ujulehtedega liikidel ja ka mõnedel veesiseselt elavatel liikidel ulatuvad õisikud kas veest välja või ujuvad veepinnal. Mitmete liikide õitsemine ja viljastamine aga toimub täielikult vee all, kusjuures tolmuterad ujuvad vees. Laialt on sugukonnas levinud ka vegetatiivne paljunemine ja seda eriti spetsiaalsete lühivõrselaadsete sigikehade, nn. turioonide abil.

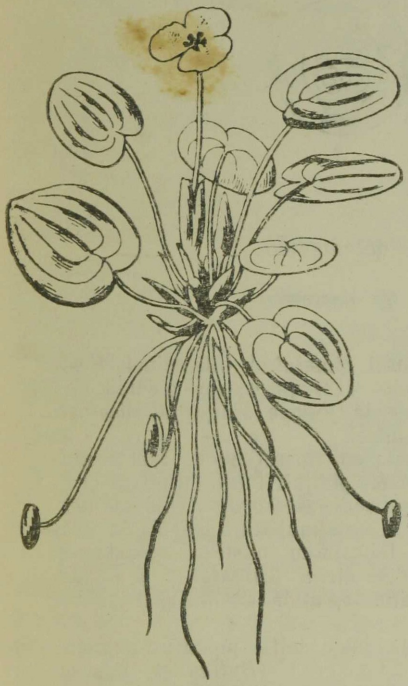
Eestis on kraavides, tiikides ja soojärvede ning jõgede kaldavööndis laialt levinud 3—4 cm laiuste sõõrjate, veepinnal ujuvate lehtedega konnakilbukas (*Hydrocharis morsus-ranae*) (joonis 411). Talvituvad kilbukapungad vabanevad juba sügisel emataime küljest, kleepuvad limastunud ümbrise tõttu kergesti loomade ning veelindude külge ja kanduvad niimoodi teistesse veekogudesse. Taimed üldse veekogu põhja ei kinnitu, vaid ujuvad vabalt pinnal.

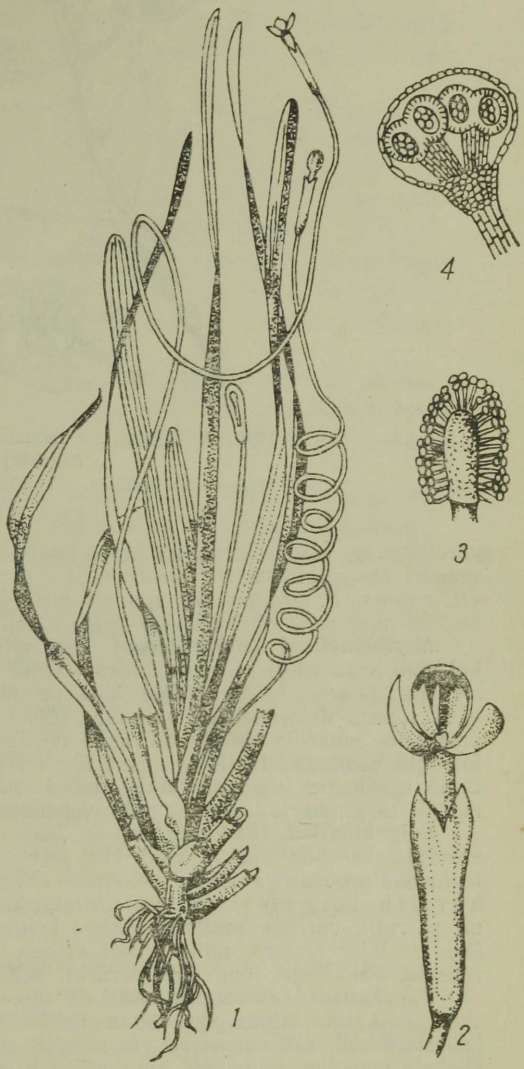
Kanada vesikatk (*Elodea canadensis*) pärineb Põhja-Ameerikast, kust ta toodi Euroopasse. 1836. aastal märgati esimesi eksemplare Iirimaal ja sellest ajast peale levis ta kiiresti üle kogu Euroopa. Et sisse toodi ainult emastaimi, levib vesikatk meil vegetatiivselt paljunedes. Õitseb harva. Omapäraseks troopika ja lähistroopika ning kohati ka Lõuna-Euroopa veekogudes levivaks taimeks on ka vallisneeria (*Vallisneria spiralis*, joonis 412). Sellel taimel vabanevad varretud isasõied juurekaelalähedasest õisikust, ujuvad veepinnale ja puutuvad seal kokku emasõitega, mis selleks ajaks on veepinnale sirutunud, hiljem keerdub vars jällegi spiraalselt kokku; tuule ja lainetuse kaasabil toimubki veepinnal tolmlemine. Mitmete selle sugukonna lõunameredes kasvavate taimede (näiteks *Halophila ovalis*, *Enalus acoroides*) kohastumine eluks veekeskkonnas on läinud nii kaugele, et isegi õitsemine toimub täielikult vee all.

Penikeeleliste (***Potamogetonaceae***) sugukonda kuuluvad samuti kas täielikult veesisesed või ujulehtedega taimed. Õisikud võivad asetseda vees või ulatuvad veest välja. Õied tähkjates õisikutes või üksikult, õiekate lihtne, pole

kunagi kroonjas, nelja- kuni üheleheline, tolmukaid ja lahtisi viljalehti 4—1. Vili pähklike või luuvili. Sageli esineb heterofülliat. Laialt on levinud vegetatiivne paljunemine turioonide või võsutükkide abil, kusjuures viimastel võivad alalehed talitleda haakemehhanismina või ankruna (*Cymodocea antarctica*).

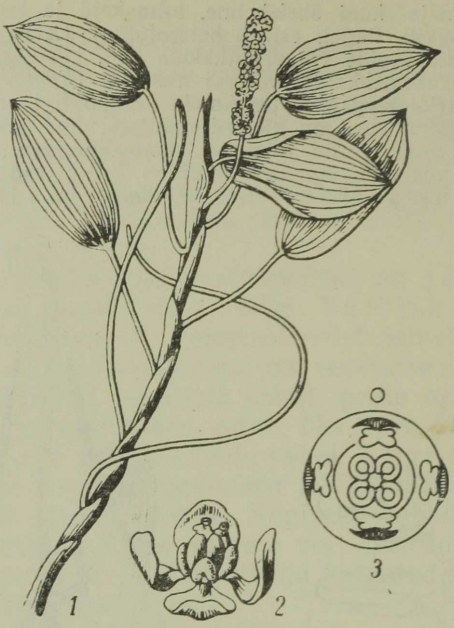
Penikeele (*Potamogeton*) perekonda kuulub ligi sada liiki. Ois neljatine, kusjuures perigoonilehed on niivõrd redutseerunud ja tolmukatega kokku kasvanud, et tihti peetakse neid tolmukate konnektiivideks. Penikeeled tolmlevad kas tuule või vee abil, viimasel juhul on tolmuterad niitjad. Mõningatel liikidel, nagu kaelus-penikeel (*P. perfoliatus*) ja pikk penikeel (*P.*





Joonis 411. Konnakilbukas (*Hydrocharis morsus-ranae*).

Joonis 412. Vallisneeria (*Vallisneria spiralis*): *1* — taime üldkuju; *2* — emasõis; *3* — isasõisik (kattelehed eemaldatud); *4* — isasõis läbilõikes.



Joonis 413. Ujuv penikeel (*Potamogeton natans*):
1 — taime üldkuju; *2* — õis; *3* — õie diagramm.

praelongus), võib esineda ka autogaamiat. Viimati nimetatud liik esineb Eesti mandriosas sügavamates järvedes, ujuv (joonis 413) ja hein-penikeel (*P. natans*, *P. gramineus*) aga on meie järvede ja jõgede kõige tavalisemad asukad ning üsna olulised veekogude kinnikasvamisel.

Meriheinalised (***Zosteraceae***) on mitmeaastased meretaimed. Mereranniku võib leida suuri hunnikuid liivaselt või mudaselt põhjalt lahtirebitud meriheina (*Zostera*). Meriheinte õied on ühesugulised, asetsevad tähkõisikutes, mida tupena ümbritseb ülemine leht (või lehed). Ühetolmukaline isasõis ja üheemakaline emasõis kinnituvad varrel teineteisele lähestikku, mistõttu mõned morfoloogid vaatlevad taolist õiepaari ühe kahesugulise õiena. Kuivatatud ja puhastatud meriheina lehed on laialt tuntud «mererohuna», mida kasutatakse pehme mööbli täitematerjalina ning pakkevahendina.

Luigelillelised (***Butomaceae***) on konnarohulaadsete seltsi primitiivsemateks esindajateks. Siia kuulub vaid üks perekond luigelill (*Butomus*), mis on levinud Euroopas ja Aasia mõõduka kliima piirkondades. Meie flooras esineb harilik luigelill (*B. umbellatus*), tugeva, horisontaalselt roomava risoomi ja rulja varrega rohttaim. Lehed kolmekandilised, lineaalsed, alusel renjad. Õied sarikjas õisikus, mille alusel esineb kolmest lehekesest kate. Õied kaheli, roosaka õiekattega, tupp- ja kroonlehti kolm, tolmukaid 6—9.

Rabakalised (***Juncaginaceae***) on ühe- või mitmeaastased sootaimed mõõduka ja külma kliima piirkonnas. Lehed lineaalsed, õied väikesed, ühe- või kahesugulised, aktinomorfsed või nõrgalt sügomorfsed, tähk- või kobarõisikutes. Õiekate kuuetine, tolmukaid kuus või neli, sigimik kuuest või neljast viljalehest. Kuiv koguvili laguneb valmides osaviljadeks. Meie flooras on tavaline soo-õisluht (*Triglochin palustris*), märgade niitude, veekogude kallaste ja soode taim, ning rabakas (*Scheuchzeria palustris*), mis kasvab rabaälvestes. Rabaka perekonna eraldavad mõned autorid omaette sugukonnaks (*Scheuchzeriaceae*).

Vormirohke selts üheidulisi taimi. Tüüpiline õieehitus on kolmetine ja viieringiline: välised kaks ringi moodustavad eredalt värvunud perigooni, kaks järgmist — 3+3 tolmukat ja sisemine — ühe kolmest viljalehest kokkukasvanud, rohkete anatroopsete seemnealgmetega sünkarpse emaka. Sellest põhitüübist esineb kõrvalekaldumisi õite lahksuguliseks muutumise ja tolmukkonna reduktsiooni tõttu. Algselt üksikud suured värvikad õied on tihti väikesteks muutunud ja õisikutesse liitunud.

Seemnetes on endosperm, mis koosneb hemitselluloosidest, valkudest, rasvadest, kuid ei sisalda tärklist; konsistentsilt on seemnete sisu seetõttu lihakas või sarvne, mitte aga jahukas.

Valdav enamik liilialaadseid on väikesed kaar- või rööproodsete lehtedega (sibulate, mugulate või risoomidega) püsikud. Üksikuid puitunud varrega ja omapärase paksenemissilindriga rühmi käsitletakse uuemal ajal kui hiljem tekkinuid. Liilialaadsete leviku raskuspunkt langeb subtroopilistele, eriti kuiva suvega aladele.

Jämedamates joontes (nagu seda ka käesolevas õpikus metoodilistel kaalutlustel on tehtud) jaotatakse selts viieks suuremaks sugukonnaks. Uuemates süsteemides on sugukondade arvu suurendatud.

Liilialised (*Liliaceae*) on keskne sugukond seltsile tüüpiliste tunnustega. Õis on entomofiilne, valdavalt värvika õiekattega, ülemise sigimikuga, mis tekib kolmest viljalehest. Vili on sünkarpne kupar või mari.

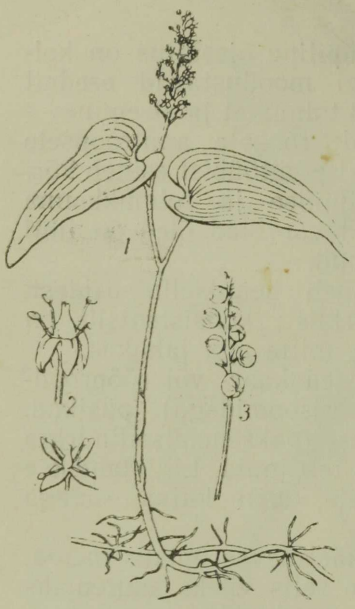
Enamik liilialisi on Nõukogude Liidus levinud stepi- ja poolkõrbevöötmes. Kokku on neid umbes 3500 liiki 200-st perekonnast.

Paljud liilialised sisaldavad mürgiseid alkaloide.

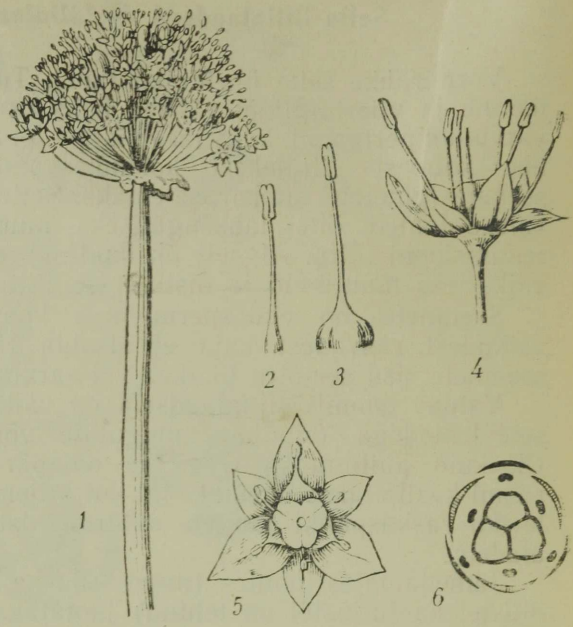
Primitiivsemaiks peetakse risoomiga liilialisi, mugulsibulaga ja sibulaga paljunevad rühmad on hiljem tekkinud.

Liilialiste välisilme võib küllaltki erinev olla. Risoompüsiku näitena on sellest sugukonnast otstarbekas vaadelda maikelluket ehk piibelehte (*Convallaria majalis*). Roomavast risoomist kasvab sümpodiaalselt välja aastavõsu, soomusjate alalehtedega ja kahe suure kaarroodse lehega, millest alumise lehe roots on ülemisele lehele tupeks. Õisikutelg on ainult tipmises osas väikeste kõrglehtedega, mille kaenlast saavad ühekülgse kobarana alguse kellukjad kuuetipmelised valged õied. Kuus tolmukat kinnituvad liitlehise õiekatte alusele. Vili on punane mari. Maikelluke on glükosiid konvallariini ja konvallamariini tõttu väga mürgine taim. Droogiks kogutakse ürti (*Herba Convallariae*).

Teistest meie metsade liilialistest on hästi tuntud südaja lehealusega leseleht (*Maianthemum bifolium*, joonis 414), kaardunud varrel kaherealiselt paiknevate lehtedega kuutõverohi (*Polygonatum*) (tahvel XIV, *1*) ja erandliku neljatise õie ning



Joonis 414. Leselehт (*Maianthemum bifolium*):
1 — õitsev taim; *2* — üksikud õied; *3* — vilikond.



Joonis 415. Harilik sibul (*Allium cepa*):
1 — varretipp õisikuga; *2* — sisemise ringi tolmukas; *3* — välise ringi tolmukas; *4* — õis kõrvaltvaates; *5* — õis pealtvaates; *6* — õie diagramm.

nelja suure pärislehega ussilakk (*Paris quadrifolia*). Kõigil nimetatuil on viljaks lihakas mari.

Sibulpüsikuist on sugukonnale väga iseloomuliku ehitusega tulp (*Tulipa*). Õied asetsevad siin ühekaupa või vähesel arvul varretipus. Õiekate on eredalt värvunud ja koosneb kuuest perigoonilehest (kummaski ringis 3). Emakas on kaelatu, kolmehõlmalise suudmega. Sigimikus on palju seemnealgmeid. Vili — kupar. Tulbid on stepi- ja mägistepitaimed; eriti liigirohkelt on nad esindatud Kesk-Aasia mäestikes. Euroopa päritoluga kollaseõieline metstulp (*T. sylvestris*) on meil ka metsistunud.

Märksa hälbinumad teiste liilialistega võrreldes on laugud (*Allium*) ja sellele lähedased perekonnad, mis mõnes uuemas süsteemis on eraldatud omaette sugukonnaks (*Alliaceae*). Sellele rühmale on iseloomulik tipmine sarikõisik, ühe-, kahe- või enama kandelehega alusel, mis sarnaneb mõnede amarülliliste õisikuga. Vili on kolmetine kupar.

Harilik sibul (*Allium cepa*) on mitmeaastane taim. Lehed ja varred on ruljad, õõnsad. Õiekate on lihtne, kuue rohekasvalge perigoonilehega. Tolmukaid on 3+3, seesmisel ringil on tolmukaniidid lamendunud, kolmeharulised (joonis 415). Harilik sibul,

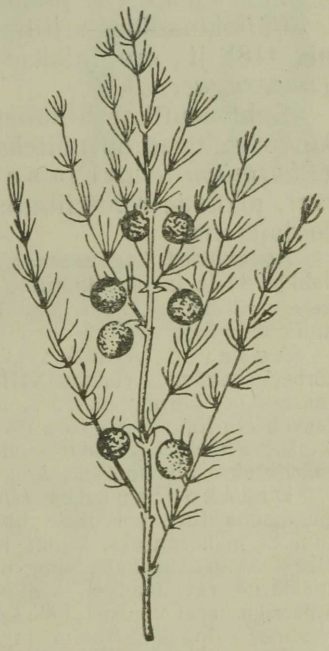
eriti aga küüslauk (*A. sativum*), mille iseärasuseks on sigisibulad õisikus, ja lamedate lehtedega karulauk (*A. ursinum*) sisaldavad rohkesti mitmesuguseid eeterlikke õlisid, väävlisisaldusega orgaanilisi happeid ja C-vitamiini. Laukude tugevat bakteritsiidsust seostatakse allüültsüsteiinsulfoksiidi (nn. alliini) toimega, pisaraid esilekutsuvaks aineks on aga S-propenüülsulfeenhape. Laugud on rahvameditsiinis juba ammu kasutusel soolenugiliste, põletushaavade jm. puhul, uuemal ajal aga saadakse neist aterosklerоosi jt. haiguste ravimeid.

Mugulsibulaga liilialistest on eriti tähelepanuväärne Alpidest pärit sügislill (*Colchicum*). Vastandina enamikule sugukonna- ja perekonnakaaslastest avanevad mõnel liigil suured lillad lehterjad õied alles hilissügisel. Sügislill on mürgine; seemneist saadav mürkaine kolhitsiin on kasutusel tõhusa südameravimina ja käävimürgina mitoosiprotsesside mõjutamisel.

Ravimina on kasutusel ka upsujuure (*Veratrum*) (tahvel XIII, *1*) risoom (*Rhizoma Veratri*); see perekond suuri laialehelisi mürgiseid püsikuid on iseloomulik ülekarjatatud mägikarjamaadele (joonis 416).



Joonis 416. Valge upsujuur (*Veratrum lobelianum*):
1 — õisik; *2* — varre alumine osa; *3* — õis.



Joonis 417. Harilik aspar (*Asparagus officinalis*), viljuv oks.

Kõige tuntum ravimtaim selles sugukonnas on a a l o e (*Aloe*), mille lehtede tahkestunud mahl (nn. sabur), mõru tumepruun lõhnav aine, leiab väga mitmekülgset kasutamist. Aaloed on Aafrika päritoluga suured lehtsukulendid; esineb teiskasvu paksenemisrõnga abil.

Suur arv liilialisi on tuntud ilutaimedena (tahvel XIII, *2*). Juba varakevadel hakkavad aedades õitsema siniõielised k o b a r h ü a t s i n d i d (*Muscari*) ja s i n i l i i l i a d (*Scilla*) ning kollaseõielised k u l d t ä h e d (*Gagea*). Aprilli lõpul ja mais on tulpide ja kirjuõieliste p ü v i l i l l e d e (*Fritillaria*) aeg; lõhnavad h ü a t s i n d i d (*Hyacinthus*) on meil kasutusel peamiselt potitaimedena. Südasuvel on õitsemas kõige suuremate, lehterjate õitega liigid — mitmevärvilised l i i l i a d (*Lilium*) ja p ä e v a l i i l i a d (*Hemerocallis*).

Liilialiste seas on ka kasulikke toidutaimi. Peale juba nimetatud sibula ja küüslaugu kasutatakse köögiviljataimedena ka m u r u l a u k u (*A. schoenoprasum*), p o r r u l a u k u (*A. porrum*) ja teisi liike. A s p a r i (*Asparagus*) noored võrsed on tuntud spargli nime all. Asparite teisi liike kasutatakse peenelt liigestunud «lehtede» (õigemini fülloklaadide) ja punaste marjade tõttu lõikelilledena (joonis 417); selleks otstarbeks on kasutatavam s u l g a s p a r (*A. plumosum*).

Fülloklaadidega liilialised, nagu aspar, ruskus (*Ruscus*, joonis 418) jt., eraldatakse tihti omaette aspariliste sugukonnaks (*Asparagaceae*).

Subtroopiliste liilialiste tugevatest lehtedest saadakse tekstiilikiudu; sellised on näiteks l i n a l i i l i a ehk «uusmeremaa lina» (*Phormium tenax*) ja s a n s e v i e e r a ehk «havisaba» (*Sansevieria*), pikkade rõhttriibuliste lehtede tõttu kasvatatakse viimast ka toataimena.

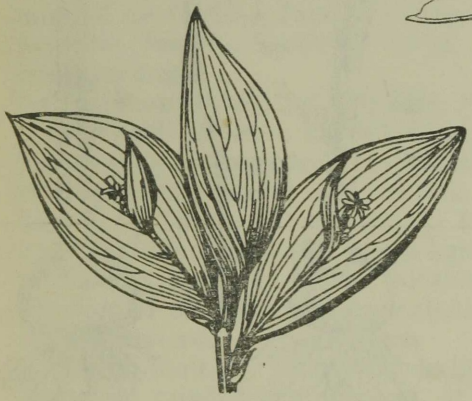
Agaavilised (***Agavaceae***) on liilialistele lähedane suurte lehtsukulentide või nahkjalehiste ja jämeda tüvega tuttvõrapuude sugukond. Erinevused liilialistest ja amarüllilistest, kuhu neid taimi varem loeti, on peamiselt tsütoloogilist ja palünoloogilist laadi. Kokku umbes 560 liiki.

A g a a v i d (*Agave*) kasvavad Kesk-Ameerika ja Põhja-Ameerika lõunaosa kõrbepiirkondades (tahvel XIII, *4*). Ilutaimena kasvatatakse neid Krimmis, Kaukaasias ja Vahemeremaades, meil vaid tubades. Suurte lihakate lehtede vahelt kasvab elu lõpuni (6—15 a.) välja ligi 10 m kõrgune õieraag. Mehhikos valmistatakse lehtedest jämedat kiudainet (sisalit), õisikurao suhkrurohket mahla aga kääritatakse alkohoolseks joogiks (pulke).

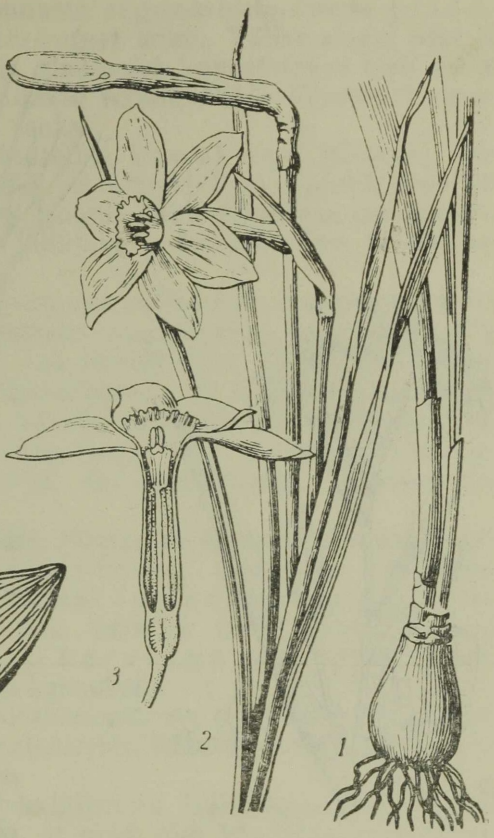
D r a a k o n i p u u d e l (*Dracaena*) on lehed nahkjad, lineaalsed, kasvavad kimpudena tüve või okste tipus. *D. draco* Tenerife saarel (Kanaarid) kasvab kuni 18 m kõrguseks. Puude jämenemine toimub paksenemisrõnga abil. Enamik liike kasvab Aafrikas. Nime on perekond saanud punasest vaigust, millele on omistatud raviomadusi. Väiksemate draakonipuudega on haabituselt sarnased Ameerika teravalehised t ä ä k l i i l i a d (*Yucca*, tahvel XIII, *3*) ja n o l i i n i d (*Nolina*) ning Austraalia ja Uus-Meremaa t õ l v p u u d (*Cordyline*).

Amarüllilised (***Amaryllidaceae***) on õieehituselt ja välisilmelt väga sarnased liilialistega. Oluliseks erinevuseks on neil alumine sigimik. Õisik on tipmine, sarikataoline. Vili on kupar, harva mari.

Sugukonda kuulub üle 860 liigi, neist suur osa pärineb Lõuna-Aafrikast. Eesti looduses amarüllilisi ei leidu, kuid aedades kasvatatakse sageli varakeva-



Joonis 418. Ruskuse (*Ruscus hypoglossum*) õitsev võrse. Õied fülloklaadidel.



Joonis 419. Valge nartsiss (*Narcissus poëticus*):
1 — taime alumine osa sibulaga; *2* — lehed ja õied; *3* — õis läbilõikes.

disi sibullilli selle sugukonna kolmest perekonnast: lumikelluke (*Galanthus*), märtsikelluke (*Leucojum*) ja nartsiss (*Narcissus*); esimestel on perigoonilehed valged, viimasel kollased (*N. pseudonarcissus*) või valged (*N. poëticus*) ja varustatud lisakrooniga (joonis 419).

Toataimedena kasvatatakse meil peamiselt suure lehterõiega kriinumeid (*Crinum*) ja ratsuritähti (*Hippeastrum*).

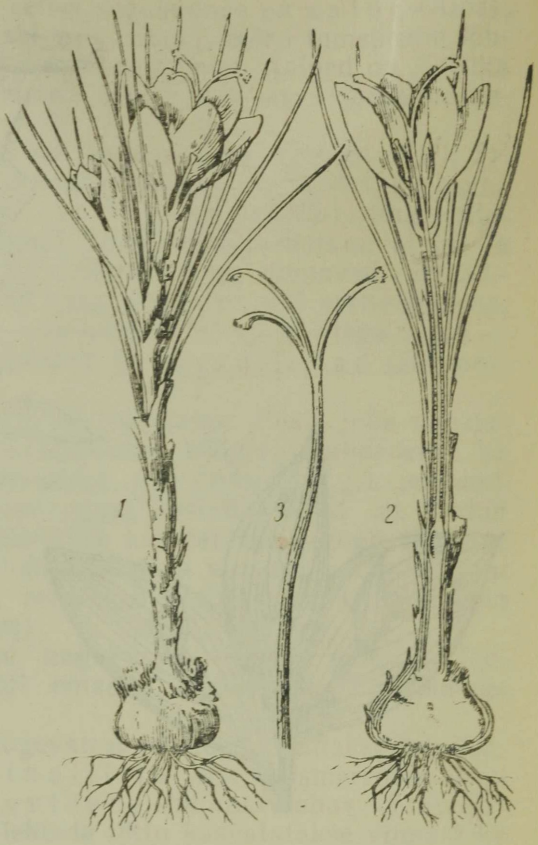
Liilialistest tuletatavatest väiksematest sugukondadest on üksikute tähtsamate perekondade poolest nimetamisväärt veel järgmised.

Dioskoorealised (***Dioscoreaceae***) on tärkliserohkete risoomimugulatega liaanid; neist on jamss (*Dioscorea batatas*) troopika tähtsamaid toidutaimi. Kokku üle 600 liigi.

Pontedeerialised (***Pontederiaceae***) on ujuvad värvikate õitega veetaimed (30 liiki), näiteks kurikuulus vesihüatsint (*Eichhornia*), mis ummistab troopikas suuri jõgesidki, takistades laevaliiklust.



Joonis 420. Kollane võhumõõk (*Iris pseudacorus*): *1* — õisik; *2* — emakas laiade emakasuudme hõlmadega; *3* — kaks vilja.



Joonis 421. Safranikrookus (*Crocus sativus*): *1* — õitsva taime üldkuju; *2* — taim pikisuunas läbilõigatult, et näidata emaka madalat asendit ja sibulmugula siseehitust; *3* — emaka tipmine osa. (Bokorny j.)

Võhumõõgalised (***Iridaceae***) erinevad eelmistest sugukondadest sisemise ringi tolmukate kadumise poolest; nii jääb neil vaid 3 välise ringi tolmukat. Õied on värvikad, suured ja mõnel juhul sügomorfsed. Vili — sünkarpne kupar.

Uuenduvad risoomi või mugulsibula varal. Poolteisest tuhandest liigist ligi pool on pärit Lõuna-Aafrikast.

Võhumõõkadel (*Iris*) on omapärane õieehitus. Igaüks kolmest perigoonilehest moodustab näiliselt iseseisva «õie» alahuule; selle osaõie ainsat tolmukat katab pealt üks emakasuudme laienenud hõlmadest. Looduslikult kasvab Eestis kaks liiki: kollane võhumõõk (*I. pseudacorus*) (joonis 420, tahvel XIV, *2*) on veetaim; siniõieline siberi võhumõõk (*I. sibirica*) aga haruldane niidutaim, mis on võetud looduskaitse alla. Viimati

õeldu on kehtiv ka lillakaspunaste sügomorfsete õitega niidukuremõõga (*Gladiolus imbricatus*) kohta. Välismaiseid liike ja nende hübriide (nn. iiriseid ja gladioole) kasvatatakse meil aedades ilutaimedena. Lõunas saadakse võhumõõkade lõhnavast risoomist lõhnaainet parfümeeria jaoks.

Vahemeremaade mugulsibultaime krookuse (*Crocus*) lehterjal õiel on putkeosa nii pikk, et õitseajal on sigimik maa all ja alles viljumisel tõuseb üles (joonis 421). Krookuse oranžpunaseid emakakaelu kasutatakse kulinaarias kollase värv- ja maitseainena (safran).

Loaliste (***Juncaceae***) sugukonnas on õied tuultolmlemise tõttu redutseerunud, lehed aga kitsasteks, lineaalseteks kujunenud; selle tõttu välisilmelt meenutavad nad lõikheinalisi või kõrrelisi. Õied on väikesed ja enamasti rohkeõielistesse õisikutesse koondunud. Õiekate on kuuetine, kilejas, vähetähelepandavalt värvunud. Tolmukaid on 6 või 3 (ainult väline ring). Vili on ühe- kuni kolmepesaline kupar. Seemned nagu lõikheinalistelgi, tärkliserikka endospermiga.

Sugukonnas on ligi 300 liiki. Enamikus on need põhjapoolkera parasvööndi niiskete kasvukohtade taimed. Eestis on kraavides, lompides ja veekogude ääres rohkesti lugade (*Juncus*) liike. Silmapaistvamad neist on ruljate vartega kuni meetrikõrgused harilik luga (*J. effusus*) ja keraluga (*J. conglomeratus*), mis eelistavad seiskuva veega kasvukohti.

Teiseks kohaliku floora perekonnaks on piiphein (*Luzula*). Piipheinad on lamedate lineaalsüstjate lehtedega, millel on pikad udejad karvad.

Kuigi loalised pärinevad kahtlemata liilialaadsetest, on nad algkujust niivõrd eemaldunud, et neid võib käsitleda eraldi seltsina (*Juncales*), mis läheneb tunnustelt lõikheinalistele.

Selts ingverilaadsed — *Zingiberales*

Enamasti suured troopilised jäme da risoomiga ja laiade lehtedega rohttaimed. Õied on zoogaamsed, sügomorfsed või lausa ebasümmeetrilised. Õie põhitüüp on kolmetine, ainult tolmukkonnas esineb reduktsiooni. Sigimik alumine, kolmest viljalehest, ühe- kuni ko'mepesaline, suurte seemnealgmetega. Seemned tihti arillidega, toitekoeks endosperm ja perisperm.

Banaanilised (***Musaceae***) on väike sugukond (70 liiki). Banaanil (*Musa*) on tohutu suured õisikud ridamisi õitega laiade kõrglehtede vahel. Ülal on isasõied, milles kuuest tolmukast on viis fertiilset, üks — staminood või puudub; allpool on emasõied, keskel on aga õied kahesugulised. Vili — piklik jahukas mari, kultuursortidel (mida meil müüakse) — partenokarpne ja magus. Lehed on sulgroodsed, suured ja moodustavad alusel tuppedest kõrge, kuid rohtse ebatüve. Kiubanaani (*M. textilis*) lehetupekiududest saadakse nn. manilla kanepit. Viljad on troopikas kõikjal oluliseks toidutaimeks, sest annavad nii jahu kui ka

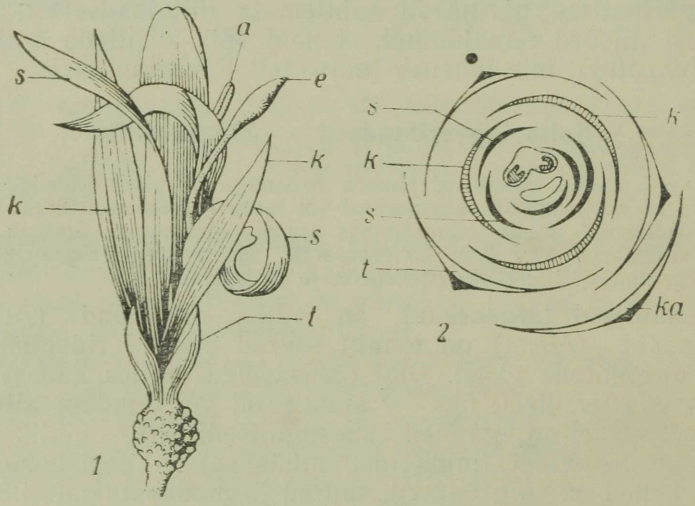
suhkrut; vastavalt sellele esineb nii jahukaid kui ka magusaid, puuviljadena kasutatavaid sorte.

Ränduripuul (*Ravenala*) on ühes tasapinnas kahe reana suured sulgroodsed lehed (leheseis $^1/_2$, distihhia), nii et lehestik meenutab hiigelsuurt lehvikut. Tüvi on tõeline, kuid mitte kõrge, harunematu.

Eredate kõrglehtede, kroonja õiekatte ja suurte dekoratiivsete lehtede tõttu kasvatatakse banaanilisi troopikas ja subtroopikas ka ilutaimedena.

Ingverilistel (***Zingiberaceae***) on õied samuti värvikate kõrglehtede kaenlas, tähk- või kobarõisikuis. Õieehitus on omapärane. Kaheli õiekate aheneb putkeks, milles on ainult üks fertiilne tolmukas, mis ümbritseb rennina peenikest emakakaela. Ülejäänud tolmukad moodustavad värvika «huule» (*labellum*) ja vahel ka «tiivad». Vili — kupar, seemned enamasti arilliga. Lõhnavate õlide ja tärklisesisalduse tõttu on siin rohkesti troopilisi toidutaimi ja vürtse, viimastel on tähtsust ka raviainete valmistamisel. Ingveril (*Zingiber officinale*) on väärtuslik risoom (*Rhizoma Zingiberis*), millest valmistatud vürtsi lisatakse toitudele ja jookidele (ingveriõlu).

Kardemoni (kardamomi) saadakse peamiselt *Elettaria cardamomum*'i viljadest. Vürtse ja raviaineid saab ka perekondadest *Alpinia* (galgant, *Rhizoma Galangae*) ja *Curcuma* (kollajuur — *Rhizoma Curcumae*, tsitverijuur. *Rh. Zedoariae*). Kõik nimetatud taimed pärinevad troopilisest Aasiast.



Joonis 422. Kanna (*Canna*) õie ehitus:
1 — õis; *2* — õie diagramm; *ka* — kandeleht, *t* — tuppleht, *k* — kroonleht, *s* — staminood, *a* — tolmukas, *e* — emakasuue.

Kannalised (***Cannaceae***) on troopilise Ameerika rohttaimede sugukond (50 liiki). Õied on suured, täiesti asümmeetrilised, eredavärvilised (joonis 422). Tolmukaid 1 kuni 5, neil on tendents kroonjateks staminoodideks muutuda. Lehed suured, sulgroodsed. Kanna (*Canna indica*) on enamasti erepunase õiega ilutaim; eriti lõuna pool kasvatatakse teda linnades rohkesti. Teised kannaliigid (*C. edulis* jt.) annavad tärkliserikkaid juurikaid.

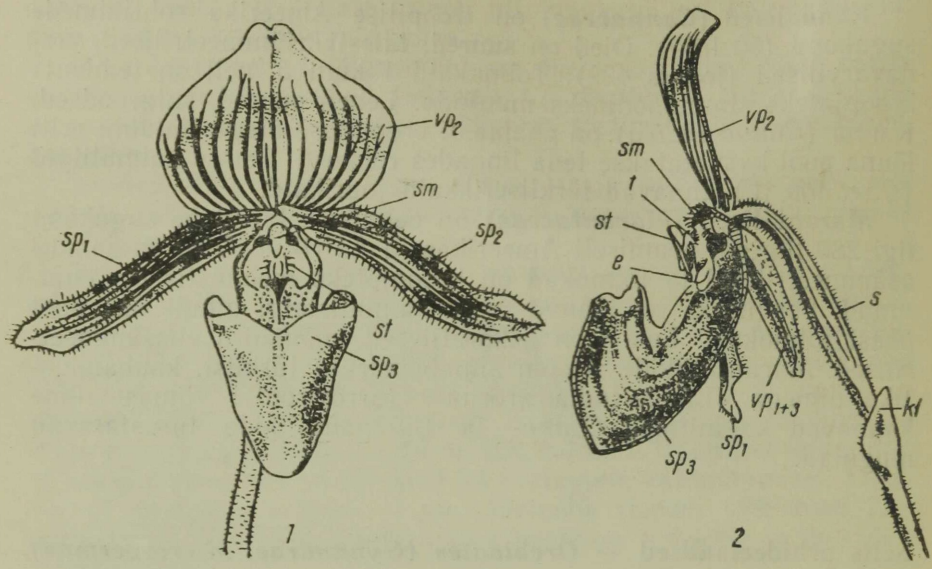
Marantalised (***Marantaceae***) on eelmisele lähedane sugukond ligi 280 liigiga, peamiselt Ameerikas ja Aafrikas. Õied on samuti asümmeetrilised ja tolmukad on kroonjateks moodustisteks muutunud. Fertiilseks on jäänud nagu kannalistelgi ainult üks pool ühest tolmukast. Lehed on dekoratiivsed, mõnikord ebasümmeetrilised. Marantaliikide risoom annab marantatärklist, kaubandusliku nimega «Lääne-India aroruut» (arrowroot); viimast nime kannavad ka mitmed *Canna-* ja *Curcuma*-liikide turustatavad mugulad.

Selts orhideelaadsed — *Orchidales* (*Gynandrae, Microspermae*)

Seltsi kuulub vaid üks sugukond väga omapärase tolmuk- ja emakkonna ehitusega.

Käpaliste ehk **orhideeliste** (***Orchidaceae***) sugukonda kuulub ligi 35 000 liiki umbes 800 perekonnast. Umbes 90% liike kogu sugukonnast kasvab troopikas ja lähistroopikas, eriti Aasias ja Malai saarestikus, ainult 10% asustavad mõõduka, subarktilise ja arktilise kliimaga piirkondi. Käpalised on mitmeaastased rohttaimed, mille välisilme võib olla väga varieeruv. Lehed asetsevad vahelduvalt, on tavaliselt süstjad või ovaalsed, terveservalised, alusel tupega. Paljudel epifüütsetel orhideedel on mõned varte sõlmevahed muguljateks vee ja mineraalainete reservuaarideks (tuberiidideks ehk bulbideks) muundunud. Varuainete mahutiteks võivad kujuneda ka risoomid, lihakad varred ning isegi lehed. Õied on sügomorfsed, kahesugulised, enamasti eredavärvilise, kahes ringis asetseva õiekattega. Õied õisikus üksikult, pöörises, kobaras või tähkjas õisikus. Tupplehti 3, need on rohelised või kroonjad, ühesuurused või on keskmine nendest nii värvuse kui kuju poolest erinev. Ka kroonlehti on kolm, kaks külgmist on tavaliselt väiksemad ja tupplehtede sarnased, keskmine aga on suurem ja sageli morfoloogiliselt väga muundunud ning erinevalt värvunud, sageli hõlmine ja alusel kannusega. Et käpalistel keerdub sigimik, mis asendab õieraagu, 180° võrra, asetseb huul otseseisvatel (mitte longus olevatel) õitel mitte ülal, vaid allpool, soodustades putukate õide pääsemist. Sageli on huul varustatud veel nektaariumiga (joonis 423).

Tolmukatest on enamikul käpalistest säilinud ainult üks välimise ringi tolmukas (alamsugukond *Monandrae*), sisemise ringi



Joonis 423. *Paphiopedilum callosum*:
1 — õis eest ja *2* — mediaanses pikilõikes, vp_2 — alumine väline perigoonileht, vp_{1+3} — ülemine väline perigoonileht (tekkinud kahest lehest), sp_1 ja sp_2 — külgmised sisemised perigoonilehed, sp_3 — huul, *st* — staminood, *e* — emakasuue, *sm* — sammas, *s* — sigimik, *kl* — kandeleht. (Lippmaa j.)

tolmukatest on jäänud vaid kaks kõlutolmukat. Väiksemal osal on tolmukaid kaks (alamsugukond *Diandrae*), siin on säilinud välise ringi tolmukatest üks staminood, sisemisel ringil aga kaks tolmukat. Omapärane ja spetsialiseerunud on käpalistel tolmlemine. Kolme- ja kahetolmukalistel liikidel pudeneb tolm üksikute teradena, osal ühetolmukalistest kleepub neljateralisteks tetraadideks või suuremateks tompudeks. Suurel osal ühetolmukalistel on aga kumbki tolmukapea pool omaette polliiniumiks kujunenud, mis kinnitub varrekese ja kleepuva kettaga (kokku nimetatakse seda moodustist p o l l i n a a r i u m i k s) väikeses õnaruses emakasuudme ühel hõlmal (r o s t e l l u m i l). Paljudel liikidel ei esine mesimahl nektaariumides, vaid (eriti perekonnas *Orchis*) kannuseseinas. Selleks et jõuda mesimahlani, peavad putukad läbi torkama kannuse sisepinda katva kutiikula ja rakuseina, mille puhul putuka pea puutub kindlasti kokku ka rostellumiga, kust rebenevad lahti pollinaariumid ja kleepuvad putuka pea külge. Vähem kui minuti kestel tardub kettakese kleepaine ja lahkudes rebib putukas pollinaariumid tolmukast välja. Koos kuivamisega hakkavad pollinaariumid ettepoole koolduma ja saavutavad lõpuks sellise asendi, et uues õies puutub pollinaariumi ülaosa (õietolmu osa) tingimata kokku emakasuudme kleepuva pinnaga. On ka selliseid liike, millel huul on liikuv ja tõuseb putuka huulele laskumisel kiiresti üles

ning surub putuka vastu emakat. Mõned troopilised orhideed aga «tulistavad» oma polliiniumid puudutuse puhul õiest välja.

Käpaliste vili on enamasti ühepesane kupar, mis avaneb kuue pikilõhega. Seemned on ilma endospermita ja mikroskoopiliselt väikesed. Nii on *Schomburgkia undulata* ühe seemne kaal ainult 0,3 µg, *Stanhopea oculata*'l 3 µg. *Cattleya* ühes viljas on seemneid 3—5 miljonit. Kõige väiksemad on epifüütsete orhideede seemned, sest ainult nii saavad nad tõusvate õhuvooludega suurte troopikapuude võrasse kanduda, et seal uuesti idaneda. Kuna seemned on toitekoeta, arenevad nad väga aegamööda, aastaga tekib noorel taimel ainult paar-kolm lehte ja õitsemiseni võivad taimed jõuda kuni kümmekonna-aastaselt. Orhideed elavad sümbioosis seentega, neil esineb endotroofne mükoriisa ja seemned ilma sümbiondita ei idanegi. Kasvuhoonetes ja asjaarmastajate orhideekasvatuses idandatakse seemneid steriilsetel tardsöötmetel, kuhu külvatakse seemned, mis on võetud peaaegu valminud, kuid veel pakatamata viljast. Suhteliselt kergemini saab orhideesid paljundada vegetatiivselt kas tuberiidide eraldamise teel (epifüütidel) või siis maasiseste mugulate eraldamise kaudu (maapinnal kasvavatel orhideedel). Viimastel võib olla kahesuguseid mugulaid: üks krobeline ja tumedam on tegevuses käesoleval aastal, kõrvalolev sile ja heledam on varuainetemahuti järgmiseks õitsemisperioodiks.

Kõige pisemad käpalised on vaid mõne mm suurused, näiteks Austraalias kasvav *Bulbophyllum minutissimum*. Selle niitpeenelt risoomilt tõusevad ühe millimeetri jämedused mugulad, iga mugula küljes on vaid üks soomusjas lehejäänus. Ka õie läbimõõt on vaid veidi üle millimeetri. Suurimaks orhideeks aga on Sunda saartel kasvav *Grammatophyllum speciosum*, mille varred on 3—4 m pikkused, mugulad kuni 4-meetrised, lehed aga 0,6—1 m pikkused ja umbes 4 cm laiused, õisikurao pikkus võib ulatuda kuni 3 meetrini, ühes õisikus on kuni sada 10 cm läbimõõduga õit, õisikuraage võib ühel taimel olla kuni 100. Pikimaks orhideeks aga on 40-meetrine Jaaval esinev liaan, saprofüütselt toituv *Galeola altissima*. Paljudel epifüütidel on hästi välja arenenud püünised vee ja toitainete kinnipidamiseks. Taolisteks moodustisteks on paksu juurenahaga õhujuured ja mitmesugused haakeorganid, mille külge jääb kinni lehekulu ja -kõdu. Mõnedel liikidel on juured isegi assimileerivateks organiteks muundunud.

Käpalistel erilist majanduslikku tähtsust ei ole. Mehhikost pärineva vanilli (*Vanilla planifolia*) valmimata viljad on tooraineks maitseaine vanilliini tootmisel (sisaldavad 1—2,9% vanilliini). Mõningate kodumaiste käppade mugulatest toodetakse seedetrakti raviks kasutatavat saalepit. Väga palju liike aga on hinnatud dekoratiivtaimede ja lõikelilledena. Eriti kaua aega õitsevad veenusekingad (*Paphiopedilum*), isegi lõigatud õis püsib vaasis värskena paar-kolm kuud. Dekoratiivsemate õitega on Lõuna-Hiinas ja Himaalaja eelmäestikes elavad *Coelogyne* liigid, Mehhikos

ja Brasiilias kasvavad perekonna *Stanhopea* liigid ja eriti perekonna *Laelia* ning *Cattleya* esindajad.

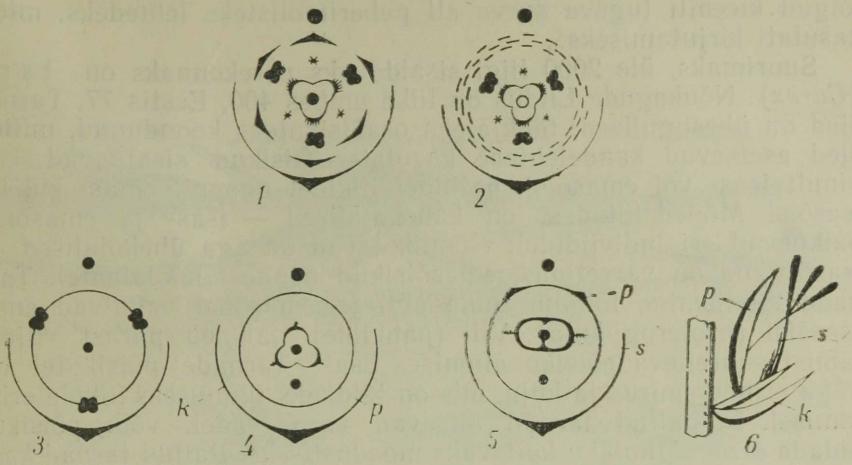
Meie floora dekoratiivsemateks liikideks on looduskaitse all olevad kaunis kuldking (*Cypripedium calceolus*), valge ja punane tolmpea (*Cephalanthera longifolia, C. rubra*), arukäpp (*Orchis morio*) ja muidugi ka putukataolise õiega kärbesõis (*Ophrys insectifera*) (tahvel XV).

Fülogeneetiliselt võib käpaliste sugukonda pidada entomofiilselt tolmlevate taimede hulgas kõige kõrgemalt arenenuks. Selle tõenduseks on väga tugev õieosade muundumine ja kitsas spetsialiseerumine tolmlemisele. Seltsi tuletatakse mõningatest liilialaadsetest, eriti sugukonnast *Hypoxidaceae*. Liilialiste ja käpaliste vahelisteks sugukondadeks võib pidada ka troopilisi sugukondi *Burmanniaceae* ja *Haemodoraceae*. Käpalised arvatakse olevat tekkinud ja kujunenud troopilises Aasias, kus ka praegu esineb rohkesti primitiivse ehitusega orhideesid.

Selts lõikheinalaadsed — *Cyperales*

57 Seltsi kuulub üks sugukond — **lõikheinalised** (***Cyperaceae***). Varem käsitleti lõikheinalisi koos kõrrelistega seltsina sõkalõielised (*Glumiflorae*). Mõlema seltsi põhilised erinevused on selles, et lõikheinaliste vili on pähklike, mille embrüo on endospermist ümbritsetud, kõrreliste vili on teris, mille idu külgneb endospermiga. Lõikheinaliste õie ehitus on taandarenemise tõttu väga lihtsustunud. Nad on põlvnenud loaliste (*Juncaceae*) sugukonna kaudu liilialaadsete (*Liliales*) seltsist ja neil on loalistega ühisteks tunnusteks anemofiilsus ning endospermist ümbritsetud idu.

Sugukonda lõikheinalised kuuluvad valdavalt mitmeaastased, sümpodiaalse risoomiga taimed. Lühirisoomiliste liikide maapealsed osad arenevad murusalt või moodustavad mättaid. Vastandina kõrrelistele on lõikheinaliste enamikul kolmekandiline umbne sõlmedeta vars, millel lehed asetuvad sageli kolmerealiselt ning kinnituvad varre alumises osas. Vastandina kõrreliste lahtisele lehetupele on lõikheinaliste lehetupp kinnine ning sellel puudub (või on vähe arenenud) kõrrelistele iseloomulik keeleke. Õied on väikesed, ilmetud, ühe- või kahesugulised, pähikutena, mis moodustavad kokku liitõisiku. Mõned tarnad on kahekojalised. Kahest tolmukateringist on lõikheinalistel säilinud 3, harva 2 välimise ringi tolmukat (joonis 424) ning vastandina kõrrelistele kinnituvad tolmukotid tolmukaniidile aluselt, mitte keskelt. Ka õiekate on nii kujult kui õiekattelehtede arvult redutseerunud, koosnedes harva kuuest lehest nagu loalistel. Mõnedel lõikheinalistel asendab õiekatet karvakeste ring (perekondades *Eleocharis*, *Cladium* jt.). Tarnadel (*Carex*) asetseb õis enam või vähem kileja kandelehe kaenlas ja emakat ümbritseb servadelt liitunud kande-



Joonis 424. Lõikheinalisteq õie diagramme:
1 — Scirpus; 2 — Eriophorum (redutseerunud tolmukad on märgitud ristikestega); *3—6 Carex*; *3* — isasõie diagramm, *4* — kolmesuudmelise emakaga ja *5* — kahesuudmelise emakaga õie diagramm, *6* — emasõie skeem; *k* — kandeleht, *s* — sigimik, *p* — põisik. (*1, 2* Eichleri j.)

lehekesest kujunev põisik (*utriculus*). Üks emakas on ülemise ühepesalise sigimikuga; ta koosneb kolmest või kahest viljalehest sama arvu emakakaelte ja emakasuudmetega; üks anatroopne seemnealge.

Lõikheinaliste sugukonda kuulub 85 perekonda ja umbes 4000 liiki (kaasa arvatud mikroliigid), Eestis 12 perekonda 103 liigiga. Enamik lõikheinalisi kuulub soojade maade taimkattesse, kuid paljud neist (eriti tarnad) moodustavad massivegetatsiooni paraja ja jaheda kliima aladel.

Vaatamata arvukale esinemisele on lõikheinaliste majanduslik tähtsus väike. Kareduse, vähese fosfori- ja kaltsiumisoolade sisalduse tõttu on lõikheinaliste toiteväärtus enamasti madal ja loomasöödaks on nad kõlblikud vaid noorelt, enne õitsemist.

Fülogeneetiliselt vanapärasem on lõikheina perekond, mille liikidel paiknevad õied ja õiekattelehed kahes reas, mistõttu õisikud on lapikud. Maamandel ehk söödav lõikhein (*Cyperus esculentus*) on vana Lõuna-Euroopas ja Põhja-Aafrikas kasvatatav kultuurtaim, mille külgmistel juurevõsudel esinevad pähklisuurused valgetuumalised ning magusamaigulised mugulad, mis sisaldavad rohkesti õli, valke, tärklist, suhkrut. Mugulatest toodetakse väärtuslikku toiduõli, mida kasutatakse ka kakaoõli asendamiseks; mugulaid tarvitatakse ka mandlite asemel. Papüürus (*C. papyrus*) on kuni 5 m kõrgune püsik; ta moodustab troopika ja Põhja-Aafrika veekogude kaldaosades ulatuslikke tihnikuid. Papüürust kasutati iidsetest aegadest kuni IV sajandini m.a.j. ning ta oli pärgamendi eelkäija. Papüürusevarre õhukesed piki-

lõigud kleebiti tugeva surve all paberitaolisteks lehtedeks, mida kasutati kirjutamiseks.

Suurimaks, üle 2000 liigi sisaldavaks perekonnaks on tarn (*Carex*). Nõukogude Liidus on liike umbes 400, Eestis 77. Tarnaõied on ühesugulised, tähkjateks osaõisikuteks koondunud, milles õied asetsevad kandelehtede kaenlais. Õisikud sisaldavad kas ainult isas- või emasõisi, paljudel liikidel aga nii emas- kui ka isasõisi. Mõned liikidest on kahekojalised — isas- ja emasõied paiknevad eri indiviididel; enamik tarnu on aga ühekojalised — isasõisikud on varretipus, emasõisikud nendest madalamal. Tarnade tolmlemine toimub tuule abil ja emasõied valmivad enne isasõisi (proterogüünia). Vili (pähklike) paikneb pärast viljastamist suureneva põisiku alumises osas. Tarnade põisikutel on väga erinev suurus ja kuju, mis on tähtsaks tunnuseks liikide eristamisel. Et paljud tarnad õitsevad varakevadel, võib põisikut pidada õrna sigimikku kaitsvaks moodustiseks. Paljud tarnad kasvavad vees või veekogude piirdeosas; nende viljunud põisikud langevad vette ja sisaldades õhku ujuvad veepinnal uutele kasvukohtadele.

Teatavat tähtsust loomasöödana omavad niitude ja karjamaade tavalised liigid, harilik tarn (*C. nigra*) ja hirsstarn (*C. panicea*) ning mõned teised. Suurtarnad, nagu pudeltarn (*C. rostrata*) (joonis 425, *C*) ja teised vees kasvavad liigid on karedad, jäigad ja sobivad segasiloks ainult noorelt. Kõrbetes kasvavad väikesekasvulised tarnad, *C. physodes* ja *C. stenophylla* on erandina väga head söödataimed ja Kesk-Aasia vastavatel aladel lammaste põhisöödaks.

Tarnadele lähedase kobreesia (*Cobresia*) liikidel põisikut moodustav kandeleheke ei ole tipuni liitunud ja põisikutelg on alles osaliselt välja kujunenud. Alpides ja Kesk-Aasia mäestikes on nad väärtuslikud mägikarjamaade söödataimedena.

Kaisla (*Schoenoplectus*) perekonnast on tuntuim järvekaisel (*S. lacustris*), tugeva risoomi ja tumerohelise, peaaegu lehtedeta, rulja assimileeriva varrega ning laiuva pruuni õisikuga püsik (joonis 425, *A*). Levides seisvate ja voolavate mageveekogude kaldaosades, moodustab ta sageli kaislastikke. Villpead (*Eriophorum*) (joonis 425, *B*) on soistel ja rabastunud aladel kasvavad risoompüsikud, mille õiekattekarvad moodustavad arenedes valgeid, villa meenutavaid tutte. Tupp-villpea (*E. vaginatum*) on üks rabade karakteerseid liike ja turbamoodustaja. Harilik on ahtalehine villpea (*E. angustifolium*).

Mõõkrohi (*Cladium mariscus*), suur lõikavalt teravate lehtedega soo- ja järvetaim, on soojema kliimaperioodi reliktina säilinud Lääne-Eestis, eriti Saaremaal paiguti õige arvukalt.

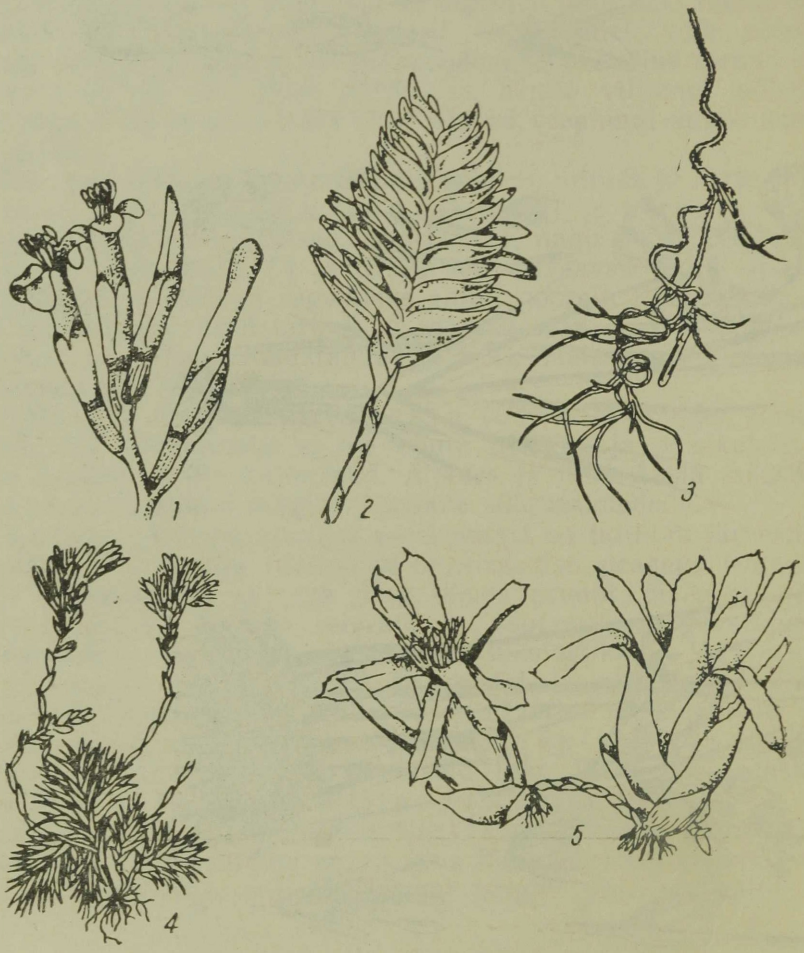


Joonis 425. Lõikheinalised:

A — järvekaisel (*Schoenoplectus lacustris*), *1* — taim; *2* — pähik; *3* — õis; *4* — vili (pähklike); *B* — laialehine villpea (*Eriophorum latifolium*), *1* — viljunud taim; *2* — õisik; *3* — õis; *4* — vili; *C* — pudeltarn (*Carex rostrata*), *1* — kandelehe kaenlas olev isasõis; *2* — emasõis; *3* — emasõie pikilõige; *4* — taim isas- ja emasõisikutega.

Selts on kujunenud liilialaadsetest eellastest ja näitab üleminekut algsest kolmetisest entomofiilsest õie-ehitustüübist lihtsustunud tuul- ja vesitolmlevatele õitele, nagu seda võisime jälgida juba seltsides *Alismales* ja *Liliales*. Siia kuuluvad sugukonnad ühendavad enamasti troopilisi rohttaimi, mis pakuvad huvi õie evolutsiooni uurimisel. Ühiseks tunnuseks on jahukas endosperm (sellest endine nimi — *Farinosae; farina* on ladina keeles jahu).

Bromeelialised (***Bromeliaceae***) on suur sugukond troopilisest Ameerikast (ligi 2000 liiki). Enamikus kuuluvad siia lühivarrelised rosett-epifüüdid, mille lehed on alusel laienenud vett hoidvaiks öönsusteks (joonis 426). Erilised soomuskarvad imevad vett kudedesse. Kolmetised õied on tipmistes õisikutes, tihti eredate kandlehtedega. Originaalse kuju ja värvikate õisikute tõttu kasutatakse bromeelialisi tubades amplitaimedena (eriti perekondi *Vriesea, Billbergia, Aechmea*). Juuretu *Tillandsia usneoides* meenutab okstelt allarippuvat habesamblikku.



Joonis 426. Bromeelialised:

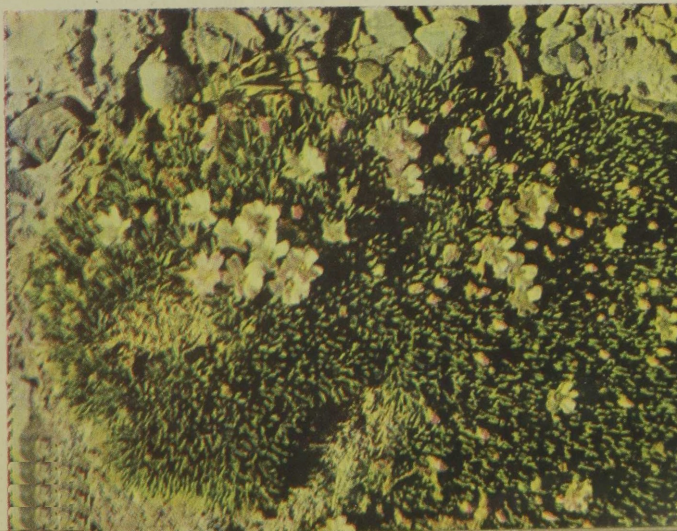
1 — Billbergia amoena; 2 — Vriesea brachystachys; 3 — Tillandsia usneoides; 4 — T. loliacea; 5 — Nidularium ampullaceum. (Wettsteini j.)



Dianthus versicolor
(Baikal).



Turkestani priimula
(Primula turkestancia)
(Kesk-Aasia).



Acantholimon hedinii
(Kesk-Aasia).









Üleval: Harilik sügislill *(Colchicum autumnale)* (Kaukaasia); püvililll *(Fritillaria* sp.) (Moskva, Peabotaanikaaed).

All: Tumepunane neiuvaip *(Epipactis atrorubens)* (Eesti); Käpaline *Arethusa bulbosa* (Austraalia).

Maas kasvav ananass (*Ananas*) on oma lihakate aromaatsete liitvilikondade tõttu hinnatumaid troopilisi maiustusi (joonis 427).

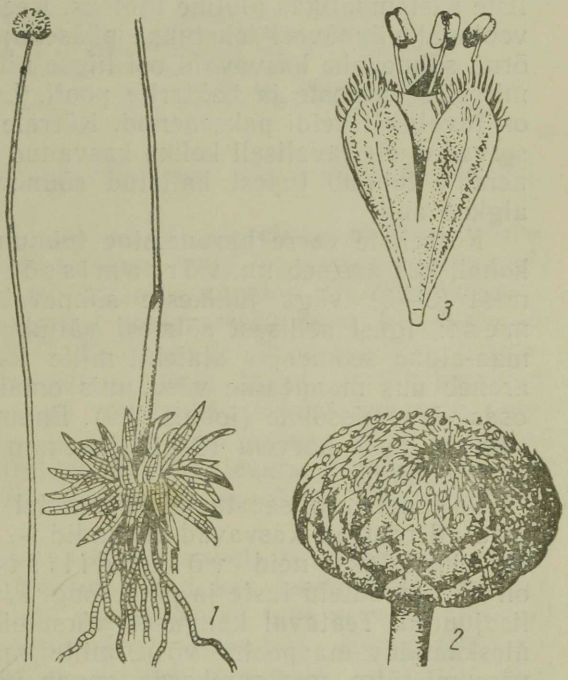
Kommeliinilised (***Commelinaceae***) on aktinomorfse või sügomorfse sinise või violetse entomogaamse õiega. Vars sõlmine, vahelduvate tupeliste lehtedega. 600 liiki. Näitena võib tuua Ameerika päritoluga tradeskantsiat (*Tradescantia*) ja seebralille (*Zebrina*), mida hea vegetatiivse uuenduse ja antotsüaniinivärviliste kirjude lehtede tõttu kasvatatakse sageli toa- ja elavnurgataimena.

Restiolised (***Restionaceae***) on lõunapoolkera parasvöötme sootaimed või vastupidi — kserofüüdid. Kahekojalised, kõrglehetaolise õiekattega, 2—3 tolmukaga tuultolmlejad. Õied tihti pähikutes. Vili kupar või pähklike. Lehed varreümbrise tupega, ei puudu ka keeleke; vars sõlmine, paljunevad roomava risoomi abil. Sarnasus põhjapoolkera kõrreliste või loalistega on hämmastavalt suur. 400 liiki, peamiselt Austraalias.

Eriokaulonilised (***Eriocaulaceae***) on samuti sootaimed, kuid enamasti troopikas, 1200 liiki (Nõukogude Liidus Kaug-Idas 4 liiki). Tugevasti redutseerunud ühesuguliste õitega tuultolmlejad. Õiekate mõneleheline, kilejas, õied koondunud nuttõisikutesse, mida omakorda ümbritseb üldkatis (joonis 428). Seega on õite reduktsioon viinud tihedate õisikute kujunemiseni, mis funktsionaalselt vastavad täielikele õitele (analoogia korvõielistega üheiduleheliste seas). Lehed lineaalsed, meenutavad kõrreliste lehti.



Joonis 427. Ananassi (*Ananas sativus*) vilikond.



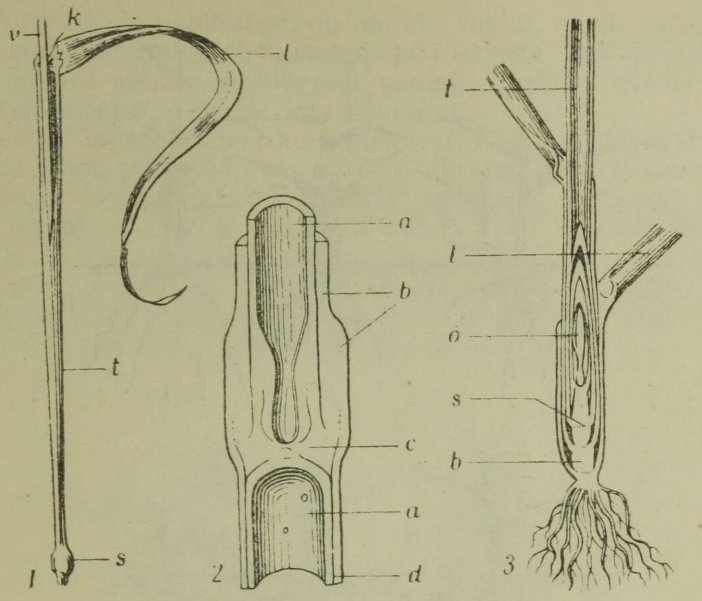
Joonis 428. Eriokaulonilised:
1 — Eriocaulon gibbosum; *2 — E. kunthii* õisik; *3 — Paepalanthus regelianus* isasõis. (Koernicke j.)

Seltsi kuulub ainult üks sugukond **kõrrelised** (*Poaceae* ehk *Gramineae*). Kõrreliste ja lõikheinaliste evolutsioon on toimunud tõenäoliselt rööbiti, ja seda liilialaadsete õie reduktsiooni teel, koos üleminekuga tuultolmlemisele. Lõikheinalised on liilialaadsetest tuletatavad loaliste sugukonna kaudu, mille embrüo on endospermist ümbritsetud, kõrrelised aga tuultolmlevatest restiolistest, millel embrüo külgneb endospermiga ainult ühelt poolt. Paleobotaaniliste andmete alusel on teada, et kõrrelised olid juba ülemkriidis esindatud pilliroolaadsete liikidega.

Kõrrelised on valdavas enamikus ühe- või mitmeaastased rohttaimed; silindrilised varred (kõrred) on tavaliselt 0,3 kuni 0,5 cm läbimõõduga, sõlmevahed on peaaegu alati õõnsad (välja arvatud kõrrealusel ja õisiku osas). Erandliku säsika varrega on näiteks suhkruroog ja mais. Lehed koosnevad pikast, vart ümbritsevast tupest ja pikast, enamasti kitsaslineaalsest lehelabast. Laba tupest eemaldumise kohal paikneb keeleke (joonis 429), millel vahel on ripsmeline serv või mis isegi koosneb ripsmetest, harva keeleke puudub. Keelekese kujul, suurusel ja teistel tunnustel on kõrreliste süstemaatikas oluline tähtsus. Keeleke ei võimalda lehelabalt voolaval vihmaveel lehetuppe pääseda; seliega hoiab ta noore ja õrna sõlmevahe kasvavaid osi liigse niiskuse eest, samuti nakatamisest seeneeoste ja bakterite poolt. Lehetupe alusega kõrresõlm on tavaliselt veidi paksenenud. Kõrrele tihedalt liibunud lehetupe servad ei ole tavaliselt kokku kasvanud nagu tarnadel. Kõrre pikenemine toimub tupest kaitstud sõlmevahe alumisel osal säiliva algkoe abil.

Kõrreliste varre harunemine toimub maa all või maapinna kohal, kus asetseb nn. võrsumissõlmkond; see koosneb mitmest (3—6) väga lühikeste sõlmevahedega võrsumissõlmest; igast sellisest sõlmest väljub niitjate juurte kimbuke ja maa-alune soomusjas alaleht, mille kaenlas on pung; pungast areneb uus maapealne võsu, mis omakorda moodustab alumises osas võrsumissõlme (joonis 429). Enamikul kõrrelistest tekib võrsumisel 3—5, harvem 10—12 ja enam kõrt, niidukõrrelistel kuni 30 ja enamgi.

Paljudel mitmeaastastel kõrrelistel arenevad võrsumissõlmest maa all rõhtsalt kasvavad võsundid — risoomid. Rohumaaviljeluses nimetatakse neid võsundilisteks kõrrelisteks; sellised on näiteks ohtetu luste ja päideroog. Risoomil arenevad sõlmedest lisajuured. Teataval kaugusel võrsumise algsõlmest moodustub üleskääuduv maapealne võsu, mille maa-aluses osas tekib uus võrsumissõlm, mis omakorda annab kõrsi ja uusi maa-aluseid risoome. Liival ja mudal kasvavate kõrreliste vegetatiivne paljunemine toimub sama moodi, kuid pikkade roomavate ja sõlmekohtadelt juurduvate maapealsete võsundite (stoolonite) abil, mis

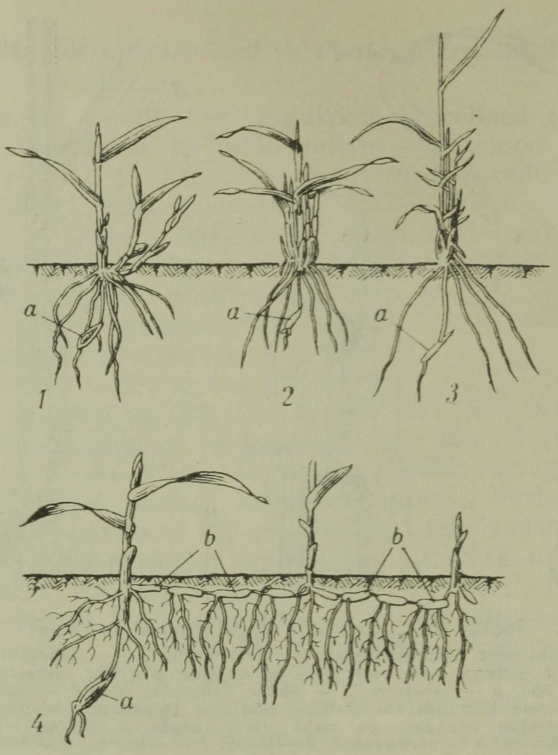


Joonis 429. Kõrreliste vegetatiivsed organid:
1 — leht vart ümbritseva tupega: *k* — keeleke, *l* — lehelaba, *s* — sõlm, *t* — tupp, *v* — vars; *2* — kõrresõlme pikilõike skeem: *a* — kõrre õõs, *b* — lehetupp, *c* — sõlme vaheseina osa, *d* — juhtkimp; *3* — noore kõrrelise skemaatiline pikilõige (alumistest lehetuppedest moodustatud õõnsuses on näha varresõlmede ja õisiku algmed); *s* — sõlmed, *b* — sõlmevahed, *õ* — õisik, *l* — lehelaba, *t* — kolmanda lehe tupp.

samuti annavad mõnedest sõlmedest uusi kõrsi, nagu harilik nurmikas, vahel ka pilliroog.

Niinimetatud puhmikulistel kõrrelistel ei arene võrsumissõlmedest pikki rõhtsaid risoome, vaid õige vähe rõhtsalt või viltu kasvavad võsundid, mis käänduvad üles. Osal puhmikulistest kasvavad võsundid algusest peale vertikaalselt, peaaegu rööbiti emakõrrega (joonis 430). Esimesel juhul on tegemist hõredapuhmikuliste kõrrelistega, nagu timut, harilik kerahein, harilik aruhein — seega väga väärtuslike söödataimedega; teisel juhul aga tihedapuhmikuliste kõrrelistega, kuhu kuuluvad näiteks jusshein, lamba-aruhein, luht-kastevars; viimased on kõik väheväärtuslikud, kehvadel õhuvaestel muldadel kasvavad kõrrelised.

Võrsumissõlmedes, tupe ja kõrre vahel asuvatest pungadest arenevad tütarvõsundid. Väljudes nad kas läbistavad tupe (nn. ekstravaginaalsed võsundid) või arenevad tupe sees ja väljuvad tupeavast hiljem (intravaginaalsed võsundid). Hõredapuhmikuliste kõrreliste võrsumissõlm asetseb pinnases, suuremal osal tihedapuhmikulistest seevastu mullapinnast kõrgemal, mis tagab neile parema õhustatavuse.



Joonis 430. Kõrreliste võrsumise skeem:
1 — hõredapuhmikuline; *2* — tihedapuhmikuline tupeväliste võrsetega; *3* — tihedapuhmikuline tupesiseste võrsetega; *4* — risoomvõsundiline kõrreline: *a* — idanev teris, *b* — lehetupp risoomi sõlmevahedel.

Lähtudes kasvu iseärasustest, eristatakse rohumaaviljeluses kaht tüüpi kõrrelisi — a l u s- ja p e a l i s k õ r r e l i s i. Aluskõrreliste õitseva kõrre pikkus on 50—70 cm. Nad moodustavad palju viljatuid rohkete lehekimpudega kõrsi; niitmise järel areneb nendel hea ädalakasv. Aluskõrreliste hulka kuuluvad: valge ja harilik kastehein, maarjahein, värihein, sugapea, punane aruhein, aasnurmikas. Pealiskõrreliste õitseva kõrre pikkus on 70—140 cm; nad moodustavad rohkem õitsvaid ning rikkalikumalt lehistunud kõrsi kui aluskõrrelised ja neil kujuneb niitmiseks kõrge ning hea heinkate. Pealiskõrreliste hulka kuuluvad: aas-rebasesaba, ohtetu luste, kerahein, timut, harilik aruhein, hõõlaskastik jt.

Kõrreliste õied on väheseõielisteks pähikuteks ja need omakorda mitmesugusteks liitõisikuteks koondunud (joonis 431). Liittähk ehk liitpea, mis koosneb õisikuraole kinnituvatest raota või

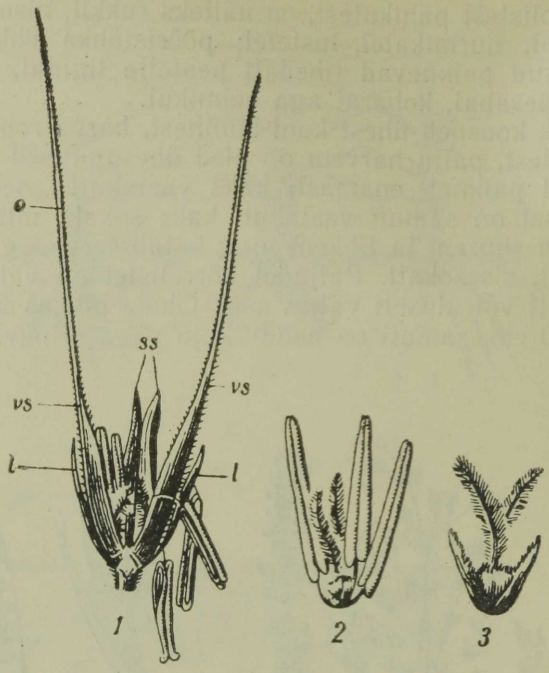
väga lühiraolistest pähikutest, on näiteks rukkil, nisul, odral; pööris on kaeral, nurmikatel, lustetel; pööristähka ehk pöörispead, milles pähikud paiknevad tihedalt peatelje ligidal, leiame timutil, aas-rebasesabal, kobarat aga helmikul.

Iga pähik koosneb ühest kuni kümnest, harva rohkemast kahesugulisest õiest, palju harvem on õied ühesugulised (joonis 432). Pähikualusel paikneb enamasti kaks vastakuti asetsevat liblet. Iga õie alusel on samuti vastakuti kaks sõkalt, millest alumine, välissõkal on suurem ja tihkem ning katab servadega vähemat ja õrna ülemist, sisesõkalt. Paljudel kõrrelistel on välissõklal selle tipult, keskelt või aluselt väljuv ohe. Ohete pikkus kõigub eri liikidel 0,5—50 cm, samuti on nende kuju väga erinev.



Joonis 431. Kõrreliste õisikud:

1 — liittähk; *2* — pööris; *3* — pööris- ehk ebatähk; *4* — eelmise õisiku osa pähikuid suurend.; *5* — munajas ebatähk; *6* — sõrmjalt asetsevad liittähad; *7* — pähikutest koosnev kobar.



Joonis 432. Pähiku ehitus rukkil (*Secale cereale*):
1 — kaheõieline pähik: *l* — libled, *vs* — välissõkal, *ss* — sisesõkal, *o* — ohe; *2* — eemaldatud liblede ja sõkaldega õis; *3* — emakas kahe paislajuga.

Sõkalde vahel on kaks väikest õrna valkjat paislaju, mis pundumiskehakestena omavad tähtsust õie avanemisel, tavaliselt kolm tolmukat ja üks pikkade sulgjate või kobarjate emakasuudmetega emakas. Sigimik ülemine, ühepesaline, ühe rippuva sirge või pisut kõverdunud seemnealgmega.

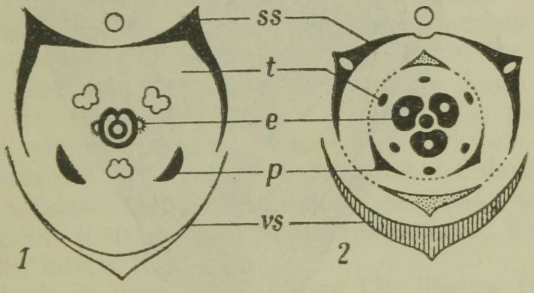
Paljudes kõrreliste perekondades esineb kirjeldatud tüüpilisest õieehitusest kõrvalekaldumisi, mida saab seletada primitiivsusega või ümberpöördult, hilisema reduktsiooniga fülogeneesi käigus. Liblesid on vahel enam kui kaks (hirss, paelrohi, maarjahein), teistel on ainult üks lible (raihein) või libled puuduvad (jusshein, metsriis); vähestel esinevad libledel ka ohted. Sisesõklad puuduvad maarjaheinal, jussheinal, rebasesabal jt., nende õied peaaegu ei avane, tolmukate ja emakasuudmete väljumine on raskendatud. Primitiivsematel kõrrelistel (paljudel bambuselistel, suhkrurool, riisil) on kaks tolmukaringi kuue tolmukaga. Teistel (lõhnheinal, maarjaheinal) on tolmukate arv taandunud kaheni, nestikul isegi üheni. Bambustel ja stepirohtudel on kolm sisesõkalt. Ürgsel Lõuna-Ameerika perekonnal *Streptochaete* on ülemine sisesõkal kaheks pooldunud ja sigimiku seinmises osas on 3 juht-

kimpu, mis viitab sellele, et sigimik on tekkinud kolmest viljalehest. Paljudel perekondadel esinevad emakate reduktsiooni tõttu — rööbiti kahesuguliste õitega — ka ühesugulised isasõied (sorgo, lõhnhein). On toimunud ka sugupoolte täielik lahknemine, kus kõik õied on ühesugulised ning taimed ühekojalised (mais).

Kõrreliste õie kujunemist ja õieosade homoloogiat seletab kõige paremini hüpotees, mille järgi kõrreliste õis on tekkinud tüüpilisest kolmeosalisest, viiest ringist koosnevast, liilialiste tüüpi õiest (joonis 433). Selle järgi on välissõkal homoloogiline kõrglehega, kuna sisesõkal on tekkinud õiekatte välimise ringi kahe alumise lehe kokkukasvamisel (sellele viitab keskroo puudumine ja kahe külgroodu esinemine), kuna kolmas leheke puudub täiesti. Seesmise õiekatte ringi kaks lehekest on kujunenud kaheks paislajuks, kolmas leheke on säilinud ainult vähestel kõrrelistel. Kuuest tolmukast on tavaliselt säilinud ainult kolm sisemise ringi tolmukat. Emakas moodustub kahest viljalehest, kolmas on peaaegu kõikidel kõrrelistel mandunud. Liblesid peetakse selle hüpoteesi järgi õisiku lähedale nihkunud kõrglehtedeks (kandelehtedeks), mille kaenaldes puuduvad õied. Lõpuks on evolutsiooni käigus toimunud õite arvu vähenemine pähikus, paljudel kuni üheni, ning ühesuguliste õite tekkimine kahesuguliste asemel.

Kõrreliste õitsemisel surutakse sõklad paislajude turgorist tingitud pundumise tõttu laiali ja tolmukad tulevad nähtavale. Samal ajal algab tolmukaniitide kiire pikenemine. Erinevalt lõikheinalistest kinnituvad kõrreliste tolmukotid tolmukaniitidele keskosaga.

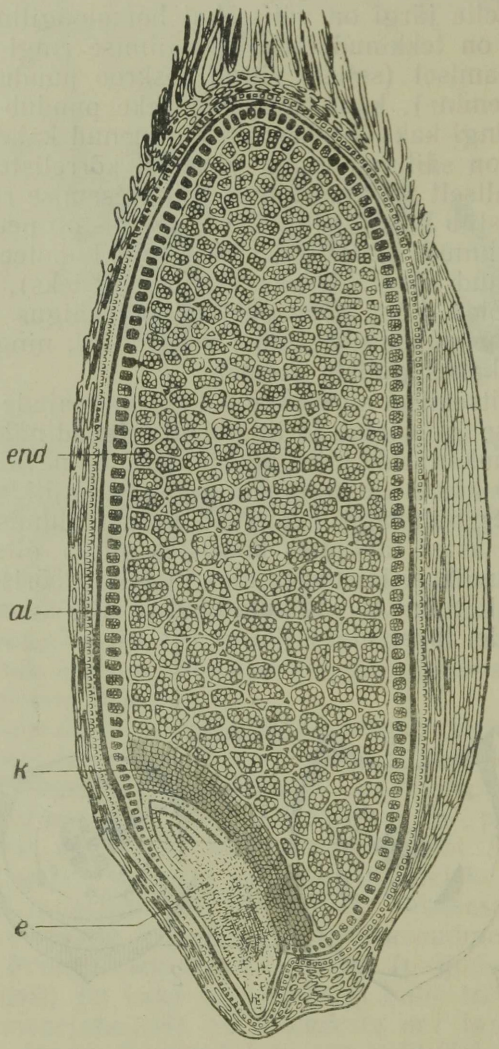
Paljuõielistes pähikutes avanevad varem alumised õied. Liittähkades ja kitsastes tähkjates pööristes algab õitsemine õisiku ülemises kolmandikus, laienedes üles ja alla. Pöörisõisikutes puhkevad kõigepealt tipmiste pähikute õied ja õite avanemine kulgeb ülevalt allapoole (basipetaalselt).



Joonis 433. Õie empiiriline (*1*) ja teoreetiline (*2*) diagramm:

vs — välissõkal; *ss* — sisesõkal; *p* — paislajud; *t* — tolmukad; *e* — emakas (empiirilises diagrammis on punkteeritud tüüpilises õies puuduvad õieosad).

Valdav enamik kõrrelisi on risttolmlejad; isetolmlemine toimub tavaliselt sellistel kõrrelistel, millel on kleistogaamsed (mitteavanevad) õied, nagu metsriisil (*Leersia*). Kultuurkõrrelistest on isetolmlejad nisu, oder, kaer, hirss ja riis; looduslikel kõrrelistel on isetolmlemine üldse haruldane.



Joonis 434. Nisu (*Triticum* sp.) terise skemaatiline pikilõige:
e — embrüo; *al* — aleuroonkiht; *k* — kilp; *end* — endosperm.

Kõrreliste vili on teris: ainult vähestel bambuselistel on vili pähklike või mari. Terise värvus on väga erinev, olenedes liigist ja sordist, — kollane, hall, punane jne.

Suurema osa terisest (keskmiselt 74% kaalust) moodustab suur tärkliserohke endosperm (joonis 434), mille toiteainerohkus tingib kõrsviljade ülemaailmset tähtsust kultuuris. Endospermist kilbiga (mida homoloogiseeritakse idulehega) eraldatud embrüo paikneb terise alusel.

Suuremal osal looduslikest kõrrelistest varisevad valminud terised koos neid tihedalt ümbritsevate sisesõkaldega, mõnedel ka koos libledega. Kultuurkõrreliste teriste mittevarisemine on sajanditepikkuse aretamise tulemus; valiku resultaadiks on ka paljude kõrsviljade paljad, sõkaldest katmata terised. Looduslike kõrreliste teriste levimine toimub peamiselt tuule abil; seda soodustavad teristel esinevad karvakesed ja terise ümber säilinud kerged libled ning sõklad. Harjasjate või haakjate karvadega varustatud teriseid levitavad loomad (näiteks kukeleival — *Setaria*).

Kõrreliste sugukonda kuulub üle 600 perekonna rohkem kui 10 000 liigiga, millest enamik esineb troopilistel ja lähistroopilistel aladel. Arvukalt esineb kõrrelisi aga ka parasvöötmes, kus nad niitudel, steppides, preeriates ning pampades moodustavad peamise rohustu.

Rahvamajanduslikust seisukohast on kõrrelised taimeriigi tähtsaim sugukond. Kõrrelised annavad suurema osa maakeral elavate inimeste toiduaineist kas jahu ja tangainetena, suhkruna või kaudselt, loomasöödana.

Kultiveeritavate kõrsviljade hulgas kuulub toodangult (üle 270 miljon t) esikoht riisile; järgnevad nisu (umbes 260 milj. t) ja mais (240 milj. t). Neljandal kohal on oder, viiendal kaer ja alles kuuendal kohal rukis. Väga suur, kuid lokaalsem on sorgo osatähtsus troopilise ja lähistroopilise Aasia ja Aafrika kõrsviljade hulgas.

Looduslike niidutaimedena on paljudel kõrrelistel samuti suur majanduslik tähtsus, eriti rohumaade viljelemisel. Keskmiselt hinnates annavad kõrrelised Nõukogude Liidus umbes 25—30% niitude ja karjamaade üldsaagist. Eriti suur on kõrreliste tähtsus stepivööndis, kus nendelt saadakse 80—90% kogu heinasaagist. Metsastepis, metsavööndis, mägirajoonides ja poolkõrbetes on kõrreliste osa niitudel ja karjamaadel küll väiksem, kuid moodustab sageli siiski üle 50% kogu heinasaagist. Nõukogude Liidus on looduslikest söödakõrrelistest tähtsuselt esikohal orashein, teisel aruhein; järgneb luste ja nurmikas, rebasesaba, kastehein, kerahein, stepirohi, kastik jt.

Eestis esineb 52 perekonda umbes 135 liigiga (kaasa arvatud kultiveeritavad, metsistunud liigid ja tulnukad).

Süstemaatiliselt rühmitatakse kõrrelised perekondade rühmadeks — triibusteks. Nendest on parasvöötmes eriti tähtsad 12 all-

pool käsitletavat triibust. Et evolutsioon on kulgenud puitunud vormidest rohtseteni, paigutatakse süsteemi algusse puitunud bambuselised, süsteemi lõppu ühesuguliste õitega maisilised.

1. Bambuselised (*Bambuseae*). Mitmeaastased, tavaliselt puitunud, harvem rohtsete üheaastaste vartega liigid, kuni 40 m kõrgused ja kuni 30 cm läbimõõduga vartega. Ainus kõrreliste rühm, millel kõrred võivad haruneda. Lehed lamedad, lühiraolised. Õisik enamasti pööris, õites tavaliselt 3 suurt paislaju, 6 ja enam tolmukat, 3—2 alusel enamasti liitunud emakakaela. Vili teris, harva pähkel või mari. Levinud troopilistel ja lähistroopilistel aladel, enamik Kagu-Aasias. *Arundinaria*-liigid kasvavad Himaalajas kuni 3700 m kõrguseni. Looduslike ja kultiveeritavate bambuseliikide kasutamine on erakordselt laialdane. Universaalne on bambuste kasutamine Kagu-Aasias: nendest ehitatakse kergeid maju, sildu, parvi, toodetakse lokaalseid veejuhtmeid, igasuguseid mööbliesemeid, põllutööriistu, nõusid vedelike ja toiduainete hoidmiseks, muusikariistu, õngeritvu ning isegi telefoniposte ja palju muud. Nõukogude Liidus, Sahhalinil ja Kuriili saartel kasvab ainult kolm *Sasa*-perekonda kuuluvat põõsakujulist bambuseliiki.

2. Pilliroolised (*Arundineae*). Suured hüdrofiilsed kõrrelised suurte laipõõrisjate õisikute ja paljuõieliste pähikutega. Tolmukaid 3. Fülogeneetiliselt vanimaid kõrreliste rühmi, mis eriliste muutusteta säilinud kaasajani. Harilik pilliroog (*Phragmites communis*) on peaaegu kosmopoliitse levikuga veetaim, mis moodustab veekogude kaldail roostikke. Kasutatakse mattideks, isolatsiooniplaatideks, annab toormaterjali paberitööstusele. Soojades maades kultiveeritakse arundot (*Arundo donax*), mis on sageli üle 4 m kõrgune, kõrrepaksusega kuni 4 cm; temast valmistatakse puhkpille ning ta leiab üldiselt samasugust kasutamist kui pilliroog. Argentiina pamparohul (*Cortaderia dioica*, varemalt *Gynerium argenteum*) on ilusad suured hõbedaläikelised õitepõõrised. Kultiveeritakse Kalifornias ilutaimena. Taim sisaldab eriti enne õitsemist ja õitsemise ajal ohtlikku sinihapet, mis hiljem kaob.

3. Riisilised (*Oryzeae*). Tõenäoliselt väga vana, bambuselistele lähedane triibus. Valdavalt soojalembesed hüdrofüüdid, ainult vähesed on Aafrika ja Austraalia savannirohud. Pähikud üheõielised, ühe- või kahesugulised, lapikute külgedega, enamikus lülistumata ohtega ning asetatud pööriste või liittähkadena. Tavaliselt 4 liblet, kuid libled võivad ka puududa või on vähe arenenud. Tolmukaid 6 või 4, harvem 2 või 1.

Harilik riis (*Oryza sativa*) (joonis 435, 7) on üheaastane kultuurtaim. Ürgsete ürikute andmeil kasvatati riisi Indias ja Hiinas juba 2500—3000 aastat e.m.a. Kultuurriisi liigisisene varieeruvus on väga suur, tema sortide arv ulatub tuhandetesse. Riisipõllud hoitakse vegetatsiooniperioodi kestel vee all. Vähesed, nn. mägi- ehk kuivariisid kasvavad küll ilma üleujutamiseta, kuid on väikese saagikuse tõttu vähe levinud.

Aasia maades, eriti Hiinas moodustab riis rahvastiku põhilise toiduaine. Nõukogude Liidus on riisikultuur levinud Kesk-Aasias, Taga-Kaukaasias ja Kaug-Idas. On aretatud uusi varavalmivaid sorte ka parasvöötme soojematele aladele.

Riisist saadakse veel kvaliteetset tärklist, õlest valmistatakse matte, toodetakse eri paberisorte jm.

4. Stepirohulised (*Stipeae*) on steppides, poolkõrbetes ja mäestikes esinevad pöörisjate õisikutega püsikud, harvem üheaastased. Paislajusid 3—2, tolmukaid 3. Stepirohi (*Stipa*) üle 300 liigiga, parasvöötme aladel levinud perekond. Stepirohuliikide lehed on tavaliselt pikuti kokku keerdunud. Alumisel



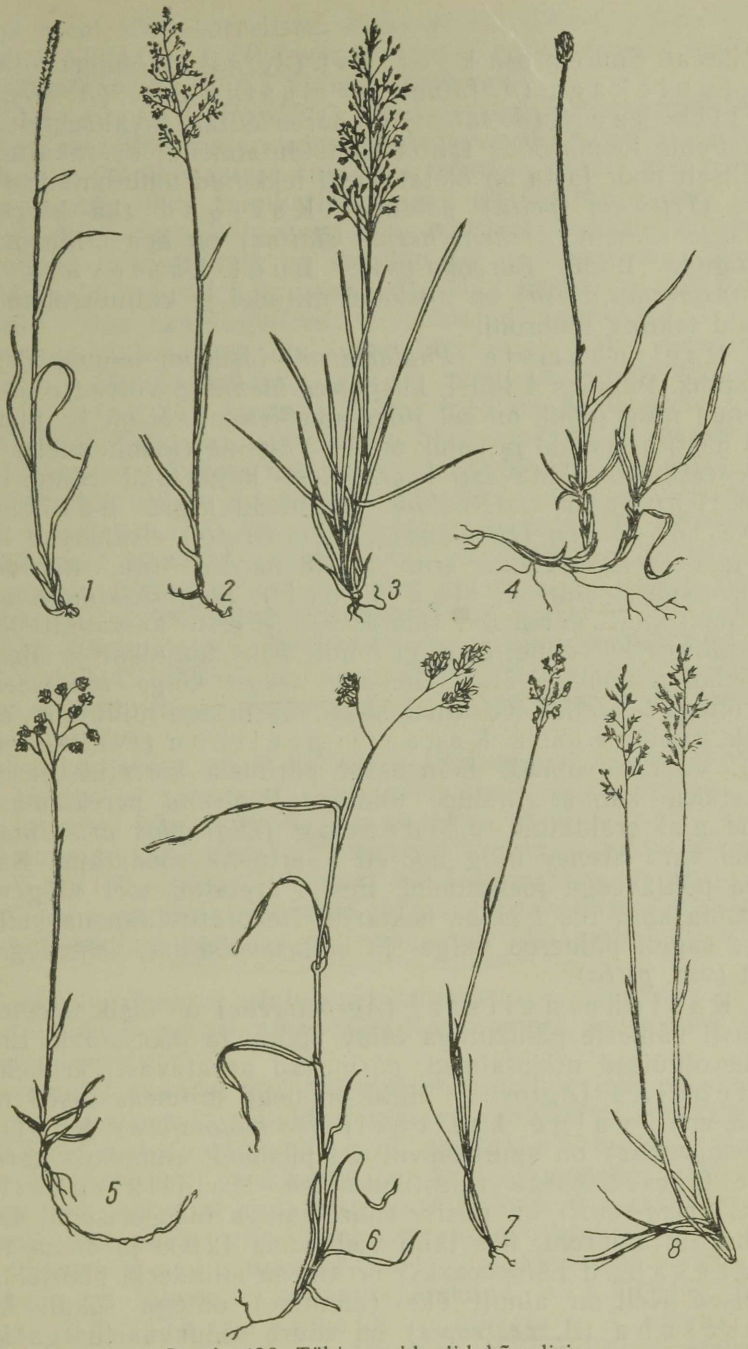
Joonis 435. Tähtsamaid toidukõrrelisi:

1 — rukis (*Secale cereale*), *2—3* hariliku nisu (*Triticum aestivum*) oheteta ja ohtene sort, *4* — harilik kaer (*Avena sativa*), *5* — harilik oder (*Hordeum vulgare*); *6* — harilik hirss (*Panicum miliaceum*); *7* — riis (*Oryza sativa*).

sisesõklal on pikk põlvjas ohe, mis on paljudel liikidel ülemises osas sulgjas. Kuni viljumiseni on stepirohud söödana kasutatavad. Nende teravaohtelised seemnised rikuvad lammaste villa, tungides isegi looma kehasse. Hispaanias ja Põhja-Aafrikas kasvav esparto ehk halfa stepirohi (*Stipa tenacissima*) omab tähtsust kiudainena, temast valmistatakse köisi, matte, karedat riiet, ta on tooraineks ka paberi ja kunstsiidi tootmisel. Tšii (*Lasiagrostis splendens*) on kuni 3 m kõrgune kitsa läikiva õiepöörisega kõrreline Taga-Volga aladel, Lõuna-Siberis ja Kesk-Aasia poolkõrbetes.

5. Aruheinaliste (*Festuceae*) õisik on pööris või kobar, harva tähk; pähikud kahe- kuni mitmeõielised, peaaegu alati mitmesugulised. Libled sõkaldest tavaliselt lühemad ja õis kõrreliste seas tüüpilisemaid. Välissõkal ilma ohteta või ohe on olemas, sirge või pisut kõverdunud, mitte põlvjas. Levinud peamiselt põhja parasvöötmes, kus aruheinad moodustavad enamiku niitudel ja steppides kasvavatest kõrrelistest, kuuludes kõige tähtsamate söödakõrreliste hulka. Fülogeneetiliselt vana rühm, millest tõenäoliselt on põlvnenud odraliste, kaeraliste, kasteheinaliste ja paelrohuliste triibus. Eesti flooras kuulub siia kõigepealt aruhein (*Festuca*), nurmikas (*Poa*) ja kerahein (*Dactylis*) (joonis 436). Nendes perekondades on mitmeid väärtuslikke mitmeaastasi niidu ja karjamaa söödataimi. Nurmikatel ja keraheintel on libled ja välissõklad andurja seljaga, aruheintel on välissõklad kumeraseljalised. Üheaastane murunurmikas (*Poa annua*) on kosmopoliit, heade söödaomadustega madal taim, mis talub tallamist, uuendub hästi ning on seetõttu hea karjamaataim. Luste (*Bromus*) on suur kollektiivperekond, kuhu kuulub mitmeid häid mitmeaastasi, eriti stepialade söödakõrrelisi, nagu ohtetu luste (*Bromus* e. *Zerna inermis*). Lustete hulgas on ka mõningaid üheaastasi põllu-umbrohte, nagu rukkiluste (*B. secalinus*) ja põldluste (*B. arvensis*). Mõned lusted sarnanevad väliselt aruheintega, kuid lustetel on kinnine, s.o. servadel liitunud lehetupp, mis aruheintel on lahtine; lustetel ei kinnitu emakasuudmed sigimiku tippu nagu aruheintel, vaid sigimiku tipust allapoole. Värihein (*Briza*) on omapäraste rippuvate pähikute poolest dekoratiivsemaid kõrrelisi. Raiheintel (*Lolium*) on pähikutes (peale ülemise) ainult üks (alumine) lible ja õisik on kaherealine liittähik. Itaalia raiheina (*L. multiflorum*) peetakse kvaliteetseks söödataimeks, eriti lõunapoolsetel pehme ja niiske kliimaga aladel. Karjamaa ehk inglise raihein (*L. perenne*) on kultuurkarjamaadel hea söödavusega kõrreline, väärtuslik hilise sügiseni kestva ädalakasvu tõttu; ei ole aga meil küllalt talvekindel. Üheaastased umbrohud on uimastav raihein (*L. temulentum*) suviviljapõldudel (terised seenemütseeli tõttu mürgised) ja lina-raihein (*L. remotum*) linapõldudel.

6. Kaeraliste (*Aveneae*) õisik on laiuv või kokkusurutud pööris kahe- kuni mitmeõieliste pähikutega, mille libled on sõkaldest pikemad ning välissõkal on tihti põlvjalt kõverdunud ohtega. Niidu- ja stepikõrrelised, mis on levinud peamiselt põh-



Joonis 436. Tähtsamaid niidukõrrelisi:

1 — põld- ehk harilik timut (*Phleum pratense*), *2* — harilik kastehein (*Agrostis tenuis*), *3* — luht-kastevars (*Deschampsia caespitosa*), *4* — lubikas (*Sesleria coerulea*), *5* — värihein (*Briza media*), *6* — kerahein (*Dactylis glomerata*), *7* — aasnurmikas (*Poa pratensis*), *8* — punane aruhein (*Festuca rubra*).

japoolkeral. Suurem osa kaertest (*Avena*) on umbrohutaimed, nagu tuulekaer (*A. fatua*) ja must kaer (*A. strigosa*). Harilik kaer (*A. sativa*) on parasvöötme tavalisemaid kõrsviilju. Peale loomasööda tähtis ka toidutaimena; kaerakultuur on suhteliselt noor ja ta on oletatavasti tekkinud umbrohtudest speltanisu (*Triticum spelta*) põldudel. Kaerand (ka kõrge ehk prantsuse raihein, *Arrhenatherum elatius*) on hea niidukõrreline Nõukogude Liidu Euroopa-osas. Luht-kastevars (*Deschampsia caespitosa*) on niisketel niitudel ja kultuurrohumaadel mättaid tekitav umbrohi.

7. Paelrohuliste (*Phalarideae*) õisik on laiuv pööris või pööristähk. Pähikus 4 liblet, kusjuures ülemised võivad olla väheareneunud ning pähik on sel juhul üheõieline, või on ka ülemised libled hästi arenenud ja pähik on 2—3 õieline (lõhnheintel). Väike fülogeneetiliselt nähtavasti kaeralistest kujunenud rühm. Perekonda lõhnhein (*Hierochloë*) kuuluvad liigid harilik ja lääne-lõhnhein (*H. odorata*, *H. australis*) sisaldavad kumariini ja neid kasutatakse aromaatsete napside (nn. subrovkade) ja essentside tootmisel. Maarjahein (*Anthoxanthum odoratum*) on samuti kumariini sisaldav ning eriti kuivanult lõhnav pööristähaga kõrreline; õies on ainult kaks tolmukat ja ülemised sisesõklad puuduvad. Maarjahein on seega kõige redutseerunumate õitega kõrrelisi. Keskmise söödaväärtusega niidutaim, annab heinale meeldiva lõhna. Kanaari paelrohu (*Phalaris canariensis*), Vahemeremaade lääneosast pärineva kõrrelise seemneid kasutatakse kanaarialindude toiduks. Paelrohu perekonnast on uuemal ajal eraldatud päideroog (*Digraphis arundinacea*), kevadel vara arenev ning noorelt väärtuslik söödataim. Kasvab liikuva põhjaveega jõeluhtadel. Eestis aretatud sort «Jõgeva 1» võib anda kuni 100 t heina hektarilt. Dekoratiivtaimena kultiveeritakse sageli päideroo valge- ja kollasevöödiliste lehtedega teisendit (var. *picta*).

8. Kasteheinalistel (*Agrostideae*) on õisik üheõieliste, enamasti väikeste pähikutega laiuv pööris ja pööristähk. Enamikus mesofüütsed niidutaimed, pärinevad arvatavasti aruheintest. Kasteheina (*Agrostis*) liigid on head mitmeaastased niidutaimed, eriti valge kastehein (*A. stolonifera*). Kastikud (*Calamagrostis*) on suurekasvulised püsikud; enamikus karedad, vähese toiteväärtusega raiestikutaimed. Harilik rukkihein (*Apera spica-venti*) on püsiv, suure laiuva õiepöörisega, taliviljade harilik umbrohi; üks taim võib anda 12 000 ja enam terist. Rebasesabad (*Alopecurus*) on tiheda silinderja pööristähaga kõrrelised. Neil on ainult üks (alumine) ohtega sõkal. Aasrebasesaba (*A. pratensis*) on suure söödaväärtusega kauapüsiv kultuurniitude ja -karjamaade kõrreline. Mustjas rebasesaba (*A. ventricosus*) on väärtuslik heintaim halofiilsetel mererannaniitudel. Pööristähaga timutid (*Phleum*) on head

niidu ja stepi söödakõrrelised. Kaks ohteta sõkalt, pähikud üheõielised. Põldtimut (*Phleum pratense*) on laialdaselt kultiveeritav söödataim, ka segus punase ristikuga.

9. Odralised (*Hordeae*). Õisik liittähk. Esmajärgulist tähtsust kogu maailma majanduses omab perekond nisu (*Triticum*), kuhu kuulub 20 üheaastast suvi- või talinisu; ainult neli nendest esinevad looduslikus taimkattes, teised on kultuurtaimed. Nisulibled on ebavõrdsete külgedega ning andruga. Õisikutelg koosneb lapergustest lülidest, mis on vahelduvalt vastassuunas kõverdunud. Pähikuid 3, 5 või 7 ja need paiknevad ühekaupa igal õisikutelje lülil. Õied kahesugulised, isetolmlejad; tolmukaid 3.

Maailma põllunduses on kõige tähtsamad kaks nisuliiki — harilik ehk pehme nisu (*T. aestivum*, joonis 435, *2*, *3*) ja kõva nisu (*T. durum*). Pehme nisu on Nõukogude Liidus laialdasemalt kasutusel, sest teda saab kasvatada kaugemal põhjas kui kõva nisu. Pehme nisu teris on murdes jahukas, tema pähikud on ohtetud või on ohted tähast lühemad ning viimasest eemaldunud. Kõva nisu teris on murdes klaasjas, enamikul sortidest on ohted õisikust pikemad, peaga rööbiti või hoiduvad sellest ainult pisut eemale. Kõvast nisust saadakse parimaid jahusorte, mannat ja nisutangu, makaronijahu jm. Kõva nisu suvisorte kasvatatakse peamiselt Nõukogude Liidu Euroopa-osa kuiva kliimaga rajoonides, Kasahstanis, Altais ja Lääne-Siberis. Kuivas kontinentaalses kliimas sisaldab nisu rohkem valke ja vähem tärklist kui niiskema kliimaga aladel.

Pehmel ja kõval nisul on mitmeid teisendeid, mida iseloomustavad järgmised tunnused: ohete esinemine või puudumine; täha, ohete ja terise värvus (kollakas, punakas, must).

Nõukogude Liidus on laialdasemalt kasutusel pehme nisu (üle 160 tali- ja 150 suvisordi). Kõval nisul on sortide arv palju väiksem. Nõukogude selektsionäärid jätkavad kvaliteetsete nisusortide aretamist, millest parimad on omadustelt ületamatud kogu maailmas.

Nisukultuuri algus ulatub eelajaloolistesse aegadesse. Oletatavasti pärineb pehme nisu Taga-Kaukaasiast, kõva nisu Vahemeremaadest.

Varematel aegadel olid kultuuris laiemalt levinud vähenõudlikud, murduva pea ja sõkaldest raskesti eraldatava terisega polbnisud; need olid speltanisu (*T. spelta*), polb- ehk emmernisu (*T. dicoccum*) ja üheteranisu (*T. monococcum*). Kaasajal on nad pehme ja kõva nisu poolt kultuurist praktiliselt välja tõrjutud, sest peale selle, et neid on raskem töödelda, on ka nende saak väiksem ja nad annavad halbade küpsetamisomadustega jahu.

Nisule on lähedane kollektiivperekond orashein (*Agropyron*); harilik orashein (*Elytrigia* e. *A. repens*) levib peale seemnete eriti risoomvõsundite abil ning on metsa- ja metsastepi vööndi tülikamaid umbrohte, kuid Nõukogude Liidu

lõunaosa jõelammidel, Kasahstanis ja Lääne-Siberis moodustab ta väärtuslikke niidukõlvikuid, mis annavad 5—6 t heina hektarilt. Nõukogude Liidu Euroopa-osa kagulõigus, Siberis ja Kesk-Aasias kasvav harunev orashein (*A. ramosum*) on samuti põlluumbrohi, niidukõlvikutel seevastu väärtuslik ja saagirikas söödakõrreline. Mõningaid mitmeaastasi orasheinaliike on Nõukogude Liidus ristatud nisudega (N. Tsitsini aretused) hübriidide saamiseks, millel koos nisuterise kvaliteediga on mitmeaastase orasheina põua-, talve- ja soolakindlus.

Mitmed stepiorasheinad, mis on tuntud žitnjakkide nime all (*A. desertorum*, *A. pectiniforme*, *A. sibiricum* jt.), leiavad kasutamist väga põuakindlate mitmeaastaste söödataimedena; pealegi parandab nende kasvatamine mullastruktuuri.

Rukis (*Secale cereale*) (joonis 435, *1*) on põhiline kõrsvili aladel, kus nisu ei ole küllalt tootlik. Rukki kultiveerimine on võimalik kaugemal põhjas, kusjuures esikoht jääb siiski väga lühikese kasvuperioodiga suviodrale. Rukkitäha telg koosneb peentest, õigetest, enamasti kergesti murduvatest lülidest. Pähikud asetsevad üksikult; kaheõielised. Välissõklad on pika tipmise ohtega, libled välissõkaldest lühemad. Õied kahesugulised, risttolmlejad. Talisordid on suvisortidest saagikamad ja kannatavad varem valmides vähem põua all; seetõttu kasvatatakse suvirukist seal, kus kliima ei võimalda talirukki kasvatamist, näiteks Ida-Siberis.

Valgusisalduselt ja valgu omastatavuselt jääb rukis nisust maha ning on paljudes kohtades välja tõrjutud. Kultuurtaimena on rukis nisust noorem, teda ei tundnud vanad kreeklased ja Aasia vanad kultuurrahvad.

Odra (*Hordeum*), (joonis 435, *5*) libled on kitsassüstjad või naaskeljad ja ahenevad pikkamisi pikaks tipmiseks ohteks; ka välissõklad on enamasti ohtega. Pähikud üheõielised ning paiknevad kolmekaupa õisikutelje mõhnal; keskmised pähikud lühiohtelised ning sisaldavad ainult tolmukaid. Ainult kultiveeritaval harilikul odral (*Hordeum vulgare*) viljuvad kõik kolm ühe rühma pähikut ja ka külgmised neist on peaaegu raota.

Maailma põllunduses kasutatav kultuuroder kuulub kahte põhiliiki; need on harilik ehk mitmerealine (mitmetahuline) oder (*H. vulgare* ehk *H. polystichum*), millel kõik kolm ühe rühma pähikut viljuvad, ja kaherealine oder (*H. distichum*), millel viljub ainult grupi keskmine pähik, äärmised pähikud on aga enam-vähem redutseerunud; seetõttu on kaherealise odra tähas kokku kaks vertikaalset pähikute rida. Mitmerealisel odral eristatakse kahte sortide rühma: tavaliselt kultiveeritaval neljarealisel või neljatahulisel odral on õiegrupi keskmised pähikud vastu õisikutelge surutud, külgmised pähikud seevastu hoiduvad õisikuteljest veidi eemale, kuid on kahekaupa ligistunud, moodustades kaks vertikaalset rida (tahku), mis täha tipuosas liituvad; seetõttu näeme sellise odra tähas kahte laia ja kahte kit-

sast tahku. Neljarealisele lähedasel kuuerealisel odral, mida on eristatud ka omaette liigina (*H. hexastichum*), asetuvad kõik kolme rühma pähikud ühtlaselt ja kummalgi odratäha poolel areneb kolm vertikaalset pähikute rida. Kuuetahulisi otrasid kultiveeritakse harva.

Nõukogude Liidus on kultuuris seitse mitmerealise ning samuti seitse kaherealise odra teisendit, kummaski teisendis on palju sorte, neist enamik suvisordid. Taliodrad on üldiselt vähe talvekindlad ja neid kasvatatakse peamiselt mäestikes. Võrreldes teiste kõrsviljadega on suviodrad levinud kõige kaugemale põhja ning kõige kõrgemale mägedesse. Odrakultuuri suureks eeliseks on tema lühike kasvuperiood.

Kultuurodrad on põhiliselt isetolmlejad ja tolmlemine toimub isegi enne loomist; soojal ajal õitseb oder ka lahtiselt, kuid enamasti toimub ka sel juhul isetolmlemine.

Odrateriseid kasutatakse tangude ja kruupide tootmiseks, kohvi aseainena, loomasöödaks ning eriti sigade nuumamiseks. Nõukogude Liidu lõunaosades asendab oder hobusesöödana kaera. Eri kasutusviiside jaoks on aretatud eri sordid; näiteks õlleodrad ei tohi valke sisaldada üle 10—12%.

Kultuurotrade teke on olnud polüfüleetiline. Looduslikest odraliikidest on tuntuim metsik ehk spontaanne oder (*H. spontanicum*); kuni õitsemiseni on nad enamasti head söödataimed.

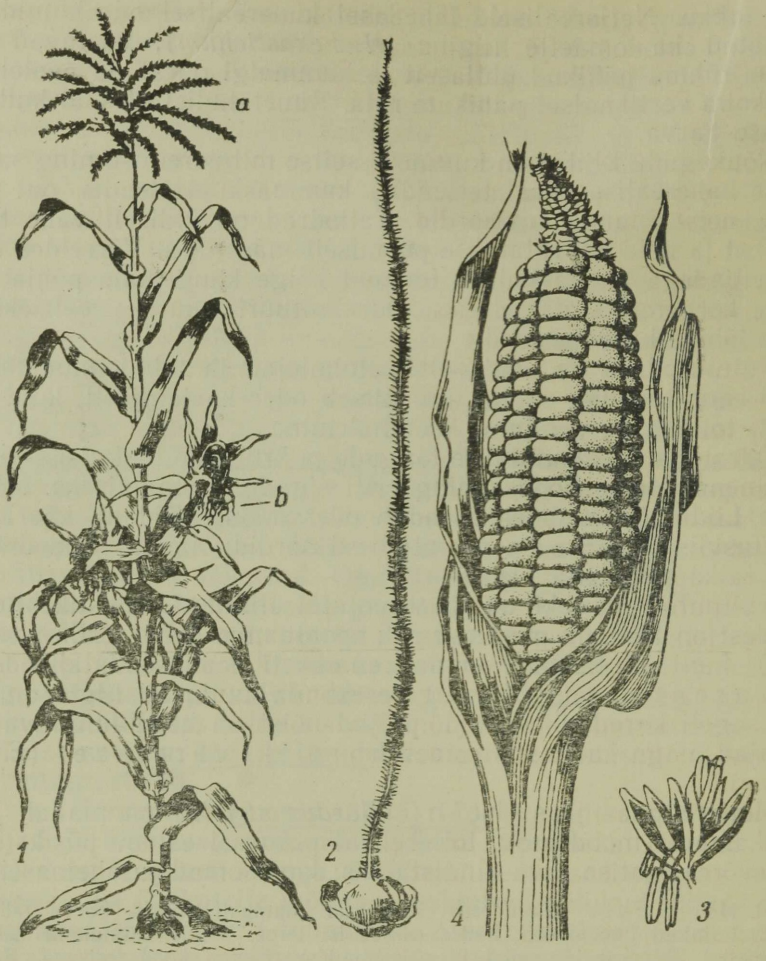
Vareskaera (*Elymus*) perekonda kuuluvad liigid on suured, sageli karedad püsikud; paljud neist on head luiteliiva kinnistajad, nagu ka Eestis esinev harilik vareskaer (*E. arenarius*).

Monotüüpne jusshein (*Nardus stricta*) on madal, jäika rohukamarat moodustav, toitekehval pinnasel esinev püsik; sobib mõnevõrra lahtise liiva kinnistajaks; kariloomad jussheina ei söö.

10. Hirsiliste (*Paniceae*) õisik on enamasti pööris, harva tähk või kobar. Pähikud üheõielised, harva esineb ka teine, ainult tolmukaid sisaldav õis. Sõklad libledest jäigemad ja paksemad, varisevad koos terisega. Keeleke tavaliselt ripsmeline. See kõrreliste suurim triibus on levinud peamiselt troopilistel ja lähistroopilistel aladel. Eesti looduslikus taimkattes puuduvad, kuid mõned liigid on umbrohud. Fülogeneetiliselt tuletatakse hirsilisi pillirooliste triibuse eellastest.

Harilik hirss (*Panicum miliaceum*) on väga vana, Hiinast ja Mongooliast pärinev põuakindel kultuurtaim (joonis 435, *6*), levinud Vana Maailma troopilistel ja lähistroopilistel aladel. On olemas palju sorte. Sõkaldest vabastatud teristest saadakse hirsitangu. Söödav kukehirss ehk paisa (*Echinochloa frumentacea*) on Hiina põhjaosas, Jaapanis, Indias ja Kreekas kultiveeritav kõrsvili. Tähkjas kukehirss (*E. crus-galli*) ja mõned kukeleiva (*Setaria*) liigid on aia- ja põlluumbrohud. Tšumiis ehk itaalia kukeleib (*Setaria italica*) on toidukõrreline, mida kultiveeritakse paiguti Vana Maailma parasvöötme soojemail aladel. Sellele lähedane on mohaar-kukeleib (*S. moharicum*), kultiveeritav söödakõrreline. Mõningaid paelhirsi (*Digitaria*) liike kasutatakse söödataimedena; nende kõrre tipus on 2—4 pikka peenikest, sõrmjalt asetsevat tähka.

11. Sorgolised (*Andropogoneae*) on võrdlemisi suured, pöörisjalt kobara või tähalaadsete õisikutega kõrrelised. Pähikud tavaliselt paarikaupa, üheõie-



Joonis 437. Mais (*Zea mays*):
1 — taim isas- (*a*) ja emasõisikuga (*b*); *2* — emaspähik; *3* — isaspähik; *4* — tõlvik teristega.

lised, ühe- või kahesuguliste õitega. Sõklad kilejad, pehmed, sageli läbipaistvad. Keeleke ripsmeline. Sorgolised pärinevad nähtavasti hirsilistest. Nad on levinud põhiliselt troopilistel ja lähistroopilistel aladel. Sorgolised moodustavad savannide ja preeriate rohustu põhilise osa. Suures sorgo (*Sorghum*) perekonnas on paljusordilisi liike, mida toidu- ja söödataimedena kultiveeritakse eriti Aafrikas ja Aasias.

Suhkrusorgo (*S. saccharatum*) varred sisaldavad 12—18% mittekristalliseeruvat suhkrut; temast saadakse head siirupit kondiitritööstustele ning piirituse tootmiseks. Tehniline ehk luuasorgo (*S. technicum*) annab materjali harjade ja käsiluudade tootmiseks. Alepo sorgo (*S. halepense*) on põuakindel söödataim, võib aga kujuneda umbrohuks.

Erakordset majanduslikku tähtsust omab suhkruroog (*Saccharum officinarum*), paljusordiline, 2—6 m kõrgune, paksude säsikate vartega kultuurtaim. Suhkruroovarte säsi sisaldab 13—20% roosuhkrut ja ta annab enam kui poole maailma suhkrutoodangust. Pika kasvuperioodi tõttu saab suhkruroost harva seemet ja teda paljundatakse pistikute abil. Suhkruroogu kasvatatakse ainult palava ja sooja kliimaga maades. Suhkruroo põlvnemine on ebaselge, tema eellaseks on peetud spontaanset ehk metsikut suhkruroogu (*S. spontaneum*) Kesk-Aasiast. Kuid pole võimatu, et suhkruroog on kahe või mitme Indias levinud liigi hübriid, sest Indias on suhkrurookultuur väga vana. Alang-alang (*Imperata cylindrica*) katab Sunda saartel ja Melaneesias tohutuid rannikualasid, risustades enamikku kultuure; tema tõrje on väga raske. Vetiveeria (*Vetiveria zizanoides*) ja mõningaid tsümbopoogoni (*Cymbopogon*) liike kultiveeritakse palava kliima aladel; neid kasutatakse parfümeerias eeterlike õlide saamiseks.

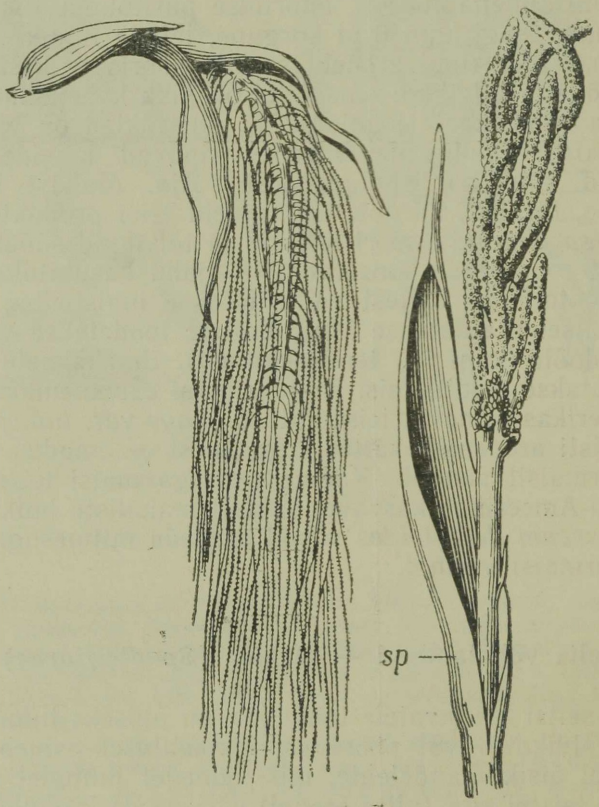
12. Maisilistel (*Maydeae*) on kõik õied ühesugulised. Isasõitega pähikud ja emasõitega pähikud paiknevad eri õisikutes või ühe õisiku eri osades. Isaspähikud on kaheõielised, emaspähikud üheõielised. Varred on umbsed. Fülogeneetiliselt pärinevad maisilised nähtavasti sorgolistest. Kasvavad peamiselt troopikamaades. Ülemaailmse tähtsusega mais (*Zea mays*), perekonna ainus, ainult kultuurtaimena tuntud, hübriidse päritoluga liik. Mais on 1—3 m, lõunas isegi kuni 6 m kõrgune, laiade lindikujuliste lehtedega taim. Varre tipul areneb isasõite pööris ja keskosas enamasti emasõitega tõlvikud; emasõitel on pikk kahehõlmalise emakasuudmega emakakael (joonis 437), välissõklad on väga väikesed, sisesõklad puuduvad. Õitsedes ripuvad kõikide pähikute emakakaelad kimbuna lehetuppedest välja. Maisist toodetakse jahu, kruupe, tärklist, siirupit ja mitmeid teisi produkte; suhkrumaisi (var. *saccharata*) noori teriseid ja tõlvikuid süüakse keedetult ja neist toodetakse konserve. Maisijahu kasutatakse tärklise ja siirupi tootmiseks, sellest valmistatakse maisileiba, küpsiseid jne. Töötlemisel eraldatakse idud, millest toodetakse väga väärtuslikku toiduõli (kuni 6% terise kaalust). Emakakaelu ja -suudmeid kasutatakse meditsiinis. Kultuurmaisi esivanemaks peetakse Lõuna-Ameerikas esinevat teisendit (*Z. mays* var. *tunicata*), mille libled on hästi arenenud, kattes kogu terist — omadus, mis tavalisel kultuurmaisil puudub. Kaetud terisega maisi teisendi ristamisel Lõuna-Ameerikas kasvava, samuti maisiliste hulka kuuluva liigiga *Tripsacum dactyloides* võisid areneda mitmesugused praeguse kultuurmaisi vormid.

Selts võhalaadsed — *Arales* (*Spadiciflorae*)

Sellesse seltsi kuuluvatele taimedele on ühiseks tunnuseks õite esinemine tõlvikutes või pööristes; õisikualusel esineb neil kas üks või mitu õisiku-kandelehte, mis mõnedel juhtudel etendavad tupplehtede, teistel aga (olles eredalt värvunud) kroonlehtede osa. Analoogiliselt korvõisikuga funktsioneerib ka nendel taimedel terve õisik nagu üks õis. Õied aga on läbi teinud tugeva taand-

arengu. Õiekate on ainult erandjuhtudel kaheringiline, kummaski kolm lehekest. Enamasti on kas üks ring või kogu õiekate redutseerunud. Õied on valdavalt ühesugulised, sigimik ülemine. Tolmlemine toimub kas putukate või tuule abil. Viljadena võivad esineda pähklid, marjad ja luuviljad. Seemned endospermiga või ilma. Selts arvatakse olevat põlvnenud liilialaadsetega ühisest tüvest.

Palmilised (***Arecaceae*** ehk ***Palmaceae***). Pikemaealised taimed kas maasiseste või maapealsete tüvedega, mis ainult erandjuhtudel võivad olla ülaosas harunenud. Et tüvedel puudub kambiaalne teiskasv, on palmide tüved noorelt alusel sibulja jämendiga, vanemad tüved aga peaaegu ühesuguse jämedusega kogu ulatuses. Üksikutel liikidel võib tüvi jämeneda ka sekundaarse paksenemisrõnga vahendusel. Palmidel on suhteliselt suured sõrmjad või sulgjad liitlehed. Leherootsu alumine osa võib üle minna osaliselt tüve ümbritsevaks tupeks. Paljudel palmiliikidel on tüvi kaetud vanemate lehtede tuppede või rootsude lagunemisel tekkinud

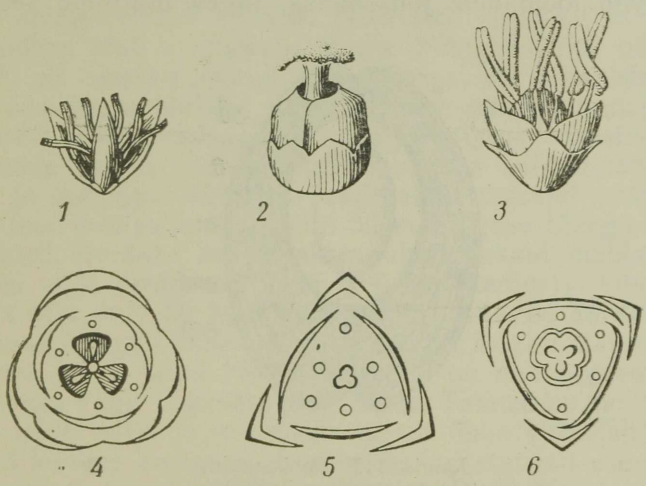


Joonis 438. Palmide õisikud:
sp — õisiku kandeleht — *spatha*.

jõhvkiududega (näiteks karuspalmil, *Trachycarpus excelsa*) või ka lehearmidega. Lehed asetsevad palmidel varre tipus. Õied on tõlvikutes või pööristes (joonis 438). Enamikul palmilistest on õied ühesugulised, taimed aga võivad olla ühe-, harvemini kahekojalised (näiteks datlipalm, *Phoenix dactylifera*). Õiekate koosneb kuuest kollakast, rohekast või värvusetust lehekesest, mis asetsevad kahes ringis (kummaski kolm lehekest), kusjuures perigooni välimise ringi lehekesed on sisemistest enamasti väiksemad. Tolmukkonnas on kuus tolmukat ja need paiknevad kahes ringis; erandjuhtudel võib tolmukate arv varieeruda kolmest kuni väga paljudeni. Viljalehti on samuti kolm ja nad on enamasti kokku kasvanud, moodustades ühe- või kolmepesalise ülemise sigimiku (joonis 439).

Palmilised on kas tuul- või putuktolmlejad. Õites tekib rohkesti meeldivalõhnalist nektarit. Õitsemise bioloogias on omapäraseks nähtuseks märgatav temperatuuri tõus õisikus õite puhkemise ajal. Nii tõuseb liigi *Guilielma speciosa* õisikus isasõite puhkemise ajal õhutemperatuur kuni 14° kõrgemale ümbritseva õhu temperatuurist.

Palmiliste sugukonda kuulub ligi 3400 liiki, mis levivad peamiselt troopikas ja lähistroopikas. Kaasajal esineb Euroopas üks looduslik palmiliik — k ä ä b u s p a l m (*Chamaerops humilis*), mille levik on varem olnud tunduvalt laiem; tertsiaaris on palmid kasvanud isegi Gröönimaal.

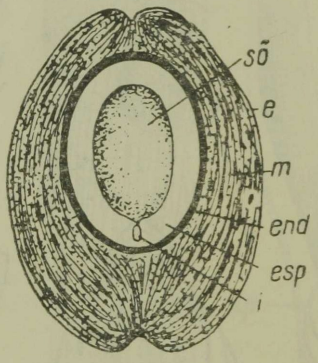


Joonis 439. Palmide õisi ja õiediagramme:
1 — isasõis; *2* — emasõis; *3* — kahesuguline õis; *4—6* — õie diagrammid.

Palmide hulgas esineb nii kõrgeid sirgtüvelisi puid ja pikki liaane kui ka madalakasvulisi, peaaegu tüveta vorme. Lõuna-Aasias kasvava rotangpalmi (*Calamus rotang*) 3 cm jämedune väänduv vars võib kasvada kuni 300 m pikkuseks. Lõuna-Ameerika palmi *Astrocaryum acaule* lehed aga näivad nagu maa seest välja kasvavat. Üldse kuuluvad palmide hulka mitmed «rekordtaimed». Nii on Lõuna-Ameerikas kasvava rafiapalmi (*Raphia taedigera*) lehed suurimad maailmas — sulgjas lehelaba võib neil olla kuni 12 m laiune ja 19—22 m pikkune, leheroots aga 4—5 m pikkune. Lõuna-Aasias esineva *Corypha umbraculifera* õisikud on kuni 14 m pikkused ja kuni 12 m laiused. Seišelli palmi (*Lodoicea seychellarum*) viljad on suurimad puudel kasvavad viljad; nende pikkus võib ulatuda poole meetrini ja kaal kuni 25 kilogrammini.

Kasutamise mitmekesisuselt ei leidu palmiliste sugukonnale võrdset. Troopilises Aasias, Aafrikas ja Lõuna-Ameerikas olid palmid päriselanikele isegi peamiseks elatusallikaks, sest palmidest saadi peaaegu kõike eluks hädavajalikku. Ka toiduna kasutamise poolest saab palmiliste sugukonnaga võistelda ainult kõrreliste sugukond. Majanduslikult kõige tähtsamateks palmilisteks on kookospalm, datlipalm ja õlipalm.

Kookospalm (*Cocos nucifera*) kasvab peamiselt troopiliste merede ja ookeanide kallastel. Päriselanikud kasutavad toiduks ja igapäevases elus kõiki kookospalmi maapealseid osi. Kõige väärtuslikumaks on tema luuviljades (neid nimetatakse ekslikult pähkliteks) sisalduv õlirikas endosperm — kopra, millest toodetakse kõrgekvaliteedilist toiduõli (joonis 440). Pressimisjäägina jäänud kliid lähevad loomadele jõusöödaks, tugev puitunud seemnekest



Joonis 440. Kookospalmi (*Cocos nucifera*) vili läbilõikes:
e — ekso-, *m* — meso-, *end* — endokarp, *esp* — endosperm, *i* — idu, *sõ* — siseõõs. (Wettsteini j.)

aga on heaks toormaterjaliks nööpide treimisel. Palmitüvesid ja lehti kasutavad pärismaalased ehitusmaterjalina, lehekiude ka köite punumiseks, noored lehed aga on maitsvaks salatiks. Noorte õisikute lõikamisel või vigastamisel väljavoolavast mahlast tehakse veini või sellest saadakse aurutamise teel suhkrusiirupit. Paksude ja urbsete kestade tõttu ujuvad kookospalmi viljad merevees ja levivad sel kombel noorimatelegi korallsaartele.

Troopilise Aafrika läänerannikul ja Aafrika keskosas kuni Ida-Aafrika järvede piirkonnani ja ka Indoneesias kultiveeritakse ginea õlipalmi (*Elaeis guineensis*). Ameerikas aga on kultuuris levinud ameerika õlipalm (*Corozo oleifera* ehk *E. melanococca*). Õlipalmidest saadakse parimat taimeõli. Võrdluseks toome mõnede taimede õlitoodangu ühe ha kohta kilogrammides ja õlisisalduse %-des.

	õli kg/ha	õlisisaldus %-des
Õlipalm	2500—4000	50%
kookospalm	600—1500	35%
maapähkel	340— 440	50%
sojauba	230— 400	18%
magun	370— 600	42%
päevalill	280— 700	30%
õlinaeris	500— 800	42%
õlilina	350— 550	41%

Õlipalmi kodumaaks peetakse troopilist Aafrikat, kust taimed koos orjatranspordiga sattusid troopilisse Ameerikasse (Lääne-India saartele ja Brasiiliasse).

Palju väiksem pole ka hariliku datlipalmi (*Phoenix dactylifera*) osatähtsus mitmete maade, eriti Aasia ja Aafrika troopiliste piirkondade majanduses. Datlipalmi on kultuuris kasvatatud juba eelajaloolistel aegadel (esimesed andmed sumeri kultuurist umbes 5000 a. tagasi). Kogu Põhja-Aafrika päriselanikkonna elu on tihedalt seotud datlipalmiga. Ta võimaldas inimestel asustada veeta kõrbeid ja pani aluse oaasipõllumajandusele, andes ilme Araabia poolsaare, Nuubia ja Egiptuse oaasimaastikule. Datlipalmide varjus kasvatatakse sealsetes piirkondades toidukõrrelisi ja aedvilju. Metsikult datlipalmi kaasajal enam ei tuntagi. Kultuur-datlipalmid on kuni 30 m kõrguse tüvega kahekojalised taimed. Toiduks kasutatakse suhkrurikkaid mahlaseid üheseemnelisi vilju (suhkruid kuni 70% kuivkaalust). Ühes õisikus võib vilju olla kuni 50 kg. Datlipalmid kasvavad äärmiselt palavas ja kuiva õhuga kliimas. Araablastel on isegi vanasõna: «Palm kasvab pea tules, jalad vees.» Juurestik on neil tugevasti arenenud, ulatudes väga sügavale pinnasesse. Taimed on tuultolmlejad, õietolmu tekib palju ja see püsib kuivas õhus viljastamisvõimelisena kuni kümme aastat. Datlipalm on arvatavasti esimene taim, millel kasutati kunstlikku tolmeldamist. Datlipalmide kultiveerimisega on katsetatud ka Nõukogude Liidus Turkmeenias.

Teistest palmilistest väärib märkimist monokarpne saago-

palm (*Metroxylon sagu*), Molukkidel, Uus-Gineal, Filipiinidel, Borneol ja Celebesel ning Sumatra lääneranniku kasvav 8—12 m kõrguse tüvega puu. Tema tüve säsi sisaldab palju varutärklist. Puu raiutakse enne õitsemist maha, tüvi puhastatakse lehtedest ja lõhutakse halgudeks, mis purustatakse omakorda ja saadud massist uhutakse välja tärklis; pärast töötlemist kasutatakse seda nn. saagotärklist leiva tegemiseks või tangudena.

Kagu-Aasia mussoonmetsades kasvab arengapalm (*Arenga pinnata*), Indias, Birmas ja Malaias aga kõrvetav kalasabapalm (*Caryota urens*). Mõlematelt palmidelt saadakse õisikuvarte läbilõikamisel suhkruid sisaldavat mahla. Arengapalmid (150—200 puud hektaril) võivad anda hektarilt isegi kuni 20 tonni suhkrut. Ainuüksi Indias toodetakse aastas palmisuhkrut üle saja tuhande tonni. Mitmete palmide mahl lastakse käärima ja tunnise seismise järel saadakse kergelt joovastav jook.

Lõuna-Ameerikas kasvavate karnauba palmi (*Copernicia cerifera*) ja andi vahapalmi (*Ceroxylon andicola*) lehtedelt, mis on kaetud paksu vahakihiga, saadakse vaha küünalde valmistamiseks.

Tubades kasvatatakse sulgjate lehtedega palmidest datlipalme, kentiaid (*Howea forsteriana* jt.), sõrmlehistest aga kääbuspalmi, lehvikpalme (*Livistona*) ja karuspalme.

Võhaliste (*Araceae*) sugukonda kuulub umbes kaks tuhat peamiselt troopikas ja subtroopikas kasvavat mitmeaastast rohttaime, liaani ja epifüüti. Sagedased on ka üleminekuvormid maismaataimedelt liaanidele ja epifüütidele, mis ainult esialgu elavad epifüütselt, hiljem aga juurduvad mullas. Iseloomulikuks tunnuseks on omapärased tõlvikõisikud sageli eredalt värvunud kõrglehe kaenlas. Värvunud kõrgleht teeb kogu õisiku hästi märgatavaks (tahvel XVI, *1*, *2*). Õied asetsevad õisikus tihedalt ja on vähem või rohkem redutseerunud. Nii on kalmuse õites õiekate üheidulehelistele iseloomuliku ehitusega, kuuetine ja kilejas, tolmukaid samuti kuus, soovõhal aga õiekate puudub, õied kahesugulised. Monsteral on õied ühesugulised, isasõied asetsevad õisiku ülaosas, emasõied allpool. Võib esineda isegi kahekojalisust. Ka tolmukate arv võib eri perekondades varieeruda üheksast kuni üheni, sagedaseks nähtuseks on ka tolmukate kokkukasvamine ja staminoodideks muundumine. Sigimik võib olla kolmepesaline. Tolmlemine toimub putukate abiga; õied on sageli vängelt, isegi ebameeldivalt lõhnavad. Viljadeks on marjad, nende levitajateks linnud.

Lehed on enamasti suured (mõnest sentimeetrist mitme meetrini), tugevate rootsude ja lehetuppedega. Taimede kudedes võivad esineda piimasooned, limakäigud ja omapärased rakkudevahelised kiud. Aaronikepil (*Arum*) on õisikut kattev kõrgleht ja õied omalaadseks püüniseks, mis hoiab putukat nii kaua kinni, kuni valmivad tolmukad (vt. Botaanika I, lk. 365—366).

Sugukonna tähtsaimaks toidutaimeks on taro (*Colocasia esculenta*). Ligi meetrikõrguste lehtedega taime risoomimugul sisaldab kuni 20% tärklist, 0,5% suhkruid ja üle 3% valke. Suurimad mugulad aga võivad kasvada kuni 4 kg raskuseks. Taro on oluliseks toidutaimeks Vana Maailma troopiliste piirkondade pärisasukaile. Analoogiliselt kasutatakse Uues Maailmas malangat (*Xanthosoma sagittifolium*). Võhaliste maasisesed ja ka maapealsed osad sisaldavad mürgiseid aineid, kuid need lagunevad kuumutamisel, fermenteerimisel ja pikemaaegsel säilitamisel.

Ilutaimedena kasvatatakse täpiliste või triibuliste lehtede või siis eredalt värvunud õisiku ja selle alusel oleva värvilise kandelehe tõttu antuuriume (flamingolill, *Anthurium scherzerianum* jt.) ja kalaadiumi (*Caladium*



Joonis 441. Soovõhk (*Calla palustris*):
1 — üldkuju; *2* — õisik (tõlvik).

bicolor). Omapärase lehekuju ja suure õisiku poolest on dekoratiivne ka monstera (*Monstera deliciosa*) (rahva hulgas tuntud ka «filodendri» nime all), troopilisest Ameerikast pärinev liaan. Eksootilise välimusega on asjaarmastajate lillekasvatajate tähelepanu pälvinud ka troopilises Aasias ja Aafrikas kasvanud *Amorphophallus titanum* ja *A. bulbifer* ning Ameerikas esinev *Dracontium gigas*, mille üksainus leht võib kasvada 3 kuni 4 m kõrguseks, õisik aga ületada inimese pikkuse.

Eesti flooras on võhalisi kaks: harilik kalmus (*Acorus calamus*) ja soovõhk (*Calla palustris*) (tahvel XVI, *1*). Kalmus on tavaline jõgede ja järvede kaldavees, valge kandelehega soovõhk aga soodes, lodumetsades ning kraavides (joonis 441). Kalmuse jäme, rohkelt eeterlikke õlisid sisaldav risoom on kasutusel parfümeerias, meditsiinis, likööri- ja kondiitritööstuses. Meie oludes kalmuseviljad ei valmi ja taimed paljunevad vegetatiivselt, risoomi osadega. Soovõha risoom on värskelt mürgine, keetes aga toimeained lagunevad ja põhjarajoonides on kasutatud soovõha risoomi jahu isegi leivale lisamiseks.

Soovõhale on väga lähedane ilutaimena kasvatatav suure valge kandelehega ning kollase õisikuga kalla ehk toavõhk (kultuuris enamasti Aafrikast pärinev *Zantedeschia aethiopica*).

Lemlelised (***Lemnaceae***). See sugukond on tervikuna õistaimede taandarengu kõige eredamaks näiteks. Taime kogu vegetatiivse osa võib moodustada veepinnal või vees ujuv lehetaoline mõne mm laiune plaadike, mille küljes võivad tekkida uued isendid. Plaadikese küljest ripub vette üks või mitu mitteharunevat juurekest. Viimaste põhiliseks ülesandeks näib olevat taime stabiliseerimine vees, sest ainevahetus keskkonnaga toimub kogu taime välispinna kaudu. Troopikavetes kasvav lemlik *Wolffia arrhiza* aga on täiesti juurteta. See on maailma väikseim õistaim.

Lemled (*Lemna*) õitsevad harva, õied on väga lihtsad, ühesugulised, sageli täiesti õiekatteta ja koosnevad ainult ühest emakast või tolmukast. Põhiline paljunemine toimub vegetatiivselt, noored taimed tekivad lehtja plaadikese servades väikestes süvendites, jäädes sinna pikemaks ajaks kinnituma või kiiresti vabanedes. Lemlelised võivad kiiresti kogu seisuveekogude vaba veepinna katta.

Lemlelised talvituvad vees, vajudes sügisel veekogu põhja. Põhjuseks on taimede erikaalu suurenemine vegetatsiooniperioodi lõpul rohke tärklise ladestumise tõttu. Hulgajuurelisel vesiläätsel (*Spirodela polyrrhiza*) tekivad talveks isegi talipungad, mis kevadel veepinnale kerkivad. Kesk-Aasia liiduvabariikides katsetatakse lemleliste kultiveerimist veehoidlates ja taimede kasutamist loomatoiduks.

Lemlelisi tuletatakse äärmiselt redutseerunud, neoteenilistest võhalistest. Viimast seisukohta toetab fakt, et võhaliste sugukonnas on olemas lemledega väga sarnaseid organisme tugevalt redutseerunud õie ja õisikuga perekonna *Pistia* näol. Viimase liigid kasvavad troopilistes mageveekogudes veepinnal.

Viimasel ajal käsitletakse palmilisi liilialistele lähedastest vormidest tuletatava ürgse iseseisva seltsina — *Arecales*. Teised siin käsitletud sugukonnad kuuluvad võhalaadsete — *Arales* — seltsi, mis on päritolult eelmisele seltsile väga lähedane.

Selts pandanilaadsed — *Pandanales*

Seltsi kuuluvad soo- ja veetaimede kõrval ka märgade alade puud. Nendel on lineaalsed lehed, alati ühesugulised aktinomorfsed õied, kas täiesti õiekatteta või selle rudimentidega. Isasõites on üks kuni mitu tolmukat ja mõnikord ka rudimentaarne emakas, emasõies ühest kuni mitmest viljalehest emakkond. Omapäraseks tunnuseks on antipoodrakkude suur arv (kuni 150) lootekotis.

Pandaniliste (***Pandanaceae***) sugukonda kuulub kuni 880 liiki Vana Maailma troopilistes piirkondades esinevaid puid, põõsaid või puitliaane; viimastel on ronimisel haakeorganiteks lisajuured. Mõningatel pandanitel tekivad viljas seemned ilma viljastamata. Suurima perekonna pandani (*Pandanus*) liigid kasvavad mererannikute ja jõgede kallastel. Need on iseloomuliku haabitusega puud (joonis 442), ebadihhotoomselt harunevate tüvede ja harude tippudes kimpudena asetsevate pikkade kitsaste lehtedega ning kõrgelt tüve küljest alla suunduvate tugijuurtega, mille alt mahub isegi ratsahobune läbi sõitma. Mõningate pandanite lihakad viljad on söödavad. Keerdunud tüve tõttu nimetatakse pandanit ka kruvipuuks.

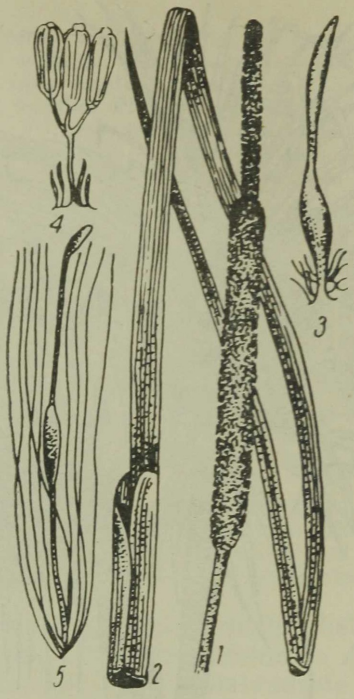
Jõgitakjalised (***Sparganiaceae***) on väike, ainult perekonda jõgitakjas (*Sparganium*) hõlmav rohttaimede rühm, mis on levinud põhjapoolkera parasvöötmes ja külmades rajoonides. Jõgitakjad kasvavad veekogudes, tihti isegi veesiseselt. Lehed paiknevad varrel vahelduvalt, õisikud koosnevad ümaratest osaõisikutest ja asetsevad lehekaenaldes. Alumised õisikud emas-, ülemised isasõitega. Õiekate koosneb kas 3—6 nahkjast lehekesest või puudub. Tolmukaid 3—6, viljalehti 1—3. Tolmlemine tuule abil või keitonogaamselt. Viljaks pähkel või luuvili, mis on varustatud käsnja, ujumist soodustava mesokarbiga. Eesti flooras on tavalisem liht-jõgitakjas (*S. simplex*), harvemini esineb kuni 2 m pikkuste ja kuni 5 mm laiuste lehtedega ujuv jõgitakjas (*S.*



Joonis 442. *Pandanus andamanensium.*

friesii). Jõgitakjad annavad väga kergesti hübriide, mistõttu nad pole kergesti määratavad.

Hundinuialiste (***Typhaceae***) sugukonda kuulub ainult üks perekond — hundinui (*Typha*). Ka hundinuiad on ühekojalised, rohtsed, roomava maa-aluse tärkliserikka risoomiga soo- või kaldataimed. Vars on neil sõlmedeta, lehed varre alusel vahelduvalt kahes reas. Õied ruljates tõlvikutes, õisiku all-



Joonis 443. Laialehine hundinui (*Typha latifolia*):
1 — õisik; *2* — leht; *3* — emasõis; *4* — isasõis; *5* — vili.

osas emas-, ülal isasõitega. Isasõites 3 tolmukat, emasõites üks emakas, õiekatte asemel karvakeste ring, kuid isas- ja emasõisikute alusel õitsemise alguses üks suur kõrgleht. Tuultolmlejad ja anemohoorid, vili pähklike. Levinud kogu põhjapoolkeral ja Lõuna-Aafrikas. Levinumateks liikideks (ka Eestis) on laialehine ja ahtalehine hundinui (*Typha latifolia*, *T. angustifolia*, joonis 443).

Fülogeneetiliselt on hundinuialiste sugukond väga lähedane eelmisele sugukonnale ja arvatakse olevatki põlvnenud lihtsustumise teel jõgitakjalistega ühistest esivanematest.

Kõrgemate taimede fülogenees

Fülogeenia. Taksonoomiliselt piiritletud rühmade (taksonite) tekke ja arenemise — fülogeneesi uurimisega tegelevat üldistavat teadust nimetatakse fülogeeniaks (ka fülogeneetikaks), taimede fülogeeniaga tegelevat teadusharu vastavalt taimefülogeeniaks. Taimefülogeenia peab selgitama, mis määral ja kuidas on taksonid nende fülogeneesis omavahel seotud, missu-

gused on nende eellased ja missuguseid fülogeneetilisi ridu nad oma ajalises kujunemises on moodustanud. Õigesti seostatud fülogeneetilised read moodustavad vastava kõrgema taksoni fülogeneetilisi ridu, viimased omakorda aga annavad ühtekokku kogu orgaanilise looduse evolutsiooni kujutise, nn. f ü l e e m i.

Taimeriigi arenemise varasemate astmete kohta toob otseseid andmeid ainult paleobotaanika (paleontoloogia botaaniline osa), kuid need andmed ei ole enamiku taimejäänuste halva säilivuse tõttu kuigi täielikud. Sellepärast baseerub taimefülogeenia suurel määral mitmete teiste teadusalade kaudsetel andmetel. Taimefülogeenia viljelejateks on peamiselt fülogeneetilise süstemaatika alal töötavad uurijad, sest neil on taimerühmade kohta kõige rohkem konkreetset materjali.

Fülogeneetiline süsteem, mis kujuneb süstemaatika, taimegeograafia, geneetika ja teiste teadusalade andmete sünteesina, peegeldab taimeriigi evolutsiooni kaasaja teaduse tasemel. Koos teaduse arenemisega muutub aja jooksul ka kujutlus fülogeneetilisest süsteemist üha täielikumaks ja täpsemaks, peegeldades üha põhjalikumalt evolutsiooni tegelikku käiku. Teaduse käsutuses olevad kaudsed meetodid võimaldavad seda ajas ja ruumis hiiglaslikku protsessi siiski ainult teatava tõenäosusega rekonstrueerida.

Vaatleme järgnevalt taimeriigi fülogeneesi mõningaid olulisemaid jooni, tuginedes üldisele evolutsiooniteooriale. Kaasaegne evolutsiooniõpetus põhineb darvinismil, s. t. Ch. Darwini teoorial ja sellest väljakasvanud vaadetel. Darwini vaateid on hiljem mitmeti täiendatud ja osalt ka korrigeeritud, kusjuures eriti oluline tähtsus on olnud g e n e e t i k a saavutustel.

Fülogeneesi mehhanismist. Praegu on kindlaks tehtud organismide mitmesugusel viisil toimuv pärilik muutlikkus, see tähendab muutuste tekkimine genotüübis, mis kanduvad edasi järgmistele põlvkondadele. Geneetikud on kindlaks teinud nii pärilikkuse materiaalsete kandjate muutusi (mutatsioone) kui ka nende ümberjaotumist (rekombinatsioone), mille tõttu looduses tekib järjest uusi, mitmesugusel määral erinevaid ja seega erinevalt eluvõimelisi isendeid. Suur hulk organisme hävib mitmesuguses elujärgus, jõudmata järglasi anda, eriti tõenäoline on seejuures ebasoodsaid omadusi evivate isendite hukkumine. Peale selle aga jääb järglasteta või ei ole kuigi viljakad ka rohkesti selliseid taimisendeid, millel on kohastuslikud omadused keskpäraselt arenenud. Toimides korraga kõikide elusolendite suhtes ja kordudes järjest igas põlvkonnas, kujundab selline l o o d u s l i k v a l i k välja mitmesuguste tingimustega üha paremini kohastunud vorme, võimaldades neil anda rohkem järglasi. Muidugi tuleb arvata, et looduses hukkub varakult, järglasi jätmata ka osa hästikohastunud isendeid ja, vastupidi, mõned ilmselt ebardlikud isendid saavad juhuslikult anda järglasi.

Seetõttu säilib populatsioonides erineval hulgal mitmesuguste

tunnustega isendeid. Osa muutusi, püsides varjatuna ja vähestel isenditel, võivad avalduda ja sageneda alles siis, kui elutingimused muutuvad.

Loodusliku valiku mõjul muutuvad populatsioonid teatavais püsivais tingimustes üha ühtlasemaks ja kõrvalekalded nendes kahanevad (stabiliseeriv valik) või vastupidi, tingimuste muutudes tekivad ja tugevnevad teatavasuunalised erinevused (suunav valik), mis viivad aja jooksul uute liikide eristumiseni. Uute liikide väljakujunemist soodustab olulisel määral populatsioonide ajutine isoleeritus ja arvukuse kõikumine. Sellised tingimused esinevad sagedamini levila äärealadel, mäestikes ja ookeanisaartel, kus kujuneb eriti hõlpsasti uusi väikese levilaga liike. Kui ühest eellasliigist tekib mitu erinevat järglasrühma, mis kohastuvad eri tingimustega, räägitakse *divergentsist* ehk lahknemisest.

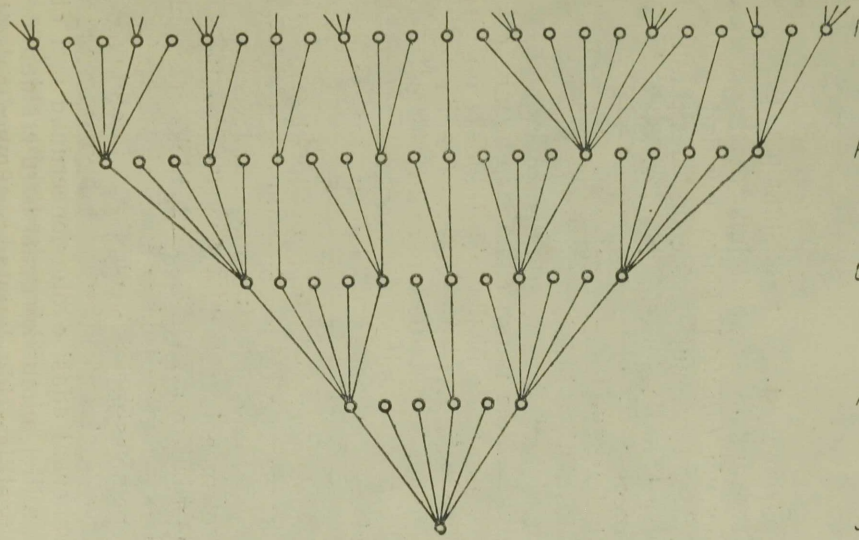
Mõnede liikide erinevused võivad aja jooksul nii olulisteks paisuda, et neid ei saa enam lugeda samasse perekonda kuuluvaks ja võib rääkida uute perekondade, edaspidi aga ka uute sugukondade jt. kõrgemate taksonite tekkimisest.

Kõrgemate taksonite kujunemist illustreerib järgmine mõttekäik. «Tuginedes Ch. Darwinile,» ütleb V. Komarov, «võib mõelda, et algul oli iga klass esindatud ainult ühe liigiga, mis seejärel lahknes perekondadeks. Need perekonnad, tekitades endas aja jooksul noori perekondi, lahknesid sugukondadeks. Sugukonnad omakorda divergeerusid seltsideks, seltsid aga klassideks.»

Oletame lihtsustatult, et iga nimetatud lahknemine (s. t. liikide lahknemine eri perekondadeks, perekondade lahknemine eri sugukondadeks jne.) võttis aega ühepalju — ühe ajastu. Siis võime ühe klassi kujunemist esmasest eellasest kujutada joonisel 444 toodud skeemina. Kui arenemine toimuks tõesti pidevalt ühesuguse kiirusega, lisanduks iga järgneva ajastu vältel kõigile edasiarenevatele fülogeneetilistele ridadele üks uus «sõlmevahe» ja erinevused vanemate evolutsiooniharude vahel omandaksid järgmise kõrgema taksoni tähenduse. Oletame, et näiteks alamkriidis eksisteerinud kuuest eri liigist andsid kolm liiki kriidiajastu lõpuks rohkesti uusi vorme ja osutusid seega kolme perekonna eellasteks. Paleogeenis jätkus nimetatud kolme haru arenemine ja nende erinevused suurenesid sugukondade erinevusteks. Esimeses sugukonnas oli paleogeenis 3 perekonda, teises üks, kolmandas kaks. Praeguseks ajaks omandasid paleogeeni sugukonnad seltside väärtuse, paleogeeni perekonnad sugukondade väärtuse ja paleogeeni edasiarenenud liigid on diferentseerunud perekondadeks (neid on kaheksa).

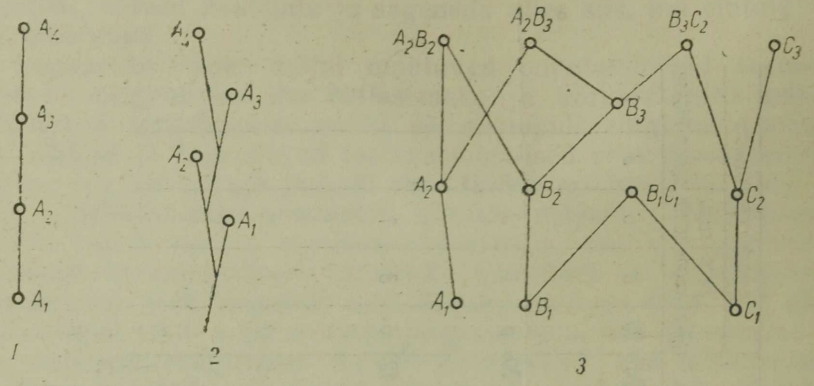
Tegelikult on fülogeneesi kulg märksa keerukam. Tavaliselt näeme, et see tunnuste lahknemine toimub vaid teatavates fülogeneetiliste ridade lõikudes. Fülogeneesis näivad suhteliselt stabiilsed perioodid vahelduvat perioodidega, mille vältel tunnused muutuvad kiiremini ja järsemalt ning moodustub suuremal arvul uusi liike.

Paleobotaanilised ja süstemaatilised tõendmaterjalid näitavad ühise seaduspärasusena, et fülogeneetiliste ridade varasemates lõikudes oli rohkem divergentseid harusid ja need eraldusid palju järsemalt kui hilisemates, uuemates ajalõikudes. Näiteks andsid psilofüüdid rohkesti eri harusid, mis suuremas enamikus on praeguseks ajaks küll välja surnud, kuid osaliselt elavad tänini sõnajalgtaimede eri klassidena. Katteseemnetaimede fülogeneesi alguses toimus samuti intensiivne uute, tugevasti erinevate harude



Kokku liike		evolutsioneeruvaid				
		liike	perekondi	sugukondi	seltse	klasse
Nüüdisaeg	24	10	8	6	3	1
Paleogeen	20	8	6	3	1	
Ülemkriit	12	6	3	1		
Alamkriit	6	3	1			
Juura	1					

Joonis 444. Süstemaatiliste ühikute fülogeneesi skeem.



Joonis 445. Fülogeneesi kulg:
1 — järjestikuline; *2* — hargnev; *3* — võrkjas.

teke, millest pärinevad kahe- ja üheiduleheliste peamised arenemisliinid. Viimased andsid edaspidi juba märksa väiksemaid «sõlmi» (nagu *Rosales* või *Liliales*); kõige uuemad harud on jäänudki lahknemata. Seega meenutab füleem oma kujult mitte niivõrd puud kui põõsast, mille suuremad harud saavad alguse madalalt, juurekaela lähedalt.

Erandjuhtudel võib fülogeneesi kulg olla suktsessioonilist ehk järjestikulist tüüpi, nagu seda kirjeldab kaasaja tuntumaid evolutsioniste J. Huxley (kuulsa darvinisti T. Huxley pojapoeg). Sel juhul võime mingi rühma fülogeneesi kujutada sirge harunemata reana, mille üksikuteks liikideks on järjestikku eksisteerinud eellased $A_1-A_2-A_3-A_4\ldots$ (joonis 445, *1*). Niisugust arenemist kirjeldatakse näiteks parasiittaimedel (suguk. *Balanophoraceae, Rafflesiaceae* jt.), mis elavad teatavais kitsalt piiritletud tingimustes ja arenevad vaid ühesuunalise loodusliku valiku toimel.

Kuigi tunnuste ülemineku pidevus lubaks mõnelgi juhul oletada, et üks kaasaegne takson on kujunenud mõnest teisest kaasajal eksisteerivast taksonist ja viimane omakorda veel mõnest primitiivsest olemasolevast rühmast, siis tavaliselt siiski ei ole tegemist järjestikulise arenemisega. Näiteks reas siniladvalised → karelehelised → maavitsalised → huulõielised on iga järgmine liige kõrgemal arenemisastmel ja eelmisest tuletatav. Sellele vaatamata tuleb arvata, et ka eellasrühmade kaasaegsed liigid ja perekonnad on vahepeal edasi evolutsioneerunud ega ole jäänud sellele tasemele, millel toimus kõrgema haru eraldumine. Seega tuleks sellist fülogeneetilist rida kujutada sümpodiaalselt hargnevana (joonis 445, *2*).



1. Mitmeõieline kuutõverohi (*Polygonatum multiflorum*). (A. Adojaani foto.)
2. Kollane võhumõõk (*Iris pseudacorus*) (K. Kermi foto.)



1. Kaunis kuldking (*Cypripedium calceolus*). (A. Marveti foto.)

Divergentset ja suktsessioonilist tüüpi fülogeneesi kõrval esineb taimeriigis, kuigi peamiselt kõrgelt arenenud õistaimedel, veel kolmas retikulaatne ehk võrkjas fülogeneesi kulg (joonis 445, *3*). Sel juhul üksikud arenemisliinid kohati lahknevad, kohati aga liituvad omavahel hübridisatsiooni tõttu. Kuna hübridiseerumine võib toimuda korduvalt ja mitmesuguste eellaste vahel, tekivad väga keerukad liikide põimikud, mille sugulussuhteid on väga raske leida. Näiteks võib tuua roosõieliste perekondi, nagu *Rosa*, *Rubus* või *Crataegus*, mille liigirohkus on suurel määral hübridisatsiooni tulemus.

Hübridisatsiooni osatähtsuse üle taimeriigi evolutsioonis on palju vaieldud. Enamik süstemaatikuid piirab selle esinemist alamate taksonite tekkega (mikroevolutsiooniga) ja ei pea võimalikuks, et vähem sugulaslikud või koguni eri tüvest pärinevad harud saaksid hübridiseeruda ja segatunnustega järglasi anda. Äärmuslikud hübridisatsiooni ülehindajad (Lotsy, Hayata) leiavad, et fülogeneetiliste ridade selgitamine on üldse võimatu. Nõukogude Liidu nimekaist botaanikuist on hübridisatsiooni olulist tähtsust liikide tekkes rõhutanud M. Popov, kes pidas võimalikuks küllaltki kaugelseisvate harude geneetilise materjali vastastikust mõjutamist.

Kui tõepoolest selgub mõni efektiivsem mehhanism, mis võimaldab pärilikke tunnuseid ühelt fülogeneetiliselt realt teisele üle kanda (analoogiliselt hübridiseerimisega, ainult ulatuslikuma «tegevussfääriga»), saaks paljusid fülogeenia sõlmküsimusi lahendada hoopis teisiti, kui seda tehakse praegu teadaolevate faktide põhjal, ja retikulaatset evolutsiooniskeemi saaks siis rakendada ka kõrgemate taksonite fülogeenias.

Evolutsiooni suundadest. Uued tunnused evolutsioonis võivad olla liigi edasisele arenemisele mitmesuguse tähtsusega. Osa omadusi on organismile antud elutingimustes kasulikud, kuid edaspidi, kui tingimused muutuvad, võivad nad tarbetuks või isegi kahjulikuks osutuda. Teine osa uusi omadusi võib aga ka muutunud tingimustes väärtuslikuks jääda.

Tuginedes A. Severtsovi töödele, võime eristada evolutsioonis järgmisi seaduspärasusi.

Edasise evolutsiooni suhtes on kõige soodsam kui uus omadus annab eeliseid nii olemasolevates tingimustes kui ka eeldusi uuteks kohastumisteks tingimuste muutumise korral. Niisugused muutused on tavaliselt kohastumisteks keskkonnateguritega ja seepärast universaalsema tähtsusega. Nende kohastumiste tulemusena suudab organism täielikumalt ja mitmekülgsemalt ära kasutada elukeskkonda, paremini rahuldada eluvajadusi ja intensiivistada oma elutegevust; seetõttu võib kõnelda üldisest progressist eelnenud arenemistasemega võrreldes, üleminekust uuele, kõrgemale arenemistasemele. Progressiivsed ehituse ja talitluse muutu-

sed ning täiustused loovad võimalusi uutele kohastumistele uuel tasemel ja suurendavad seega kohastumisvõimet edasiste võimalike elukeskkonna muutustega. Sedalaadi põhilisi muutusi evolutsioonis nimetas Severtsov *aromorfoosideks*. A. Tahtadžjan, soovides rõhutada, et need muutused ei hõlma ainult organismi morfoloogiat, tegi ettepaneku nimetada neid *arogeneesideks*, mille erijuhtudeks oleksid morfoloogilist laadi kohastumised (aromorfoosid), biokeemilised täiustused (arokemoosid) jne.

Arogeneese esineb evolutsioonis suhteliselt harva, sest nende tekkimine eeldab mitme soodsa muutuse kokkulangemist. Näiteks juhtkudede kujunemine diploidses elujärgus (sporofaasis) muutis viimase elutegevuse järsult palju tõhusamaks ning pani aluse primitiivsete sõnajalgtaimede mitmekesistele eluvormidele. Laialabaliste lehtede teke, heterospoorsus, trahheede kujunemine, strobili arenemine, eriti aga tolmutoru, mis vabastas maismaataimede paljunemise lõplikult olenevusest veekeskkonnast, ning õis kui keerukas paljunemisorgan — kõik need on arogeneesi näideteks taimeriigi evolutsioonis.

Arogeneetilised muutused on väga püsivad ja säilivad enamikul järglasharudest oma olemuselt peaaegu muutumatutena; järjest eelmistele otstarbekatele muutustele lisandudes kujundavad nad organismi ehitust üha täiuslikumaks. Arogeneesid ongi need olulisemad kvalitatiivsed muutused, mis määravad progresseeruva evolutsiooni peatee, evolutsiooni suundumise lihtsamalt keerukamale, algelisemalt täiuslikuma poole.

Enamik muutusi liikide fülogeneesis ei kutsu siiski esile olulisi erinevusi üldises arenemistasemes, ei ehituses ega talitluses, vaid on väikesteks kohastumisteks mitmesuguste konkreetsete tingimustega. Neid muutusi — (Severtsovi järgi) *idioadaptatsioone* võib täheldada kõikides organites, mitmesugustes elutsükli osades. Siia kuuluvad mitmesugused vegetatiivse paljunemise viisid, kohastumised tolmlemisega, seemnete levimisega jm. Tunnused, mille poolest perekonnad ja sugukonnad omavahel erinevad, on enamasti seda laadi.

Suurtele, arogeneetilistele muutustele on alati järgnenud rohkete idioadaptatsioonide kujunemine. Arogeneesi teel tekkinud eelis realiseerub eri tingimustes erinevate idioadaptatsioonide teel. Tüvendeostaimede tekkele järgnes kõikvõimalike kasvukohtade vallutamine nende poolt: tekkis suuri metsapuid ja roomavaid põõsaid, ülesronivaid liaane ja teiste taimede peal kasvavaid epifüüte (seda demonstreerib kujukalt troopiliste sõnajalgtaimede praeguseni säilinud vormirohkus). Õistaimede kujunemisele järgnes idioadaptatsiooni korras muundunud vormide laine, mis vallutas jällegi kõik senised kasvukohad ja tungis olelusvõitluseks paremini «ettevalmistatuna» neilegi aladele, kus taimed varem ei saanud kasvada, nagu liivakõrbed ja lähisarktilised alad. Kiirema individuaalse arenemise alguse tõttu, mida võimaldas seemnes

talletatud toitevaru, said õistaimed hõivata vabanevaid kasvukohti kiiremini kui sõnajalgtaimed, lühema arenemistsükli tõttu said nad hõlpsamini asustada alasid, kus taime elu on võimalik vaid lühikese perioodi vältel aastas; parema veevarustuse tõttu said nad arendada kiiremini ja kõrgemale oma lehestikku. Seega avas arogenees õistaimede tekke näol hoopis uusi võimalusi territooriumi vallutamiseks ja taimeriigi mitmekesisuse suurendamiseks. Kui me võrdleme arogeneese tõusudega evolutsioonis, mis *tõstavad* üldist arenemistaset, siis idioadaptatsioone saame vaadelda kõigi looduslike võimaluste ärakasutamisena *samal* arenemistasemel.

Kohastumine evolutsiooni vältel võib äärmistel juhtudel viia olukorrani, et liik saab eksisteerida ainult väga kindlalt piiritletud elutingimustes, kus tal on aga suuri eeliseid teiste liikide ees ning kus ta võib palju edukamalt kasvada ja paljuneda. Sellist kitsast kohastumist nimetatakse *spetsialisatsiooniks* (Schmalhauseni järgi ka telemorfoosiks); see mõiste on võrreldav analoogilise mõistega inimühiskonnas, kus ühele kitsale alale ettevalmistunud spetsialist võib sel alal kõrget tööviljakust saavutada, kuid pole suuteline teistel tegevusaladel töötama.

Spetsialiseerumise suuna määrab tavaliselt mõni oluline keskkonnategur või tegurite kompleks. Vastavalt niiskuse tunduvale suurenemisele või vähenemisele kasvukohas toimub spetsialiseerumine kas hügrofiilsuse (niiskuselembesuse) või kserofiilsuse (kuivalembesuse) suunas. Arktilistel aladel ja kõrgmäestikes näeme kohastumist madala temperatuuriga — krüofiilsust. Mererannikul või kõrbetes tekivad sooldunud muldadel halofiilsed, mullas kõrget soolade kontsentratsiooni taluvad liigid. Spetsialisatsioon võib avalduda ka üksikutes organites, eriti õie ehituses (kohastumine teatavate tolmeldajatega).

Spetsialisatsiooni võib käsitleda kui idioadaptatsiooni erijuhtu, mille puhul ühtede organite parema kohastumisega kaasneb teiste organite lihtsustumine. Spetsialisatsioon annab liigile eeliseid teatavais eripärastes elutingimustes, milles ta võib eksisteerida nii kaua, kuni vastav keskkond püsib; mõningad spetsialiseerunud kõrbetaimed (velvitšia) on tõesti väga vanad.

Spetsialisatsioon on siiski vaid «progress piiratud eesmärgi jaoks» (V. Kovalevski) ega võimalda enam mingisuguseid muid võimalusi kohastumiseks ning võib edasi muutuda vaid süvenemise suunas. Tingimuste muutudes (näiteks planetaarses ulatuses toimuvate kliimamuutuste korral) ähvardab kitsalt spetsialiseerunud liike väljasuremine.

Lõpuks, kitsas spetsialiseerumine teatavates ökoloogiliselt ühtlastes kasvukohtades võib organismi viia edasise lihtsustumiseni, mille puhul kaovad isegi varasemad arogeneetilised täiustused. Niisugune tagasiminek evolutsioonis, morfofüsioloogiline *regress*, viib vastupidi arogeneesile olemasolevalt tasemelt madalamale arenemisastmele. Regressi näiteks võib tuua arene-

misridu, mis siirduvad üle saprofüütse toitumisviisi parasitismile. Klorofülli kadumine annab sellistele taimedele valkja, kollakas- või roosakaspruuni värvuse. Taime tähtsaim organ — leht — hakkab kahanema, muutub soomuseks, kuni kaob. Keeruka siseehitusega juur muutub lihtsaks imemisvahendiks. Parasitismi äärmuslike avaldumisvormide puhul (näiteks võrm, raitlill) on lehed ja juured täiesti kadunud, ka vars on redutseerunud, olles vaid hästiarenenud paljunemisorganite kandjaks. Nagu loomadelgi, näeme ka taimsetel parasiitidel paljunemismehhanismi tugevat arenemist, mis tagab seemneproduktsiooni suurenemist.

Suuri ümberkorraldusi taime ehituses kutsub esile ka siirdumine veekeskkonda. Õistaimede uuesti kohastumisel veekeskkonnaga, millest pärinesid kunagi nende kauged vetikataolised eellased, toimub samuti vegetatiivse ehituse tugev lihtsustumine. Kaovad tugikoed, ühtlustuvad mesofülli eri vormid, nõrgenevad kattekoed. Seda on võimalik jälgida näiteks penikeeltel, mis kuival kasvades ei suuda püsti tõusta. Äärmuslikeks näideteks on rakist meenutava ehitusega lemled. Elundite lihtsustumine, taandarenemine (reduktsioon) või täielik kadumine toob kaasa varasemate spetsiaalsete kohastumiste kadumise — despetsialisatsiooni.

Varem arvati sageli, et tunnuse lihtsus viitab selle algelisusele, primitiivsusele, näiteks et lihtne õiekatteta õis on algelisem kui tupe ja krooniga õis. Tegelikult toimub arenemine antud tingimustes suurema otstarbekuse suunas ja otstarbekus võib kujuneda nii organi tüsistumise kui ka, vastupidi, selle lihtsustumise teel. Juba A. Brown mõistis, et «looduses nagu kunstiski võib kõige lihtsam olla ühtlasi kõige täiuslikum». K. Timirjazev toob tabava paralleeli: nii nagu inimese leiutiste puhul olid esialgsed lahendused enamasti keerukad, kohmakad ja ülearuste detailidega, nii olid ka evolutsioonis varasemad organismid sageli väheotstarbekad ja väheökonoomsed. Näiteks kõrrelise või sarikalise õõnes lüliline vars on «ehitatud» märksa ökonoomsemalt ja mehaanika seisukohalt täiuslikumalt kui männi või tamme jäme tüvi. Organite kahanemine, taandareng ja isegi täielik kadumine näiteks parasiitidel (võrm, raitlill) on samuti erakordse spetsialiseerumise tulemus kõrgel arenemistasemel ning ei ole sugugi seletatav nende taimede primitiivsusega.

Vaadeldes kõrgemate taimede hõimkondade fülogeneesi selgub, et uued suured tüved ei ole saanud alguse ei spetsialiseerunud eellastest ega despetsialiseerunud, sekundaarselt lihtsustunud rühmadest. Nii on okaspuud tuletatavad primitiivseimatest sõnajalgtaimedest (*Primofilices*), õistaimed omakorda mitmesugustest algelistest paljasseemnetaimedest. Katteseemnetaimede üksikud harud (seltsid) on lähtunud samuti eellaste lihtsamaist rühmadest ja siis edasi arenenud kasvava spetsialiseerumise teel, mis on üha vähendanud nende edasise evolutsiooni võimalusi.

Spetsialiseeruvate harude kõrval säilitavad mõned algelisemad rühmad oma evolutsioonilise potentsiaali. Rühmad, millel kohastumine keskkonnaga on mitmekülgne ja ilma kitsalt spetsiaalsete adaptatsioonideta, ongi selleks reserviks, kust võivad alguse saada uued arenemisvõimelised populatsioonid. Paleontoloogiline materjal näitab, et õistaimede seas on evolutsiooniliselt kõige «plastilisemad» (perspektiivikamad) parasvöötme lõunaosa subtroopika metsataimed, mis on arenenud küllaldase niiskuse tingimustes ning ei ole muutunud olenevaks teistest organismidest; seevastu liaanid, epifüüdid, saprofüüdid, eriti aga kuivustaimed (kserofüüdid) ei ole, vaatamata kiirele liikide tekkele, osutunud tihtipeale enam võimeliseks oma ehitust oluliselt ümber kujundama ega andma teistsugustes tingimustes arenemisvõimelisi järglaspõlvkondi.

Evolutsioonilise tähtsusega muutused võivad avalduda ontogeneesi igal astmel, eriti olulisteks osutuvad aga muutused individuaalse arenemise varasematel astmetel. Organismi embrüonaalse arenemise teatavad muutused (pedomorfoosid) võivad ümber kujundada järgneva ontogeneesi ning luua senisest tüübist hälbinud vorme, mis võivad alguse anda uutele liikidele. Muidugi uute vormide teke võib kinnistuda ainult siis, kui nad osutuvad eluvõimelisteks ja suudavad paljunema hakata; tihti toimub see varasemal eluperioodil, s. t. neoteeniliselt. Neoteenia korral eellaste varased elujärgud venivad pikemaks ning muutuvad järglaste põhilisteks elujärkudeks, eellaste hilisemad elufaasid aga kaovad järglaste ontogeneesist hoopis. Muutused varastel elujärkudel aitavad «kustutada» hilisematel järkudel ilmnevaid spetsialiseerumisjooni ja saavad niimoodi teatava määrani taastada organismi spetsialiseerimatuse, kusjuures säilib keerukas genotüüp oma rohkete eeldustega uuteks mutatsioonideks. Ainult need liigid, millel tugeva spetsialiseerumise tunnused avalduvad juba väga vara, ei saa ka sel viisil enam oma iseärasustest lahti. Näiteks võib tuua vesiherne, millel juba idu on kaotanud juured (vt. Botaanika I, lk. 395) ja mis seetõttu peab jääma juurteta ka mis tahes hilisemate muutuste puhul ontogeneesis.

Neoteenilise päritoluga seletatakse paljusid õistaimede iseärasusi, eriti gametofüüdi ulatuslikku reduktsiooni, õie tekkimist, lihtsate lehtede kujunemist keerukatest sõnajala-tüüpi liitlehtedest jm. Ka üheiduleheliste kujunemist algelistest kaheidulehelistest vee-keskkonnas saab hästi põhjendada neoteeniaga (A. Tahtadžjan).

Sugulustunnused ja astmetunnused. Taimeriigi füleemi rekonstrueerimine ja fülogeneetilise süsteemi täpsustamine nõuab taksonite tunnuste võrdlevat hindamist. Uurija peab leidma niisugused tunnused, mis aitavad lahti mõtestada päritolu; nimetagem neid *sugulustunnusteks*.

Alamate taksonite (liigi, alamliigi) tunnused on üldiselt noored, hiljuti tekkinud. Nad on tekkinud kohastumisena, on korrela-

tiivselt seotud mõne teise kohastusliku tunnusega või on väga sageli lihtsalt indiferentsed ega anna erilisi eeliseid (kuid pole ka kahjulikud, sest siis nad ei püsiks).

Kõrgemate taksonite tunnused on ühised suurele hulgale liikidele mitmest perekonnast, sugukonnast jne. Nende tunnuste seas on sugulustunnuseid, mis olid olemas juba eellastel, seega väga vanu tunnuseid, kuid on ka selliseid tunnuseid, mis on omased ka mitmesugustele teistele taksonitele teistes fülogeneetilistes ridades. Sugulustunnused ei ole kõrgematel taimedel sageli kuigi silmapaistvad. Selliseid tunnuseid leiame eeskätt organitel, mis on elutingimustest vähe mõjutatavad ega ole seega kohastumiseks mingi konkreetse kasvukoha tingimustega. Õistaimedel on seltside ja sugukondade tunnusteks sageli näiteks emakkonna ehitus, platsentatsiooni tüüp, mikrospoori (tolmutera) ehitus, endospermi paigutus, seega enamasti generatiivsete elundite iseärasused. Olulisi sugulustunnuseid annab ka looteline arenemine ja juhtkimpude kulg (vaskulaartopograafia). Samuti võimaldavad biokeemilised tunnused (teatavate ainerühmade süntees taimes) teha väärtuslikke järeldusi süstemaatilise kuuluvuse kohta.

Õpikutes tuleb sugukondi, seltse jt. taksoneid iseloomustada hästimärgatavate välistunnuste kaudu, näiteks kirjeldades lehtede kuju, õisikuid, õite sümmeetriat jne. Sellised kirjeldused annavad kujutluse sagedamatest morfoloogilistest joontest, ei ole aga tavaliselt kehtivad vastava taksoni kõikide esindajate kohta. Väliselt silmatorkavad tunnused, nagu kroonlehtede värvus ja suurus, lehelaba kuju jne. võimaldavad eristada enamasti vaid alamaid taksoneid ja on fülogeneetilises süstemaatikas hoopiski vähese väärtusega.

Võrreldes liikide taksonoomilisi tunnuseid mõnes suuremas perekonnas (näiteks taimemääraja alusel), võib täheldada, et sama tunnus võib esineda mitmel liigil, kuid kombineerub iga kord teatavate teiste tunnustega, moodustades kordumatu, liigile iseloomuliku tunnuste valimiku. Näiteks madara (*Galium*) liikidel võib esineda männases 4 või 6 lehte, viljad võivad olla siledad või karvased, kroonlehed valged või kollased, kusjuures need tunnused võivad mitmeti kombineeruda (vt. tabel).

Tunnuste kombinatsioonid madarail

Tunnused	Männas 4-leheline. Lehed ogatiputa. Õied valged.	Männas 6—8-leheline. Lehed ogatipuga. Õied kollakad.
Vili haakjate karvadega	Värvmadar	Põldmadar
Vili paljas	Soomadar	Hobumadar

Ilmselt on pärilik muutlikkus eri liikidel paralleelselt esile kutsunud samasuguseid tunnuseid. Eriti hästi võib sellist paralleelismi demonstreerida kultuurtaimedel, kus vormide mitmekesisus on suurem. Näiteks on nii harilikul kui ka kõval nisul nii ohtelisi kui ohtetuid, nii tiheda- kui hõredapealisi, nii valge- kui punaseteralisi, kitsalehiseid ja laialehiseid jt. teisendeid. Vähemal määral avaldub tunnuste parallelism ka lähedastel perekondadel, näiteks võrreldes nisu ja rukist või kurki ja kõrvitsat. Seda *pärilikku muutlikkuse homoloogiliste ridade seaduspärasust* formuleeris N. Vavilov järgmiselt: mida lähedasemad on liigid geneetiliselt, seda enam on neil ühesuguste tunnuste ridu; sama kehtib väheneval määral ka lähedaste perekondade ja sugukondade kohta.

Muutlikkuse parallelism võimaldab ette arvata, missuguseid veel leidmata vorme peaks antud liigil esinema, kui neid esineb lähedastel liikidel. Homoloogiliste tunnuste ridade arvestamine on suure tähtsusega kultuurtaimede päritolu selgitamisel ja aretustöös.

Kõrgematel taksonitel avaldub selline parallelism märksa üldisemate tunnuste kordumises. Näiteks trahheiidide üleminekut palju täiuslikumateks juhtteedeks trahheede kujul on võimalik jälgida mitmetes kollaliste (mõnede selaginellide), sõnajalgade (kilpjala), vastaklehikute kui ka katteseemnetaimede rühmades. Üleminek puueluvormilt põõsale või maadjale kääbuspõõsale, samuti igihaljalt lehelt suvehaljale on jälgitav mitmes sugukonnas, kus on toimunud kohastumine karmimate elutingimustega. Need mitmesuguse sugulusastmega taimede sarnasuse näited viitavad samasuunalisele, paralleelsele evolutsioonile paljudes rühmades. Sarnane kohastuslik «lahendus», mis võimaldas teatavat edu olelusvõitluses, «leiti» sõltumatult mitmetes erinevates fülogeneetilistes ridades. Niisuguseid ühetüübilisi astmelisi üleminekuid kõrgemate taksonite piires nimetatakse *progressioonideks* ja vastavaid tunnuseid *astmetunnusteks*. Tähtsamad progressioonid õistaimedel on toodud alljärgnevalt:

Puud → põõsad → püsikud → üheaastased taimed
Püstised → vänduvad või roomavad varred
Mullas juurduvad autotroofsed taimed → epifüüdid, saprofüüdid
Igihaljad → heitlehised taimed
Sõrmsoodne → sulgroodne leht
↘ kaarroodne → rööproodne leht
Lehed abilehtedega → abilehtedeta
Leheseis vahelduv → vastak, männaseline
Juhtkimbud ühes ringis → hajusalt
Trahheiidid → puidukiud
Trahheed õhukese kestaga, jämedad, suurte pooridega → trahheed mitmeti paksenenud, peenemad, väikeste pooridega

Õied üksikud, otsmised → ebasarikjas õisik → kobarjas õisik
↘ õied üksikult lehekaenlais
Putuktolmlemine → tuultolmlemine
Õieosade arv suur ja ebakindel → väike kindel arv õieosi
Kahesugulised õied → ühesugulised õied
Ühekojasus → kahekojasus
Aktinomorfsed õied → sügomorfsed õied
Lahklehine õietupp ja kroon → liitlehisus
Õiekate kaheli → lihtne õiekate, krooni puudumine
Õiepõhi kumer → õiepõhi ketasjas, nõgus, kausjas
Spiraalne õieosade asetus → tsükliline asetus
Tolmukad lamedad, rohkearvulised, vabad → tolmukad liigendunud osadeks, vähearvulised, kokkukasvanud
Tolmuterad ühe vaoga → vaotud, kahevaolised või kolmevaolised, hulgavaolised
Emakkond apokarpne → tsönokarpne (sünkarpne, parakarpne või lüsikarpne)
Sigimik ülemine → alumine
Seemnealgmeid palju → vähe või üks
Seemnealgmed atroopsed → kampülotroopsed või anatroopsed
Seemnealgme integument kahekihiline → ühekihiline → puudub
Seemned endospermiga → endospermita (toitevaru perispermis või idulehtedes)
Idu väike, idulehti kaks → idu suur, kõverdunud, idulehti üks või seegi kadunud.

Mingi seltsi või sugukonna progressioonid annavad seetõttu mitmekülgse kujutluse tema arenemisteest, kuid ei selgita veel tema sugulust teiste taksonitega, kus on toimunud samasugused muutused. Näiteks kahel sugukonnal, kus õiekate on liitlehine ja sigimik on muutunud alumiseks, võivad need tunnused viidata lähedasele sugulusele, kuid nad võivad olla tekkinud ka sõltumatult, paralleelselt. Sugulustunnuste ja astmetunnuste eristamine konkreetsete taksonite puhul on mõnikord väga raske ja võib fülogeneesi rekonstrueerimisel suuri lahkarvamusi tekitada.

Fülogeneesi uurija peab suure hulga paralleelselt muutuvate astmetunnuste kõrval leidma need ainulaadsed jooned, mis viitavad uuritava taksoni päritolule. Kõige väärtuslikumateks fülogeneesi tõenditeks on muidugi vanapärased, konservatiivsed tunnused, mis ei allu enam muutlikkusele ega avalda seetõttu ka paralleelismi, kuid neid on vähe.

Kaasaegne süstemaatik peab võrdlema võimalikult suuremat arvu omavahel mitte korreleeruvaid tunnuseid. Niikaua, kuni süstemaatik piirdus välise morfoloogia vaatlemisega kuivatatud herbaareksemplaridel, tegi ta oma järeldusi paratamatult vähetähtsate astmetunnuste järgi. Ka need süstemaatikud, kes tuginevad ainult ühe organi iseärasuste uurimisele (olgu see kas või kõige keerukam ja põhjendatum objekt — õis), ei saa alati vältida eksi-

misi. Tänapäeval täpsustatakse süsteemi väga erinevate materjalide alusel, mida annavad morfoloogia ja anatoomia kõrval embrüoloogia, palünoloogia ja biokeemia.

Tunnuste koosesinemine (korrelatsioon) ja eriastmelisus (heterobatmia). Juba Cuvier avastas organite omavahelise korrelatsiooni printsiibi; ühe elundi muutumine kutsub esile teise elundi muutumise, viimane aga mõjutab omakorda nii esimese kui ka muude elundite arenemist. See printsiip võimaldab näiteks väheste leitud luude põhjal rekonstrueerida kogu fossiilse organismi. Kui loomadel on elundite korrelatsioon kujunenud kehaehituse üldise kompaktsuse ja elutsükli terviklikkuse tõttu väga tihedaks, siis taimedel on elunditevahelised seosed märksa nõrgemad.

Korrelatiivselt on taimedel seotud peamiselt ühe organi osad või sama koe rakud erinevais organeis (näit. viljade karvasus on tihti seotud varre ja lehtede karvasusega).

Kui korrelatsioonid taimeosade vahel oleksid väga tihedad, siis oleks taimeriigi mitmekesisus palju väiksem, arvestades suurt hulka paralleelselt muutuvaid tunnuseid. Vormirohkus, mida täheldame taimedel, on aga tingitud suurel määral just sellest, et organismisiseste regulatsioonimehhanismide nõrgema arenemise tõttu on eri organid ja nende osad taimedel evolutsioneerunud erineva kiirusega ning on oma arenemises jõudnud eri astmeni. Sageli on kahest sugulaslikust taksonist ühel primitiivsem õis ja spetsialiseerunum vili, teisel aga, vastupidi, kõrgemalt arenenud õieehitus, kuid algelisem vili. Sellist nähtust nimetatakse tunnuste eriastmelisuseks ehk heterobatmiaks*. Õpiku süstemaatilises osas võime leida rohkesti näiteid heterobatmia kohta.

Heterobatmia on seoses tunnuste omavahelise korrelatsiooni ja antud rühma üldise arenemistasemega. Siin on A. Tahtadžjan (1946) kindlaks teinud üldise seaduspärasuse, mida vaatlemegi selle autori toodud näiteil. Mida tugevam on korrelatsioon elundite vahel, seda nõrgem on heterobatmia ja, vastupidi, mida lõdvemalt on elundid omavahel korrelatiivsetes seostes, seda tugevamini avaldub nende tunnuste eriastmelisus. Selle tõttu võib heterobatmiat käsitleda ka kui üht korrelatsiooni vastandit. Kõige suuremal määral avaldub eriastmelisus sporofüüdi ja gametofüüdi võrdlemisel, tihti ka sporofüüdi vegetatiivsete ja generatiivsete organite võrdlemisel, märksa vähem aga ühe organi või koe piires, kus hakkab avalduma juba korrelatsioon. Näiteks avaldub ilmne seos puiduelementide ehituses (trahheede tüüp ja pooride iseloom),

---

* Oskussõna heterobatmia (sõnast «erinev» ja «aste» kreeka keeles) võttis kasutusele A. Tahtadžjan; B. Kozo-Poljanski nimetas sama nähtust heterokrooniaks. Palünoloogias oli nähtus juba varem tuntud spetsialisatsioonisuundade ristumise nimetuse all (Dollo, 1893). Botaanikas fikseerisid selle nähtuse kui «korrespondeeruvate evolutsiooniastmete seaduse» esmakordselt Arber ja Parkin (1907).

õie üksikute osade vahel jm. Headeks heterobatmia näideteks võivad aga olla seemnesõnajalgade algelised sõnajalalehed ja samas — seemne esinemine magnoolialiste üliprimitiivne õis ja ühtlasi kõrgelt arenenud (trahheedega) puit.

Kõige ilmekamalt avaldub heterobatmia arenemisridade alamatel astmetel, üldiselt arenemisastmelt primitiivsematel rühmadel (kõdersammaldel, seemnesõnajalgadel, palmlehikutel, õistaimedest — magnoolialistel jt. seltsis *Ranunculales*). Mida primitiivsem on organism, seda kergemini ja kiiremini võivad eri organeis toimuda olulised morfoloogilised muutused ja seega seda tugevamini avaldub heterobatmia. Algeliste rühmade edasises evolutsioonis ühtlustub tunnuste eriastmelisus aegamööda, sest esialgu primitiivsemaks jäänud organid jõuavad oma arenemises järele. Eriastmelisus süveneb eriti spetsialiseerumise puhul.

Fülogeneetiliste ridade puuduvad lülid. Sugulustunnuste kaudu kindlaks tehtud fülogeneetilistes skeemides (eriti nende algusesse) jääb tihti lünki. Ilmsed vahevormid taimeriigi hõimkondade vahel, mis on evolutsiooni pidevuse parimaks tõendiks, on küllaltki haruldased; selliste näiteks võiks olla selts *Hyeniales* (psilofüütide ja kidade vahel) või selts *Protopteridales* (psilofüütide ja keerdlehikute vahel). Seni leidmata üleminekulised vahevormid, nn. puuduvad lülid (Darwin), mis aitaksid lahendada suuri fülogeneetilisi probleeme (näiteks õistaimede teket), tekitavad tänini diskussioone ja on darvinistliku evolutsiooniõpetuse vastaste üheks eelistatumaks argumendiks.

Vahevormide vähesust või puudumist taimeriigi fülogeneetilistes ridades saab seletada järgmiselt:

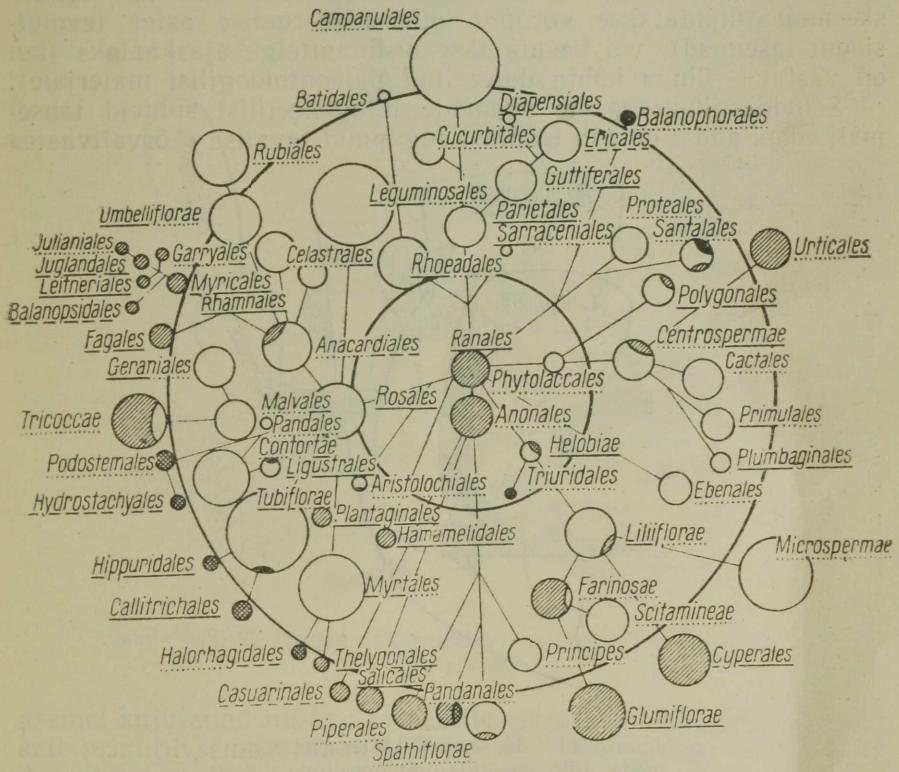
1. Juba Darwin juhtis tähelepanu «paleontoloogilise kroonika», s. o. säilinud fossiilse tõendmaterjali lünklikkusele. Eriti kehtib see just taimsete jäänuste kohta, mis säilivad palju harvemini ja puudulikumalt kui näiteks loomade kõvad kehaosad (luud, hambad, soomused). Rohttaimedest säilivad suhteliselt hästi vaid tolmuterad ja seemned; vegetatiivsetest osadest ja õitest tekivad selged jäljendid vaid erakordselt soodsais ladestumistingimustes. Mägitaimede jäänused enamasti ei sattugi tingimustesse (suurte jõgede lammid ja deltad, sood), kus võib toimuda nende mattumine ja fossiliseerumine.

2. Võib arvata, et puuduvate vahevormide populatsioonid olid väikesed ja arenesid piiratud aladel isolatsiooni tingimustes. Seda paleontoloog G. Simpsoni väidet täiendas geneetik S. Wright arutlusega, et väikestes isoleeritud populatsioonides kulgeb liikide teke eriti kiiresti ja ilma erilise spetsialisatsioonita (Wright'i fenomen).

3. Kui kujunes ümber embrüonaalne arenemine (pedomorfoosi korras) ja pikenenud varasemad elujärgud said paljunemisvõimelisteks (neoteenia), siis võisid täiskasvanud taimede erinevused olla kohe väga ulatuslikud ja vahepealseid vorme ei olnudki.

Nimetatud seletused annavad piisava vastuse küsimusele, miks ei õnnestu leida kõikide taimerühmade vaieldamatuid lähtevorme, üleminekute fossiilseid tõendeid ning miks isegi õistaimede otsesed eellased on tänini leidmata.

Eeltoodud argumentidega (eriti viimasega) on ka põhjendatav, miks varasemate õistaimede vahel leidub rohkem vahevorme kui hilisemate vahel. Näiteks on katteseemnetaimede primitiivsemad sugukonnad seltsist *Ranunculales* seotud rohkete üleminekutega, kõrgemalt arenenud sugukondade vahel on aga vahevorme väga vähe. Progresseeruva spetsialisatsiooni puhul näib evolutsioon muutuvat üha «katkendlikumaks», sest spetsialiseerunud taimerühmades on mõeldav eeskätt embrüonaalsete astmete muutumine (pedomorfoos), mida on paleontoloogiliste andmete ja täiskasvanud taimede võrdleva morfoloogilise uurimise abil eriti raske kindlaks teha.



Joonis 446. A. A. Grossheimi fülogeneetiline süsteem (1954).

Sisemine ring — esimene arenemisaste, keskmine ring — teine arenemisaste, väline ring — kolmas arenemisaste; . . . . . — troopilised, ——— holarktilised tüübid; valgeks jäetud — putuktolmlejad, ühekordne viirutus — tuultolmlejad, ristviirutus — hüdrofiilsed ja mustad — heterotroofsed seltsid.

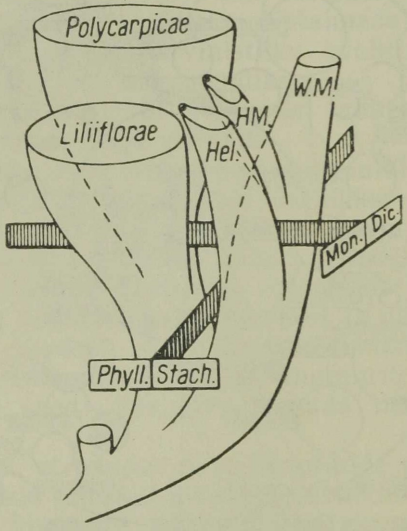
Fülogeneesi graafiline kujutamine. Kindlakstehtud fülogeneetiliste ridade ühendamise teel saadakse kujutlus kõrgemate taksonite fülogeneetilistest ridadest ning viimaste võrdlus ja süntees annab kujutluse kogu taimeriigi evolutsioonist tervikuna (vt. värviline lisa).

Fülogeneetilisi suhteid on teatava täpsusega võimalik kujutada graafiliste skeemidena, mida kasutatakse laialdaselt õppe- ja teaduslikus kirjanduses.

Kõige tavalisem skemaatiline kujund, mida kasutatakse fülogeneesi kujutamisel, on d e n d r o g r a m m ehk nn. s u g u p u u. Kui lähtuda Darwini divergentsi-käsitlusest, siis eemalduvad fülogeneetilised read aja jooksul üksteisest nagu oksad hargneval tüvel.

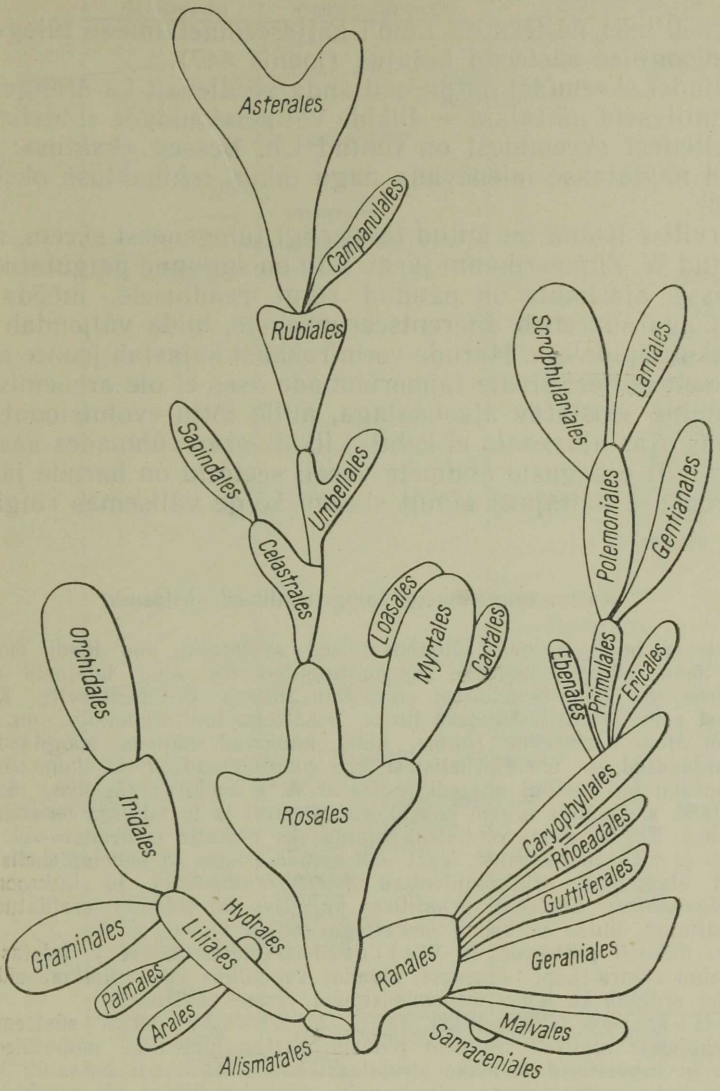
Haeckeli ajal (vt. foto lk. 17) kujutati evolutsiooni piltlikult tõepoolest puukujulisena, mille alumised oksad sümboliseerisid varasemaid rühmi. Uuemal ajal asendavad «oksi» tavalised jooned, kuna katkendjoontega näidatakse kaheldavaid suhteid. Nendes skeemides näidatakse vormide diferentseerumise astet (evolutsiooni tasemeid) või kasutatakse ordinaattelge ajaskaalaks (kui on vastava rühma kohta dateeritud paleontoloogilisi materjale).

Soovides kaasaegsete rühmade fülogeneetilisi suhteid täpsemalt edasi anda, on osa teadlasi sugupuud tavalise «kõrvaltvaate»



Joonis 447. H. Lam'i katteseemnetaimede fülogeneetilis-tüpoloogiline süsteem (1950).

W. M. — üheidulehelised puittaimed, H. M. — kaheidulehelised rohttaimed, Hel. — *Helobiae*, *Phyll.* — füllospoorsed; *Stach.* — stahhüspoorsed; *Mon.* — üheidulehelised, *Dic.* — kaheidulehelised.



Joonis 448. C. Bessey fülogeneetiline süsteem; nn. Bessey **kaktus** (1915).

asemel kujutanud nii-öelda «pealtvaates»: siis jäävad skeemi keskele primitiivsemad rühmad, kaugemale aga kontsentriliste ringidena kõrgemalt arenenud rühmad. Tuntuim sellistest skeemidest pärineb nõukogude süstemaatikult A. Grossheimilt (joonis 446).

Korduvalt on püütud fülogeneesi skeemi anda kolmemõõtmelisena, et sel viisil ühes suunas väljendada diferentseerumist ajas, teistes suundades aga näidata tunnuste lahknemise mitmekesisust.

Üheks selliseks näiteks on Lam'i katteseemnetaimede fülogeneetilis-topoloogilise süsteemi kujutus (joonis 447).

Paljudel skeemidel on püütud anda võrdlevalt ka arenguridade kvantitatiivseid näitajaid — liikide või perekondade suhtelist arvu jm. Sellistest skeemidest on tuntud Ch. Bessey «kaktus»: milles harusid näidatakse laienevana nagu mingi lehtkaktuse oksi (joonis 448).

Värvilise lisana on antud taimeriigi fülogeneesi skeem, mis on koostatud W. Zimmermanni järgi. Siin on sugupuu paigutatud ringi sektorisse, ajaskaala on pandud ringi raadiusele, mööda perimeetrit aga suureneb diferentseerumisaste, mida väljendab erinevate rakutüüpide arv. Harude vormirohkust kajastab joonte paksus. Fossiilselt mittesäilivate taimerühmade osas ei ole arenemisjoonte lahknemine seostatav ajaskaalaga, mille tõttu evolutsiooniskeemi vanemas osas ajaskaala ei kehti. Liikide arvu rühmades saab võrrelda ainult praeguste andmete varal; seetõttu on harude jämedus vormirohkuse näitajaks ainult skeemi kõige välisemas ringis.

Katteseemnetaimede fülogeneetilised süsteemid

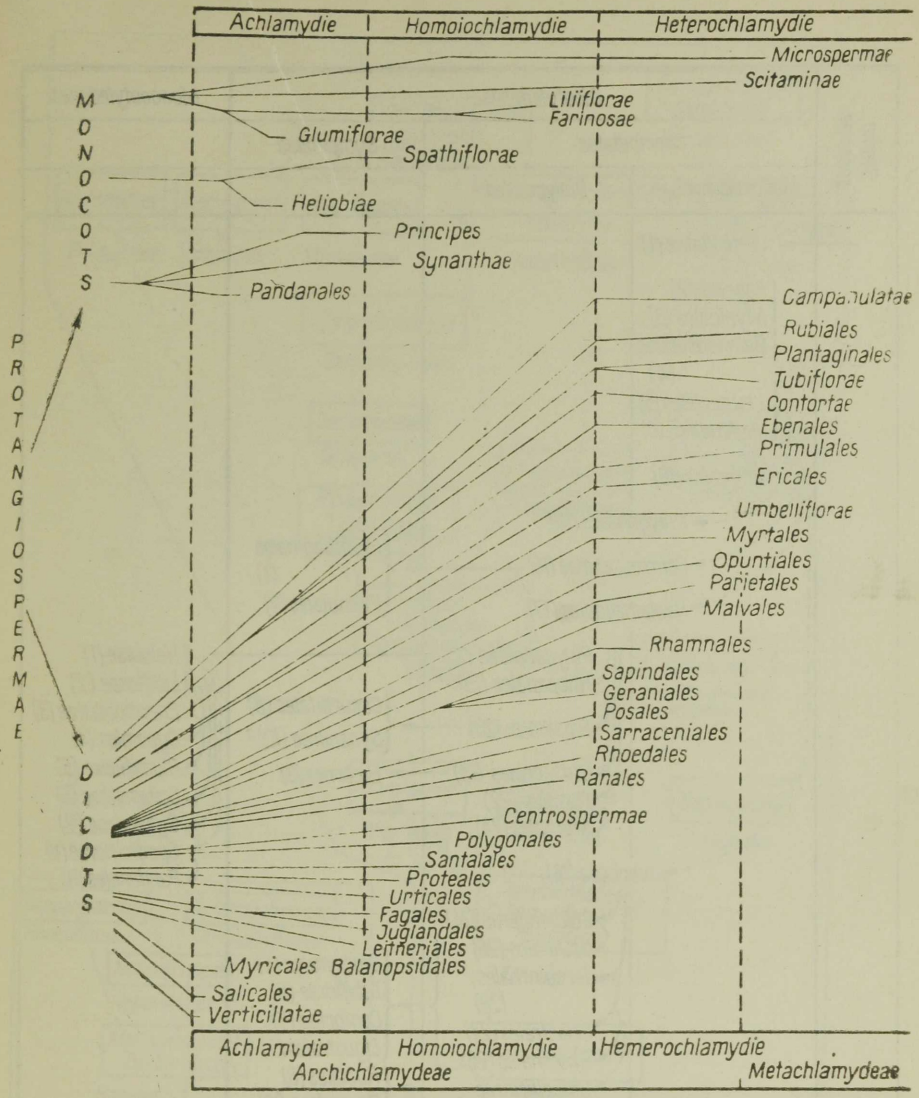
Esimesed laialt levinud fülogeneetilised süsteemid, mis loodi möödunud sajandi lõpul, lähtusid õietekke pseudantiumiteooriast ning tuletasid ühe- ja kaheidulehelised kahe teineteisest sõltumatu tüvena (bifüleetiliselt). Kaheidulehelistest peeti primitiivsemateks lihtsa õiekattega tuultolmlejaid — nn. *Amentiferae* või *Monochlamydeae* rühma, kuhu kuuluvad näiteks pöögilaadsed ja pähklipuulaadsed, — üheidulehelistest aga pandanilaadseid ja konnarohulaadseid. Tuntuim on Berliini ülikooli professor A. Engleri süsteem, mis ilmus algselt 1886. a. ja mida hiljem koostöös K. Prantli ja E. Gilgiga on mitu korda parandatud. Engler pidas olulisteks tunnusteks õiekatte esinemist või puudumist, liit- ja lahkkroonlehisust. Vastavalt sellele eristas ta kaheidulehelise klassis kaht alamklassi: algkroonlehised (*Archichlamydeae*) ja liitkroonlehised (*Metachlamydeae*). Süsteemi graafilises kujutises on selgesti eraldatud kolm astet: kattetud, lihtsa ja kaheli õiekattega seltsid (joonis 449).

Viini ülikooli professor R. Wettstein (alates a. 1901) tuletas katteseemnetaimi efedra-tüüpi taimedest, pidades vahelüliks kasuariinilaadseid. Nagu A. Engler eraldab ka tema arenemisastmeid (joonis 450).

H. Hallieri (1905, 1912) ja C. E. Bessey (1915) süsteemid erinesid eelmistest oluliselt. Autorid pidasid katteseemnetaimi monofüleetiliseks rühmaks ja tunnistasid õietekke strobilaarteooriat. Hollandi botaanik H. Hallier pidas katteseemnetaimede esivanemaiks ürgpalmlehikuid või nendesarnaseid taimi. Katteseemnetaimede primitiivseks rühmaks oli tema arvates hulkviljaliste (*Polycarpicae*) selts. Üheka tteliste seltse pidas ta, vastupidi Englerile ja Wettsteinile, kõrgelt arenenud, kuid sekundaarselt redutseerunud haruks (joonis 451).

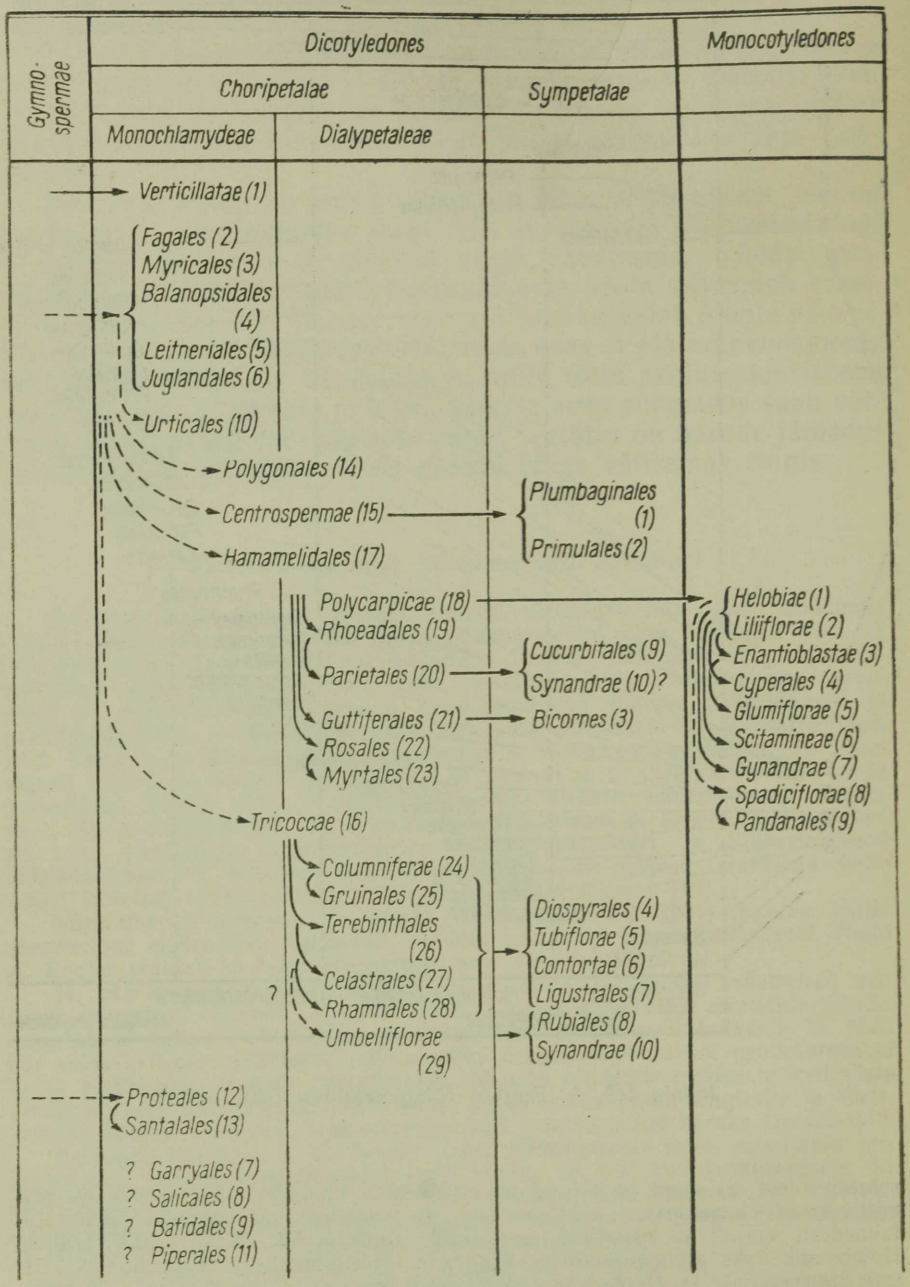
Ameerika botaanik C. E. Bessey pidas *Ranunculales* seltsi esindajaid primitiivseteks katteseemnetaimedeks; neist tuletas ta üle konnarohulaadsete ka üheidulehelised. C. E. Bessey ja H. Hallieri süsteemide ilmumine oli tugevaks vastulöögiks Engler—Wettsteini koolkonna vaadetele (pseudantiumiteooriale ja katteseemnetaimede polüfüleetilise päritolu hüpoteesile).

Kõik nimetatud süsteemid olid üles ehitatud peamiselt õie või vilja morfoloogia alusel, arvestamata vegetatiivsete organite iseärasusi ja taimede üldbioloogilisi tunnuseid. Seevastu inglise botaanik I. Hutchinson (1926, 1934, 1959, 1960) pidas generatiivsete organite kõrval väga oluliseks tunnuseks ka eluvormi. Ta püstitas neli printsiipi: 1) puittaimed on primitiivsemad

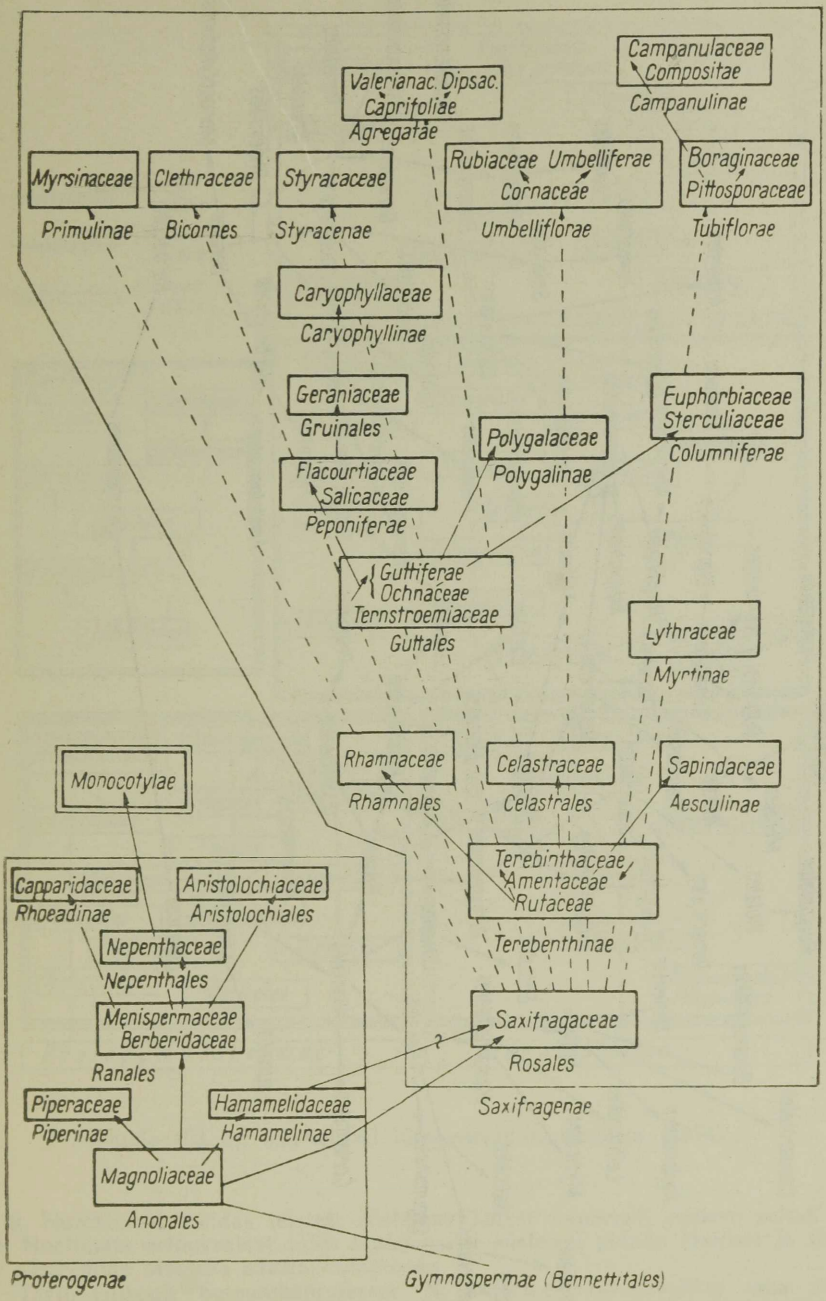


Joonis 449. A. Engleri fülogeneetiline süsteem.

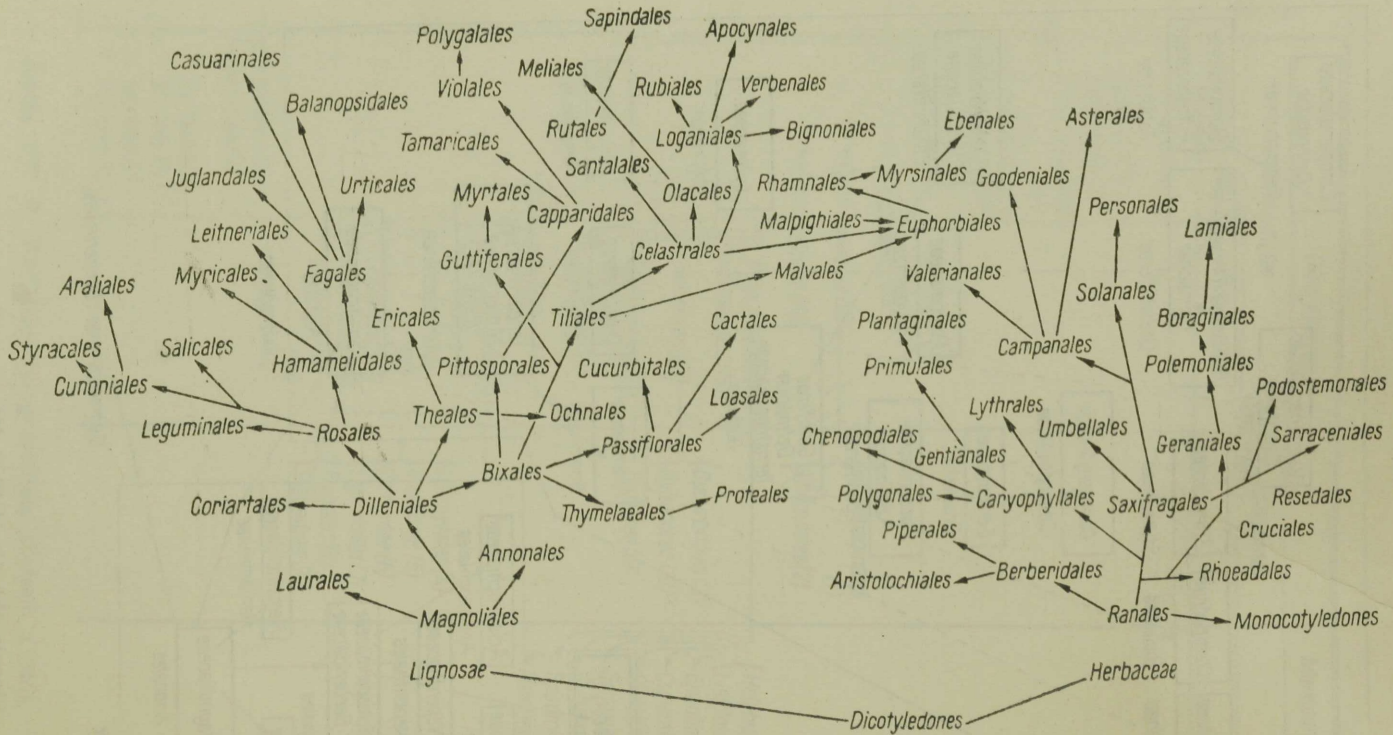
rohttaimedest, 2) puud ja põõsad primitiivsemad liaanidest, 3) püsikud on primitiivsemad üheaastastest rohttaimedest, 4) veetaimed on nooremad maismaataimedest, sainuti ka epifüüdid, parasiidid, saprofüüdid. Selle alusel eraldas Hutchinson kaks arenemissuunda: *Lignosae* (puittaimed), mille ta tuletas seltsist *Magnoliales*, ja *Herbaceae* (rohttaimed) seltsist *Ranunculales*. Viimasest tuletas ta ka üheidulehelised taimed (joonis 452). Sellise jaotamise tulemusena oli aga mõnede nii roht- kui ka puittaimi sisaldavate seltside asend põhjenda-



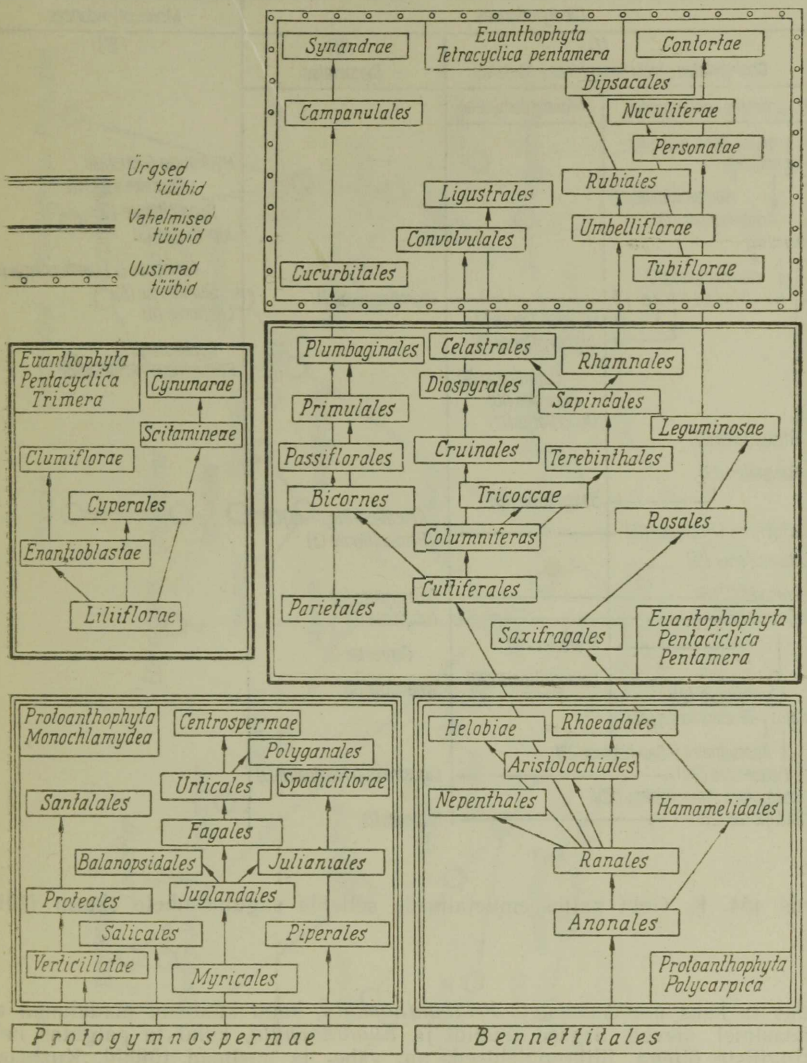
Joonis 450. R. Wettsteini fülogeneetiline süsteem (1935).



Joonis 451. H. Hallieri fülogeneetiline süsteem.



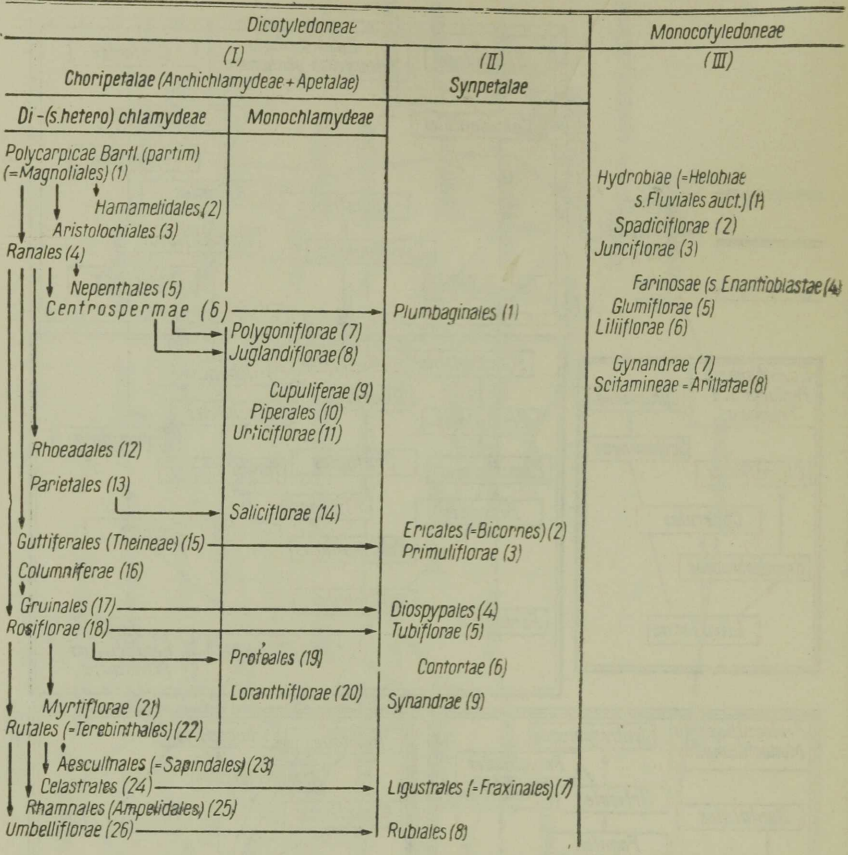
Joonis 452. J. Hutchinson'i fülogeneetiline süsteem (kaheidulehelised).



Joonis 453. N. Kuznetsovi fülogeneetiline süsteem (1914).

matu. Hutchinson eraldas teistest süstemaatikutest tunduvalt rohkem seltse — 155. Hoolimata erinevustest tuleb Hutchinsoni süsteemi pidada Hallieri ja Bessey süsteemide otseseks edasiarendamiseks.

Tartu Ülikooli botaanikaprofessor N. Kuznetsov avaldas oma süsteemi esmakordselt 1914. a. Ta pidas katteseemnetaimi polüfüleetiliseks rühmaks: ühekattelisi tuletas ta hüpoteetilisest paljasseemnetaimede rühmast, teisi aga ürgpalmlehikulaadsetest (joonis 453). Kuznetsov ei eraldanud ühe- ja kaheidulehelisi klassi; üheidulehelisi pidas ta polüfüleetiliseks rühmaks. Küll aga

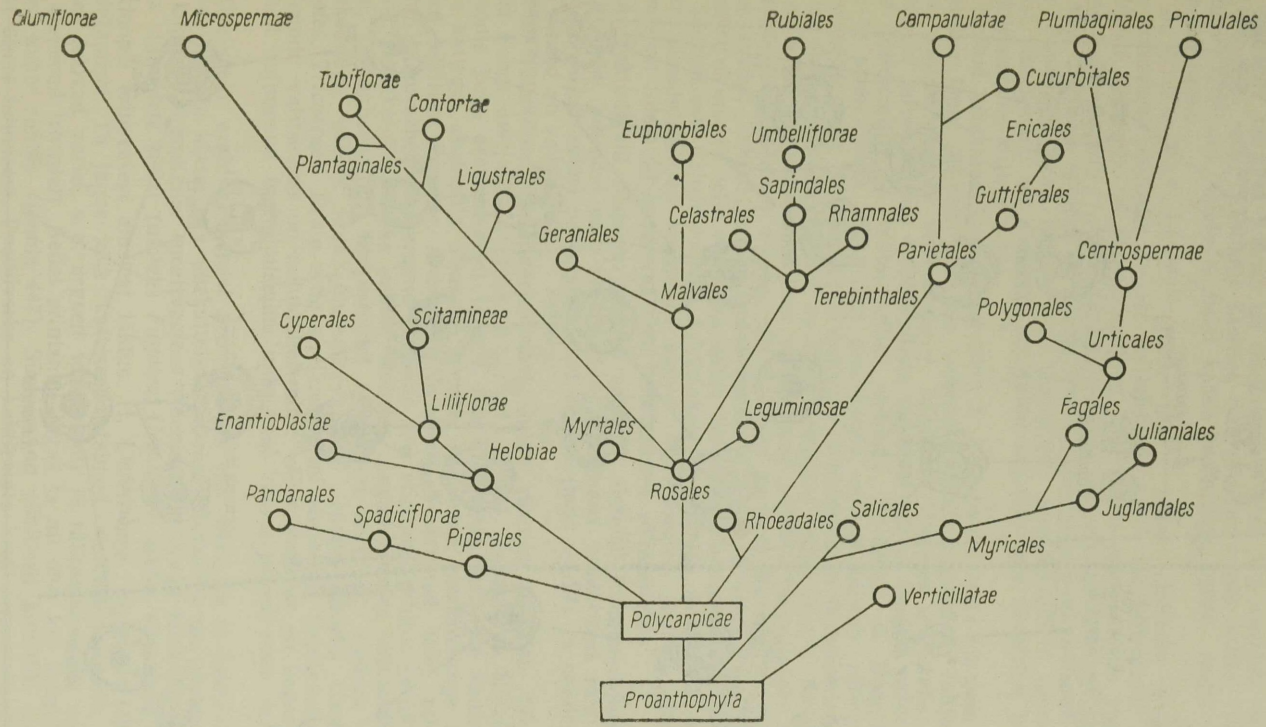


Joonis 454. K. Gobi katteseemnetaimede seltside sugulussuhete skeem (1916).

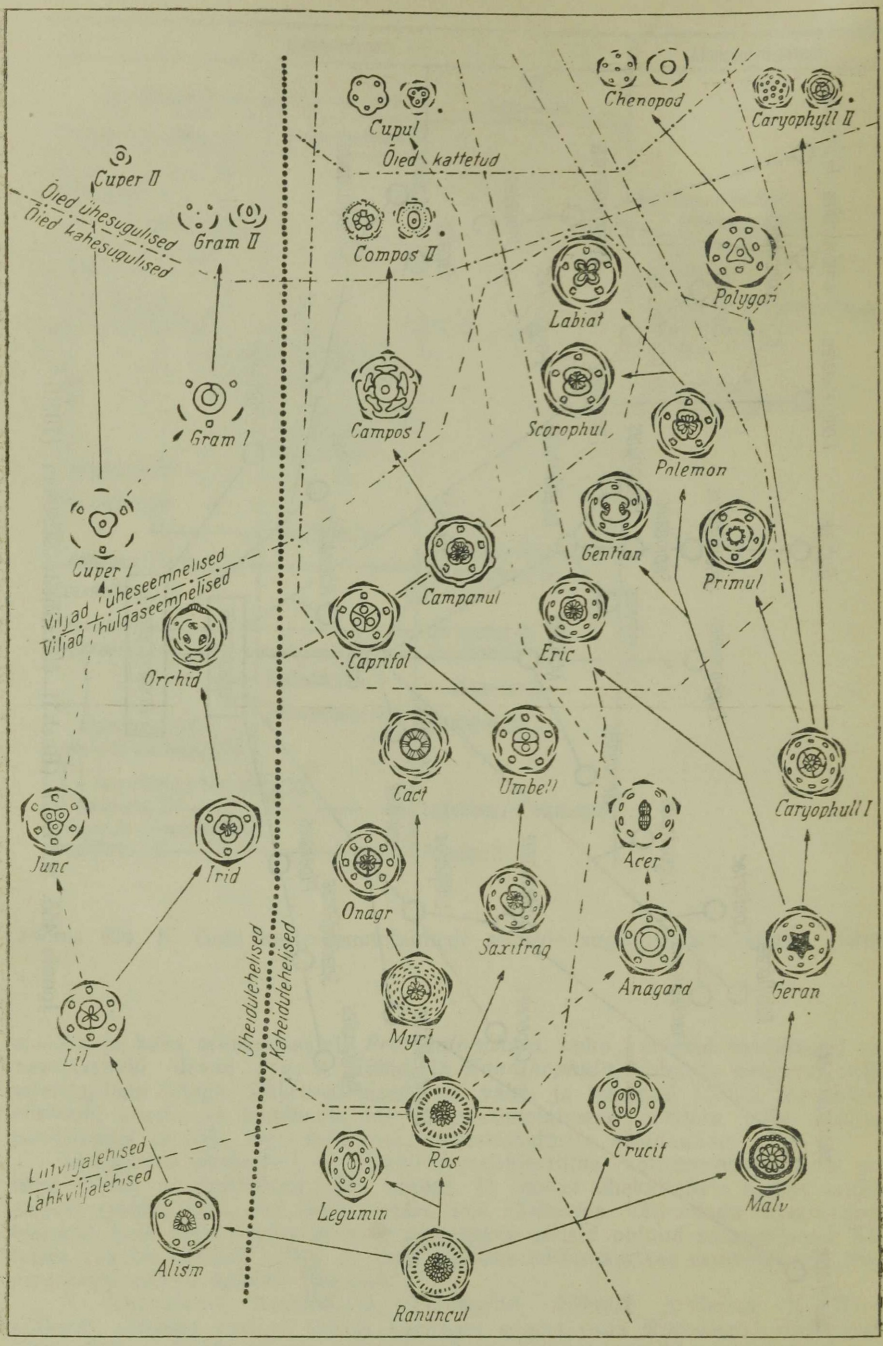
eraldas ta kaks arenemisastet: *Protoanthophyta*, kuhu kuulusid madalamal arenemisastmel olevad ürgsed tüübid, ja *Euanthophyta*, kuhu ta paigutas neljaviieringiliste õitega, liitkroonlehised, nn. vahe- ja uusimad tüübid. Kuznetsovi süsteemi peamiseks puuduseks on katteseemnetaimede päritolu väär käsitlus, positiivseks jooneks aga erinevate arenemisastmete eraldamine.

Leningradi professori K. Gobi monofüleetiline katteseemnetaimede süsteem (1916) on suhteliselt vähe tuntud. Ta loobus ühekatteliste rühma eraldamisest (joonis 454). Ka Gobi püüdis oma süsteemis väljendada evolutsiooniastmeid, kuid kõik samale astmele paigutatud seltsid polnud samaväärsed. Süsteemi väärtus seisneb selles, et Gobi kasutas süstemaatikas esmakordselt Mez'i serodiagnostiliste katsete tulemusi.

N. Kuznetsovi kaastöötaja, Leningradi ülikooli professor N. Buši süsteemi esimene variant (1924) sarnanes suures osas Kuznetsovi süsteemiga. Kuid 1940. a. õpikus «Курс систематики высших растений» avaldatud süsteem on rangelt monofüleetiline. Katteseemnetaimede seas, mida tuletatakse hüpoteetilistest *Protoanthophyta* rühmast, on eraldatud kuus tüve (joonis 455). Nagu



Joonis 455. N. Buši (Bush'i) õistaimede süsteem (1959).



Joonis 456. B. Kozo-Poljanski fülogeneetiline süsteem.

Kuznetsov nii ei eraldanud ka Buš ühe- ja kaheidulehelisi, vaid jaotas nad ära kahe tüve vahel.

Süsteemi nõrgaks kohaks on ühekatteliste tüvi, kus avaldub veel Engleri ja Wettsteini mõju. Ekslikult käsitles Buš primitiivsetena seltse *Fagales*, *Juglandales*, *Urticales*, tuletades neist kaheli õiekattega seltse, nagu *Primulales*, *Plumbaginales*.

B. Kozo-Poljanski (1922, 1947) pidas oluliseks süstematiseerimise tunnuseks sigimiku ehitust (viljalehtede lahk- või liitlehisust ja platsentatsiooni). Süsteem on monofüleetiline, kuid katteseemnetaimede arenemine on viidud kahte suunda — lahk- ja liitviljalehise sigimikuga taimede suunda (joonis 456). Süsteem tugineb detailsele morfogeneetilisele analüüsile, eriti sigimiku osas. Puuduseks tuleb lugeda liiga ühekülgset morfoloogiliste tunnuste kasutamist. Graafiliselt on süsteemi kujutatud sugukondade skeemina iseloomulike õiediagrammide kujutustega.

Tuntud süstemaatiku-fülogeneetiku A. Tahtadžjani süsteem on monofüleetiline. Oma süsteemi esimeses variandis (1942) tugines A. Tahtadžjan peamiselt platsentatsiooni evolutsioonile. Süsteemi viimases variandis (1966) on arvestatud mitmesuguste anatoomiliste tunnuste kõrval olulisel määral ka uuemaid biokeemilisi ja tsütoloogilisi andmeid. Erinevalt B. Kozo-Poljanskist peab ta primitiivseks apokarpset emakkonda, millest tuletub sünkarpne ning sellest edasi para- ja lüsikarpne sigimik. Hüpoteetilistel õistaimedel oli laminaarne platsentatsioon, millest on edasi arenenud teised tüübid. Süsteemi alguses on selts *Magnoliales*, millest saab alguse kaheksa tüve (joonis 457). Ühekatteliste (*Amentiferae*) rühma, mis on üsna sarnane Kuznetsovi vastava rühmaga, tuletab Tahtadžjan üle seltsi *Hamamelidales*. Erinevalt Bušist ja Kuznetsovist ei seo ta selle rühmaga seltse *Salicales*, *Caryophyllales* ja *Polygonales*. Suurem osa kaheidulehelisi tuletatakse üle seltside *Ranunculales* ja *Dilleniales*. Üheidulehelised kujutavad endast *Nymphaeales* seltsiga ühistest esivanematest tuletatud iseseisvat tüve liilialaadsete sõlmseltsiga.

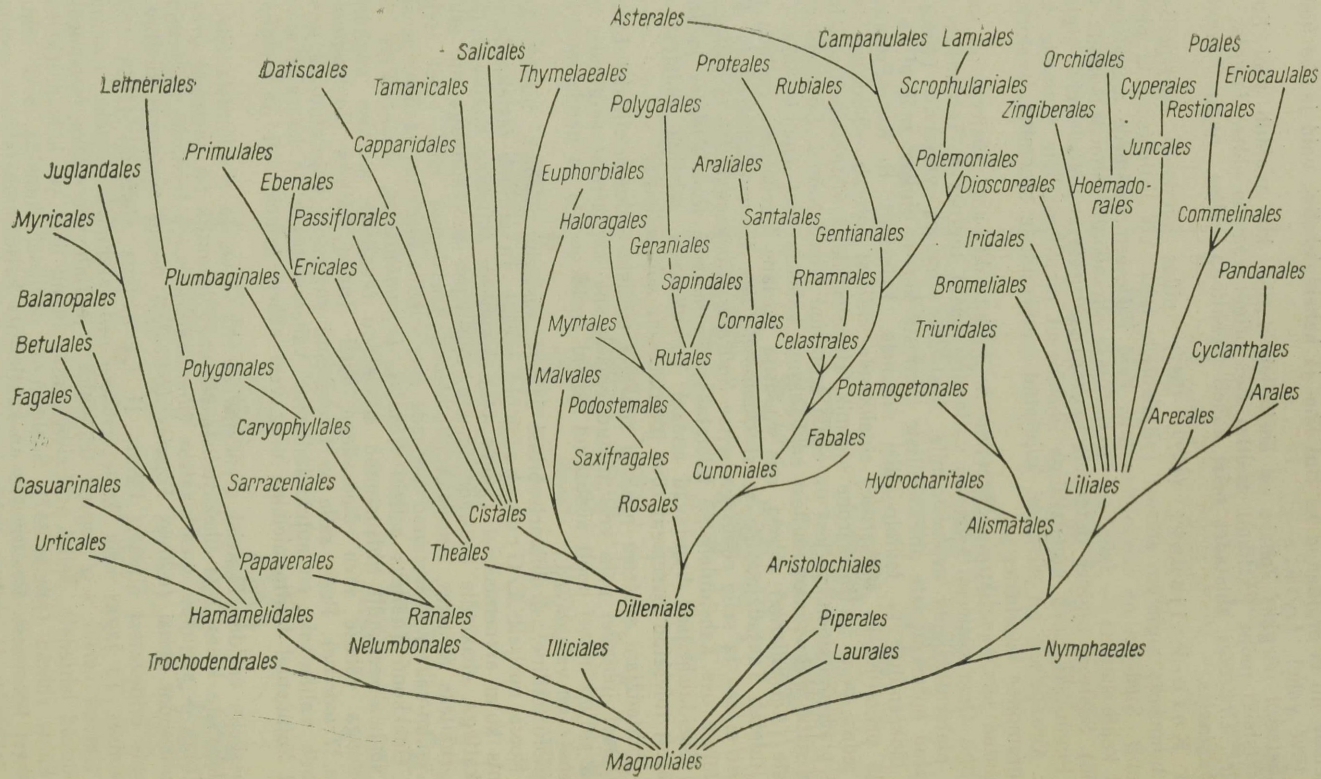
A. Tahtadžjani süsteem põhineb rohketel olulistel fülogeneetilistel tunnustel. Paljudel juhtudel pole veel jõutud emakkonna kujunemist selgitada, mistõttu ka paljud autori poolt püstitatud seltsid (neid on 94) ja nende omavahelised seosed on vaieldavad.

Monofüleetiline, strobilaarteooriast lähtuv süsteem pärineb tuntud Kaukaasia floora uurijalt A. Grossheimilt (1945). Ta eraldab õistaimede evolutsioonis kolm arenemisastet (joonis 446). Esimesse astmesse kuuluvad lahklehise kattega, ebakindla õieosade arvuga, apokarpse emakkonnaga nn. esiõistaimed (näiteks *Ranales*, *Anonales*, *Helobiae*). Tüsistunud teist astet iseloomustab enam-vähem fikseerunud õieosade arv, viietine õieehitus ja ülemine sünkarpne emakkond (näiteks seltsid *Rosales, Leguminosales, Rhoeadales*). Viimasel, spetsialiseerunult lihtsustunud astmel on tavaliselt alumise sünkarpse emakkonnaga vähese arvu õieosadega õied (nagu näiteks *Campanulales*, *Rubiales*, *Tricoccae*). Peale selle on Grossheimi süsteemis kujutatud ka arenemissuundi: valitsevaks on putuktolmlemine, vähemulatuslik on kaasajal sekundaarselt kujunenud tuultolmlemine ning veel vähem esineb vesi- ja isetolmlemist.

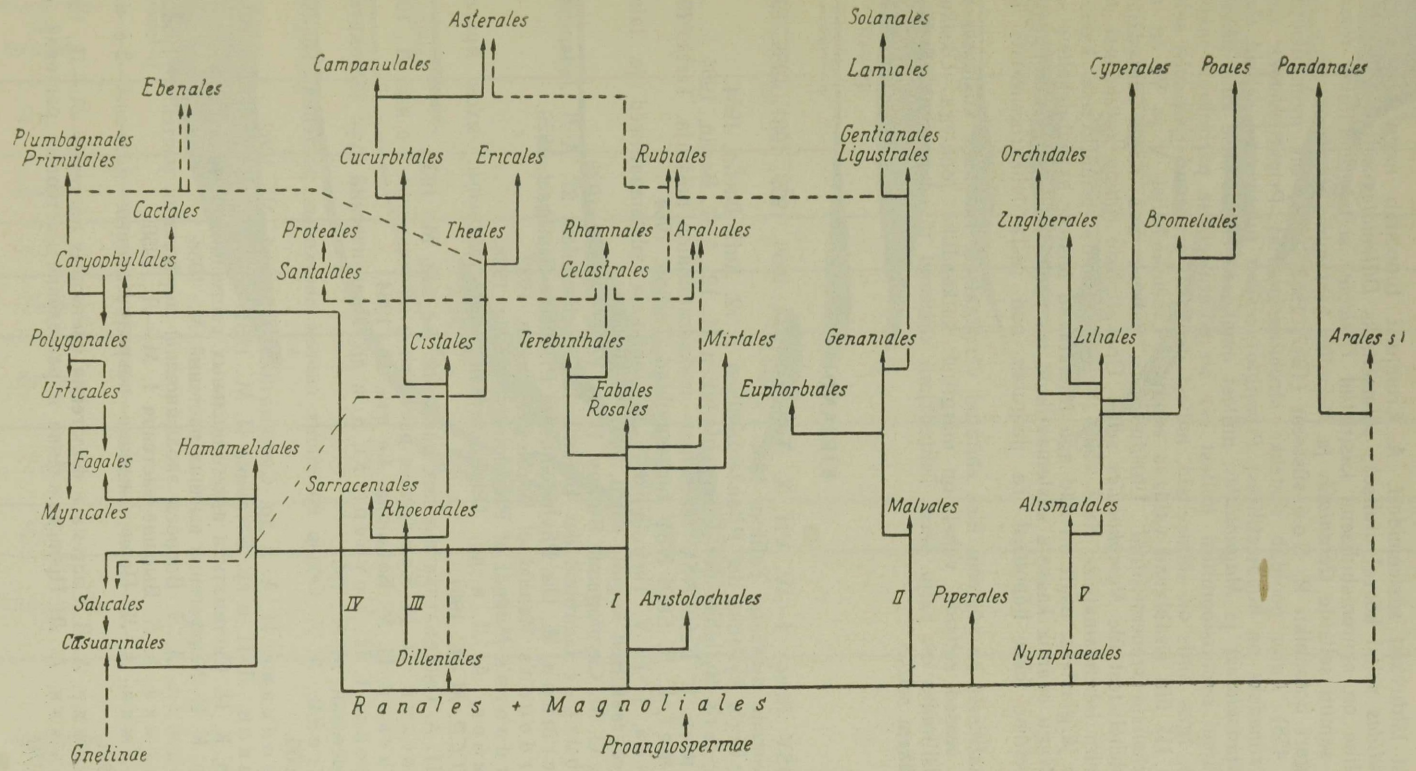
Grossheim eraldab üksteist arenemisrida ehk -tüve, ta ei tunnusta ühe- ja kaheiduleheliste klassi ega ühekatteliste rühma. Ülevaatlik on süsteemi graafiline kujutus — sugupuu «pealtvaates» (joonis 446). Nagu teisteski süsteemides on ka siin mõne seltsi (näiteks *Fagales*, *Urticales*) asetus süsteemis küsitav.

Hoopis erinevatest alustest lähtus H. Lam oma süsteemi (1948, 1950) ülesehitamisel. Ta jagas kõik katteseemnetaimed stahhüspoorseteks (seemnealgmed tekivad vartel, s. o. ürgselt teloomidel) ja füllospoorseteks (seemnealgmed arenevad lehtedel). Sellel printsiibil jagas ta nii ühe- kui kaheidulehelised taimed kahte rühma (joonis 447). Süsteem on põhiliselt kunstlik, sest lähtub kitsalt ühest tunnusest. Positiivseks on kahtlemata katteseemnetaimede seemnealgmete tekkimise ja ehituse kohta kogutud rikkalik faktiline materjal.

Teistest uuematest süsteemidest on tuntuim A. Cronquisti monofüleetiline süsteem (1957), mis ei erine oluliselt teistest kaasaegsetest strobilaar-



Joonis 457. A. Tahtadžjani fülogeneetiline süsteem (1959).



Joonis 458. R. Soó fülogeneetiline süsteem.

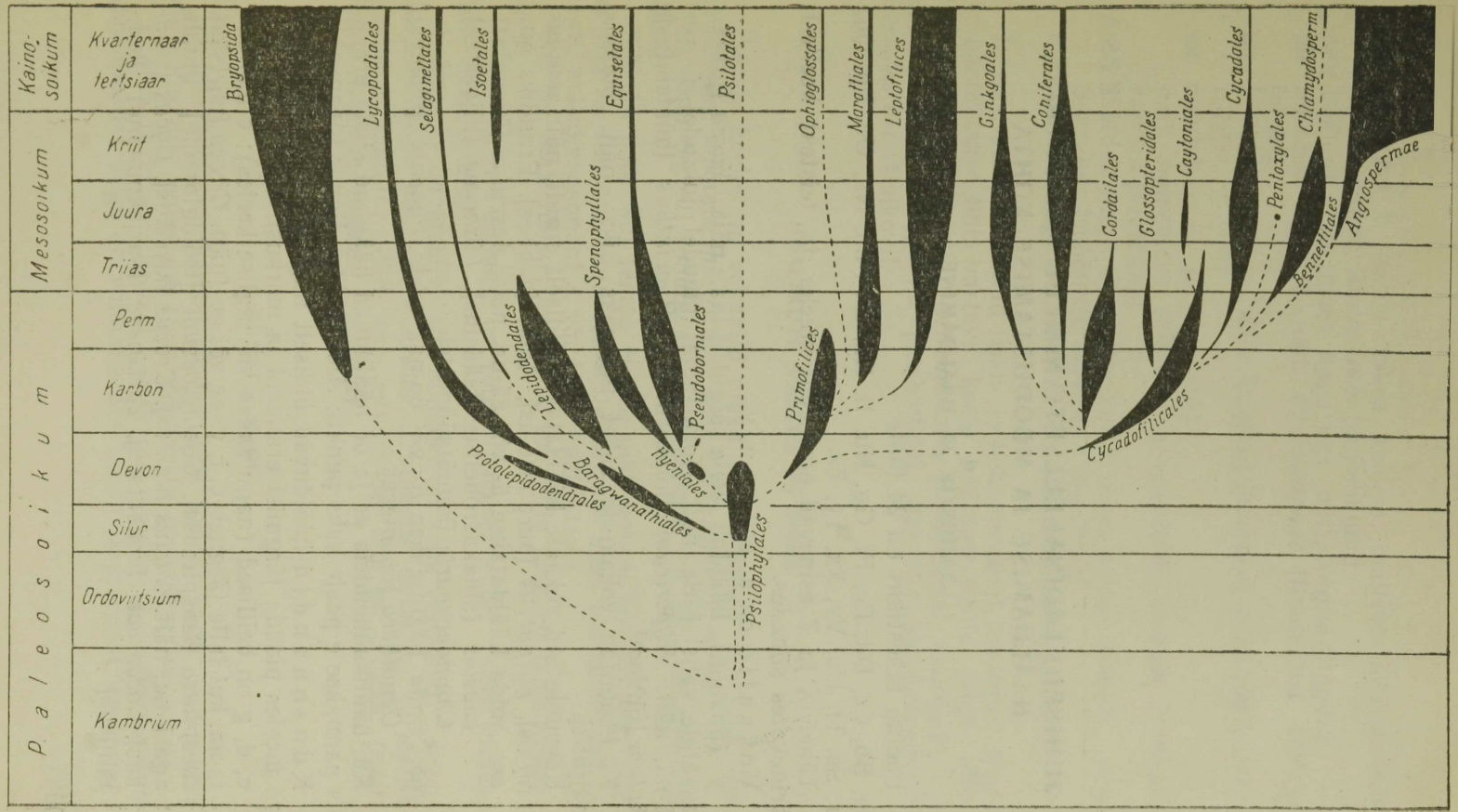
teooriast lähtuvaist süsteemidest. A. Cronquist tunnistab nagu Tahtadžjangi *Ranunculales* seltsi kõrval oluliseks sõlmseltsiks *Dilleniales* seltsi. Väga probleemaatiline on suuremahulisena käsitletud *Urticales* seltsi tuletamine *Rosales* seltsist, samuti seltside *Geraniales* ja *Malvales* asetamine eri tüvedesse.

Ungari botaaniku R. Soó süsteem (1947, 1953, 1961) on monofüleetiline (joonis 458). Autor pooldab õietekke strobilaarteooriat. Primitiivseteks katteseemnetaimedeks on hüpoteetilisest *Proangiospermast* tuletatavad seltsid *Ranales* (*Ranunculales*) ja *Magnoliales*, millest omakorda eraldatakse kuus peaaegu samaväärset evolutsiooniliini, millest osa on polüfüleetilise päritoluga (näiteks IV liin). Igas liinis on sõlmseltsid, millest on edasi arenenud rida teisi seltse; I, II ja III liin sisaldavad valdava enamiku kaheidulehelisi, V ja VI on aga üheidulehelistе arenemisliinid. Üheidulehelisi tuletab Soó nagu Tahtadžjangi kaheidulehelistest üle *Nymphaeales* seltsi. Ühekatteliste rühma kujunemist peab Soó senini lahendamatuks. Neid võib osaliselt pidada primitiivsete kaheidulehelistе järglasteks, osalt on nad aga tuletatavad teistest kaheidulehelistе seltsidest. Nagu enamik kaasaja süstemaatikuid nii pooldab ka Soó liitkroonlehiste polüfüleetilise tekke hüpoteesi. Ta paigutab nad nelja lahkkroonlehiste liini tippu.

Graafiliselt on süsteem üles ehitatud vertikaalsete ridadena, kusjuures oletatavad seosed seltside vahel on märgitud katkendlike joontega. Üksikutes arenemisliinides on palju ühist Tahtadžjani süsteemi tüvedega, kuid Soó'l on palju vähem seltse.

KIRJANDUS

Eesti NSV floora I—IV, VII, X. Tallinn, 1953, 1956, 1959, 1961, 1966, 1969.
Eesti taimede määraja, Tallinn, 1966.
A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien I. 12. Aufl. Berlin, 1954.
A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien II. 12. Aufl. Berlin, 1964.
Laasimer, L. Eesti NSV tähtsamate maksasammalde määraja. Tartu, 1948.
Laasimer, L. jt. Eesti NSV turbasamblad. Tallinn, 1954.
Lippmaa, T. E. V. Tartu Ülikooli Botaanikaaia süstemaatilised ja taimegeograafilised kogud. Tartu, 1937.
Smith, G. M. Cryptogamic Botany II. N. York, London, 1938.
Strasburger Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 27. Aufl. Jena, 1958.
Zimmermann, W. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart, 1959.
Fr. Verdoorn's Manual of Bryology. Hague, 1932.
Fr. Verdoorn's Manual of Pteridology. Hague, 1938.
Абрамова, А. Л. и др. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.-Л., 1961.
Буш, Н. А. Систематика высших растений. 3-е изд. М., 1959.
Жуковский, П. М. Культурные растения и их сородичи. 2-е изд. Л., 1964.
Жуковский, П. М. Ботаника. 4-е изд. М., 1964.
Гордеева, Т. Н., Круберг, Ю. К. и др. Практический курс систематики растений. М.-Л., 1953.
Гроссгейм, А. А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси, 1966.
Комарницкий, Н. А. и др. Систематика растений. М., 1962.
Курсанов, Л. И. и др. Ботаника II. М., 1951.
Мейер, К. И. Систематика архегониальных растений. М., 1947.
Мейер, К. И. Морфогения высших растений. М., 1958.
Тахтаджян, А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. 1954.
Тахтаджян, А. Л. Высшие растения I. М.—Л., 1956.
Тахтаджян, А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. 2-е изд. 1961.
Тахтаджян, А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966.
Тахтаджян, А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.



Joonis 459. Kõrgemate taimede fülogeneesi geokronoloogiline skeem. (A. Tahtadžjani j.)

LISA

JUHISEID LADINAKEELSETE NIMEDE KIRJUTAMISE, HÄÄLDAMISE JA MOODUSTAMISE KOHTA

TÄHESTIK JA HÄÄLDAMINE

Ladina tähestikus on 24 tähte:

Aa, Bb, Cc, Dd, Ee, Ff, Gg, Hh, Ii, Kk, Ll, Mm, Nn, Oo, Pp, Qq, Rr, Ss, Tt, Uu, Vv, Xx, Yy, Zz.

Tähed X ja Z esinevad peamiselt kreeka ja teistest keeltest pärinevates sõnades.

Vokaalid on a, e, i, o, u, y.

y (üpsilon) hääldub sõna algul j-ina, näit. *Yucca* [jukka], vokaalide vahel j-ina, näit. *Hoya* [hoja], muudel juhtudel ü- või üü-na, näit. *Hypericum* [hüpeerikum], *Hyacinthus* [hüatsintus], *phylum* [füülum].

Ka **i** muutub vokaalide vahel tugevaks j-iks: näit. *maialis* [majjalis].

Kõrvuolevaid vokaale häälda takse üldiselt eraldi, näit. *annuus* [annu-us], *purpureus* [purpuure-us], *Abies* [aabi-es]. Erandiks on

ae, mida häälda takse ä- või ää-na, näit. *Aesculus* [ääskulus], *caesius* (sinakasroheline [tsääsius], *Liliaceae* [liliaatseä], *Chamaecyparis* [hamätsüüparis]

oe, mida häälda takse ö- või öö-na, näit. *Phoenix* [föö niks], *Oenothera* [önootera].

Kui häälikuühendeis ae ja oe häälduvad häälikud siiski eraldi, siis pannakse e peale kaks punkti; *Aloë* [aaloe], *Danaë* [daanae].

Konsonandid häälduvad üldiselt nagu eesti keeles; tuleb aga meeles pidada järgmisi erandeid ja märkusi:

c, d, g on helilised (nagu saksa või inglise keeles); **c** häälda tub ts-na, kui talle järgneb e, i, y, ae või oe (näit. *Circea* [tsirtsäa], *caespitosa* [tsäspitoosa], *Coeloglossum* [tsöloglossum], muidu aga k-na, näit. *Cactus* [kaktus], *Crocus* [krookus], *Cycas* [tsüükas], *Coccaceae* [kokaatseä], *coccineus* (sarlakpunane) [koktsiineus]

ch on tugev h (nagu saksa keeles), näiteks *Chelidonium* [helidoonium], *Malachium* [malahhium].
ngu hääldub vokaali ees nagu ngv, näit. *lingua* [lingva].
ph hääldub nagu f, näit. *Philadelphus* [filadelfus], *Ophrys* [ofrüs].
qu hääldub nagu kv, näit. *Quercus* [kverkus], *aquatilis* [akvaatilis].
su muutub a, ae ja e ees sv-ks:
näit. *suaveolens* (lõhnav) [svaveolens], *Suaeda* [sväädа], *suecica* [sveetsika].
sch hääldub nagu sh (mitte kui š, nagu saksa keeles), näit. *Schoenus* [shöönus], *moschata* [moshata].
z hääldub nagu dz, näit. *Zamia* [dzaamia], Zea [dzea].

Teistest keeltest tulnud isiku- ja kohanimedest tuletatud nimesid hääldatakse tihti vastava keele hääldusreeglite järgi, näit. *Saintpaulia* [sentpoolia], *Scheuchzeria* [šoihtseeria], *mandschurica* [mandžuurika], *Mougeotia* [mužootsia], *Agrostis syreistschikovii* [agrostis sõreištšikovi].

HÄÄLIKUTE VÄLTUS JA RÕHK

Ladina keeles on vokaalid pikad või lühikesed. Nii pikki kui ka lühikesi vokaale märgitakse ühekordse tähega.

Et sõna õigesti rõhutada, peab teadma, kas silp on pikk või lühike.

Silp on pikk, kui temas esineb pikk vokaal või diftong. Silp on pikk ka siis, kui tema vokaalile järgneb kaks või enam konsonanti, kaksikkonsonant x või jj-na hääldatav i.

Silp on alati lühike, kui tema vokaalile järgneb teine vokaal või h.

Kahesilbilistel sõnadel on rõhk esimesel silbil (näit *Malus*, *Beta*, *Acer*, *Arum*).

Kolme- ja enamasilbilistel sõnadel on rõhk eelviimasel silbil, kui see silp on pikk (näit. *Arales, Crataegus, Malaxis*), ja lõpust arvates kolmandal silbil, kui eelviimane silp on lühike (näit. *Abies*, *Araceae*, *Betula*, *Lonicera*).

SÕNADE SUGU

Ladina keele nimisõnad võivad olla kolme sugu: meessugu (*masculinum*), naissugu (*femininum*) ja kesksugu (*neutrum*).

Ladina ja kreeka keelest pärinevate sõnade (ja latiniseeritud taimenimede) sugu on võimalik ära tunda järgmistest lõppudest:

meessugu	naissugu	kesksugu
-us (lad.)	-a (lad)	-um (lad.)
-er (lad.)	-us (lad. puu nimedel)	-on (kr.)
-os (kr.)	-e (kr.)	-ma (kr.)

TAIMEDE PEREKONNANIMED JA NENDE MOODUSTAMINE

Perekonnanimesid vaadeldakse kui nimisõnu (substantiive), ka siis, kui nad on tekkinud omadussõnadest. Perekonnanimi kirjutatakse alati suure algustähega.

Perekonnanime sugu määrab järgneva liigiepiteedi soolõpu. Kui perekonnanime sugu pole reeglipäraselt kindlaks tehtav, määrab selle esimene autoritest, kes lisab liigi epiteedi. Näit. *Manihot* on naissooline nimi, sest esimesena kirjeldatud liik sai naissoo lõpu (*Manihot gossypiifolia*).

Enamikus on taimede perekonnanimed pärit ladina või kreeka keelest. Hiljem moodustatud nimed pärinevad ka teistest keeltest, kuid on latiniseeritud lõpuga ja neid käsitletakse grammatiliselt kui ladinakeelseid.

Päritolult ja tuletusviisilt võib eristada järgmisi tähtsamaid perekonnanimetüüpe:

1) vana-kreeka taimenimed, näit. *Rhododendron* («roosipuu»);
2) ladinakeelsed taimenimed, näit. *Alnus*, *Larix*;
3) algselt omadussõnad, näit. *Adenophora* (kr. «näärmeid kandev»), *Gypsophila* (kr. «kipsi armastav»);
4) mütoloogilistest nimedest tuletatud, näit. *Artemisia* (*Artemis* — kr. jahi jumalanna, kes kaitses sünnitajaid), *Dryas* (drüaad — puu-nümf kr. mütoloogias);
5) välisilmet, omadusi või kasutusviisi kirjeldav kreeka- või ladinakeelne liitsõna, näit. *Aristolochia* (kr. *aristos* = väga hästi, *lochos* = sünnitamine), *Aquilegia* (lad. *aqua* = vesi, *legere* = koguma; karikataoliste õiekattelehtede tõttu), *Claviceps* (lad. *clava* = nui, *-ceps* = -pealmine);
6) kohanimedest tuletatud, näit. *Araucaria* (Arauco provintsist Tšiilis), *Nepeta* (kohanimest Nepete Itaalias);
7) mitmesuguste rahvaste taimenimed:
Ananas (indiaani keelest), *Oryza* (india-araabia päritoluga);
8) teadlaste (harvem muude isikute) perekonnanimedest tuletatud nimed, näit. *Linnaea*, *Dahlia*, *Victoria*;

9) anagrammid (nime tähtede või silpide ümberpaigutamise teel saadud uued nimevormid), näit. *Lobivia* (Boliivia nimest);
10) mingisuguse tähenduseta tehissõnad, näit. *Rhoeo*.

Teadlaste nimedest taimede (alati naissooliste) perekonnanimede tuletamine toimub peamiselt järgmiste lõppude abil:

Isikunime lõpp	Lisatav taimenime lõpp	Näide
-a	lõputu	Vigna
	-ea	Collaea
	harvem -nia	Gazania
muu vokaal	-a	Bungea, Puccinia
-er	-a	Goodyera, Lonicera
	harvem -ia	Koeleria
-el	-a	Veigela
-us	-us asemel -a;	Linnaea, Matthiola
-os	-os asemel -a	Nicandra
muu konsonant	-ia	Magnolia, Maackia Vriesia, Ruppia

TAIMENIMEDE LIIGIEPITEETIDE MOODUSTAMINE

Taime liiginimi koosneb teatavasti perekonnanimest ja liigiepiteedist, viimane on ladina keeles alati järel (eesti või saksa keeles — perekonnanime ees); näiteks *Sambucus n i g r a* — m u s t leeder.

Liigiepiteet kirjutatakse nomenklatuurikoodeksi soovituse kohaselt väikese algustähega; siiski kasutatakse mõnikord veel endisel viisil suurt algustähte isikunimedest tuletatud epiteetidel, näit. *Pleurozium Schreberi*.

Grammatiliselt on liigiepiteedid enamikus omadussõnad, mille sugu oleneb perekonnanime soost. Tähtsamad soolõpud on järgmised (sulgudes näited):

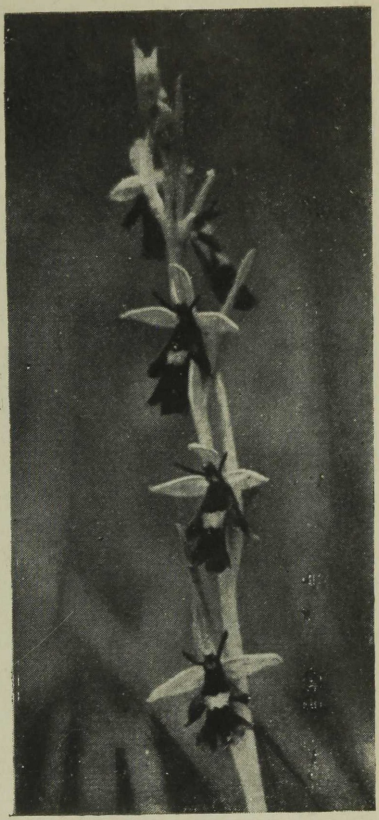
meessugu	naissugu	kesksugu
-us (albus=valge)	-a (alba)	-um (album)
-er (niger=must)	-a (nigra)	-um (nigrum)
-er (silvester=metsa)	-is (silvestris)	-e (silvestre)
-is (viridis=roheline)	-is (viridis)	-e (viride)
-or (minor=väike)	-or (minor)	-us (minus)

Soo erinevusteta on omadussõnad lõpuga -as, -oides, -ys, -on, -x, näit. *platanoides* (= plataanitaoline), *praecox* (= varane), ja oleviku kesksõnad lõpuga -ns (-ens), näit. *nutans* (= kummarduv, longus), *scandens* (= roniv).

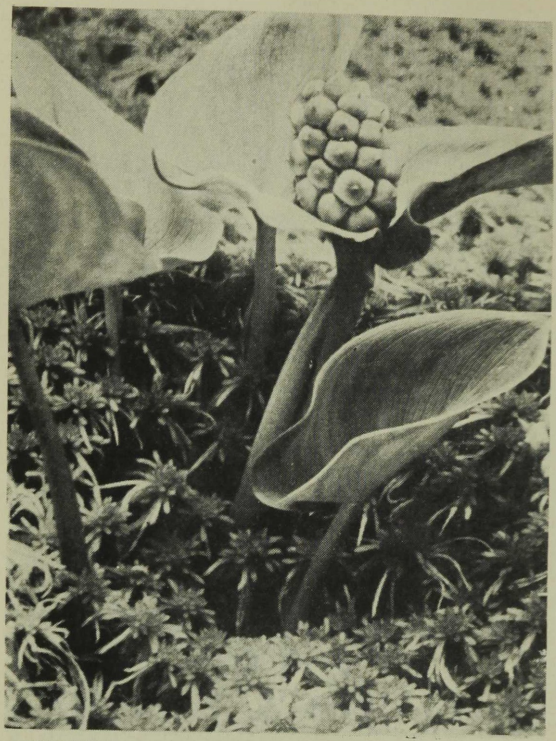
Päritolult ja tähenduselt on liigiepiteete võimalik rühmitada järgmiselt:

1) omadussõnad, mis iseloomustavad kuju, suurust, värvust, esinemisaega, eluiga, näit. *stellaris* (= tähtjas), *autumnalis* (= sügisene), *annuus* (= üheaastane);
2) omadussõnad, mis näitavad kasvukohta, näit. *palustris* (soo-), *silvaticus* (metsa-), *pratensis* (aru-, niidu-), *arvensis* (põllu-) jne.;
3) omadussõnad, mis näitavad geograafilist päritolu, näit. *europaeus* (euroopa), *estonicus* (eesti), *sibiricus* (siberi), *arcticus* (arktiline) jt.;
4) endised perekonnanimed, mis on muudetud hiljem liigiepiteetideks, näit. *Cichorium intybus*, *Liriodendron tulipifera* (varemalt kirjutati ka neid suure algustähega; nad säilitavad oma esialgse soo ja soolõpp ei tarvitse ühilduda perekonnanimega);
5) omadussõnad, mis näitavad sarnasust mõne teise perekonnaga, näit. *Anemone ranunculoides* (= tulikataoline ülane, s. o. kollane ülane);
6) teistest keeltest ülevõetud nimed, näit. *Diospyros kaki* (jaapani keelest), *Salsola kali* (araabia keelest, «tuhk»);
7) teadlaste ja teiste isikute nimed; nende epiteetide tuletusviisidest ja lõppudest annab ülevaate järgnev tabel.





2. Valge tolmpea (*Cephalanthera longifolia*). (F. Jüssi foto.)
3. Kärbesõis (*Ophrys insectifera*). (F. Jüssi foto.)





1. Viljuv soovõhk (*Calla palustris*). (V. Masingu foto.)

2. *Eminium lehmanni* (sug. *Araceae*). (L. Pootsi foto.)

Grammatiline vorm	Tuletusviis	Näiteid
Omadussõnalised tuletised (lõpp oleneb eelneva perekonnanime soolõpust)	Konsonantlõpulised isikunimed: lõpp -ianus, -iana, -ianum	*Carex davalliana*
	Vokaallõpulised või lõpuga -er (samuti latiniseeritud us-lõpulised): lõpp -anus, -ana, -anum	*Malus pallasiana* *Salix starkeana* *Dryopteris linnaeana*
Nimisõnad omastavas käändes (lõpp ei olene eelneva perekonna nime soolõpust)	Konsonantlõpulised isikunimed: lõpp -ii	*Alyssum gmelinii* *Prunus maackii*
	Vokaallõpulised või lõpuga -er: lõpp -i	*Carex mackenziei* *Pleurozium schreberi*
	Latiniseeritud us-lõpulised nimed omandavad selle asemel lõpu -i, -ius-lõpulised -ii a-lõpulised naisenimed lõpu -ae	*Scirpus tabernaemontani* *Gentiana clusii* *Dianthus eugeniae*

KIRJANDUS

Schubert, R., Wagner, G. Botanische Pflanzennamen und Fachwörter. Neumann-Verlag. Radebeul 1965.

Справочное пособие по систематике высших растений. Изд. АН СССР. М.-Л. I — 1954, II — 1957.

REGISTER

1. EESTIKEELSETE MÕISTETE JA TAIMENIMEDE REGISTER[1]

aaloe 628
aaronikepp 664
abuutilon 523
adoonis, kevad- 469
aeduba 495
agaav 628
agaavilised 628
ahvileivapuu 526
aiva 482
akaatsia 491
— araabia 491, 492 *
— hõbe- 491
— kollane 494
— siid- 491
— vaige 494
akakapsas 543
akantohüfiid 148 *
akantoliimon 600
— alatau 600 *
akantus 554
akantuselised 554
akažuu 504, 504 *
akineet 224
akrogüünne (sammal) 316
akrokarpne „ 329
aktiniidia, südajas 582
aktiniidialised 582
aktinomükoos 59
aktinomütseel 59
alamhõimkond 29
alamklass 29
alamliik 27, 29
alamperekond 29
alamselts 29
alamsugukond 29
alang-alang 659
albitsia, lenkorani 491
aldrovanda 488
aleksandrilehed 492
algeosla 103
algrohevetikad 225, 230
algsinivetikad 202
algsõnajalg 381
algsõnajalalaadsed 381, 382 *
algsõnajalalised 381
algtuumalised 60
alkanna 542
allikarohi 592
alpikann 599
alpiroos 584
alraun 546
aluskõrreline 644
alusrakk 139, 139 *
alõtša 482
amanitiin 161
amarüllilised 628
ambrapuu 475
amfigaster 310
amfiteetsium 287
amõboidsus 75
amüloid 327, 328*
amüloidsus 135
anakard, lääne 504
anakardilised 504
anakrogüünne (sammal) 313
ananass 641, 641 *
androgünofoor 558
androspoor 239
androsporangium 239
angervarrelised 538
angervars 538
angiokarpne (viljakeha) 163
angiopteris 390
aniisipuu, täht- 463
aniisipuulised 463
annoona 461
annoonalised 461
annulus 381, 393
anteridiofoor 310, 311 *
anteriid 83, 103, 239, 262 *, 304, 306 *, 330 *, 331 *

[1] Tähekesega varustatud leheküljenumbrid viitavad joonistele tekstis.

anteriidikandja 309 *, 310
anteriidirakk 365, 426, 426 *
anterosoid 83
antibiootikum 117
antood 515
antraknoos 181
antuurium 664
antšar 605
— mürgine 605
apelsin 503
aplanospoor 71 *, 71, 218, 224
apofüüs 333, 440
apospoo'ia 307, 336
apoteetsium 106, 106 *, 129, 130, 285
— lekanoraalne 287, 287 *
— letsideaalne 287, 287 *
apoteetsiumistrooma 129, 131 *, 132 *
appendiks 139
aprikoosipuu, harilik 484
araabia kummi 491
araalia, mandžuuria 510
araalialaadsed 510
araalialised 510
arahhis 497
araukaaria 432; VIII, 1
— brasiilia 431 *
— tšiili 432
araukaarialised 431
arbuus 570
— söögi- 570
arengapalm 664
areool 592, 593 *
arhegoniofoor 310
arhegoon 304, 304 *, 310, 311 *, 318 *, 320 *, 330, 331
— kaelaosa 320 *
— mõhuosa 320 *
arhegoniaadid 303
arhegoonikandja 309 *, 310, 311 *
arhikarp 140
arill 5, 435, 460 *
arogenees 674
arokemoos 674
aromorfoos 674
aroruut 633
artišokk, harilik 579
— hispaania 579
aruhein 652
— harilik 643
— lamba- 643
— punane 653 *
aruheinalised 652
arundo 650
asalea 584
askleep'as 538
askogeenne hüüf 104 *, 105
— rakk 140
askogoon 103, 289, 290 *
askohütoos 181
askokarp 103
askospoor 103, 105, 123 *, 124 *, 138 *, 139 *
askostaadium 103, 113
askostrooma 140
askus 72, 105, 105 *, 124
— inoperkulaatne 129
— operkulaatne 129, 135, 136 *
asolla 408
asollalised 406, 408
aspar 628
— harilik 627 *
— sulg- 628
asparilised 628
aspergilloos 116
asporogeenne pärm 109
assimilaator 310, 328, 329 *
assimilaatorharu 271
astelpaju 499
astelpõõsas, tervelehine 505
astelpõõsalised 505
asteltürn 508
aster 577
astrilaadsed 572
atservul 103, 130, 181
asügospoor 100
asotobakter 279
avokaado pirn 463
auksilaarrakk 267, 268
auksospoor 211
autospoor 224, 232 *
autotroofne 35
autöötsia 174

bahtšakultuur 569
baklažaan 546
bakter 37, 39 *, 48, 48 *
— ammonifitseeriv 54
— denitrifitseeriv 54
— mügar- 54
— piimhappe- 59
— soole- 43*
bakteriofaag 42 *
bakterioklorofüll 56
bakterioos 54
balsamiin 529
bambus 646, 650
bambuselised 650
banaan 631
— kiu- 631
banaanilised 631
baobab 526
basaalkeha 226, 227 *
basidiokarp 143
basidiospoor 144, 144 *, 147 *
basiid 72, 143, 144 *, 148 *, 168 *
basiilik, vürts- 545
bataat 540

batsill 51
— heina 51 *, 57
beetel 474
begoonia 567, 568 *
begoonialised 567
belladonna, must 547
bennetiidid 412
bennetiidilaadsed 421
bignoonialised 553
biokeemiline evolutsioon 35
bioluminestsents 160
biosüstemaatika 24
biotüüp 176
blastospoor 69, 70, 107
blefaroplast 79
bctulismi tekitaja 59
brasiilpuit 492
bromeelialised 640, 640 *
brosimum, piim- 605
brutselloosi tekitaja 59
bulb 633
Bulleri fenomen 173
bömeeria 607

daalia 577
datlipalm 661, 663
— harilik 663
dendrogramm 684
dendrohüfiid 148 *
dermatomükoos 113, 185
desmidieed 245
destruktiivmädanik 151
despetsialisatsioon 676
diagnoos 30
diafragma (ränivetikatel) 209, 210 *
dikaarüofaas 106, 145
dikaarüon 104 *, 105, 145, 145 *
diksoonia 399
diksoonialised 399
diktamnus 502
dilleenia 473
dilleenialaadsed 473
dilleenialised 473
dimorfism (lehtede) 381
— (zoospooride) 91
dioskoorealised 629
diospüür, eebeni- 601
— harilik 601
diploidne (faas) 68, 106, 303
diplokokk 49
divergents 670
draakonipuu 628
drüüas 478
durian 526
düsenteeria tekitaja 59
džuut 525

ebaakaatsia 494
ebajahukaste 96
ebajahukastelaadsed 95
ebajahukastelised 95, 96 *
ebajalg 320 *, 322
ebajasmiin 486
ebakeerdlehikud 381, 386
ebaküpress 446
— lawsoni 446
ebalehis 435
ebalimaseened 76
ebanahkis, lilla 149
ebaokaspuud 412, 448
ebaraaf 214
ebasept 209, 210 *
ebatsuuga 437
— rohekas 437, 437 *
ebatuletael 157
ebavahesein (hüüfil) 87
ebemed 157, 157 *
eebenipuit, ameerika 497
— must 601
eebenipuulaadsed 600
eedelveis 578
eefeu 511
eelleht 346
— emas- 346, 411
— isas- 346, 412
eelniit 303, 304 *, 311, 335, 335 *
— sekundaarne 322, 327
eeltuumalised 37
efedra 448
— harilik 449, 449 *; VII, 1
efedralaadsed 448
efedralised 448
efedriin 450
ehitustüüp 193, 194 *, 196 *
— amöboidne 75, 193
— heterotrihhaalne 195
— kokkoidne 195
— monaadne 193
— mõikjas 196
— niitjas 195
— palmelloidne 195
— plaatjas 195
— sifonaalne 196
ehmik 327, 340
— lood- 340
— niidu- 340
— tüve- 340
ehmikulised 340
eksoperiid 163
eksospoor 200, 201 *
eksospoorium 344
eksostoom 334, 335 *
ekstsiipulum 129
ektoparasiit 118
elateer 307, 311, 312 *, 378, 379 *
elatofoor 313
elementaarkeha 38
elupuu 446

elupuu, harilik 446
elutsükkel 36
emajuur 535
— kollane 536 *
— sinine 536, 536*
— südame- 536
emajuurelaadsed 535
emajuurelised 535
emanõges 543
enatsioon 348
endobiont 84
endoparasiit 80
endoparasito-saprofütismi teooria 279
endoperiid 163
endosperm, primaarne 412
— sekundaarne 455
endospoor 51, 200
endospoorium 344
endostoom 334, 335 *
endosüntsüanoos 249
enelas 478
enelalised 478
entsüsteerumine 83
eoskand 143
eoskott 105, 319, 320 *, 322, 333 *
eoskuhi 381
eoskupar 304
eosla 344
eoslaager 181
eoslava 105, 129
eoslavakandja 146
eoslehekesed 157
eospea 354
eostaimed 21
eostõgi 144
epakriselised 586
epibasiid 148
epibiont 84
epifragma 166, 334
epifülne 281
epifüüt(ne) 141, 281
epigeiline (viljakeha) 129
epiksüül(ne) 281
epiliit(ne) 281
epiteetsium 286, 286 *
ergotamiin 127
ergotism 127
ergotoksiin 127
erieoseline (sõnajalgtaim) 344
erika 585
— soo- 585
eriokaulonilised 641, 641 *
eriviburvetikad 215
eriviburvetiktaimed 215, 216 *, 217 *
erüsiid 563
esikeerdlehikud 381
esitallus 281, 295
esiviburseened 83, 89
esparto 652
etsiid 174
etsiospoor 174
etsium 173*, 174
euantiumi teooria 455
euantostrobil 456, 456 *
eukalüpt 498
— sinine 498
eukarpus 84
eurootsialaadsed 112

faag 41, 43 *
falloidiin 161
feerula 516
fernambukipuit 492
fialiid 115 *, 116
fibrill 283
fiikus 604
filodendron 665
fistaška 504
flamingolill 664
floks 541
florideetärklis 267
forsüütia 534
fotosüntees 35
fototaksis, negatiivne 79
— positiivne 79
fragmobasiid 146
fukosaan 258
fuksia 499
fumagilliin 116
funiikel 166
fusarioos 186
fükobiliin 198
fükobiont 277
fükoerütriin 198, 266
fükokrüsiin 205
fükoksantiin 258
fükotsüaan 198
fükoriisa 501
füleem 669
fülloid 316, 348
füllospoorne (taim) 695
fülogeenia 668
fülogenees 668, 684
— hargnev 672 *
— järjestikuline 672, 672 *
— retikulaatne 673
— suktsessiooniline 672
— võrkjas 673, 672 *
fülogeneetika 668
füsioloogiline rass 176
füsood 258
fütopatogeensus 155
füüsal 548
— harilik 547 *

galgant 632
gametangium 104 *, 258
gametangiogaamia 82

gametofaas 259, 303
gametofoor 303
gametofüüt 303, 304 *, 345 *
— emas- 411
— isas- 411, 420 *
gametotallus 87
geneetiline informatsioon 36
genofond 26
geograafiline rass 26
gesneerialised 553
giberelliin 126
gladiool 631
glediitšia 492
— kolmeastlaline 492
gleeba 163
gleebakamber 165
gleiheenialised 397
glohiid 592, 593 *
gloksiinia 553
glöotsüst 226
gonidiaalkiht 283 *, 284
goniid 180 *, 183 * 277
goniidikandja 183
gonimoblastne niit 268 *, 269
gonokokk 59
graamnegatiivsus 50
graampositiivsus 50
graamreaktiivsus 50
granaadipuu 500 *
— harilik 499
granaadipuulised 499
granaatõunapuu 499
granatiin 499
greipfruut 503
grenadill 567
grenadillipuit 497
griseofulviin 117
guajakipuit 530
gutapertšipuu 600
gümnokarpsus 106, 146
günandria 239
günofoor 558
günosteegium 538, 539 *

haab 616
— hõbe- 617
habesamblik 282, 285, 286 *, 298
— kahar 298
— pikk 298
habesamblikulised 298
hadromükoos 123, 184
hadroomitupp 327
halikhallitus 184
haisupuulised 526
hallikulaadsed 182, 183 *
hallikulised 184
hallitus 114
hallmädanik, porgandi- 181
hallsamblik 297
hallsamblik, harilik 291
hammaslehik, kollane 159
hanemalts 590
— peajas 591
— valge 590 *, 590
hanevits 585
hanijalg 480
haploidne (faas), 68, 303
hapuõun 461
harakkuljus 520
haraklatv, hallikas 563
harakputk, mets- 515
harik, rohekas 153
harikulised 152
harjas 333, 333 *
harjastiksikulised 134
hašiš 606
haustor 68 *, 311, 312 *
havisaba 628
heinik 161
— hobu- 161
— triibuline 161
heinikulised 160
heinputk 515
helekottseenelaadsed 124
helekottseenelised 125
helelaiksus 181
heliotroop 542
hellik 330 *, 338
hellikulaadsed 338
hellikulised 338
helmekaktus 593, 595
helmintosporioos 186
helotism 279
helvellahape 137
helvik 307, 309 *, 311 *, 312, 312 *
helvikulaadsed 308, 309
helvikulised 312
hematokroom 223
hemiangiokarpsus 106, 146
hemiautospoor 215
henna 497
hernes 495
— aed- 495
— hall 495
— harilik 495
— ilu- 495
— lest- 495
— poetus- 495
— suhkru- 495
— söögi- 495
— sööda- 495
hesperiid 503
heterobatmia 681
heterokarpia 575
heteromorfne (faas) 225, 259
heterospoorne (sõnajalgtaim) 344, 345 *
heterotallism 75
heterotroofsus 35, 67

heterotsüst 200, 203 *
heterõõtsia 174
heterotallism 90
hevea 530, 533
— brasiilia 533
hibisk 523
hiibapuu 446
hiidkupar, lehitu 329, 336
hiidkupralaadsed 336
hiidkupralised 336
hiidmuna 165
hiina pähkel 497
hiina roos 523
hiina seen 110
hiina õun 503
hiirehernes 494
— harilik 494
hiirekõrv 559, 561 *, 563
hiiresaba 468
hiissamblalised 339
hiissammal 339
hirsilised 657
hirss 648
— harilik 651 *, 657
hirvepähkel 129, 139
hirvepähklilised 139
hobukastan, harilik 505
hobukastanilised 505
holobasiid 146
holokarpsus 84
homoloogiline rida 679
homospoorne (sõnajalgtaim) 344, 345 *
homotallism 90
hormogoon 200
hortensia, aed- 486
hoveenia, magus 508
humal 606
hundihammas 494
— liiv- 494
hundinui 667
— ahtalehine 668
— laialehine 668, 668 *
hundinuialised 667
hundipiim 79
hunditubakas 580
hundiuba 493
hurmaa 601
huulhein 488
— pikalehine 488
— ümaralehine 487, 488
huulheinalised 488
huulõielised 542, 544 *
hõbelehisus, viljapuude 149
hõbepuu, läikiv 499
hõbepuulised 499
hõimkond 29
hõlmikpuu 423, 425, 426 *
hõlmikpuulaadsed 423
hõlmikpuulised 423
hõredapuhmikuline (kõrreline) 643, 644 *
härghein 551, 552
— harilik 551
härjasilm 577
härmik 327, 337
hüaloderm 320, 321, 321 *
hüalotsüst 320 *, 320
hüatsint 628
hüdroid 327, 328 *
hüdrotaksis, positiivne 79
hüfiid 147, 148 *
hümeenium 286 *, 287, 287 *, 105, 129
hümeniaalgoniid 287
hümenofoor 146, 157*
hüpantium 497, 498 *
hüpnospoor 233
hüpnosügoot 233
hüpobasiid 148
hüpodermaalväät 327, 328 *
hüpofüüs 333
hüpogeiline (viljakeha) 100
hüpotallus 285
hüpoteetsium 129, 286, 286 *, 287
hüsteroteetsium 129
hüüf 68, 68 *, 102 *
— diploidne 68
— haploidne 68, 105
hüüfbakter 57 *
hüüfbakterilised 57
hüüfikehake 101
hüüvik, kollane 134

idioadaptatsioon 674
idioandria 239
idu 346
idumõik 171
idusamblik 278 *
igihali 538
ihnlehikulaadsed 412, 423
iileks 505
iiris 631
iisop 545
ikkesvetikad 243, 243 *, 246 *, 247 *,
ikosaeeder 40
imar 404
— kivi- 404
imaralised 403
imelill 592
imelillelised 592
imikas, harilik 177, 542
iminõges, valge 543
iminõgeselaadsed 539
indigo 497
induusium 392
ingver 632
ingverilaadsed 631
ingverilised 632
inkubatsiooniperiood 94

inoperkulaatne (ketasseen) 129
ipekakuanja 518
isiid 291, 292*
isoandria 239
isogaamia 224
isomorfne (faas) 225, 253
isospoorne (sõnajalgtaim) 344
ivan-tšai 499

jaanikõdrad 492
jaanileivapuu 492
jaapani mahagon 508
jahukaste, karusmarja- 120
jahukastelaadsed 118
jahukastelised 118*, 119*
jakaranda 553
jakulaator 554
jalakas 607
jalakalised 607
jalakasurm 123, 186
jalapavaik 540
jalg 157, 157*
jalgleht, kilpjas 464, 465*
jalgsamblik 288*, 294
— roheline 294
jalgsamblikulaadsed 294
jalgsamblikulised 294
jamss 629
jasmiin 534
jooksjarohi
jugapuu, harilik 433
jugapuulised 433
jumikas 577, 578
— aru- 588
— põld- 588
jusshein 646, 657
juudavaik 516
juudikirss 548
juulikreek 482
juurekandja 362
juurepess 156
juurepähkel 165
juurjalgsed 76
juusseened 102
jõgitakjas 666
— liht- 666
— ujuv 666
jõgitakjalised 666
jõhvikas 583
— harilik 585
— suur 585
jõhvsamblalised 339
jõhvsammal, lood- 339
jänesekapsas 527*, 528
jänesekapsalised 528
jänesekõrv 515
jänesekäpp, alpi 578
jänesesalat 580
jürilill, aas- 561
— mõru 561

kaalikas 562
— õli- 562
kaartsamblik 295
— harilik 295; III, 1
kaas (ränivetikatel) 209
kaas (sammaldel) 320*, 333*
kabatšokk 570
kadakas 446
— harilik 446, 447*
— kasaka- 448
— sabiina 448
— virgiinia 447
kaderohulised 597
kaer 648, 649, 654,
— harilik 651*, 654
— must 654
— tuule- 654
kaeralised 652
kaerand 654
kaetisrohi 545
kaheidulehelised 458
kahetolmukalised 20
kail 583
— soo- 585
kaisel 638
— järve- 638, 639*
kakaopuu 526, 526*
kakiploomipuu 601
kaksikhambalaadsed 339
kaksikhambalised 339
kaksikhammas, harilik 339
— lainjas 337*, 339
kaksiktiibviljalised 582
kaksiktuum 72, 105
kaktuselised 592
kalaadium 664
kalabaši muskaat 461
kalamiidilaadsed 374
kalamiidilised 377
kalamiit 377
kalasabapalm 664
kalebassipuu 553
kalla 665
kalligoonum 602
kalmus, harilik 665
kalüptra 312, 316, 322*
kamar 552
kamberseened 140
kameelia 582
kampešipuit 492
kampripuu 463
kanada palsam 437
kanarbik 583
— harilik 585
kanarbikulaadsed 582
kanarbikulised 583

kandeos 144
kandiomükoos 184
kandsamblikud 293, 299
kandseened 74, 143
kaneelipuu 462*, 463
kaneelõun 461
kanep, harilik 605, 605*
— india 606
— manilla 631
kanephibisk 523
kanepilised 605
kanna 632*, 633
kannalised 633
kannatuslill 567
kannatuslillelised 567
kannike 566
— aas- 566
— aed- 566
— ime- 566
— koer- 566
— kolmevärviline 566
— põld- 566
kannikeselised 566
kannpõõsas 564*
kanntaimelised 564
kapilliitsium 79
kapokipuu 526
kaporje tee 499
kappar, torkav 557*, 558
kapparilised 558
kapsas 562
— aspar- 562
— brüsseli 562
— leht- 562
— lill- 562
— nui- 562
— pea- 562
— — kähar 562
— — valge 562
— roos- 562
— savoja 562
— spargel 562
— sööda- 562
kapsasrohi 562
— must 563
— sarepta 562
kapsel 37, 49
kapsiid 39
kapsomeer 40, 40*
kaputsiinikress 528
karantiinhaigus 86
kardamom 632
kardemon 632
kardhein 471
— räni- 471
kardheinalised 471
karelehelised 541, 541*
karerohevetikad 225, 241
karevetikas 241*
karikakar 573*
— kollane 577
— valge 577
— vääris- 579
karinaalkanal 378, 379*
kariksamblalised 318
kariksammal, harilik 318*, 319
karikseenelised 136
karnauba palm 664
karpogeenne rakk 140
karpogoon 267, 268*
karpospoor 268*
karposporofaas 268
kartul 546
kartuli-süvikkärn 81
kartulivähk 86
karukeel 177, 542
karukell, -aas IX, 3
karumustikas 547, 549
karuohakas 578
karuputk 515
karusammal 325, 327, 336
— harilik 325, 329*, 336, 337*
— palu- 336
— raba- 336
karusamblalaadsed 336
karusamblalised 336
karuskeralised 123
karusmari 486
karuspalm 661, 664
karusõrg 554
karüogaamia 72, 105
kaselised 609
kasekäsn 156
kasekäsnak 155; II, 3
kask 609
— aru- 609, 610*
— madal 611
— soo- 610
— vaeva- 611
kaskarillikoor 533
kassaava 533
kassikäpp 578
kassinaeris 522, 523*
kassinaerilaadsed 522
kassinaerilised 522
kassisaba 552
kassitapp 540
kassitapulised 540
kassiurb 578
kastan 614
kastanipuu 613*, 614
kastehein 654
— harilik 653*
— valge 654
kasteheinalised 654
kastevars, harilik
— luht- 643, 653*
kastik 654

kasuariin 618
— osjalehine 619*, 620
kasuariinilaadsed 618
kasuariinilised 618
kasvuanomaalia 44
kata 506
katkujuur 579
katteseemnetaimed 303, 454
kaunalised 489
kaunviljalised 489
kauripuu 432
kedristõlvik 129
keeleke 354, 642
keelõielised 576, 580
keelõis 573*, 574
keerdlehikud 348, 380
keerispea 541
keeritsbakterilised 61
keermikvetikas 244
keitoonialaadsed 415*, 416
kellukalaadsed 570
kellukalised 571
kellukas 572
— harilik 572
— kera- 572
— suureõieline 572
— ümaralehine 571*
kemosüntees 35
kemotaksonoomia 24
kemotropism 93
kenaff 523
kentia 664
kerahein 644, 652, 653*
kerakupar 308
kerakupralaadsed 308
kerakupralised 308
keraskaktus 594
keraskottseenelaadsed 121
keraskottseenelised 125
kerasviburlane 229
kermek 600
kermeslillelised 592
kesalill 577
keskjuhe 285, 286*
keskpäevalill 592
ketasränivetikad 214
ketasseened 129
ketasõis 574
kevadeos 174
kevadeoskuhila 174
kevis 174
kiastobasiid 144
kibuvits 480
kibuvitsalised 478
kidad 348, 371, 372*
kiinapuu 518
kiirdrakk 315*
kiiriksamblik 288*
kiirikseened 59
kiirikseentõbi 59
kiirikulised 59*
kiivrik, harilik 137
kikerhernes 495
kikkaputk 515
kikkapuu 506, 506*
— harilik 506
kikkapuulaadsed 505
kikkapuulised 506
kilbukalised 622
kilbukas 623*
— konna- 622
kilpjalalised 399
kilpjalg 399, 400*
kilpsamblik 281, 282*
— koer- 295
— pruun- 295; IV, 1
— tähn- 295
kilpsamblikulised 295
kingalill 552
kiniin 512
kirburohi 602
— pung- 603
— sahhalini 603
— vesi- 602
kirikakar 577
kirinõges 545
kirisamblikulaadsed 287
kirmesamblik 288*, 293
— kalju- 293
— meri- 293
— müüri- 293
kirmesamblikulaadsed 289, 293
kirmesamblikulised 293
kirsipuu 483
— hapu 483
— harilik 483*
— magus 483
— stepp- 483
kirsskontpuu 512
kisill 512
kivijugapuu 432
kivijugapuulised 432
kivikanarbik 585
kivikottseenelaadsed 141
kivilehelised 591
kivipuravik, harilik 159
kivirik 486
— harilik 486, 487*
— kollane 486
kivirikulised 486
kivisamblik 282, 297
— harilik 297
klamüdospoor 69, 71*
klass 29
kleistokarp 106*, 112
kleistoteetsium 106*, 112, 118*, 119*
kloon 55
kloroneem 335

kloroos 44
klorotsüst 320*, 320
kobarhüatsint 628
kobreesia 638
koda (vetikatel) 205
koerakool 537*
— kanep- 538
— siberi 537
koerakoolulised 536*, 537
koeranaeris, harilik 570
koera-pöörirohi 548
koeratubakas 580
koerõispuu 520
kogrits 137
— kevad- 137
kohvipuu 518
— araabia 518
— libeeria 518
koirohi 578
kokapõõsas 530
kokk, kokid 48
— ahel- 49
— kaheksik- 49
— kaksik- 49, 58*
— kobar- 49
— kuldkollane 59
— nelik- 49
kokkoliit 206*, 208
koksagõss 580
kold 358, 359*
— karu- 357*, 358*, 360*, 360
— katte- 361
koldnõges 544
koldrohi 495
koldvetikad 205
koldvetiktaimed 205, 206*
kolhitsiin 627
kollajuur 632
kollakas 559
kollalaadsed 357
kollalised 358
kollasamblik, harilik 298
kollasamblikulised 298
kolmissõnajalg, harilik 401
kolokvint 570
koloonia 61, 77*
kolumella 97, 307, 322
kommeliinilaadsed 640
kommeliinilised 641
kommissuraalava 322
kompasstaim 580
kompvekipuu 508
komuseen, punane 125, 186
komuseenelised 125
konidiaalne staadium 103, 115
konidiofoor 289
konidiospoor 289
koniid 56, 71, 72*, 94, 95*, 101*, 118*
— sekundaarne 101
koniidikandja 71, 72*, 94, 95*, 96*, 101*, 115*, 118*, 126*
konjugatsioon 53*, 243, 243*, 247*
— külg- 245
— redel- 245
konks (seentel) 104*, 105
konnarohi, harilik 622
konnarohulaadsed 621
konnarohulised 622
konnatatar 603
kontpuu, kirss- 512, 512*
— siberi- 512
— verev 512
— võsund- 512
kontpuulised 511
kontseptaakel 265
koobas (lahnarohul) 369
kookospalm 662, 662*, 663
koolapähklipuu 526
koolerapisik 55
koolrabi 562
koor (kiht) 284*, 288*
— alumine 283*, 284
— paraplektenhüümne 284
— prosoplektenhüümne 284
— ülemine 282*, 283*, 284
koorepõletik, männi 177
kooriksamblik 280, 280*
— endofülne 280, 280*
— endoliitne 280, 280*
— hüpofleoidne 280, 280*
koorikulised 149
koppvetikas 224, 226, 227*
kopra 662
koprobiont 100
koprotroofsus 137
kopsurohi 542
kopsusamblik, harilik 294
kopsusamblikulised 294
kopulatsioon 212*
korallnarmik 152
koralltomat 546
korbasõõrik 318
kordaiidilaadsed 423, 424*
kordaiidilised 423
koreemium 186
korgipuu, amuuri 503
kormofüüdid 303
kormus 344
korrelatsiooni printsiip 681
korrosioonmädanik 154
korteks 112
kortikaalkiht 284
kortsleht 476
korvik 574
korvõielised 572, 573*, 576
kotteos 105
kottsamblikud 293
kottseened 74, 103

krapp 518
kreegipuu 482
kress 528
kriinum 629
kromaatiline adaptatsioon 267
krookus 631
— safran- 630*
kroon (mändvetikatel) 251*, 252
kroonrooste 176
— kaera- 177
krooton 530
kruvipuu 606
krõmsagõss 580
krüptomeeria 445
— jaapani 445*
krüptomonaadid 253, 255
krüsoklorofüll 205
krüsoksantofüll 205
kuivlaiksus, kapsa- 186
kuivmädanik 181
kukehari, harilik 484, 485*
kukehirss 657
— tähkjas 657
kukeleib 649, 657
— itaalia 657
— mohaar- 657
kukemari 586, 586*
kukemarjalised 586
kukerpuu 463
— harilik 177, 464, 464*
kukerpuulised 463
kukesaba 497
kukesabalised 497
kukeseen 144*
— harilik 153
— lehter- 154
kukeseenelised 153
kukits, rootsi 512, 513*
kuldkann 565
— harilik 566
kuldkannilaadsed 565
kuldkannilised 565
kuldking 636
— kaunis XV, 1
kuldsamblik 298
— müüri- 298
— tava- 298
kuldsamblikulaadsed 298
kuldsamblikulised 298
kuldsammal 340
kuldtäht 628
kuldvihm 493
kuldvits 577
kulendid 75
kulgniidilised 60
kullerkupp, harilik 468
kumariin 654
kummel, lõhnav 579
— roomav 579
kummel, tee- 579
kummiaraabik 491
kummipuu 604
kuningakepp 499
kuningakübar 583
kunžut 553
kuraare 538
kuraiin 538
kurekael 528
kurekell, harilik 468
kurelääts, kevadine 494
kuremari 585
kuremõõk, niidu- 631
kurereha 528
— aas- 528, 529*
— mets- 528
— verev 528
kurerehalaadsed 526
kurerehalised 528
kurgirohi 542
kurk, harilik 569
kuslapuu 520
— balti 520
— harilik 520
— lõhnav 520
— tatari 520
kuslapuulised 518*, 519
kuusk 438
— engelmanni 438
— harilik 437*, 438
— siberi 438
— torkav 438
kuuskhein, harilik 500, 502*
kuuskheinalised 500
kuuskjalg 551
— soo- 552
kuutõverohi 625
— mitmeõieline XIV, 1
kõdersamblad 305
kõdersamblalaadsed 306
kõdersamblalised 306
kõdersammal 306
kõhrerõngas 405*, 406
kõrbesoomukas 553
kõrbus 181
kõrgemad taimed 303
kõrges, samet- 161
kõrrelised 642, 643*, 644*, 645*
kõrreliselaadsed 642
kõrremurdetõbi, must 124
kõrrenõgi 171
kõrrerooste 177
kõrvik 544
kõrvits 570
— harilik 569*, 570
— suureviljaline 570
kõrvitsalaadsed 569
kõrvitsalised 568
kõrvitsapuu 553

kõrvitsvili 568
kõrvsamblik 282, 290*
— paljuhõlmine 297
— sõõdav 297
— süsi- 296
kõrvsamblikulised 296
kõrvtarrik, karvane 168
kõrvtarrikulaadsed 167
kõvanõgi 171
kõvanõgilised 171
kõõlusleht 621
— jõgi- 622
käbi 411, 422, 422*, 424*, 428
— emas- 425*, 427*, 428
— isas- 425, 425*, 427*
käbihein 544
käbinarmik 152
käbirooste, kuuse 177
käharik, mets- 337*, 341
— niidu- 341
käharikulised 341
kännumampel 161
käokann 597
käokannus, harilik 550
käoking 468
— sinine 468
käokuld 578
käokõrv 297
— hall 298
— islandi 282, 297
— kadaka 298
— lumi- 298
käolina 336
käopäkk 550
käpalised 633
käpp, aru- 636
kärbesõis 636; XV, 3
kärbsehallitus 101
kärbsepüünis 488
kärbseseen 161
— harilik 161
— keisri- 161
— roheline 161
— rõngata 161
— valge 161; II, 2
kärbseseenelised 160
kärntõbi 143
— pirnipuu- 143
— õunapuu- 143
käsnkõrvits 570
kääbuskaktus 594
kääbusnõgi 171
kääbuspalm 661, 664
köömen 513*
kübar 157, 157*
kübarseen 157*
küdoonia 482
külgkonjugatsioon 245
külimitseen 166
külmaseen 160
künnapuu 607
küpress 446
— arisoona 446
— vahemere 445*, 446
küpressilised 445
küünlapuu 553
küüvits 585

laanelill 599
laanesõnajalg 403; VI, 1
laanik 337*, 341
laanikulised 341
ladaan 566
lageniidialaadsed 90
lagrits 494
lagusinivetikad 202
lagutaimed 30, 37
lahkkroonlehised 459
lahknemine 670
lahnarohi 369, 371*
— jaapani 369
— järv- 370*, 371
— muda- 371
lahnarohulaadsed 369
lahnarohulised 369
laikpõletik 141, 181
lamelehik 339
lamellid 157
laminariin 258
laohaigus 123
lapiksamblik 281, 286*, 292
— kare 297
— kivi- 297; III, 2
— läik- 297
— naba- 290*
— vagu- 297
lapiksamblikulised 297
lauk 626
— karu- 627
— küüs- 627
— muru- 628
— porru- 628
laukapuu 482
— astlaline 482
lavaseened 146
lavendel, tähkjas 545
lavikulaadsed 181, 181*
lebahhialised 431
leeder 519
— must 519
— punane 519
leeklill 541
leesikas 585
leetpõõsas 493
lehelaiktõbi 181
lehemädanik, kartuli- 94
leherooste 177
lehetähnisus, peedi- 186

lehevarisemistõbi, sõstra- 134, 181
lehikulaadsed 157, 157*, 159*
lehikulised 160
lehis 435, 438
— dauuria 440
— euroopa 439, 439*
— siberi 440
— vene 439
lehisevähk 134
lehiskaktus 593
lehtadrulaadsed 263
lehtereosla 129
lehternahkis, harilik 151
lehternahkiselised 151
lehtersamblik 281, 297
— hall 297
— lubi 297
lehtkaktus 593
lehtmaksasamblalaadsed 316
lehtsamblad 319
lehvikpalm 664
leivapuu 605
leivapärm 107
leivaseen, punane 123
lemlelised 666
lemlik 666
lemmalts, väikeseõieline 530
— õrn 529, 529*
lemmaltsalised 528
lendnõgi 171
lendnõgilised 170
lepiklill 488
lepp 609
— harilik 609
— must 609
— sang- 608*, 609
— valge 609
leptoid 327, 328*
leptoom 327
leseleht 625, 626*
leukosiin 253
levkoi 563
liblikõielised 489*, 491*, 492
liguster, harilik 533
ligustrilaadsed 533
lihheniseerunud seen(ed) 276
lihttanukalaadsed 315
liik 25
— bioloogiline 176
— geneetiline 55
— monotüüpne 27
— polütüüpne 27
liilia 628
liilialaadsed 625
liilialised 625
liimikulised 160
liistak 328
liitbakterid 62
liitkroonlehised 459
liitvetiktaimed 249
liivatee, aed- 545
— nõmm- 545
lillakas 480
limabakterid 62
limabakterilised 61, 61*
limanutilised 160
limasamblik 283*, 294
— hari- 294
— kest- 294
— sitke 294
limasamblikulised 294
limaseened 74, 75, 78, 78*, 80*
limatünnik 136
limaümbris 37, 49, 61, 200
lina 526
— aas- 528
— harilik 526, 527*
— õli- 663
linalehik 586
linalehikulaadsed 586
linalehikulised 586
linaliilia 628
linalised 526
linneoon 26
linnujalg 497
linnukapsas 580
linnurohi 603
lipphernes 494
— karvane 494
— põhja 494
lisaääris 209
litterhein, põld 559
liudik, pruun 137
liudikulaadsed 135
liudikulised 136*, 137
liudsamblik 297
— härm- 297
— lepa- 297
— sile 297
liudsamblikulaadsed 296
liudsamblikulised 297
loalised 631
lobeelia, vesi- 572
lobeelialised 572
lodjapuu 520
— harilik 519, 520
lohh 499
looduslik valik 669
loor 381
— eba- 396
loorberilised 463
loorberipuu 463
loorberkirsipuu, ravim- 484
lootos 471
— india 471; IX, 1
lubikas 653*
luga 631
— harilik 631

luga, kera- 631
luigelill 624
— harilik 624
luigelillelised 624
lumemari 520
lumepall 520
lumepudetõbi 132
lumikelluke 629
lumilehik 339
lumilehikulised 339
lumisamblik, ketas- 297
— kibe 297
lumisamblikulised 297
lumiseen 126, 186
lupiin 493
— ahtalehine 494
— hulgalehine 494
— kollane 494
luste 652
— rukki- 652
— ohtetu 644, 652
— põld- 652
lutsern 495
— harilik 496
— humal- 496
— hübriid- 496
— sirp- 495
luuderohi 511, 511*
luudikulaadsed 110
luudpõõsas 493
luulissamblik 293
— sarapuu 293
luulissamblikulaadsed 125, 289, 294
L-vormid 50
lõhiskupar 325
lõhiskuparsamblad 324
lõhiskupralaadsed 324
lõhiskupralised 324
lõhissõnajalalised 396, 396*
lõhissõnajalg 396
— pisi- 397
lõhnasamblik 282, 298
— hall 298
— kollane 298
lõhnhein 654
— harilik 654
— lääne- 654
lõikhein, söödav 637
lõikheinalaadsed 636
lõikheinalised 636, 637*, 639*
lõokannus 556, 557
— harilik 557
lõosilm 541, 542
— alpi- 542
— liiv- 542
— soo- 542
lõvilõug 551
lääts, harilik 495
läätspuu 494
läätspuu, suur 494
— väike 494
löövesamblik 299
— jahu- 299
— väävel- 299
lühikupar 340
— harilik 340
— kivi- 340
— salu- 340
lühikupralised 340
lülieos 71
lülikaktus 593
lüli-hallikulaadsed 93
lürell 287, 288*

maahernes 497
maajalg 544
maakeelelised 135
maakul 283
maamandel 637
maamügaralaadsed 165
maapirn 577
maapähkel 497, 663
maapähklilised 497
maarjahein 646, 654
maasapp, harilik 536, 536*
— väike 536
maasikapuu 585
maasikas 480
— kuu- 480
— mets- 480
— remontant- 480
— tšiili 480
— virgiinia 480
maatäht 165
maavits 546
— harilik 546
— must 546
— roomav 546
maavitsalised 546, 546*
madar 517
— hobu- 518
— pehme 518
— roomav 518, 518*
— värv- 518
madaralaadsed 517
madaralised 517
magnoolia 461
— suureõieline 461
— teravalehine 461
magnoolialaadsed, 459, 460*
magnoolialised 460
magun 556, 663
— ida- 557
— kuke- 557
— uni- 556
magunalaadsed 554
magunalised 554, 556*, 563
maguskartul 540

mahagonipuu, päris- 504
mahoonia, läiklehine 464
maikelluke 625
mailane 552
— allika- 552
— külma- 552
— oja- 552
mailaselaadsed 545
mailaselised 549, 549*, 551*
mais 658*, 659
maisilised 659
majamädik 151
majaseen 155
majavamm 151
majoraan, aed- 545
makrofüllia 347
makrokoniid 289
makrospoor 102, 345
makrosporangium 345
makrozoospoor 235*, 236
maksasamblad ~~307~~ 307
malanga 664
malts 591
— harilik 591
— odalehine 591
maltsalised 588
mammillid 327
mammutipuu 442, 442*
mandariin 503
manglipuu, punane 499
mango 504
mangostan 582
manillakanep 631
maniok 530, 533
mannasamblik 297
maokeel 388
— harilik 388
— liht- 388
maokeelelaadsed 388
maokeelelised 388, 389*, 390*
maran 480
— tedre- 480
marantalised 633
marattia 390
marattialaadsed 390
marattialised 390, 391*
mariadru 266
marsiilea 406
— neljalehine 405*, 406
marsiilealaadsed 405
marsiilealised 405
marsuupium 316
massula 408
massul(id) 409
mate-tee 506
matseedium 287, 288*
meelespealill 542
meetod 22
— abi- 22
meetod, biokeemiline 23
— bioloogiline 22
— eksomorfoloogiline 22
— embrüoloogiline 23
— endomorfoloogiline 22
— füsioloogilise immuunsuse 23
— fütotsönoloogiline 24
— geneetiline 23
— geograafiline 24
— hübridoloogiline 23
— karpoloogiline 22
— ontogeneetiline 23
— paleobotaaniline 24
— palünoloogiline 22
— populatsiooni analüüsi 23
— serodiagnostiline 23
— statistiline 25
— teratoloogiline 22
— topoloogiline 22
— tsütoloogiline 22
— võrdlev-anatoomiline 22
— võrdlev-morfoloogiline 22
— ökoloogiline 24
megaspoor 345, 419
megasporangium 345, 419
megasporofüll 417, 417*
meliss 545
melon 570
melonipuu 567
melonipuulised 567
mererohi 624
merihein 624
meriheinalised 624
merikann 600
merikapsas 561
merioos 184
merisinep 561
mesikas 496
— kollane 496
— valge 496
mesiohakas 573*, 574
mesoom 347
mest 25
metasekvoia 443*, 444
metsgeeria 314
metsgeerialaadsed 313
metsgeerialised 313
metspipar, harilik 472
metsputk, euroopa 513
metsriis 646, 648
metsviinapuu, harilik 510
metsvits, roomav 599
mikrobotsönoos 54
mikroevolutsioon 673
mikrofüllia 345
mikrokoniid 289, 290*
mikroob 45, 55
mikroorganism 55
mikrospoor 102, 345

mikrosporangium 345
mikrozoospoor 235*, 236
mikrotsüst 61
mimoos 491
mimoosilised 489*, 490
mirt 497
mittelehikulised 156
monofüleetiline (päritolu) 457
monotüüpne (perek., suguk.) 152
monstera 665
mooruspuu 603
mooruselised 603
moosesepõõsas 503
morfofüsioloogiline regress 675
mosaiik 44
mosaiiklaiksus 44
mudakanarbik 585
munasseened 89
mungalill, suur 528, 529*
mungalillelised 528
murakas 478
— mesi- 480
— põld- 478
— raba- 479
— soo- 480
murtudsüda 556
muruhari, kuld- 153
murukera, harilik 166
murukeralaadsed 165
murumuna, harilik 165
murumunalaadsed 165
muskaadilised 462
muskaatpähkel 462
muskaatpähklipuu 462
muskaatvõi 462
muskuslill 517
muskuslillelised 517
mustikas 584, 584*
mustjuur 580
— kapsa- 84
mustkettalaadsed 129
mustkõõmen 468
— türgi 468
mustkärn 149
mustmädanik, kapsa- 180
mustnupp 476
musttõvelised 124
musttäpilisus, ristiku 141
mutatsioon 669
mutulukas 480
mõikrohevetikad 225, 240, 240*
mõrumädanik 181
— õuna- 124
mõõkrohi 638
mõõl 478
mädikulised 151
mägisibul, võsu- 484
mänd 429*, 440
— eldari 441
mänd, harilik 427*
— kollane 441
— piinia 441
— pitsunda 441
— suhkru- 441
— valge 441
mändvetikas 252
mändvetiktaimed 249, 251*
männilised 435
märtsikelluke 629
mätashari, madal 592
mügarkarik, ristiku- 153
— roosa 153
mügarlehtrikulised 134
mügarliudik, suur 135
mükobiont 277
mükoos 117
mükoriisa 73
müksomatoos 47
münt 543
— pipar- 543
— põld- 543
— vesi- 543
mürdilaadsed 497, 498*
mürdilised 497
mürgipuu 504
mürkel 137
— kuhik- 137
mürkputk 516*, 517
mürksalat 580
mürosiin 558
mürr 504
mürt 497
— harilik 498*
mütseel 68
— intertsellulaarne 93
— tsönotsüütne 68
mütseelilaadsed 186

naat 515
naba (samblikel) 282
naeris, õli- 663
naerishein 562
nahkis, tubak- 156
nahklehtrilised 134
nahksamblik 282, 289*
— väike 293
nahksamblikulised 293
nahksõnajalg 396
nahksõnajalalised 397
naistepuna 582
— kandiline 582*, 582
— liht- 582
naistepunalaadsed 581
naistepunalised 582
naistesõnajalg 402
nakar 504
nannotsüst 200
narmasnutt 161

narmasnutt, punakas 161
narmassamblik 282, 298
— hall- 298
— kollakasvalge 298
— must 298
narmik 318
— kaunis 318*
— timp- 152
narmikulised 152, 318
nartsiss 629
— kollane 629
— valge 629, 629*
nekroidaalrakk 200
nekroos 44
nelgilaadsed 587
nelgilised 595, 596*
nelgipipar 498
nelgipuu 498
nelk 597
— aas- 597
— aed- 597
— habe- 597
— nurm- 597
— nõmm- 597
nemateetsium 267
nemeesia 552
neoteenia 677
neuston 208
niinepuu 524
niit (vetikal) 200
niitbakterilised 56
niitrohevetikad 225, 235, 235*, 236*
ninamik 226
nisu 648, 648*, 649, 655
— emmer- 655
— harilik 651, 655
— kõva 655
— pehme 655
— polb- 655
— spelta- 655
— ühetera- 655
nisulill 597
noliin 628
nomenklatuurne tüüp 31
nuivetikas 241
nukleaarkeha 51
nukleoid 37, 198
nulg 435
— euroopa 436
— Fraseri VII, 3
— kaukaasia 436*, 437
— palsami- 437
— siberi 435
— valge 436
numbriline süstemaatika 25
nurmenukk, harilik 598*, 599
nurmenukulaadsed 598
nurmenukulised 599
nurmikas 652
nurmikas, aas- 653*
— muru- 652
nutthallikulaadsed 97, 98*
nuuter 81
nuuterseened 80
nõges 607
— hiina 607
— kanep- 607
— kõrve- 607
— raud- 607
nõgeselaadsed 603
nõgeselised 607
nõgieos 169
nõgiliselaadsed 167, 169, 169*
nõgipea 170
nõiahammas 495
— harilik 495
nõiakold, harilik 499
nõialuud 112
nõianõges, mets- 544
nõiapähklilaadsed 475
nõiapähklilised 475
nõiapähklipuu 475
nõiasamblik 298
nõmmemünt, väike 545
nälghein 597
näsakaktus 594
näsalised 186
näsasamblik 295
— kera- 295
— piir- 295
— soo- 295
näsasamblikulaadsed 295
näsasamblikulised 295
näsiniin 499
näsiniinelised 499
nöörpuu 493

oalaadsed 489, 490*
oblikas 602
— hapu- 603
— vesi- 603
oder 648, 649, 656
— harilik 651*, 656
— kaherealine 656
— kuuerealine 657
— metsik 657
— mitmerealine 656
— spontaanne 657
odralised 653
ogalehikulaadsed 355
ogalehikulised 356*
ogaõun 548
ohakas 578
— põld- 578
— sea- 579
— soo- 579
— tuli- 579
— vill- 579

oiid 69, 71*
oka 528
okaspaju 499
okaspuud 412, 423
okaspuulaadsed 423, 426
okkakahvatus, männi- 132, 178
okkarooste, kuuse- 177
— männi- 177
oksasamblik 298
oksejuur 518
oleander 538
oliivipuu 534
oogaamia 87, 91
oogoon 87, 262*
oopium 557
oosfäär 87
oospoor 87, 239, 252
operkulaatne (ketasseen) 129
operkulum 129
orashein 649, 655
— harilik 655
— harunev 656
orbleht 403
orhideelaadsed 633
orhideelised 633
ornitoosi tekitaja 38, 41
osi 377
— aas- 380
— hiid- 379
— konna- 380
— mets- 380
— põld- 378*, 380
— raud- 380; V, 2
— soo- 380
osjalaadsed 372, 377
osjalised 377
osmunda 396
— kuning- 396
osmundalised 394
ostiolum 121
otsviburilised 55

paakspuu 507, 508*
— harilik 507
paanaks 511
paelhirss 657
paelrohi, kanaari 654
paelrohulised 654
paemeelik 340
paganapea 578
pahknõgi, maisi- 171
pahtlik, harilik 135
paisa 657
paiseleht 577, 579
paisseen, pohla- 149
paisseenelised 149
paisvetikas 237, 238*, 239*
paju 616
— hala- 618
paju, hõbe- 618
— lapi 618
— polaar- 618
— raud- 618
pajulaadsed 616
pajulill 498
— soo- 498
pajulillelised 498
pajulised 618
paksulehelised 484, 486
palderjan, harilik 520, 521*
palderjanilised 520
palistus 328
paliuurus 508
paljasbakterilised 61
paljaskotilised 110
paljasseemnetaimed 303, 411
paljunemine, fragmentaarne 291
— suguline 71
— sugutu 70
— vegetatiivne 69
palm 660*, 661
palmell 226
palmilised 660
palmlehik 416, 417*
— rahu- 416
palmlehikud 412
palmlehikulaadsed 416, 417*, 418*, 419*
palmlehikulised 416
palukas 585
palusammal 340
pamparohi, argentiina 650
pandan 666
pandanilaadsed 666
pandanilised 666
pannal 145, 145*
pantser 205
papaia 567
papill 327
pappel 616
— hõbe- 617
— lõhnav 616
— palsami- 616
papptis 575
paprika 547
papüürus 637
parafüll 326*, 327
parafüüs 105, 124*, 265, 329, 330*
parakromatofoor 198
paramüülon 220*, 221
paraplektenhüüm 132
parasiit, fakultatiivne 72
— obligaatne 72
parasitism, balansseeritud 279
— destruktiivne 279
parateetsium 287
parbik 317
— narmas- 317
partenogenees 87

partenogoniid 229
parukpuu, harilik 504
patisson 570
patšulipõõsas 545
pealiskõrreline 644
pedomorfoos 677
peet, harilik 588, 589*
— mitmeaastane 589
— puna- 590
— suhkru- 590
— sööda- 590
peetrileht 521
peiteosla 112
pelargoon 528
pellia 314
pelliialised 314
pelliikula 193, 253
pelooria 550
pelusk 495
penikeel 623
— hein- 624
— kaelus- 623
— pikk 623
— ujuv 624, 624*
penikeelelised 622
penitsilliin 117
peplos 41
peperoomia 474
— võhalehine 474*
perekond 29
peremeestaim 68
periant 310, 312*, 318*
peridineed 253
peridiool 166
perifüüs 124*
perigoon 329
periheets 307, 310, 329
periid 79
periin 344
periplasma 91
periplasmoodium 408
periplast 223
perispoorium 344, 408
periteetsium 106*, 121, 122*, 124*, 126*, 139*, 285, 289, 289*
peristoom 334, 335*
peruu palsam 493
pess, männi- 156
petersell 516
peyote 595
pigilaiksus, vahtra- 132
pigirooste, lina- 177
pigiroostelised 177
pihlakas 482
— harilik 482
— tuhk- 482
pihlenelas 478
piibeleht 625
piimalill 531
piimalillelaadsed 530
piimalillelised 530, 531*, 532*
piimohakas 579
piimikas 580
piimjuur 580
piimläige, ristõieliste 95
piimapuu 605
piiphein 631
pilliroog, harilik 650
pilliroolised 650
pilvik 160
— soo- 160
pilvikulised 160
pilvvetikas 204
piinent 498
pipar, ginea 461
— hispaania 547
— must 473, 474*
— türgi 547
— ungari 547
— valge 474
piparmünt 543
piparmündiõli 543
piparrohi, aed- 545
pipralaadsed 473
pipralised 473
pirnipuu 481
— harilik 482
pirnloorber 463
pisarikulised 150, 150*
pisik 48
— asporogeenne 59
— difteeria- 59
— gaasgangreeni 59
— kangestuskramptõve 57
— katku- 59
— keerd- 48
— kera- 48, 59
— kruvi- 48
— leepra- 60
— mädatekitaja 59
— patogeenne 58
— pleuropneumoonia 38
— pulk- 48, 51
— püogeenne 59
— siberi katku 57
— soole- 59
— tüüfuse 59
pisilehisus 346
pisiservikulised 160
pistaatsia 504
pistaatsiapähkel 504
pitsatipuu 367, 369
pitsatipuulised 367
plaatan 475
plaatanilised 475
planktiline (vetikas) 198
planogameet 80, 82, 83
— anisogaamne 83

planogameet, isogaamne 83
planosügoot 83
planotsüüt 83
plasmogaamia 71, 104*
plasmoodium 75, 79
— diploidne 80
— haploidne 80
platsenta 393
plektrantus 545
pleomorfism 124
pleurokarpne (sammal) 329
ploomipuu, haraline 482
— harilik 482
ploomipuulised 482
pneumokokk 57, 58
podeetsium 296
pogosteemon, patšuli- 545
pohl 585
pojeng 473
pojengilised 473
pokkpuit 530
polliinium 538, 539*, 634
pollinaarium 634
polüeeder 232, 233*
polüfüleetiline (päritolu) 164, 276
polüsteel 392, 393*
pompelmuus 503
pomerants 503, 503*
pontedeerialised 629
pooldumine, heteromorfne 52
— isomorfne 52
pooppuu 482
poor 320
populatsioon 26
porgand, aed- 516
— mets- 516
porsalaadsed 615
porsalised 615
porss, harilik 615, 615*
portulak, suureõieline 592
portulakilised 592
PPLO 62
priimula 599
pritskurk 570
proantostrobil 456, 456*
probasiid 143, 148
probiont 45
progametangium 99
progressioon 679
promütseel 167
prootealaadsed 587
prootealised 587
propagatiivne (eos) 174
prospoor 51
protallium 345*, 346
— emas- 364*, 365
— isas- 364*, 365
protalliumirakk 365, 420*, 426, 426*
protoneema 303
pruunlaiksus, lutserni 134
— mesika 134
— odra 186
— ristiku 134
— tulika 134
pruunrooste, nisu- 177
pruunvetiktaimed 258, 259*
pseudantium 455, 574
pseudantiumiteooria 455
pseudoparafüüs 125, 140
pseudoperiid 174
pseudoperiteetsium 140
pseudoplasmoodium 61, 76*
pseudopood 75, 322
pseudosklerootsium 134
pseudoteetsium 140, 141*
pseudotsüfell 283
pudelkõrvits 570
pudetõbi, kuuse- 132
— männi- 131, 132, 178
puguseened 163, 164*
puhkeeos 70
puhkespoor 61
puhkesporangium 84
puhmikuline (kõrreline) 643
puitsilinder 321, 321*
puju 573*, 578
— estragon- 578
— harilik 578
— põld- 578
— ussi- 578
pukspuu, harilik 533
pukspuulised 533
pulke 628
punaharjak 339
punakaste 186
punakaste, uimastav 126
punalehikulised 160
punand, harilik 557
punapipar 547
punapuulised 530
punapöök 614
punavetiktaimed 266
punavärvik 518
pune 544
pungsamblalaadsed 338
pungsamblalised 318
pungsammal 328, 338
pungumine 107
puravik, kase- 160
— puna- 160
puravikulised 159
pusurohi 597
putkõielised 576
putkõis 573*, 574
putukhallikulaadsed 100
puuhabemelised 304
puusul 205, 220*
puuvillapõõsas 523, 524*

puuvõõrik, valge 586*, 587
põdrakanep 499, 500*
— ahtalehine 499
põdralill 497
põdramokk, harilik 152
põdrasamblik 281
— alpi 296; IV, 2
— harilik 296
— karik- 296
— leht- 296
— mahe 296
— mets- 296
— naaskel- 296
— sarv- 282
— väävel- 296
põdrasamblikulised 295
põimiskottseened 112
põisadru 265
— harilik 265
põisik (tarnal) 637
põisrohi 591
põisrohulised 597
põldkukekannus, hari- 468
põlduba 494, 495
põlev põõsas 503
põõsasmaran 480
põõsassamblik 282
päevakübar 577
päevaliilia 628
päevalill 576, 573*, 663
— harilik 577
— mugul- 577
pähklipuu, kreeka 614, 615*
pähklipuulaadsed 614
päideroog 654
päind 41
pärdiklill 552
pärisbakterid 62
pärisbakterilised 57
päriskastan 505
päriskeerdlehikud 381, 391
pärislehtsamblad 325, 337*
pärispõdrasamblik 282
pärisraikad 348, 354, 356*
pärisrohevetikad 225
pärissõnajalalaadsed 392, 404*
päristuumsed 30
pärmseen I, 2
pärmseenelaadsed 107
pärn 524
— harilik 524, 525*
— suurelehine 524
pärnalised 524
pässik, must 156
pässikulised 156
pöögilaadsed 607
pöögilised 611
pöök, harilik 614
pükniid 71, 103, 180*, 289, 290*
püknospoor 289
püreeter, dalmaatsia 579
— roosa 579
püsieos 81
püsimütseel 113, 113*
püvililll 628
püünisrõngas 185, 185*

raaf 209, 210*
raagraigas 352
raagraikad 348, 352, 353*
raagraikalaadsed 352
raagraikalised 352
rabakalised 624
rabakas 624
rabarber 602
rabasamblik, harilik 297
radiaalväät 327, 328*
rafiapalm 662
rahhis 381*, 385
rahnik 327, 337
rahnikulaadsed 336
rahnikulised 336
rahupalm 416
raihein 646, 652
— inglise 652
— itaalia 652
— karjamaa 652
— kõrge 654
— lina- 652
— prantsuse 654
— uimastav 652
raikad 355*
raitlill 472*
— arnoldi 472
raitlillelised 472
rakis 276
rakulised 30, 38
rakutud 30, 38
rakvere raibe 561
ramjee 607
randaster 577
rannikas 554
raps 562
rapuntse! 572
ratsuritäht 629
raudpuu 475
raudrohi 573*
— harilik 579
— võsa 579
raudürdilised 545
raudürt 545
raunik 307, 318, 318*
raunikulised 318
raunjalalised 403
raunjalg 403
— müür- 403; VI, 2
— pruun 403
rebasesaba 646, 654

rebasesaba, aas- 644, 654
— mustjas 654
rebashein, longus 591
rebasheinalised 591
redis 562
reiarohi, sööt- 598
reinvars 579
rekombinatsioon 669
remmelgas, hõbe- 618
— raag- 617*, 618
— raud- 618
reotaksis 79
reproduktsioonivõime 36
reseeda, kollane 564
— lõhnav 564
reseedalised 563
restiolised 641
retseptaakel 139, 165
retseptiivhüüf 173
retortrakk 321
riellalised 308
rihmsamblik 298
— harilik 298
— saare- 298
riik 26
riis 646, 648, 649, 650, 651*
— harilik 650
riisilised 650
riisikas 160
— kase- 160
— kuuse- 160
— männi- 160
— tava- 160
— tõmmu 160
— valge 160
riitsinus 531
riketsiad 38, 47
riketsioon 47
riktsia 312
riktsialised 312
ringik 135
ringpaksend 238, 238*
ripik 119*, 120
ripsrohevetikad 225, 229
ripssamblik 282
— harilik 299
risofoor 362
risoid 83, 285, 304, 326
risomoid 347
risomorf 68, 160
risomütseel 83
risoomvõsundiline (kõrreline) 644*
risosfäär 54
ristik 496
— kassi- 496
— punane 496
— rand- 496
— roosa 497
ristikuvähk 135
ristirohi 577
ristsõnajalg 386
ristsõnajalalised 386
ristõielised 558, 558*, 560*, 563
ritsiin 137, 281, 284,
robiinia 494
— harilik 494
robirohi 552
— suur XII, 2
rododendron 584
— pontiline 584
rohetiksik, väike 134
rohevetikad 223
rohevetiktaimed 223
roos 480
— damaskuse 480
— kazanlõki 480
roosilaadsed 475
roostelaadsed 167, 171, 173*, 175*
roostelised 172*, 177
roosõielised 475
rosettsamblik 299
— hall- 299
— hägu- 299
— sini- 299
rosettsamblikulised 299
rosmariin 545
rostellum 634
rotangpalm 662
rukis 646*, 649, 651*, 656
rukkihein, harilik 654
rukkilill 573*, 578
ruskus 628, 629*
ruskvetiktaimed 253, 254*
rusujuur 542
rusuk 152
rusukalised 152
ruudilaadsed 501
ruudilised 502
ruut, aed- 502, 502*

salusammal, kähar 340
salvei 543, 545
salviinia 407
— harilik 407*, 408, 409*; V, 1
— väike 408
salviinialaadsed 406
salviinialised 406, 407
samblikuained 292
samblikud 276
sammalraigas 352
sammalraikalised 352
sammaltaimed 303
sammas 306*, 307, 320*, 322, 333*
sammaskaktus 594
sammaspuulised 369
sandlipuit, punane 497
sandlipuu 586
sandliõli 586

sansevieera 628
santoniin 578
sapipuravik 160
sapotillipuu 600
saprobiont 72
sarapuu 611
sarikalised 513
sarnaseoseline (sõnajalgtaim) 344
sarratseenialaadsed 564, 564*
sarratseenialised 564
sartsiin 49
sarvik, suur 150
sarvsamblik, harilik 298
seahernes 494
— aas- 494
— kevadine 494
— mets- 494
— soo- 494
seakapsas 578
sealõuarohi 550
seanupp 580
seatapp 540
sedreel 504
seebilill 597
seebipuu 505
seebipuulised 505
seebralill 641
seeder 440
— atlase 440
— himaalaja 439*, 440; VIII, 2
— liibanoni 440
seedermänd 440
— euroopa 440
— kääbus- 441
— siberi 440, VII, 2
seedripähkel 440
seemnealge 411, 418*, 429*
seemnesoomus 428, 429*
seemnesõnajalalaadsed 412, 413
seenbakterilised 60
seened 67
— alamad 82
— fütopatogeensed 74
seenemügar 68
seeneniidistik 68
seeneniit 68
seenenõõr 68, 160
seenlill 582, 583*
seensamblik 296
— roosa 296
— pruun 296
seenvähk, viljapuu- 126
seeta 147, 148*
seesam 553
seesamilised 553
seigeos 97
seiglehelised 530
seigseened 97
seigsõnajalalaadsed 385
seigsõnajalalised 386
seigsõnajalg 386
seinakorp 277
— harilik 298
seišelli palm 662
sektsioon 29
sekvoia 442
— rannik- 442
selaginell 363, 364*
— koldjas 363*, 365
selaginellilaadsed 362
selaginellilised 363
selgtiib 338
seljarohi 530
seller 516
selts 29
sennalehed 492
sept 209, 210*
serradell 497
servik, auster- 158
sfagnool 323
sfärotsüst 160
sibul 626
— harilik 626, 626*
sidrun 503
sidrunväändik, hiina 462
sigade punataudi tekitaja 59
sigikeha 309*, 310, 326*, 329
sigikehade mahuti 309*, 310, 313, 314*
sigileht 326*, 329
sigioks 316, 329
sigipung 306, 313, 316, 317*
sigivõsu 310
sigur 580
— endiivia 580
siilkaktus 594, 595
silmarohi 552
silmtäpp 205, 220*, 221, 227*
silmviburlane, roheline 222
silmviburvetikad 219
silmviburvetiktaimed 219, 220*, 222*
sinar 614
sinep, põld- 559
— sarepta 562
sinepiõli 563
sinerõigas 563
sinetus 123
sinikas 585
siniladvalised 541
sinilatv 541
siniliilia 628
sinilill 468
sinimädakepike 55
sininukk 572
sinipuit 492
sinisamblikulaadsed 294
sinivetikad 37
sinivetiktaimed 198, 201*, 203*

simningia 553
sirbik 340
sirel, harilik 533
sirmik, suur II, 1
sirplehik, harilik 340
sisal 628
sitikaseened 139
sitvariseeme 578
siugkaktus 594
siugsuudmelised 122
skafiid 265
skleroderm 321
sklerootsium 40*, 68
skopoolia 549
skorpionsammal 340
skumpia 504
sojauba 495, 663
somatogaamia 173, 291
sookold 358
sooküpress 444
— harilik 444, 444*
— mehhiko 444
sooküpressilised 441
soolarohi 591
— harilik 590*, 591
soolikarohi 579
soomukalised 553
soomukas 553
soomused 157*
soomuspuravikulised 160
soomuspuu 367
soomuspuulaadsed 365
soomuspuulised 365
soomussamblik 281, 295
— stepi- 295
— trepp- 281, 295
soomusviljalised 367
sooned (samblikel) 285
soorus 77, 84, 381, 394*
— mikro- 407*
— mega- 407*
spoor, makro- 345
— mega- 345
— mikro- 345, 411
sporangiool 97
sporangiospoor 71
sporangium 71*, 71, 75, 79, 80*, 98*, 344
— makro- 345
— mega- 345, 411, 418*
— mikro- 345, 419
— plurilokulaarne 258, 259*
— unilokulaarne 258, 259*
sporiid 167
sporodohh 125
sporofaas 259, 304
sporofüll 344, 355*, 356*
— mega- 411, 417*, 423
— mikro- 417, 419*
sporofülloid 354
sporofüüt 304, 304*, 344 345*
sporogoon 304, 304*, 305, 306*, 312*, 318*, 320*, 324*, 332*, 333, 333*
sporokarp 405, 405*
sporotallus 87
stafülokokk 49
stahhüspoorne (taim) 695
stepirohi 650
— esparto 652
— halfa 652
stepirohulised 646, 650
sterigma 144, 147*
sterkuulialised 526
stihhobasidiaalne jagunemine 144
stihhobasiid 167
stipulaarpärg 251*, 252
stoomium 396
stooraks 475, 601
stooraksipuu 475
strassburgi tärpentin 436
streptokokk 49
streptomütsiin 59
strobil 354, 422
strobilaarteooria 455
strofant 538
strooma 68, 70*, 121, 124*, 126*
strühniinipuu 537*, 538
stülospoor 289
stüüraks 475, 601
subgleeba 163
subhümeenium 286
subiikulum 125, 149
substraat (seentel) 72
sugukond 29
sugupuu 684
suhkruroog 646, 659
— metsik 659
— spontaanne 659
sulgeosla 121
sulgränivetikad 214
sumahh 504
superevolutsioon 532, 574
superkapsiid 41
surmaputk 516*, 516
suspensor 99
suue 393
suurlehisus 346
suuääris 334, 335*
suvieos 174
suvieosla 174
sõkalõielised 636
sõnajalalised 401
sõnajalg 401
— maarja 401, 402*
— suga- 393*, 401
sõnajalgtaimed 303
sõrmkübar 550
— helekollane XII, 1
— verev 550

sõstar 486, 487*
— harilik 486
— karvane 486
— must 486
— punane 486
sõõrik, korba- 318, 318*
sõõrikulised 318
säntpoolia 553
särjesilm 469
südamerohi 544
südamik 263
südamikukiht 282*, 283*, 284*, 284
sügislill 627
sügogaamia 96
sügospoor 97, 225
sükoonium 604
süldik, harilik 163
sümbiont 37
sümbiotroofsus 72
sünandrium 568
sünangium 352, 353, 574
sünkaarüon 105
sünneema 103, 186
sünonüüm 32
sünteloom 411
süsik, tõlv- 124
süsikulised 123
süsteem, fülogeneetiline 19, 21, 686
— kunstlik 20, 178
— morfoloogiline 21
— seksuaal- 20
süvikkärn, kartuli- 81
süüfilise tekitaja 61

šampinjon 161
— aas- 161
— aed- 161
— aru- 161

zoospoor 71, 72*, 75, 77, 224
— mikro- 235*, 236
— makro- 235*, 236
— sekundaarne 91
zoosporangium 84

ženšenn 511
žitnjak 656
žordanoon 25

taelik, haava- 157
tagaviburseened 89
tahmhallitus, pilliroo- 141
tahmkate, paju- 141
tahmkattelaadsed 141
taimefülogeenia 668
taimeriik 29
taimesüstemaatika 19
takakialaadsed 313
takjas 573*, 578
takson 19, 25
taksonoomiline tunnus 678
— ühik 25
talblehik 374
talblehikulaadsed 374
talblehikulised 374, 375*
talieos 174
talieosla 174
tallus 83, 276, 280*, 303
— bifatsiaalne 282
— dorsoventraalne 282, 303
— endoliitne 280*
— epiliitne 280*
— heteromeerne 284
— homöomeerne 283
— monotsentriline 84
— poolendoliitne 280*
— polütsentriline 84
— radiaalsümmeetriline 282
talvik 583
tamarisk 567
tamariskilised 567
tamm 612
— harilik 611, 612*
— korgi- 613
tanu 322
tanuseen, harilik 165
tanuseenelaadsed 165
tapioka 533
tapp 606
tardsamblik, harilik 294
— haava- 294
tarinõges 543
tarn 636, 638
— harilik 638
— hirss- 638
— pudel- 638, 639*
taro 664
tatar 602
— harilik 603
tatik, kuld- 160
— lamba- 160
— lehma- 160
— pipar- 160
— võ- 160
tatralaadsed 601
tatralised 601, 601*
tausagõss 580
teelehelaadsed 554
teelehelised 554
teeleht 554
— keskmine 554
— suur 554, 555*
— süstlehine 554
teepõõsalised 582
teepõõsas 582
— assami 582
— hiina 581*, 582

teeseen 110
teetsium 286
teisend 27, 29
teisliik 115
teisperekond 115
teissamblikud 299
teisseened 74, 178, 179*
teisselts 115
teissugukond 115
teistallus 281, 284*, 296
tekapuu 545
tekooma 553
telemorfoos 675
teleutospoor 174
telgväli 209
teliosoorus 173*
teliospoor 146, 167, 169, 173*, 175*
teloom 347
teloomtaimed 303
teravtipp 340
terramütsiin 59
testtaim 44
tetrakokk 49, 58*
tetrapolaarne (sugude jaotus) 145
tetraspoor 263
tetrasporangium 262*
tihashein 544
tihedapuhmikuline (kõrreline) 643, 644*
tiikpuu 545
tiivakrakud 328, 337*
tiivik 325, 338
tiivikulaadsed 338
tiivikulised 338
tiksik, kollane 134
tiksikulaadsed 133, 133*
tiksikulised 134
till 515, 516
timut 654, 644
— põld- 653*, 655
tinajuurelaadsed 600
tinajuurelised 600
tinasamblik 282, 296
— nõmm- 296
— pisi- 296
— vilt- 296
tindik 161
tindikulised 160
toakask 523
toavaher 523
toavõhk 665
tobiväädilaadsed 471
tobiväädilised 471, 472*
tobiväät 471
toitumine, amfitroofne 221
— autotroofne 35
— fototroofne 205
— heterotroofne 35
— holozoiline 221
— osmotroofne 205
tokkroos 523
tolmpea, punane 636
— valge 636; XV, 2
tolmukamber 412
tomat 546
toomingas, amuuri 484
— harilik 484
topinambur 577
torbikseen, must 154
torik, soomus- 158
torikulaadsed 147
torikulised 154
torujalalised 160
trabeekul 367
tradeskantsia 641
tragantvaik 497
transduktsioon 52, 53*
transformatsioon 52, 53*
translaator 538, 539*
triakantiin 492
trihhofoor 139*
trihhogüün 103, 139*, 267, 268*, 289, 290*
trihhoom 199
trihhotsüst 253
triibus 29
trofofüll 398
trompetipuu 553
trühvel 138, 138*
trühvlilaadsed 138
trühvlilised 138
tsefalood 282*, 283
tselaster 506
tsenangioos, männi 134
tsentraalkanal 379
tsesalpiinialised 489*, 491
tsistus 565
tsitrus 503
tsitverijuur 632
tsuuga 438
— kanada 438
tsönoobium 223, 228*
tsüaatium 531, 531*
tsüanell 37; 201
tsüfell 283
tsümbopoogon 659
tsüst 206*, 207
tsüstiid 147, 148*
tsüstokarp 268*, 269, 272*
tsütotaksonoomia 23
tšii 652
tšumiis 657
tubakas 548
— mahorka- 548
— virgiinia 548
tuberiid 633
tuberkuloosikepike 60
tuhaliudik, liituv 137

tuhklaiksus 184
tuikekublik 223
tulbipuu 461, 462*
tuletael 156
tulikalaadsed 465
tulikalised 28, 465*, 466, 467*
tulikas 468
— kibe- 468
— kuld- 468
— mets- 468
tuliürt 545
tulp 626
— mets- 626
tumemütseelilised 186
tungalseened 121
tungaltera 70, 70*, 127
tungalteralaadsed 127
tungpuu 533
tunnus, astme- 679
— diagnostiline 27
— sugulus- 677
tunnuste eriastmelisus 681
tupp 157, 157*
turbasamblalaadsed 319
turbasamblalised 319
turbasammal 319
— allikasoo 323
— kahkjas 323
— nõgusalehine 323
— punakas 321*, 323
— punane 323
— pruun 323
— warnstorfi 323
tuulepesa 112
tuumalised 30
tuumamüts 87
tuumatud 30
tõlkjas, harilik 561
tõlvharik, keel- 153
tõlvpuu 628
tõlvrooste, vaarika- 177
tõlvsinivetikad 202
tõlvtõbi, kõrreliste 129
tõrvalill 597
tõukur 554
tõusmepõletik, kapsa- 84
— kartuli- 149
— ristiku- 84
tähthein 596
— mets- 596
— salu- 596
tähtkalamiidilised 375
tähtkalamiit 375
tähtkuulikulised 166
tähtpea 521
tähtputk 514
tähtsamblalised 338
tähtsammal 328, 338
täpikulaadsed 180, 180*
tärpentin, küprose 504
tärpentinilised 501
tääkliilia 628
tõmpkaanelised 340
türnpuu 507
— harilik 177, 507
türnpuulaadsed 507
türnpuulised 507
tüsiskandseened 166
tüvend 344
tüvendeostaimed 344
tüvi (bakteritel) 55
tüviksammal 325, 339
tüvikulised 339
tüümian 545

uba, türgi 495
— õis- 495
ubaleht 536
ubapõõsas 493
uibulehelised 582
uibuleht, ümaralehine 582, 583*
ulmik 327
— läik- 341
ulmikulaadsed 340
ulmikulised 340
ultramikroob 38
ultrastruktuur 36
unilook 559
uniohakalised 520, 522*
uniohakas, aed- 521, 523*
upsujuur 627
— valge 627*
uredospoor 174
uredosoorus 173*, 174
— primaarne 175
— sekundaarne 175
urn 320*, 333, 333*
urnseen 136
usambara kannike 553
ussikeel 542
ussilakk 626
ussitatar 602*, 603
ustilaagohape 171
utilitaarne periood 20
uusmeremaa lina 628

vaabik, jänes- 147, 154*
vaarikas 478
vabarn 478
vaguviburvetikad 255
vahalill 538
vahapalm, andi- 664
vahelik, tava- 144*, 160
vahelikulised 160
vaher 505
— harilik 505
— hõbe- 505

vaher, saar- 505
— suhkru- 505
vaheväli 209
vahtralised 504
vahulill, mõru 504
vahulillelised 504
vakkseen 166
— joonik- 166
— karik- 166
vakkseenelaadsed 166
vakuool, pulseeriv 79, 226
— toite- 79
valgemädanik 135, 186
valgepöök 611
vallekulaarkanal 378*, 379
vallisneeria 622, 623*
vanill 635
vanilliin 635
varemerohi 542
vareskaer 657
— harilik 657
vareskold 358
varieteet 27, 29
varjulill 517
— lõhnav 517
— värv- 517
varjusamblik, harilik 294
varrepõletik, ristiku- 181
varsakabi 468
vaskulaartopograafia 678
vastaklehik 450, 451*
vastaklehikulaadsed 450
vastaklehikulised 450
veenuseking 635
veinipärm I, 3
velvitšia 452
— imeline 453*
velvitšialaadsed 452
velvitšialised 452
vereurmarohi 557
verihein 579
vesihallikulaadsed 90
vesihein 597
vesiheinalised 596
vesihernelised 552
vesihernes 553
— harilik 553
vesihüatsint 629
vesijuus 235
vesikatk, kanada 622
vesikupp 471
— kollane 471
vesikuuselised 500
vesikuusk 501
vesilehelised 541
vesilimaseened 77
vesilobeelia 572
vesilääts, hulgajuureline 666
vesipaunikas, loim- 514
vesipipar, mõru 567
vesipipralised 567
vesipähklilised 500, 501*
vesiroos 471
— valge 471
vesiroosilaadsed 469
vesiroosilised 470
vesiseeder 446
— kalifornia 446
vesisulg 599
vesivõrgulised 232
vesivõrk 233
— harilik 233
vetikad 193
vetikakiht 282*, 283*, 284, 284*, 286*
vetiksamblikud 293
vetikseened 82
vetiveeria 659
vibrioon 49
vibur 50*, 51, 60, 60*, 215, 220, 220*, 255
viburrohevetikad 225, 226
viigikaktus 594, 595*
viigipuu 603, 604*
— harilik 604
viinapuu, harilik 509, 509*
viinapuulised 507, 508
viirpuu 482
viiruk 504
viirused 38, 39*
— adeno- 47
— arbo- 46
— bakteri- 41, 42*, 45, 47
— Coxsackie 46
— DNH- 46
— ECHO- 46
— entero- 46
— filtreeruvad 39
— gripi- 47
— hernemosaiigi- 47
— herpese- 47
— isodiameetrilised 39
— kapsamosaiigi- 47
— kartuli X- 45
— koerte katku 47
— latentsed 43
— leetri- 47
— leukoosi- 47
— looma- 45
— marutaudi- 47
— mikro- 47
— mumpsi- 47
— mükso- 47
— müksomatoosi 47
— müksoomi- 47
— napo- 46
— niitjad 40
— papova- 47
— paragripi- 47

viirused, pikorna- 46
— polio- 46
— polüoomi 40*
— pulkjad 40
— RNH- 46
— reo- 46
— ribo- 47
— rino- 46
— Rousi sarkoomi 47
— rõuge- 38, 47
— taime- 45
— tsütomegaalia- 47
— tubakamosaiigi 39, 40*, 41, 41*, 43*, 45, 47
— viker- 47
— virulentsed 43
viirushaigused 44
viirussisaldis 42
vikk, suvi- 494
viktooria, amasoonase 471
vildik 338
— soo- 326, 338
vildikulised 338
viljakeha 72, 100, 103
viljasoomus 428
villapuulised 525
villpea 638
— ahtalehine 638
— laialehine 639*
— tupp- 638
virn 518
virioon 38
viroosid 44
viroloogia 39
virospoor 38
virsik 484
vorm 27, 29
vorstipuu 553
vorstirohi 544
vägihein 550
vähikatk 93
väliskottseened 107
välistupp 476
värihein 652, 653*
värvikulised 160
värvuseline kohastumine 267
väändikulised 462
väävlik 156
võõ (ränivetikatel) 209
võõdikulised 160
võhalaadsed 659
võhalised 664
võhk, soo- 664, 665, 665*; XVI, 1
— toa- 665
võhumõõgalised 630
võhumõõk 630
— kollane 630, 630*; XIV, 2
— siberi 630
võilill 580
võipuu 582
võipätakas 552
— alpi 552
— harilik 551*, 552
võrm 541
— liivatee- 540*
— lina- 540
— ristiku- 540
võrmilised 540
võrsumissõlm 642
võrsumissõlmkond 642
võsund 643
— ekstravaginaalne 643
— intravaginaalne 643
— tütar- 643
võsundiline (kõrreline) 642
võtmehein 388
— kuu- 390
võõrasema 566
võõrikulised 587

Wright'i fenomen 682

õisiklehelised 566
õisluht, soo- 624
õistaimed 21
õhik 327
— sulgjas 339
õhikulaadsed 339
õhikulised 339
õlipalm 663
— ameerika 663
— ginea 663
õlipuu, harilik 534, 534*
õlipuulised 533, 534*
õllepärm 107
õnnehein 577
õunapuu 481
— aed- 481
õunapuulised 480

ädalalill 488
äiakas, harilik 597
äiatar 521
ämmakeel 595
ängelhein 177, 468
äädikapuu 504
äärisõis 574

üdikulaadsed 162
üdikulised 150
üheidulehelised 458, 620
üheksavägine 550
ühemehelisus 174
ühetolmukalised 20
ülane 28, 468
— kollane 28, 468
— mets- IX, 2

ülane, vösa- 28, 468
üldine progress 673
üldloor 157, 157*
ürgkida 372
ürgkidalaadsed 372
ürgkidalised 372, 373*
ürgkold 350, 351*
ürgkollalised 350
ürgpalmlehikulaadsed 421, 421*, 422*
ürgraigas 350
ürgraikad 348, 349*
ürgraikalaadsed 349
ürgraikalised 350
ürgseened 82
ürgseenelaadsed 84
ürgsoomuspuulaadsed 356
ürgsoomuspuulised 356, 356*
ürgsõnajalalaadsed 386
ürgsõnajalalised 386
ürgsõnajalg 386

ööküninganna 594
ööprintsess 594

yerba-mate 506

II. LADINAKEELSETE MÕISTETE JA TAIMENIMEDE REGISTER

Abies 435
— alba 436
— balsamea 437
— fraseri VII, 3
— nordmanniana 436*, 437
— sibirica 435
Abietoideae 435
Abutilon 523
Acacia 491
— arabica 492*
— dealbata 491
Acanthaceae 554
Acantholimon 600
— alatavicum 600*
Acanthosphaera 231
Acanthus spinosa 554
Acellularia 30, 48
Acer 505
— negundo 505
— platanoides 505
— saccharinum 505
— saccharum 505
Aceraceae 504
Acetabularia 241
— moebii 240*
Acetobacter 55
— xylinum 50
Achillea 573*
— millefolium 579
— ptarmica 579
Achlya oblongata 91
Achras sapota 600
Acinos arvensis 545
Aconitum 468
— napellus 465*, 468
Acorus calamus 665
Acotyledones 21
Acrasiales 77
Acrasiomycetes 76
Acrocladium cuspidatum 340
Acrosporium 118
Actinidia 582
— kolomicta 582
Actinidiaceae 582
Actinomyces bovis 59
Actinomycetales 59, 62
Actinomycetes 62
Adansonia digitata 526
Adenovirus 47
Adonis 467*
— annua 465*
— vernalis 469
Adoxa moschatellina 517
Adoxaceae 517
Aechmea 640
Aegagropila 241
— sauteri 241
Aegopodium podagraria 515
Aesculus hippocastanum 505
Agaricaceae 160
Agaricales 157
Agaricus 158, 161
— arvensis 161
— bisporus 161
— campestris 161
Agathis 432
— macrostachys 432*
Agavaceae 628
Agave 628
— americana XIII, 4
Aglaozonia 261, 261*
Aganomycetales 187
Agrobacterium tumefaciens 54
Agropyron 655
— desertorum 656
— pectiniforme 656
— ramosum 656
— repens 655
— sibiricum 656
Agrostemma githago 597
Agrostideae 654
Agrostis 654

Agrostis stolonifera 654
— tenuis 653*
Ahnfeltia plicata 271
Aizoaceae 588, 591
Ajuga 543
— pyramidalis 543
— reptans 544*
Akaryobionta 37
Albizzia julibrissin 491
Albuginaceae 95
Albugo candida 95, 95*
Alchemilla 476
Aldrovanda vesiculosa 488
Alectoria 276, 282, 298
— implexa 298
— jubata 298
— ochroleuca 298
Aleurites fordii 533
— moluccana 533
Algae 193
Alisma plantago-aquatica 622
Alismales 470, 621, 640
Alismaceae 622
Alkanna tinctoria 542
Alliaceae 626
Allium 626
— cepa 626*, 626
— porrum 628
— sativum 627
— schoenoprasum 628
— ursinum 627
Allomyces 87
— arbuscula 87
Alnus 609
— glutinosa 608, 609
— incana 609
Aloe 628
Alopecurus 654
— pratensis 654
— ventricosus 654
Alpinia 632
Alsineae 596
Alternaria 183*, 186
— brassicae 186
Althaea 523
Amanita 161
— caesarea 161
— phalloides 161
— vaginata 161
— muscaria 161
— virosa 161; II, 2
Amanitaceae 160
Amaranthaceae 588, 591
Amaranthus caudatus 591
Amaryllidaceae 628
Amblystegiaceae 340
Amentiferae 695, 696
Amorphophallus bulbifer 665
Amorphophallus titanum 665
Anabaena azollae 409
— flos-aquae 204
— hassalii 203*, 204
Anabasis 591
— subsalsa 591
Anacardiaceae 504
Anacardium occidentale 504, 504*
Ananas 641
— sativus 641*
Anaptychia ciliaris 282, 284, 299
Anaulus mediterraneus 210*
Anchusa 542
— italica 541*
— officinalis 542
Ancylistes 101
Andreaea 325
— rupestris 324*
Andreaeaceae 324
Andreaeales 324
Andreaeidae 319, 324
Andromeda polifolia 585
Andropogoneae 657
Aneimia 397
Anemone 28, 468
— nemorosa 30, 468
— ranunculoides 468
— sylvestris IX, 2
Anethum 515
Aneuraceae 313, 314
Aneurophytaceae 384
Aneurophyton germanicum 382*
Angelica 515
Angiopteris 390
— crassipes 391*
— erecta 391*
Angiospermae 454
Animalia 30
Anisolpidiaceae 89
Ankistrodesmus 231
Annona 461
— muricata 461
— squamosa 461
Annonaceae 461
Anonales 695
Antennaria dioica 578
Anthemis 573*
— arvensis 577
— nobilis 579
— tinctoria 577
Anthoceros 306
— laevis 306, 306*
— punctatus 306
Anthocerotaceae 306
Anthocerotales 306
Anthocerotopsida 304, 305
Anthophyta 454
Anthoxanthum odoratum 654
Anthriscus sylvestris 515

Anthurium scherzerianum 664
Anthyllis 495
Antiaris toxicaria 605
Antirrhinum 549*, 551
Antitoxicum 538
— officinale 538
Anuclearia 37
Apera spica-venti 654
Apetalae 459
Aphanizomenon 204
Aphanomyces astaci 93
— cochlioides 93
Aphidophilus tuberosi 47
Aphyllophorales 147
Apiaceae 513
Apioideae 515
Apium 516
Apocynaceae 537
Apocynum 537*
— cannabinum 538
— sibiricum 537
Aprocactus flagelliformis 594
Aqua Laurocerasi 484
Aquifoliaceae 505
Aquilegia vulgaris 465*, 468
Araceae 660, 664
Arachis hypogaea 497
Arales 659, 666
Aralia mandschurica 510
Araliaceae 510
Araliales 510
Araphinales 214
Araucaria VIII, 1
— angustifolia 431*
— araucana 432
— brasiliensis 431*
Araucariaceae 431
Arbutus unedo 585
Archaeopteridaceae 386
Archaeopteridales 386
Archaeopteris 386, 387*
— hibernica 387*
— latifolia 387*
Archangelica 515
Archichlamydeae 686
Archikaryota 37
Arctium 578
— lappa 573*
Arctostaphylos 584, 585
— uva-ursi 585
Arecaceae 660
Arecales 666
Arenga pinnata 664
Aristolochia 471
— macrophylla 472*
Aristolochiaceae 471
Aristolochiales 471
Armeniaca vulgaris 484
Armeria vulgaris 600
Armillariella mellea 160, 187
Arrhenatherum elatius 654
Artemisia 573*, 578
— absinthium 578
— campestris 578
— cina 578
— dracunculus 578
— vulgaris 578
Arthrobotrys 185, 185*
Artocarpus 605
Arum 664
Arundinaria 650
Arundineae 650
Arundinula capitata 102
Arundo donax 650
Asa foetida 516
Asarum canadense 472*
— europaeum 472
Asclepiadaceae 538
Asclepias 538
— cornuti 538*
Ascobolus furfuraceus 137
Ascochyta 181
— linicola 181
— medicaginis 181
— pinodes 181
Ascoideaceae 107
Ascolichenes 293
Ascomycota 74, 103, 106*
Asocorticiaceae 112, 134, 148
Asparagaceae 628
Asparagus 628
— officinalis 627*
— plumosum 628
Aspergillus 115, 115*, 116, 178, 184
— fischeri 116
— flavus 116
— fumigatus 116
— niger 116
— oryzae 116
Asperula 517
— odorata 517
— tinctoria 517
Aspicilia 276, 297
— calcarea 297
— cinerea 297
— esculenta 297
Aspidiaceae 401
Aspleniaceae 403
Asplenium 403
— ruta-muraria 403; VI, 2
— trichomanes 403
Aster 577
Asteraceae 572
Asterales 572
Asterionella 214
— formosa 213*, 214
Asterocalamitaceae 375
Asterocalamites 375

Asterococcus 48
— mycoides 62
Asterophora lycoperdoides 159*
Asteroxylaceae 349, 350
Asteroxylon 350, 351*, 355, 411
— elberfeldense 351*
— mackiei 351*
Astilbe 486
Astragalus 494
— arenarius 494
Astrantia 515
Astrocaryum acaule 662
Athelia bicolor 149
Athiorhodaceae 56
Athyrium 402
— filix-femina 403
Atrichum commune 325
Atriplex 591
— hastata 591
— patula 591
Atropa belladonna 547
Aulacomniaceae 338
Aulacomnium 338
— androgynum 326*
— palustre 326, 338
Auricularia auricula 168*
— mesenterica 168
Auriculariales 167, 168*
Auriscalpium vulgare 152, 152*
Avena 654
— fatua 654
— sativa 651*, 654
— strigosa 654
Aveneae 652
Avicennia 545
Azalea 584
Azolla 408
— caroliniana 410
— filiculoides 410
— microphylla 410*, 411
Azollaceae 406, 408
Azotobacter 54, 59

Bacillariophyta 209
Bacilliformae 47
Bacillus 51, 57, 59
— anthracis 57
— cereus 57
— mesentericus 57
— mycoides 42, 57
— subtilis 50*, 51, 51*, 57
Bacterium xylinum 110
Baeomyces 285, 296
— roseus 296
— rufus 296
Balanophoraceae 587, 672
Balsamia 138
Balsaminaceae 528
Balsamum peruvianum 493
Bambuseae 650
Bangia 270
— atropurpurea 270
Bangiophyceae 270
Banksia 587
Barbarea 559
Baragwanathia longifolia 355
Baragwanathiaceae 355
Baragwanathiales 355, 362, 411
Barbilophozia 317
Barbilophzia barbata 317
Basidiobolus ranarum 102, 189
Basidiolichenes 293, 299
Basidiomycota 74, 112, 143
Batrachium 469
Batrachospermum 269*, 271
Bauhinia 490*
Beggiatoa 57, 60
Beggiatoales 60
Begonia 567, 568*
Begoniaceae 567
Bellis perennis 577
Bennettitales 421, 456
Berberidaceae 463
Berberis 463
— vulgaris 464, 464*
Beta vulgaris 588, 589*
— — ssp. esculenta var. alba 590
— — — var. altissima 590
— — — var. rubra 590
— perennis 589
Betula 609
— alba 609
— humilis 611
— nana 611
— pendula 609
— pubescens 610
Betulaceae 609
Bicornes 582
Bignoniaceae 553
Billbergia 640
— amoena 640*
Biophytum sensitivum 528
Blasia 313
— pusilla 314*
Blastocladiales 83, 87
Bodanella 260
Boehmeria nivea 507
Bougainvillea spectabilis 592
Bolbitiaceae 160
Boletaceae 159
Boletus edulis 159
Bombacaceae 525
Boswellia carteri 504
Boraginaceae 541
Borago officinalis 541*, 542
Borellia 61
Botrychium 388
— lunaria 389*, 390

Botrychium virginianum 390*
Botrydiopsis 219
— arhiza 217*, 219
Botrydium 215, 219
— granulatum 217*, 219
Botryotinia fuckeliana 184
Botrytis 183*, 184
— allii 184
— cinerea 184
Brachytheciaceae 340
Brachythecium 340
— populeum 340
— rutabulum 340
— salebrosum 340
Brassica 562
— campestris 562
— juncea 562
— napus var. napus 562
— — var. napobrassica 562
— nigra 563
— oleracea 560*, 562
— — var. acephala 562
— — var. botrytis 562
— — var. capitata alba 562
— — var. gemmifera 562
— — var. gongylodes 562
— — var. italica 562
— — var. sabauda 562
— sylvestris 562
Brassicaceae 558
Brevibacterium 59
Briza 692
— media 653*
Bromeliaceae 640
Bromus 652
— arvensis 652
— inermis 652
— secalinus 652
Brosimum galactodendron 605
Brucella 59
Brya ebenum 497
Bryaceae 338
Bryales 338
Bryidae 319
Bryophyllum 485
Bryonia alba 570
Bryophyta 303
Bryopsida 304, 319
Bryopsidophyceae 225
Bryum 328
Bulbophyllum minutissimum 635
Bumilleria sicula 217*
Bunias orientalis 561
Bupleurum 515
Burmanniaceae 636
Burseraceae 504
Butomaceae 624
Butomus 624
— umbellatus 624
Buxaceae 533
Buxbaumia aphylla 329, 336
Buxbaumiales 336
Buxbaumiaceae 336
Buxus sempervirens 533

Cabomba 471
Cakile maritima 561
Cactaceae 588, 592
Cactales 587
Caesalpiniaceae 491
Caesalpinia echinata 492
Caladium bicolor 664
Calamagrostis 654
Calamintha acinos 545
Calamitaceae 377
Calamitales 372, 374
Calamites 377
— carinatus 376*
Calamophyton 372
— primaevum 373*
Calamostachys 372*
Calamus rotang 662
Calceolaria 552
Calendula 575, 577
— officinalis 576*
Caliciaceae 285
Caliciales 287, 294
Calicium 288*, 294
— viride 294
Calla palustris 665, 665*; XVI, 1
Calligonum 602
— caput-medusae 602*
Calluna 583
— vulgaris 585
Calobryum 315
Calocera viscosa 150, 150*
Calonectria graminicola 126
Caloplaca 298
— aurantiaca 298
— murorum 298
Caloplacaceae 287, 298
Caloplacales 298
Caltha palustris 468
Calycella citrina 134
Calymmatotheca hoeninghausii 414, 414*
Calypogeia trichomanes 316, 317*
Calystegia 540
Camellia 582
Campanula 572
— glomerata 572
— patula 572
— persicifolia 572
— rotundifolia 571*
Campanulaceae 571
Campanulales 570, 695
Campylium 340
Candida albicans 184

Canna 632, 632*
— edulis 633
— indica 633
Cannabaceae 605
Cannabis indica 606
— sativa 605, 605*
Cannaceae 633
Cantharellaceae 153
Cantharellus cibarius 144*, 153
— tubaeformis 154
Capnodiales 141
Capnodium salicinum 141
Capparaceae 558
Capparis spinosa 557*, 558
Caprifoliaceae 519
Capsella bursa-pastoris 559, 561*
Capsicum annuum 547
Caragana 494
— arborescens 490*, 494
— frutex 490*, 494
Cardamine amara 561
— pratensis 561
Carduus 578
Carex 636, 637*, 638
— nigra 638
— panicea 638
— physodes 638
— rostrata 638, 639*
— stenophylla 638
Carica papaya 567
Caricaceae 567
carina 379
Carpenteles 115
Carpinus betulus 611
Carthamus tinctoria 577
Carum 516
— carvi 513*
Caryophanales 60
Caryophanon 60
— latum 60*
Caryophyllaceae 588, 595
Caryophyllales 587, 695
Caryota urens 664
Cassia 492
— angustifolia 492
— senna 492
Cassiope tetragona 585
Castanea 505
— sativa 613*, 614
Casuarina 618
— equisetifolia 619*, 620
Casuarinaceae 618
Casuarinales 618
Catalpa 553
Catha 506
Catharinea undulata 331*
Cattleya 635, 636
Caulerpa 241
Caulerpa prolifera 240*, 241
Caulobacter 55
Caytoniales 416, 457
Cedrela odorata 504
Cedrus 440
— atlantica 440
— deodara 439*, 440; VIII, 2
— libani 440
Ceiba pentandra 526
Celastraceae 506
Celastrales 505
Celastrus 506
Cellulares 21
Cellularia 48
Celosia cristata 591
Centaurea 577
— cyanus 573*, 578
— jacea 578
— scabiosa 578
Centaurium pulchellum 536
— umbellatum 536, 536*
Centricae 212, 214
Centrospermae 587
Cephalanthera 636
— longifolia 636; XV, 2
— rubra 636
Cephalozia bicuspidata 316, 317*
Ceramium 269, 271
— ramulosum 272*
Cerapadus 484
Cerastium arvense 595*
— caespitosum 596*
Cerasus 483
— avium 477*, 483
— fruticosa 483
— vulgaris 483*
Ceratium 257
— cornutum 254*, 257
— hirundinella 256*, 257
Ceratocystis 123
— coerulea 123
— ulmi 122*, 123, 186
Ceratodon purpureus 339
Ceratonia siliqua 492
Ceratophyllaceae 471
Ceratophyllum 471
— demersum 471
Ceratopteris 401
Ceratozamia mexicana 417*
Cercospora 183*, 186
— beticola 186
Cerinomyces 150
— canadensis 150*
Ceroxylon andicola 664
Cetraria 283, 297
— glauca 298
— islandica 282, 297
— juniperina 298

Cetraria nivalis 298
Chaetoceros 214
— wighamii 213*, 214
Chaetomiaceae 123
Chaetomium 123
— globosum 122*
Chaetophora 237
— elegans 236*
Chaetophorales 249
Chamaecyparis 446
— lawsoniana 446
Chamaedaphne
— calyculata 585
Chamaenerion 499
— angustifolium 499, 500*
Chamaesiphon 200, 202
— incrustans 201*, 202
Chamaepericlymenium suecicum 512, 513*
Chamaerops humilis 660
Chamaesiphonophyceae 202
Chantransia corymbifera 268*
Chara 251, 252
— baltica 252
— foetida 251*, 252
— fragilis 251*, 252
— vulgaris 252
Characeae 252
Characiaceae 231
Characiopsis 218
— auta 218
Characium 231
— acuminatum 231, 232*
— obtusum 231
Charales 252
Charophyceae 252
Charophyta 249
Chelidonium majus 556*, 557
Chenopodiaceae 587
Chenopodium 590
— album 590*, 591
— ambrosioides 591
— capitatum 591
Chimaphila umbellata 583
Chitovirales 46, 47
Chlamydobacteriales 56, 62
Chlamydomonales 226
Chlamydomonas 224, 226, 227*
— braunii 195, 227
— coccifera 227
— pseudogigantea 227
— simplex 194*
Chlamydospermatopsida 412, 448, 454
Chloramoeba heteromorpha 218
Chlorangium 230
— epizoicum 230*
Chlorella 231, 234, 277
— ellipsoidea 234
— terricola 234
Chlorella vulgaris 232*, 234
Chlorobacteriaceae 56
Chlorobium 56
Chlorococcaceae 231
Chlorococcales 231
— autosporinae 231
— zoosporinae 231
Chlorococcum 231
Chlorococcum infusionum 231
Chlorophyta 223
Chlorosarcina 277
Chlorosplenium aeruginascens 133, 134
Choanephora 98*
Choanephoraceae 98
Chondrostereum purpureum 149
Chondrus crispus 271, 272*
Choripetalae 459
Chosenia 616
Chromulina rosanoffii 206*, 208
Chromulinales 208
Chroococcophyceae 202, 225
Chroococcus 299
Chrysamoeba radians 207
Chrysocapsophyceae 207, 208
Chrysomonadophyceae 207, 208
Chrysomyxa 177
— abietis 177
— ledi 177
— woroninii 177
Chrysophyta 205, 207, 274
Chrysosphaerophyceae 207, 208
Chrysosplenium
— alternifolium 488
Chrysothrichophyceae 207, 208
Chytridiales 83, 84
Chytridiomycetes 82, 83
Cibotium 399
— scheidei 399
Cicer 495
Cichorium 580
— endivia 580
Cicuta virosa 516*, 517
Cinchona 518
— ledgeriana 518
— succirubra 518
Cinnamomum 463
— aromaticum 463
— camphora 463
— zeylanicum 462*, 463
Cintractia 171
— caricis 171
Circaea alpina 499
Cirsium 578
— arvense 578
— heterophyllum 579
— oleraceum 579
— palustre 579
— vulgare 579
Cissus 510

Cistaceae 565
Cistales 565
Cistanche 553
Cistus 566
Citrullus 570
— colocynthis 570
— vulgaris 570
Citrus 503
— aurantium 503, 503*
— decumana 503
— limon 503
— paradisi 503
— reticulata 503
— sinensis 503
— trifoliata 503
Cladina 282
Cladium 636
— mariscus 638
Cladochytriaceae 87
Cladonia 281, 295
— alpestris 296; IV, 2
— coniocraea 296
— cornuta 282, 296
— deformis 296
— fimbriata 296
— foliacea 296
— mitis 296
— rangiferina 296
— squamosa 284*
— sylvatica 296
Cladoniaceae 287, 295
Cladophora 208, 223, 241
— glomerata 241, 242*
Cladoxylaceae 384
Cladoxylales 384
Cladoxylon 384
— scoparium 383*
classis 29
Clavariaceae 152
Clavariadelphus ligula 153
Claviceps 128
— microcephala 128
— purpurea 70*, 127*, 128
Clavicipitaceae 128
Clavicipitales 121, 128
Clavulinopsis vernalis 299
Cleome 558
Climaciaceae 339
Climacium dendroides 325, 339
Clitandra 537*
Closterium 101, 245, 248
— kuetzingii 247*
— lunula 247*
— rostratum 247*
— striolatum 247*
Clostridium 54, 57
— botulinum 59
— butyricum 57
— septicum 59
Clostridium tetani 50*, 57
Clusiaceae 582
Cobresia 638
cocca 530
Coccomyxa 277, 282*
Cocconeis 214
— pediculus 213*, 214
— placentula 214
Cocos nucifera 662, 662*
Codiolum 225
Codium 241
— tomentosum 240, 241*
Coelastraceae 234
Coelastrum 234
— cambricum 232*
Coelogyne 635
Coelosphaeridium 240
Coffea 518
— arabica 518
— liberica 518
Cola acuminata 526
Colchicum 627
Coleochaete 196
— scutata 194*
Coleosporium 177
— campanulae 177
— melampyri 177
Coleus 545
Collema 279, 283*, 294
— cristatum 294
— tenax 294
— tunaeforme 294
Collemaceae 294
Colletotrichum 181, 182*
— gloeosporioides 124, 181
— lagenarium 181
— lindemuthianum 181
— linicolum 181
Colocasia esculenta 664
Colpoma quercina 132
columna 522
Combretaceae 499
Commelinaceae 641
Commelinales 640
Commiphora 504
Comphonema parvulum 212*
Compositae 572
Coniferales 412, 423, 426
Coniferopsida 412, 423, 454
Coniocybe furfuracea 294
Coniophora puteana 151
Coniophoraceae 151
Conium maculatum 516*, 517
Conjugatophytina 225, 243
Consolida regalis 468
Convallaria majalis 625
Convolvulaceae 540
Convolvulus 540
Contortae 535

Copernicia cerifera 664
Coprinaceae 160
Coprinus 161
Coptidoideae 466
Cora 299
Corallina 271, 272*
Corchorus 525
Cordaianthus williamsoni 424*
Cordaitaceae 423
Cordaitales 423
Cordaites 423
Cordyceps 128, 186
— militaris 124, 129
— ophioglossoides 129
Cordyline 628
Cormobionta 303
Cormophyta 303
cormus 344
Cornaceae 511
Cornales 512
Cornicularia aculeata 298
Cornus mas 512, 512*
Coronaria flos-cuculi 597
Corozo oleifera 663
Cortaderia dioica 650
Cortex Cascarillae 533
— Cinae 518
— Frangulae 508
— Granati 499
— Viburni 520
Corticiaceae 149
Cortinariaceae 160
Corydalis 556, 557
— cava 556*
— halleri 557
Corylus avellana 611
Corynebacterium diphteriae 59
Corypha umbraculifera 662
Cosmarium 243*, 248
— botrytis 247*, 248
— granatum 247*, 248
— margaritiferum 247*, 248
— quadratum 247*
— reniforme 247*, 248
— turpini 248
Cotinus coggyria 504
Crambe maritima 560*, 561
Crassula cordata 485
Crassulaceae 484
Crataegus 482, 673
Craterellus cornucopioides 154
Crenothrix polyspora 57*, 57
Crepidotaceae 160
Crepis 580
Crescentia 553
Crinum 629
Cristensenia aesculifolia 391*
Crocus 631
— sativus 630*
Croton eluteria 533
Cruciferae 558
Crucibulum laeve 166
Cryptococcophyceae 255
Cryptogamae 21
Cryptogamia 20, 74
Cryptomeria japonica 445, 445*
Cryptomonadophyceae 255
Cryptomonas 255
— ovata 254*, 255
Cryptomycina pteridis 132
Cryptophytina 254, 255
Ctenomyces mentagrophytes 113
— serratus 113*
Cucumis sativus 569
Cucurbita 570
— maxima 570
— pepo 569*, 570
Cucurbitaceae 568
Cucurbitales 568
Cudonia circinans 133*, 135
Cupressaceae 445
Cupressus 446
— arizona 446
— sempervirens 445*, 446
Curtella 473
Curcuma 632, 633
Cuscuta epilinum 540
— epithymum 540*
— trifolii 540
Cuscutaceae 540
Cutelaria 261
— multifida 261*
Cutleriales 261
Cyanophilales 294
Cyanophyta 198
cyathium 531
Cyathus 166
— olla 166
— striatus 164*, 166
Cycadaceae 416
Cycadales 412, 416
Cycadeoidea dagotensis 422*
— gibsoniana 422*
— marshiana 422*
Cycadofilicales 412, 413
Cycadopsida 412, 454
Cycas 416, 417*, 418*
— circinalis 417*
— revoluta 416, 417*, 418*
Cyclamen 599
— europaeum 599
— persicum 599
Cyclosporophyceae 260
Cydonia oblonga 482
Cylindrocystis 244
Cylindrospermum 204
— muscicola 203
Cymbella 214

Cymbella ehrenbergii 213*
— lanceolata 213*
Cymbopogon 659
Cymodocea antarctica 623
Cynara cardunculus 579
— scolymus 576*, 579
Cyperaceae 636
Cyperales 636
Cyperus esculentus 637
— papyrus 637
Cypripedium calceolus 636; XV, 1
Cystococcus 277, 298
— minimus 277
— xanthoriae 277
Cytisus 493
Cytomegaliavirus 47
Cytophaga 61

Dacrymycetaceae 150
Dactylaria 185
Dactylis 652
— glomerata 652*
Dahlia 577
Dalbergia melanoxylon 497
Daldinia concentrica 70*, 124
Daphne mezereum 498*, 499
Darlingtonia californica 564*
Darluca 181
— filum 181
Dasiphora fruticosa 480
Dasycladales 225
Datura stramonium 548*, 548
Daucus carota 516
— sativus 516
Dawsonia 325
Delesseria 271
— sanguinea 271, 272*
Dematiaceae 186
Deoxybinala 46
Deoxycubica 46
Deoxyhelica 46
Deoxyvira 46, 47
Derbesia 225
Dermataceae 134
Dermatocarpaceae 293
Dermatocarpon 282, 289*
— miniatum 293
Deschampsia caespitosa 653*, 654
Desmatractum 231
Desmidiales 244, 245
Desmidium 248
— swartzii 248
Desmophyceae 255
Deuterolichenes 299
Deuteromycetes 74, 178, 179*
Diandrae 634
Diandria 20
Dianthus 597
— arenarius 597
Dianthus barbatus 597
— caryophyllus 597
— deltoides 597
— superbus 597
Diaporthaceae 124
Diatomeae 209
Dicentra 556
— formosa 556*
Dicksonia 399
— antarctica 399
Dicksoniaceae 399
Dicotyledoneae 31, 458
Dicotyledones 21
Dicranaceae 339
Dicranales 339
Dicranum scoparium 339
— undulatum 337*, 339
Dictamnus albus 502
Dictydium 79
Dictyocha fibula 206*
Dictyonema 299
Dictyosphaerium indicum 231
Dictyostelium 76*, 77
Dictyota 263
— dichotoma 262*
Dictyotales 263
Dictyuchus 91
Digitalis 549*, 550
— grandiflora XII, 1
— purpurea 550
Digitaria 657
Digraphis arundinacea 654
— — var. picta 654
Dilleniaceae 473, 581
Dilleniales 473, 695, 698
Dillenia 473
— indica 473
Dinobryon 208
— divergens 206*, 208
— sertularia 206*, 208
— sociale 208
Dinophytina 255
Dionaea muscipula 488
Dioon edule 417*, 418*, 420*
Dioscorea batatas 629
Dioscoreaceae 629
Diospyrales 600
Diospyros ebenum 601
— kaki 601
— lotus 601
Diphasium 358, 361
— complanatum var. anceps 361
— — var. tristachyum 361
Diplococcus 59
— pneumoniae 58*, 59
Diplophlyctis intestina 68*
Dipodascus uninucleatus 107, 108*
Dipsacaceae 520

Dipsacus fullonum 521, 523*
Dipteris 403
Dipterocarpaceae 582
Dipterocarpus 582
Dischidia 538
Discolichenes 293
Discomycetes 106, 129
Ditrichaceae 339
Ditrichum flexicaule 339
divisio 29
Doassansia 169*, 171
Dolichovirus brassicae 47
Dothideales 141
Draba 559
— verna 25
Dracaena 628
— draco 628
Dracontium gigas 665
Draparnaldia 237
— glomerata 236*
Draparnaldiopsis 235
Drepanocladus 340
— uncinatus 340
Drepanopeziza ribis 134
Drepanophycus 355
— spinaeiformis 355, 356*
Drimys 461
— winteri 461
Droseraceae 488
Drosera anglica 488
— rotundifolia 487*, 488
Dryas 478
Dryopteris cristata 393*, 401
— filix-mas 401, 402*
Dunaliella salina 226, 227*
Durio zibethinus 526
Dynerium argenteum 650

Ebenaceae 601
Ebenales 599, 600
Ecballium 570
Eccriniales 103
Eccrinoides henneguyi 102*
Echinocactus grusonii 594
Echinochloa crus-galli 657
— frumentacea 657
Echinops 573*, 574*
Echinopsis tubiflora X, 1
Echium 542
— vulgare 541*
Ectocarpales 260
Ectocarpus 258, 260, 261*
— confervoides 259*
Edapteris 384*
Eichhornia 629
Elaeagnaceae 499
Elaeagnus argentea 499
Elaeis guineensis 663
Elaphomyces 129
Elaphomyces granulatus 139
Elaphomycetaceae 139
Elatinaceae 567
Elatine hydropiper 567
Eleocharis 636
Elettaria cardamomum 632
Elodea canadensis 622
Elsinoë 141
Elymus 657
— arenarius 657
Emericella 115
Eminium lehmanni XVI, 2
Empetraceae 586
Empetrum 586
— nigrum 586, 586*
Enalus acoroides 622
Encephalartos 462
Endogonaceae 100
Endogone 100
Endomycetaceae 107
Endomycetales 107
Enteromorpha 236, 237
— intestinalis 194*, 236*, 237
Entodontaceae 340
Entomophthora
— aphidis 102
— culicis 102
— gryllii 102
— muscae 101, 101*
Entomophthorales 96, 97, 100
Entophlyctaceae 86
Entophlyctis vaucheriae 86
Eocronartium muscicola 168
Eonuclearia 30, 37
Epacridaceae 586
Ephedra 448
— distachya 449, 449*; VII, 1
Ephedraceae 448
Ephedrales 448
Epichloë typhina 129
Epidermophyton 113, 114*
Epilobium 498
— palustre 499
Epiphyllum 593
epitheca 209
Equisetaceae 377
Equisetales 372, 377
Equisetinae 31
Equisetopsida 31
Equisetum 377
— arvense 378*, 380
— giganteum 379
— fluviatile 380
— hiemale 380; V, 2
— palustre 380
— pratense 380
— schaffneri 379
— sylvaticum 379, 380
Eremurus robustus XIII, 2

Erica 585
— tetralix 585
Ericaceae 583
Ericales 582
Erigeron 577
Eriocaulaceae 641
Eriocaulon gibbosum 641*
— kunthii 641*
Eriophorum 637*, 638
— angustifolium 638
— latifolium 639*
Erodium 528
— cicutarium 528
Erophila verna 25
Erwinia 59
Erysiphaceae 118, 118*
Erysiphales 112, 118
Erysiphe 120
— cichoracearum 120
— communis 120
— galeopsidis 120
— graminis 120
— pisi 120
Erysipelothrix insidiosa 59
Erysium diffusum 563
Erythroxylaceae 530
Erythroxylon coca 530
Escherichia 59
— coli 39, 43*, 47, 59
Euanthophyta 692
Euastrum 247
— oblongum 247*, 247
— verrucosum 247, 247*
Eubacteriae 62
Eubacteriales 57, 62
Eucalyptus globulus 498
Eucaryota 30
Euchlorophytina 225
Eudarluca filum 181
Eudorina 194, 229
Eufilices 381, 386
Euglena 221, 222
— viridis 220*, 222
Euglenales 221
Euglenophyceae 221
Euglenophyta 195, 219
Eunotia 214
— arcus 213*
Eunuclearia 30
Euonymus 506, 506*
— europaea 506
Euphorbia 531
— canariensis 532
— cyparissias 532
— lathyris 531*
— pulcherrima X, 3
Euphorbiaceae 530
Euphorbiales 530
Euphorbium 533
— resinifera 533
Euphrasia 549*
Eupomatia 462
Eupomatiaceae 462
Eurotiaceae 113, 114
Eurotiales 109, 112
Eurotium 115
— herbariorum 114
Eurhynchium striatum 340
Eusporangiatae 381, 386
Eutreptia 221
— viridis 221
Euvolvophycidae 226
Evernia 282, 298
— furfuracea 298
— prunastri 298
Exidia 162
— glandulosa 163
Exobasidiaceae 149
Exobasidiales 149
Exobasidium vaccinii 149
Exogonium purga 540

Faba vulgaris 494
Fabaceae 492
Fabales 489
Fagaceae 611
Fagales 607, 695
Fagopyrum 602
— esculentum 603
Fagus orientalis 614
— sylvatica 614
familia 29
Farinosae 640
Ferribacteriales 62
Ferula 516
— tenuisecta XI, 2
Festuca 652
— rubra 652*
Festuceae 652
Ficus 604*
— carica 604
— elastica 604
Filago 578
Filicales 392
Filiformae 47
Filipendula hexapetala 479*
— ulmaria 30
Fissidens 325, 338
Fissidentaceae 338
Fissidentales 338
Fistulina hepatica 152
Fistulinaceae 152
Flacourtiaceae 566
Flagellatae 207
Flammulina velutipes 159*, 161
Flexiviridales 47
Flores Chamomillae 579

Flores Chamomillae romanae 579
— — vulgaris 579
— Cinse 578
— Malvae 523
— Sambuci 519
— et Semen Calcatrippae 468
— Tiliae 525
— Verbasci 550
Florideophyceae 270, 271
Folia Althaeae 523
— Belladonnae 549
— Coca 530
— et Cortex Hamamelidis 475
— Digitalis 550
— Farfarae 579
— Hyoscyami 549
— Juglandis 614
— Malvae 523
— Sennae 492
— Stramonii 549
— Uvae ursi 586
Fomes fomentarius 155*, 156
Fomitopsis annosa 156
Fontinalis antipyretica 325
forma 27, 29
Forsythia 534
— suspensa 534*
fovea 369
Fragaria ananassa 480
— chiloënsis 480
— vesca 477*
— — var. semperflorens 480
— virginiana 480
— viridis 480
Fragilaria 214
— capucina 213*, 214
— crotonensis 213*, 214
Frangula 507
— alnus 507, 508*
Fraxinus excelsior 534
— ornus 534*, 535
Fritillaria 628
Fructus Anisi 516
— — Stellati 463
— Carvi 516
— Fragariae 480
— Rhamni catharticae 508
— Ribes nigri 486
— Rosae 480
— Rubi idaei 478
— Sorbi aucupariae 482
Frullania 307, 316, 319
— dilatata 318*, 319
Frullaniaceae 318
Fucales 265
Fuchsia 499
Fucus 265
— vesiculosus 264*, 265
Fuligo septica 79
Fumaria officinalis 557
Funaria hygrometrica 330*, 333*, 335*, 338
Funariaceae 338
Funariales 338
Fungi 30, 67
— imperfecti 178
Fusarium 125, 183*, 186
— graminearum 126, 187
— lateritium I, 1
— nivale 126
Fusicladium pirinum 143
Fusidium 72*

Gaeumannomyces graminis 124
Gagea 628
Galanthus 629
Galbanum 516
Galeobdolon luteum 544
Galeola altissima 635
Galeopsis 544
Galium 517, 678
— aparine 518, 518*
— boreale 518
— mollugo 31, 518
— x ochroleucum 31
— verum 31, 518
Ganoderma applanatum 147, 154*
Garcinia mangostana 582
Gasteromycetes 138, 146, 163, 164*
Geastrum 165
— pectinatum 164*
Gelidium 271
Genangium ferruginosum 134
Genea 138
Genista 493
— tinctoria 490*
Gentianaceae 535
Gentianales 535
Gentiana 535
— cruciata 536
— lutea 535, 536*
— pneumonanthe 536, 536*
— punctata 535
genus 29
Geoglossaceae 134, 135
Geosiphon 293
— pyriforme 293
Geosiphonaceae 293
Geosiphonales 293
Geotrichum 184
— candidum 184
Geraniaceae 528
Geraniales 526, 698
Geranium 528
— pratense 528, 529*
— sanguineum 528
— sylvaticum 528

Gesneriaceae 553
Geum 478
— rivale 479*
Gibberella fujikuroi 126
— zeae 126, 187
Ginkgoaceae 423
Ginkgoales 412, 423
Ginkgo biloba 423, 425*, 426*
Gladiolus imbricatus 631
Glaucidium 464
Glaucium 556*
Glaucocystis 37
— nostochinearum 249
Glaucophyta 201, 249
Glechoma 544
Gleditschia 492
— triacanthos 492
Gleicheniaceae 397, 404
Glenodinium 258
— borgei 257*
Gloenkinia 231
Gloeocapsa 202, 277
— alpina 202
— turgida 201*, 202
Gloeochaete wittrockiana 249
Gloeococcus schroeterii 194*
Gloeosporidiella ribis 134, 181
Gloeotrichia 204
— echinulata 204
— natans 203*, 204
Glomerella 181
— cingulata 124
— lindemuthiana 124, 181
Glumiflorae 636
Glycine soja 495
Glyzyrrhiza 494
Gnaphalium 578
Gnetaceae 450
Gnetales 450, 454
Gnetum 450, 451*
— gnemoni 451
Gomphidiaceae 160
Gomphonema parvulum 212*
Gomphosphaeria 202
— aponina 201*, 202
— lacustris 202
Gonapodyaceae 87
Gonatozygales 244
Gonium 227
— pectorale 227, 228*
Gossypium 523, 524*
— arboreum 524
— barbadense 524
— herbaceum 524
— hirsutum 524
— peruvianum 524
Gracilaria 271
Graminales 642
Gramineae 642
Grammatophora maxima 210
Grammatophyllum speciosum 635
Graphidales 287
Graphis scripta 288*
Graphium 186
— ulmi 120, 179*, 186
Grevillea 587
Grimmia 327, 337
— hartmanni 328*
Grimmiaceae 336
Grimmiales 336
Grossularia reclinata 486
Guajacum 530
Guilielma speciosa 661
Gunnera 501
Guttiferae 582
Guttiferales 581
Gymnoascaceae 113
Gymnocarpales 293
Gymnocarpium dryopteris 401
Gymnodinium 255
— fuscum 255, 256*
Gymnospermae 411
Gymnosporangium cornutum 176
Gymnovirales 46
Gynandrae 633
Gynerium argenteum 650
Gyromitra 137
— esculenta 137
Gyroporella 240

Haematoxylon campechianum 492
Haemodoraceae 636
Halicystis 225
Halophila ovalis 622
Halorrhagaceae 500
Haloxylon aphyllum 591
— persicum 591
Hamamelidaceae 475
Hamamelidales 475, 695
Hamamelis virginiana 475
Haplomitriales 307, 313, 315
Haplomitrium 315
— hookeri 315*
Haplovirales 46, 47
Hedera helix 511, 511*
Hedwigia albicans 339
Hedwigiaceae 339
Helianthemum nummularium 565*, 566
Helianthus 573*, 576
— annuus 576*, 577
— tuberosus 577
Helichrysum arenarium 578
Helicoma 184
Helicoon 183*, 184
Heliotropium peruvianum 542
Helleboroideae 466, 468

Helminthosporium 183*, 186
— sativum 186
Helmithostachys 388
Helobiae 621, 695
Helotiaceae 134
Helotiales 129, 133, 133*, 135, 277
Helotium 134
Hemerocallis 628
Hemiangiospermae 456
Hemiascomycetes 106, 107
Hemibasidiomycetes 166
Hendersonia acicola 132, 178
Hepatica nobilis 468
Hepaticae 304
Hepaticopsida 304, 307
Heracleum 515
— mantegazzianum XI, 1
Herba Absinthii 578
— Adonis vernalis 469
— Bursae pastoris 563
— Chelidonii 557
— Convallariae 625
— et Flores Tanaceti 579
— Hyperici 582
— Lobeliae 572
— Millefolii 579
— Polygalae 504
— Violae tricoloris 566
Herbaceae 687
Hericium coralloides 152
Herniaria glabra 596*, 598
Herpes simplex 39
Herpesvirus 47
Heterocapsophyceae 217
Heterochloridophyceae 218
Heterochloris mutabilis 217*, 218
Heterococcophyceae 217
Heterocontae 215
Heterobasidiomycetidae 146
Heterogeneratae 260
Heterosiphonophyceae 218, 219
Heterotrichophyceae 218, 219
Hevea 530, 532
— brasiliensis 531*, 533
Hibiscus cannabinus 523
— rosa-sinensis 523
Hieracium 580
Hierochloë 654
— australis 654
— odorata 654
Hippeastrum 629
Hippocastanaceae 505
Hippomane mancinella 532
Hippophaë rhamnoides 499
Hippuridaceae 500
Hippuridales 501
Hippuris vulgaris 500, 502*
Homalia trichomanoides 339
Homalothecium sericeum 340
Homobasidiomycetidae 146
Hordeae 655
Hordeum 656
— distichum 656
— hexastichum 656
— polystichum 656
— spontaneum 656
— vulgare 651*, 656
Hormogonophyceae 202
Hornea 350
Horneophyton 350
Hottonia palustris 599
Hovenia dulcis 508
Howea forsteriana 664
Hoya 538
— bella 538
— carnosa 538
Humulus lupulus 606
Hyacinthus 628
Hyaloscyphaceae 134
Hyalotheca 248
— dissiliens 248
Hydnaceae 151, 152
Hydnocarpus 566
Hydnophytum 519
Hydnum repandum 152
Hydrangea hortensis 486
— opuntifolia 486
Hydrastidaceae 466
Hydrastis 468
— canadensis 468
Hydrastoideae 466
Hydrocharis morsus-ranae 622, 623*
Hydrocharitaceae 622
Hydrocotyle vulgaris 514
Hydrocotyleoideae 515
Hydrodictyaceae 232
Hydrodictyon 224, 231, 233
— reticulatum 233, 233*
Hydromyxomycetes 76, 77
Hydrophyllaceae 541
Hydrurus 207
— foetidus 195, 206*, 208
Hyenia 372
— elegans 373*
Hyeniaceae 372
Hyeniales 372, 411, 682
Hygrophoraceae 160
Hylocomiaceae 341
Hylocomium proliferum 341
— splendens 326*, 337*, 341
Hymenochaetaceae 156
Hymenochaete tabacina 156
Hymenogasterales 165
Hymenomycetes 146
Hymenophyllaceae 397, 398*
Hymenophyllum 399
— tunbridgense 398*, 399

Hyoscyamus niger 547*, 548
Hypecoum procumbens 556*
Hypericum 582
— maculatum 581*, 582
— perforatum 582
Huperzia 358
Huperziaceae 358
Hyphochytriales 87
Hyphochytridiomycetes 82, 89
Hyphomicrobiales 57
Hyphomycetes 182
Hypnaceae 340
Hypnales 340
Hypnum 327
— cupressiforme 340
Hypochmus solani 149
Hypocrea citrina 125
Hypocreaceae 125
Hypocreales 121, 125
Hypodermataceae 131
Hypodermella larici 131*
— macrospora 132
— sulcigena 132, 178
Hypogymnia 297
— physodes 291, 297
Hypomyces 125
— chrysospermus 125
hypotheca 209
Hypoxydaceae 636
Hyssopus officinalis 545

Icmadophila ericetorum 297
Ilex aquifolium 505, 506*
Illiciaceae 463
Illiciales 463
Illicium 463
— religiosum 463
— verum 463
Impatiens balsamina 529
— noli-tangere 529, 529*
— parviflora 530
Imperata cylindrica 659
Indigofera tinctoria 497
Inocybe 161
— patouillardii 161
Inonotus obliquus 156
Ipomoea batates 540
Iridaceae 630
Iridovirus 47
Iris 630
— pseudacorus 630, 630*; XIV, 2
— sibirica 630
Isaria 186
Isatis tinctoria 563
Isocontae 224
Isoëtaceae 369
Isoëtes 369, 371*, 380
— echinospora 371
— japonica 369
Isoëtes lacustris 370*, 371
Isoëtales 369
Isogeneratae 260
isthmus 245
Ivanovskya 46

Jacaranda 553
Jambosa caryophyllus 498
Jasione 572
Jasminum 334
Jenneria 46
Jovibarba sobolifera 484
Juglandales 614, 695
Juglans regia 614, 615*
Juncaceae 631, 636
Juncales 631
Juncaginaceae 624
Juncus 631
— conglomeratus 631
— effusus 631
Jungermanniales 313, 316
Jungermanniidae 307, 313
Juniperus 446
— communis 446, 447*
— sabina 448
— virginiana 447

Kabatiella caulivora 181
Kallostachys 372*
Kiekxellaceae 98, 98*
Kigelia 553
Knautia arvensis 521
Kuehneromyces mutabilis 161
labellum 632
Labiatae 542
Laboulbenia flagellata 140
— pedicellata 140
Laboulbeniomycetes 106, 139
Laburnum 493
Labyrinthula macrocyctis 77*, 77
Labyrinthulales 77
Lachnellula willkommii 133*, 134
Lactarius 160
— deliciosus 160
— necator 160
— resimus 160
— rufus 160
— torminosus 159*, 160
— trivialis 160
Lactobacillus 59
Lactuca 573*
— sativa var. capitata 580
— serriola 580
— virosa 580
Lactucarium 580
Laelia 636
Laetiporus sulphureus 156
Lagenaria vulgaris 570
Lagenidiaceae 90

Lagenidiales 90
Lagenidium rabenhorstii 89*, 90
Lamiaceae 542
Lamiales 535, 539, 540
Laminaria saccharina 262*, 264
Laminariales 263
Lamium album 543, 544*
— galeobdolon 544
Landolphia 537
Langermannia gigantea 165, 1, 4
Lapsana communis 580
Laricoideae 438
Larix 435, 438
— dahurica 440
— decidua 439, 439*
— rossica 439
— sibirica 440
Lasiagrostis splendens 652
Lasiosphaeria spermoides 123
Lathraea 550
Lathyrus 494
— palustris 494
— pratensis 490*, 494
— sylvestris 494
— vernus 494
Lauraceae 463
Laurocerasus 484
— officinalis 484
Laurus nobilis 463
Lavendula angustifolia 545
Lawsonia 497
Leathesia 258
Lebachiaceae 431, 448
Lebachia piniformis 430*
Lecanora 281, 297
— allophana 297
— chlarona 297
— crenulata 297
Lecanoraceae 287, 297
Lacanorales 135, 277, 293, 296
Leccinum aurantiacum 160
— scabrum 160
Lecidea 281, 295
— glomerulosa 295
— limitata 295
— uliginosa 295
Lecideaceae 287, 295
Lecideales 295
Lecythidaceae 499
Ledum 583
— palustre 585
Leersia 648
Leguminosae 489
Leguminosales 489, 695
Lejeunea cavifolia 317
Lejeuneaceae 317
Lejolisia mediterranea 268*
Lemnaceae 666
Lens culinaris 495
Lentaria mucida 153*, 153, 299
Lentibulariaceae 552
Lentinus lepideus 159
Leontodon 580
Leontopodium alpinum 578
Leonurus 544, 544*
Leotia lubrica 133*, 134
Lepidocarpaceae 367
Lepidocarpales 367
Lepidocarpon 367
Lepidodendraceae 365
Lepidodendrales 365
Lepidodendron 367
— aculeatum 366*
Lepidophloios 367
Lepidotis 358
Lepraria 291, 299
— aeruginosa 299
— candelaris 299
Leptofilices 381, 391
Leptogium 284
— lichenoides 294
— saturninum 294
Leptomitales 93
Leptomitus lacteus 93
Leptosira 277
Leptospira 61
Leptosporangiatae 381, 391
Leptostrobilus 367
Leptostroma pinastri 132, 178
Leptothrix ochracea 57
Leptotrochila medicaginis 134
— ranunculi 134
Leptovirus solani 45, 47
Lessonia flavicans 263*, 265
Letharia vulpina 298
Leucadendron 587
Leucanthemum vulgare 577
Leucodon sciuroides 339
Leucodontaceae 339
Leucojum 629
Leveillula 120
Libocedrus 446
— decurrens 446
Lichenes 276
Lichenomycota 276
Lignosae 687
Lignum Guajaci 530
— sanctum 530
ligula 354
Liguliflorae 580
Ligustrales 533
Ligustrum vulgare 533
Liliaceae 625
Liliales 625, 636, 640, 672
Liliatae 31
Liliiflorae 625
Lilium 31, 628
Limonium 600

Linaceae 526
Linaria 549*, 551*
— vulgaris 550
Linnaea borealis 518*, 520
Linum 526
— catharticum 528
— usitatissimum 526, 527*
Liquidambar 475
Liriodendron tulipifera 461, 462*
Lithoderma 260
Lithospermum 542
Litorella 554
— uniflora 554
Livistona 664
Lobaria pulmonaria 283*, 294
Lobelia dortmanna 572
— erinus 572
— inflata 572
Lobeliaceae 572
Loculascomycetes 106, 140
Lodoicea seychellarum 662
Loganiaceae 538
Lolium 652
— multiflorum 652
— perenne 652
— remotum 652
— temulentum 652
Lonicera 520
— baltica 520
— caprifolium 520
— nigra 518*
— tatarica 520
— xylosteum 520
Lophodermium pinastri 131, 131*, 178
Lophophora williamsii 595
Lophozia 317
Lophoziaceae 317
Loranthaceae 587
Lotus corniculatus 491*, 495
Luffa 570
Lunaria rediviva 560*
Lupinus 493
— angustifolius 494
— luteus 494
— polyphyllus 494
Luzula 631
Lycodium 396, 397
Lycogala epidendron 79
Lycoperdales 165
Lycoperdon perlatum 164*, 165
Lycopersicum esculentum 546
Lycopodiaceae 358
Lycopodiales 357
Lycopodium 358, 361
— cernuum 358, 359*
— clavatum 357*, 358*, 360, 360*
— inundatum 359*, 361
— selago 359*
— squarrosum 359*
Lycopsida 348, 354, 355
Lycopsis 542
Lyngbya 204
Lysimachia nummularia 599
Lythraceae 497
Lythrum salicaria 497

Macis 462
Macrocystis pyrifera 260, 263*, 264
Marcrolepiota procera II, 1
Magnolia 31, 461
— acuminata 461
— grandiflora 460*
— precia 460*
Magnoliaceae 459
Magnoliales 459, 466, 687, 695, 698
Magnoliatae 31
Magnoliophyta 31
Mahonia aquifolium 464
Maianthemum bifolium 625, 626*
Majorana hortensis 545
Malus 477*, 481
— domestica 481
Malva 522, 523*
Malvaceae 522
Malvales 522, 698
Mandragora officinalis 546
Mangifera indica 504
Manihot 530, 533
— dulcis 533
— gloziowii 531*
— utilissima 533
manubrium 251*, 252
Marantaceae 633
Marattia 390
Marattiaceae 390
Marattiales 386, 390
Marattiidae 386
Marchantia polymorpha 307, 309*, 311*, 312, 312*
Marchantiaceae 312
Marchantiales 308, 309
Marchantiidae 307
Marsilea 406
— quadrifolia 405*, 406
Marsileaceae 405
Marsileales 405
Marssonina 182*, 182
— populi 182
Mastigocladales 204
Mastigocladus laminosus 204
Mastigomycotina 82
Matoniaceae 404
Matricaria chamomilla 579
— matricarioides 579
Matteuccia struthiopteris 403; VI, 1
Matthiola incana 563
Maydeae 659
Medicago 495

Medicago falcata 495, 496*
— lupulina 496*
— sativa 496
— sativa x falcata 491*, 496*
medulla 284
Melampsora lini 177
— pinitorqua 177
Melampsoraceae 177
Melampyrum 551
— nemorosum 551
Melanconiales 181, 182
Melandrium 597
Melastomataceae 499
Melia azedarach 504
Meliaceae 504
Melilotus 496
— albus 491*, 496, 496*
— officinalis 496
Melissa 544*
— officinalis 545
Melo 570
Melosira 209, 214
— ambigua 213*, 214
— granulata 213*, 214
— varians 211, 214
Mentha 543
— aquatica 543
— arvensis 543
— piperita 543
Menyanthaceae 537
Menyanthes trifoliata 536
Mercurialis 530
Meria 183*, 184
— laricis 184
Merulius lacrymans 151
Mesembryanthemum 592
— acinaciforme 592
— edule 592
Mesotaeniales 244
Mesotaenium 244
Mesovirus pisi 47
Mespilus 477*
Metachlamydeae 686
Metasequoia glyptostroboides 443*, 444
Methanomonas 55
Metroxylon sagu 663
Metzgeria furcata 314
Metzgeriaceae 314
Metzgeriales 313, 314*
Miadesmiaceae 363
Micrasterias 247
— crux-melitensis 247*, 248
— truncata 247*, 248
Micratinum 231
Micrococcus 59
— grossus 50*
Microcystis 202
— aeruginosa 201*, 202
— flos-aquae 202
Microcystis pulverea 202
Microspermae 633
Microsphaera 120
— alphitoides 120
Microtatobiotes 48
Microvirus 47
Mimosa 490, 491
Mimosaceae 490
Mimulus 552
Mimusops 600
Mirabilis jalapa 592
Mniaceae 338
Mnium 328, 338
— medium 335*
Monandrae 633
Monandria 20
Monascus 114
Moneses uniflora 583
Monilia 183*, 184
— cinerea 135, 184
— fructigena 135, 184
Moniliaceae 184
Moniliales 109, 182, 183*
Monoblepharidaceae 87
Monoblepharidales 83, 87
Monoblepharis polymorpha 88, 88*
Monochlamydeae 686
Monocotyledoneae 31, 458, 620
Monoctyledones 21
Monodora myristica 461
Monotropa hypopitys 582, 583*
Monstera deliciosa 665
Montia 592
Moraceae 603
Morchella 137
— conica 136*, 137
Mortierella 100
— isabellina 100
— mutabilis 100
Morus 603
Mougeotia 245
Mucor 98*, 100
— mucedo 100
— piriformis 100
— racemosus 100
Mucoraceae 97
Mucorales 71*, 75, 97, 109
Mulgedium 580
Musa 631
— textilis 631
Muscari 628
Musaceae 631
Musci 304
Mycelia sterilia 187
Mycelis muralis 580
Mycobacteriales 60, 62
Mycobacterium leprae 60
— tuberculosis 59*, 60
Mycogone 183*, 184

Mycogone perniciosa 184
Mycophyta 67
Mycoplasmatales 62
Mycosphaerella 141, 141*, 184
— fragariae 141
— kill'anii 141
Mycota 30, 67
Myosotis 541
— alpestris 542
— micrantha 542
— palustris 542
Myosurus minimus 468, 469*
Myriangiales 141
Myriangium 141
Myrica gale 615, 615*
Myricaceae 615
Myricales 615
Myriophyllum 501, 502*
Myristica 462
— fragrans 460*, 462
Myristicaceae 462
Myrmecina 277
Myrmecodia 519
Myroxylon balsamum 493
Myrsinaceae 599
Myrtaceae 497
Myrtales 497
Myrtus communis 487, 498*
Myxobacteriae 62
Myxobacteriales 61, 62
Myxobionta 74, 75
Myxochloris sphagnicola 217*, 218
Myxococcus 61
Myxomycetes 76, 78
Myxovirus 47

Napovirus flavicans 46
Narcissus 629
— poeticus 629*, 629
— pseudonarcissus 629
Nardus stricta 657
Nasturtium 559
Nathorstiana 369
Navicula 214
— cuspidata 213*, 214
— radiosa 213*, 214
— rhynchocephala 213*
Neckera 327
— pennata 339
Neckeraceae 339
Neckerales 339
Nectria 125
— cinnabarina 125, 126*, 186
— galligena 126
Nectriaceae 125
Neisseria gonorrhoea 59
Nelumbo 471
— lutea 471
— nucifera 471; IX, 1
Nelumbonales 470
Nemesia 552
Nemalion 271
Nepenthaceae 564
Nepenthes 564*, 565
Nerium oleander 538
Netrium 244
— digitus 247*
Neurospora sitophila 123
Nicotiana 548
— rustica 548
— tabacum 546*, 548
— virus 1, 45
Nidulariaceae 166
Nidularium ampullaceum 640*
Nigella 468
— damascaena 468, 469*
Nitella 252
— flexilis 251*, 252
— mucronata 252
Nitraria 530
Nitrobacter 54, 55
Nitrocystis 54
Nitrosococcus 54
Nitrosomonas 50*, 54, 55
Nitzschia 214
— acicularia 213*
— palea 213*
— sigmoidea 213*
Noctiluca miliaris 256
Nolina 623
Nostoc 204, 277, 279, 282*, 293, 294, 501
— commune 203*, 204
— pruniforme 204
— verrucosum 204
Nostocales 204
Notothylaceae 306
Nuclearia 30
Nuphar 471
— luteum 470*, 471
Nyctaginaceae 592
Nymphaea 471
— alba 470*, 471
Nymphaeaceae 470
Nymphaeales 469, 695, 698

Ochromonadales 208
Ochromonas fragilis 206*
Ocimum basilicum 545
Odontopus expunctulatus 452
Oedogoniales 237
Oedogonium 223, 224, 237, 238*, 239*
Oenothera 499
— biennis 498*
— lamarckiana 499
Oenotheraceae 498
Olea europaea 534, 534*
Oleaceae 533
Oleales 533

Olibanum 504
Oleum Arachidis 497
— Cacao 526
— Crotonis 533
— Eucalypti 498
— Lavandulae 545
— Menthae piperitae 543
— Myristicae aetherum 462
— Nucistae 462
— Olivarum 534
— Papaveris 557
— Ricini 533
— Rosmarini 545
— Santale 586
— Sesami 553
Olpidiaceae 84, 90
Olpidiopsidaceae 90
Olpidiopsis saprolegniae 90
Olpidium brassicae 84
— trifolii 84
— viciae 84, 85*
Onagraceae 498
Onygena equina 117, 118*
Onygenaceae 113, 117
Oocystaceae 233
Oocystis 232, 234
— solitaria 194*
Oomycetes 83, 90
Oospora lactis 184
Opegrapha varia 288*
Ophioglossaceae 388
Ophioglossales 386, 388
Ophioglossidae 386
Ophioglossum 388
— simplex 388
— vulgatum 388, 389*, 390*
Ophiostomaceae 122
Ophrys insectifera 636; XV, 3
Opuntia ficus-indica 594, 595*
— microdasys 593*, 594
Orchidaceae 633
Orchidales 633
Orchis 634
— morio 636
ordo 29
Origanum 544
Ornithocercus 257
— magnificus 256
Ornithopus sativus 497
Orobanchaceae 553
Orobanche 553
Orobus vernus 494
Oryza sativa 650, 651*
Oryzeae 650
Oscillatoriales 204
Oscillatoria 204
— limosa 203*, 204
— princeps 204
Oscillospira 60
Osmunda 394, 396
— cinnamomea 394
— regalis 394, 395*, 396
Osmundaceae 394
Osmundales 394
Oxalidaceae 528
Oxalis 528
— acetosella 527*, 528
— tuberosa 528
Oxycoccus 583, 585
— macrocarpus 585
— palustris 585
Oxytropis 494
— pilosa 494
— sordida 494

Padus racemosa 484
— maackii 484
Paeoniaceae 473
Paeoniales 473
Paeonia 473
Paepalanthus regelianus 641*
Palaquium 600
Paliurus 508
Palmaceae 660
Palmella 277
Panax ginseng 511
Pandanaceae 666
Pandanus 666
— amdamnesianum 667*
Pandanales 666
Pandorina 227
— morum 228*
Paniceae 657
Panicum miliaceum 651*, 657
Panus 160
Papaveraceae 554
Papaverales 554
Papaver 556
— orientale 557
— rhoeas 556*, 557
— somniferum 556
Paphiopedilum 635
— callosum 634*
Papilionaceae 492
Papillomavirus 47
Paramyxovirus 47
Parietales 565
Paris quadrifolia 626
Parmelia 281, 286*, 297
— acetabulum 290*
— conspersa 297
— olivacea 297
— saxatilis 297; III, 2
— sulcata 291, 297
Parmeliaceae 287, 297
Parmentiera cerifera 553
Parnassia palustris 488
Paronychia 596*

Parrotia persica 475
Parthenocissus quinquefolia 510
parychnos 366*, 367
Passifloraceae 567
Passiflora 567
— coerulea 567*
Pasteurella 59
Paxillaceae 160
Paxillus atrotomentosus 159*
— involutus 144*, 160
Pedaliaceae 553
Pediastrum 231
— duplex 232*
Pedicularis 549*, 551
— palustris 552
Pedinomonas 226
— rotundata 227*
Peireskia 593
Peireskiopsis 593
Peganum harmala 530
Pelargonium 528
— zonale 528
Pellia epiphylla 313, 314*, 314
Pelliaceae 314
Pelonematales 204
Peltigera 281, 285
— aphthosa 282, 295
— canina 295
— rufescens 295; IV, 1
Peltigeraceae 295
Penicillium 115, 115*, 116, 178, 184
— canescens 116
— chrysogenum 117
— digitatum 117
— expansum 117
— italicum 117
— nigricans 116, 117
— notatum 117
— roquefortii 117
— roseo-purpureum 116
— rugulosum 117
— spinulosum 116
Peniocereus greggii 594
Penium 245, 248
— exiguum 247*
Pennatae 212, 214
Pentadesma butyraceum 582
Peperomia 474; X, 2
— arifolia 474*
Peplovirales 46
Peranema 222
— trichophorum 222, 222*
Peranemales 221
Peridermium pini 177
— strobi 441
Peridiniophyceae 255, 256*
Peridinium 257, 258
— bipes 256*, 258
— cinctum 258
Peronospora 96*
— aestivalis 96
— brassicae 96
— destructor 96
— effusa 96
— trifolii-hybridi 96
Peronosporaceae 95, 96
Peronosporales 90, 93
Persea drymifolia 463
Persica 484
Pertusaria 285, 291
— amara 297
— discoidea 297
Pertusariaceae 297
Pestalotia 182*, 182
Petasites 579
Petroselinum 516
Peziza badia 136*, 137
Pezizaceae 137
Pezizales 129, 135, 136*, 277
Phacelia tanacetifolia 541
Phacidiaceae 132
Phacidiales 129, 287
Phacidium infestans 132
Phaeophyta 258
Phaeosporophyceae 260
Phaeothamnion 208
— confervicola 208
Phaginea 45
Phagovirus coli 47
Phalarideae 654
Phalaris canariensis 654
Phallales 165
Phallus impudicus 164*, 165
Phanerogamae 21
Phaseolus 495
— coccineus 495
Phellinus igniarius 157
— pini 157
— tremulae 157
Phellodendron amurense 503
Philadelphus coronarius 486
Phlebia gigantea 149
Phleum 654
— pratense 653*, 655
Phlomis 545
Phlox 541
Phlycidiaceae 86
Phoenix dactylifera 661, 663
Pholiota squarrosa 159*
Phoma 180
— lingam 180
— rostrupii 181
Phormium tenax 628
Phragmidium 175*, 177
— rubi-idaei 177
Phragmites communis 650
Phycolichenes 293
Phycomycota 74, 82

Phycopeltis 277
Phyllactinia 120
Phyllanthus 532
— niruri 532*
— speciosus 532*
Phyllobotryum 566
Phyllocactus 593
Phyllodoce coerulea 585
Phylloglossum drummondii 361*, 362
Phyllosticta 181
— betulina 181
— grossulariae 181
— platanoidis 181
Phyllotheca 372*
Phylloxera vastatrix 509
Physalis alkekengi 547*, 548
Physcia caesia 299
— grisea 299
— orbicularis 299
Physoderma menyanthis 87
Physodermataceae 87
Phyteuma 572
Phytolacca americana 592
Phytolaccaceae 588, 592
Phytophagi 45
Phytophthora infestans 94, 95*
Picea 438
— abies 28, 437*, 438
— — f. palustre 28
— — f. viminalis 28
— — f. virgata 28
— — ssp. abies 28
— — ssp. europaea 28
— — ssp. obovata 28
— — var. fennica 28
— engelmannii 438
— excelsa 438
— fennica 28
— obovata 28, 438
— pungens 438
Pilobolaceae 97
Pilobolus 97, 98*, 100
Pilulariaceae 406
Pilularia 406
— globulifera 406
Pimenta officinalis 498
Pinaceae 435
Pinguicula 552
— alpina 552
— vulgaris 551*, 552
Pinnularia 214
— borealis 213*, 214
— gibba 213*, 214
— major 213*, 214
— viridis 210*
Pinoideae 440
Pinus 440
— cembra 440
Pinus eldarica 441
— lambertiana 441
— laricio 429*
— pinea 441
— pithyusa 441
— ponderosa 441
— pumila 441
— sibirica 440; VII, 2
— strobus 441
— sylvestris 427*, 428, 429*, 440
Piper nigrum 473, 474*
— betle 474
Piperaceae 473
Piperales 473
Piptocephalidaceae 98, 98*
Piptoporus betulinus 154; II, 3
Pistacia 504
— vera 504
Pistia 666
Pistillaria 153
Pisum arvense 495
— sativum 495
Placodermophyceae 244, 245
Placodium 282, 297
— murale 297
Plagiochila asplenioides 307, 318, 318*
Plagiochilaceae 318
Planta 30
Plantaginaceae 554
Plantaginales 554
Plantago 554
— lanceolata 554
— major 28, 554, 555*
— — var. winteri 28
— media 554
— winteri 28, 554
Plasmodiophora brassicae 80, 81*
Plasmodiophorales 80
Plasmodiophoromycetes 76, 80
Plasmopara 96*
— viticola 96
Platanaceae 475
Platanus 475
Platoma bairdii 268*
Platycerium 403
— alcicorne 403
— grande 403
Platystemon californicus 555, 555*
Plectomycetes 106, 112
Plectranthus 545
Pleospora herbarum 143
Pleosporales 143
pleura 209
Pleurocladia 260
Pleurococcus 237, 293
Pleuromeia sternbergii 368*
Pleuromeiaceae 365, 369
Pleuromeiales 365, 369
Pleurosigma 214

Pleurosigma angulatum 214
Pleurotus 160
— ostreatus 158
Pleurozium schreberi 339*, 340
Plumbaginaceae 600
Plumbaginales 600, 695
Poa 652
— annua 652
— pratensis 653*
Poaceae 642
Poales 642
Podaxales 165
Podocarpaceae 432
Podocarpus 428, 432
— totara 433*
Podophyllum peltatum 464, 465*
Podosphaera 119, 120
— aucupariae 120
Pogostemon patschouli 545
Polemoniaceae 541
Polemonium 541
— coeruleum 541
Poliovirus 46
Polyangium 61
Polycarpales 461
Polycarpicae 461, 686
Polygala amara 504
Polygalaceae 504
Polygonaceae 601
Polygonales 601, 691
Polygonatum 625
— multiflorum XIV, 1
Polygonum 602
— amphibium 28, 601*, 602
— bistorta 602*, 603
— lapathifolium 601*
— viviparum 603
Polykrikos 256
— kofoidi 256*
Polyomavirus 47
Polypilus giganteus 147
Polypodiaceae 401, 403
Polypodium 404
— serratum 404
— vulgare 404
Polyporaceae 154
Polyporaceae s. str. 158
Polyporus squamosus 158
Polysiphonia 271
— setigera 272*
— violacea 271
Polysphondylium violaceum 76*
Polytrichaceae 336
Polytrichales 336
Polytrichum 325, 336
— commune 325, 329*, 334*, 335*, 336, 337*
— formosum 328*
— juniperinum 336
Polytrichum strictum 336
Polythrinicium trifolii 141
Pomoideae 480
Poncirus 503
Pontederiaceae 629
Populus 616
— alba 617
— balsamifera 616
— suaveolens 616
— tremula 616
Poriaceae 154, 156
Porphyra 270
— laciniata 270
— tenera 270
Portulaca grandiflora 592
Portulacaceae 588, 592
Potamogeton 623
— gramineus 624
— natans 624, 624*
— perfoliatus 623
— praelongus 624
Potamogetonaceae 622
Potentilla 477*, 480
— anserina 480
— erecta 480
Poterium 476
Poxvirus 47
Prasiola 237
Primofilices 381, 411, 676
Primula 599
— acaulis 599
— auricula 599
— denticulata 599
— obconica 599
— sinensis 599
— veris 30, 598*, 599
Primulaceae 599
Primulales 598, 695
Proangiospermae 698
Prokaryota 30, 37
Propionibacterium 59
Protea 587
Proteaceae 587
Proteales 587
Protoanthophyta 692
Protoplastenia 278*
Protochlorophycidae 226
Protococcophyceae 218, 224, 225, 229, 230, 232*, 249
Protococcus 277
Protolepidodendraceae 356
Protolepidodendrales 356
Protolepidodendron scharyanum 356*, 357
Protopteridaceae 381
Protopteridales 381, 682
Protopteridium 381
— hostimiense 382*

Prototheca 234
— zopfii 234
Protovirus tabaci 45
Protozoa 76
Prunella 544
Prunoideae 482
Prunus 477*
— divaricata 482
— domestica 482
— insititia 482
— — var. nigra 482
— spinosa 482
Psathyrella disseminata 159*
Pseudogymus roseus 113
Pseudohydnum gelatinosum 163
Pseudolarix 435
Pseudomonadales 55
Pseudomonadineae 55
Pseudomonas 55
— aeruginosa 55
— cerevisiae 50*
— fluorescens 56*
Pseudoperenospora 96*
Pseudopeziza trifolii 134
Pseudotsuga 437
— taxifolia 437, 437*
Psilocybe 161
Psilophytaceae 349, 350
Psilophytales 348, 349
Psilophyton 350
— princeps 349*
Psilophytopsida 348, 352
Psilotaceae 352
Psilotales 352
Psilotopsida 348
Psilotum 352
— complanatum 352
— nudum 352, 353*
— triquetrum 352
Psora 281*, 295
— decipiens 295
— scalaris 281, 295
Pteridaceae 399
Pteridium aquilinum 399, 400*
Pteridophyta 344
Pteridospermae 412, 413
Pteris 399
— cretica 399
Pterocarpus 497
Pteropsida 348, 380
Pterostegia 601*, 602
Ptilidiaceae 318
Ptilidium 318
— pulcherrima 318*
Puccinia 175*, 177
— coronata 176
— coronifera 177
— dispersa 177
— graminis 177
Puccinia malvacearum 176
— suaveolens 177
— triticina 177
Pucciniaceae 177
Pulmonaria 542
Pulsatella pratensis IX, 3
Punica granatum 498*, 499, 500*
Punicaceae 499
Pylaiella litoralis 259*
Pyramidomonas 226
— tetrarhynchus 227*
Pyrenocarpales 293
Pyrenocarpeae 289
Pyrenolichenes 289, 293
Pyrenomycetes 106
Pyrenula 280, 294
— coryli 294
Pyrenulales 125, 277, 289, 294
Pyronema omphalodes 103, 104*, 137
Pythiaceae 94
Pythiopsis 91
Pythium 95
— debaryanum 95
Pyrethrum cinerariaefolium 579
— roseum 579
Pyrolaceae 582
Pyrola 583
— rotundifolia 582, 583*
Pyrrophyta 253
Pyrus 481
— communis 477*, 482

Quercus 612
— robur 611, 612*
— suber 614

Rabiesvirus 47
Radix Althaeae 523
— Angelicae 516
— Gentianae 536
— Ipecacuanhae 518
— Liquiritiae 494
— Ononidis 497
— Pimpinellae 516
— Rauwolfiae 538
— Taraxaci 580
Radula complanata 318, 318*
Radulaceae 318
Rafflesia 472*
— arnoldii 472
Rafflesiaceae 472, 672
Ramalina 298
— farinacea 291, 298
— fraxinea 298
Ramaria aurea 153
— invalii 152*
— ochraceo-virens 153
Ramularia 183*, 184
— grevilleana 141

Ramularia rhei 184
Ranales 695, 698
Ranunculaceae 28, 466
Ranunculales 465, 466, 682, 683, 686, 687, 695, 698
Ranunculoideae 466, 468
Ranunculus 468, 469
— acer 468
— auricomus 468
— cassubicus 468
Raphanus raphanistrum 559, 560*
— sativus 563
— — var. niger 563
— — var. sativus 563
Raphia taedigera 662
Raphinales 214
Rauwolfia serpentina 538
Ravenala 632
Rebutia minuscula 594
Regnum vegetabile 29
Reseda lutea 564
— odorata 564
Resedaceae 563
Resina Jalapae 540
Ressia 89
Restionaceae 641
Rhabdomonas incurva 220*
Rhabdovirales 46, 47
Rhacomitrium 327, 337
Rhamnaceae 507
Rhamnales 507
Rhamnus 507
— cathartica 507
— purshiana 508
Rheum 601*, 602
Rhinanthus serotinus XII, 2
Rhinovirus 46
Rhipsalis 593, 595
Rhizidiomyces apophysatus 72*, 89, 89*
Rhizina undulata 137
Rhizobium 54, 59
Rhizocarpon 295
— geographicum 295; III, 1
Rhizochloridophyceae 218
Rhizochloris stigmatica 217*, 218
Rhizochrysidophyceae 207
Rhizochrysis scherffelii 194*
Rhizoctonia solani 187
Rhizoma Curcumae 632
— Balangae 632
— Filicis maris 402
— et Radix Valerianae 520
— Rhei 603
— Tormentillae 480
— Veratri 627
— Zedoariae 632
— Zingiberis 632
Rhizomorpha subcorticalis 187
Rhizophidium carpophilum 72*
— pollinispini 86
Rhizophora conjugata 499
— mangle 499
— mucronata 499
Rhizophoraceae 499
Rhizopoda 76, 218
Rhizopogon 165
Rhizopus 100
— nigricans 99*, 100
— oryzae 100
— sinensis 100
Rhodobacteriineae 55
Rhodochorton rothii 268*
Rhodococcum vitis-idaea 585
Rhododendron 584
— caucasicum 584
— dahuricum 584
— ferrugineum 584
— flavum 584
— kotschyi 584
— ponticum 584
Rhodomicrobium 57
Rhodophyllaceae 160
Rhodophyta 266
Rhodospirillum 54
Rhoeadales 554, 695
Rhus typhina 504
Rhynia 349, 349*, 350, 355
— major 349
Rhyniaceae 349
Rhytidiaceae 341
Rhytidiadelphus squarrosus 341
— triquetrus 337*, 341
Rhytisma acerinum 132, 132*
— salicinum 133
Ribes 486
— alpinum 487*
— nigrum 486
— pubescens 486
— rubrum 486, 478*
— uva-crispa 486
— vulgare 486
Ribocubica 46
Ribohelica 46
Ribovira 46
Riccardia 313, 314
— pinguis 314*, 314
Riccia 310, 311, 312
— fluitans 312
— glauca 312
Ricciaceae 312
Ricinus 530, 532
— communis 533
Rickettsia prowazekii 47
Rickettsiae 30, 47
Riella 308
Riellaceae 308
Rigidoviridales 47

Rhizochrysidophyceae 207
Rivularia 277
Robinia pseudacacia 494
Roesleria 287
Rosa 477*, 480, 481*
— canina 477*
— damascena f. trigintipetala 480
Rosaceae 475
Rosales 475, 672, 695, 698
Rosmarinus officinalis 545
Rosoideae 478
rostellum 634
rostrum 226
Roya 244
Rubia tinctorum 518
Rubiaceae 517
Rubiales 517, 695
Rubus 477*, 478, 673
— arcticus 480
— caesius, 478
— chamaemorus 479
— idaeus 478
— saxatilis 479*, 480
Rudbeckia 577
Rumex 601*, 602
— acetosa 601*, 603
Ruscus 628
— hypoglossum 629*
Russula 160
— paludosa 160
Russulaceae 160
Ruta graveolens 502, 502*
Rutaceae 502
Rutales 501, 510
Saccodermophyceae 244
Saccharomyces I, 2
— carlsbergensis 107, 110
— cerevisiae 107, 109*, 109, 110
— lactis 110
— ludwigii 107
— vini 110; I, 3
Saccharomycetaceae 107
Saccharum officinarum 659
— spontaneum 659
Sagenopteris 415*
Sagittaria sagittifolia 621*, 622
Sagovirales 46, 47
Saintpaulia ionantha 553
Salicaceae 616
Salicales 616, 695
Salicornia 591
— europaea 590*, 591
Salix 616
— acutifolia 618
— alba 618
— caprea 617*, 618
— lapponum 618
— polaris 618
— pentandra 618
Salmonella 52, 59
Salvia 543
— glutinosa XII, 3
— officinalis 545
Salvinia 407
— minima 408
— natans 407*, 408, 409*; V, 1
Salviniaceae 406, 407
Salviniales 406
Sambucus 519
— nigra 518*, 519
— racemosa 519
Sanchesia nobilis XII, 4
Sanicula europaea 514
Saniculoideae 515
Sansevieria 628
Santalaceae 586
Santalales 586
Santalum 586
Sapindaceae 505
Sapindales 505
Sapindus saponaria 505
Sapium 533
Saponaria officinalis 597
Sapotaceae 600
Saprolegnia 90, 91, 93
— ferax 72*, 93
— monoica 93
— parasitica 93
Saprolegniaceae 89
Saprolegniales 90
Sarcodon imbricatus 152
Sarcoscypha coccinea 136, 136*
Sarcoscyphaceae 136
Sarcosoma globosum 137
Sargassum 258, 266
— natans 265*
Sarothamnus 493
Sarracenia 564*
Sarraceniaceae 564
Sarraceniales 564
Sartorya 115
Sasa 650
Satureia hortensis 545
Saururaceae 473
Saxifraga 486
— granulata 486, 487*
— hirculus 486
Saxifragaceae 486
Scabiosa 521
— graminifolia 522*
Scenedesmus 231, 234
— arcuatus 234
— armatus 234
— brasiliensis 234
— denticulatus 234
— ecornis 232*, 234
— granulatus 232*, 234
— quadricauda 232*, 234

Scheuchzeria palustris 624
Scheuchzeriaceae 624
Schizaea 396, 406
— bifida 397*
— elegans 396*
— pusilla 396*, 397
— rupestris 397*
Schizaeaceae 396
Schizandra chinensis 462
Schizandraceae 462
Schizophyllum commune 159*
Schizophyta 37
Schizosaccharomyces pombe 110
Schoenoplectus 638
— lacustris 638, 639*
Schomburgkia undulata 635
Scilla 628
Scirpus 637*
Scirrhia rimosa 141
Scleranthoideae 597
Scleroderma aurantium 166
Sclerodermatales 165
Sclerophoma pithyophila 134
Sclerotinia 135
— sclerotiorum 135
— trifoliorum 135
— tuberosa 133*, 135
Sclerotiniaceae 134, 146
Sclerotium rhizodes 187
Scopolia 549
Scorpidium scorpioides 340
Scrophularia 549*
— nodosa 550
Scrophulariaceae 545, 549
Schrophulariales 545
Scorzonera 580
— tau-saghyz 580
Scutellaria 544
Scytonema 204, 299
— myochrous 203*
Secale cereale 646*, 651*, 656
Secotium 165
sectio 29
Sedum acre 484, 485*
Selaginella 363
— helvetica 365
— kraussiana 362*, 365
— martensii 364*, 365
— selaginoides 363*, 365
— stolonifera 364*
Selaginellaceae 363
Selaginellales 362
Selaginellites 363
Selenicereus grandiflorus 594
— pteranthus 594
Semen Colae 526
— Lini 527
— Nigellae 468
— Papaveris 557
Semen Strophanthi 538
— Strychni 538
Senecio 577
Septobasidiaceae 167
Septobasidium 168
Septoria 181
— avenae 181
— cucurbitacearum 181
— lycopersici 181
— nodorum 181
Sequoia 442
— sempervirens 441*, 442
Sequoiadendron 442
— giganteum 442, 442*
Serpula lacrymans 151
Sesamum indicum 553
Sesleria coerulea 653*
seta 333
Setaria 649, 657
— italica 657
— moharicum 657
Shigella 59
Shorea 582
Siderocapsa 55
Sideroxylon 600
Sigillaria 359
— elegans 368*
Sigillariaceae 365, 367
Silene 597
— cucubalus 596*
— nutans 596*
Silenoideae 597
Sinapis alba 560*
— arvensis 559
Sinningia speciosa 553
sinus 245
Siphonocladophyceae 225, 241
Siphonophyceae 225, 240
Sisymbrium 559
Solanaceae 545
Solanum 546
— balbisii 546*
— capsicastrum 546
— dulcamara 546
— melongena 546
— nigrum 546
— tuberosum 546
Soldanella 599
Solidago 577
Sonchus 579
Sonneratiaceae 499
Sophora 493
Sorbaria sorbifolia 478
Sorbus 482
— aria 482
— aucuparia 482
— — var. edulis 482
— intermedia 482
Sordaria 123, 124*

Sordariaceae 123
Sorghum 658
— halepense 658
— saccharatum 658
— technicum 658
Spadiciflorae 659
Sparassis crispa 153
Sparganiaceae 666
Sparganium 666
— friesii
— simplex 666
— spatha 660*
Spathularia flavida 135
Species 25, 29
Spergula 597
Spermophthoraceae 107
Sphacelia segetum 128
— typhina 129
Sphacelaria 261
— racemosa 261*
Sphacelariales 261
Sphaeriales 121, 125, 141, 277, 293
Sphaerobolaceae 166
Sphaerobolus stellatus 166
Sphaerocarpaceae 308
Sphaerocarpales 308
Sphaerocarpus 308
— michelii 308*
Sphaeroplea 241, 243
— annulina 242*, 243
Sphaeropsidales 134, 180, 180*
Sphaerotheca 119, 120
— mors-uvae 120
— pannosa 120
Sphagnaceae 319
Sphagnales 319
Sphagnidae 319
Sphagnum 319
— acutifolium 320*
— apiculatum 321
— balticum 320*
— centrale 323
— fimbriatum 320*
— fuscum 321, 323
— magellanicum 321*, 323
— palustre 323
— rubellum 321, 323
— squarrosum 320*
— teres 323
— warnstorfii 323
Sphenophyllaceae 374
Sphenophyllales 372, 374
Sphenophyllum 374
— cuneifolium 375*
— dawsonii 375*
— plurifoliatum 375*
Sphenopsida 371
Spilocaea pomi 143
Spinacia oleracea 590
Spiraea 478, 486
— lanceolata 477*
Spiraeoidea 478
Spirillum 49, 55
— volutans 50*
Spirochaete 49
— plicatilis 61
Spirochaetales 61, 62
Spirodela polyrrhiza 666
Spirogyra 244
— maxima 243*
Spirotaenia 244, 244*
— condensata 247*
— obscura 244
Spirulina albida 204
Spongospora subterranea 82
Sporonema phacidioides 134
Stachys sylvatica 544
Stanhopea 636
— oculata 635
Stapelia 538
Staphylococcus 59
— aureus 59, 117
Staurastrum 248
— alternans 248
— controversum 247*
— furcigerum 247*, 248
— merianii 247*, 248
— punctulatum 247*, 248
— sebaldii 248
Stauropteridaceae 386
Staropteris 385*, 386
— burntislandica 385*
— oldhamia 385*
stauros 386
Stellaria 596
— holostea 596
— media 596*, 597
— nemorum 596
Stemonitis ferruginea 79
Stempylium botryosum 143
Stereoideae 149
Sterculiaceae 526
Stereocaulaceae 295
Stereocaulon 282, 296
— condensatum 296
— paschale 296
— tomentosum 296
Sticta 283, 294
Stictaceae 294
Stigmaria 367
Stigonema 204, 277
— informe 201*, 204
— ocellatum 204
Stigonematales 204
Stigmatomyces baeri 139*, 140
Stilbellaceae 186
Stipa 650
— tenacissima 652

Stipeae 650
Stipitococcus 218
Streptocarpus 553
Streptochaete 646
Streptococcus 59
— latis 59
— pyogenes 59
Streptomyces 59, 59*, 185
— griseus 185
— strigula 294
Strobilomycetaceae 160
Strombomonas 222
— urceolata 222*
Strophanthus hispidus 538
— kombe 538
Strophariaceae 160
Strychnos nux-vomica 537*, 538
Styracaceae 601
Styrax bensoin 601
— officinalis 601
subclassis 29
subdivisio 29
subfamilia 29
subgenus 29
subordo 29
subspecies 27, 29
Succisa pratensis 521
Suillus bovinus 160
— granulatus 160
— grevillei 160
— luteus 160
— piperatus 160
Surirella 214
— elegans 213*
Swietenia mahagoni 504
Sympetalae 459
Symphoricarpus 520
Symphytum 542
— officinale 541*
Symploca muscorum 199
Synedra 214
— acus 213*, 214
Synchytriaceae 84
Synchytrium endobioticum 85, 86*
— mercurialis 86
Synedrella nodiflora 576*
Synura 193
— uvella 208
Syringa vulgaris 533
Syzygium aromaticum 498

Tabellaria 214
— fenestrata 213*, 214
— flocculosa 213*, 214
Takakiales 313
Talaromyces 115
Tamaricaceae 567
Tamarix 567
— mannifera 567
Tanacetum vulgare 579
Tapesia fusca 133*, 134
Taphrina betulina 112
— deformans 111
— pruni 112
Taphrinaceae 112
Taphrinales 107, 110
Taraxacum 580
— hibernum 580
— kok-saghyz 580
taxa 25
Taxaceae 433
Taxodiaceae 441
Taxodium 444
— distichum 444, 444*
— mucronatum 444
taxon 25
Taxus 433
— baccata 433, 434*
Tecoma 553
Tectona grandis 545
Teliosporae 146, 166
Telomobionta 303
Telomophyta 303
Teloschistaceae 298
Tetraphidales 336
Tetraspora 230
— gelatinosa 230
— lacustris 230, 230*
— lubrica 195
Tetrasporophyceae 225, 229, 230*, 249
Teucrium 543
Thalictroideae 466
Thalictrum 467*
Thamnidiaceae 97
Thamnidium 98*
Thanatheporus cucumeris 149, 187
Thaurastotheca 91
Thea 582
— assamica 582
— sinensis 581*, 582
Theaceae 581
Theales 599
Thekopsora padi 177
Thelephora terrestris 151
Thelephoraceae 151, 299
Thelycrania alba 512
— sanguinea 512
— stolonifera 512
Thelypteris palustris 401
— phegopteris 401
Theobroma cacao 526, 526*
Thesium 587
Thiobacillus 55
— dentrificans 54
Thiobacteriales 62
Thiorhodaceae 56
Thiothrix 60
Thlapsi arvense 559, 560*

Thuidiaceae 340
Thuidium 326*, 327, 340
— abietinum 340
— philibertii 340
— recognitum 340
Thuja 446
— occidentalis 446
Thujopsis dolabrata 446
Thymelaeaceae 499
Thymus 544*
— serpyllum 545
— vulgaris 545
Tilia 524
— cordata 524, 525*
— platyphyllos 524
Tiliaceae 524
Tillandsia loliacea 640*
— usneoides 640, 640*
Tilletia 169*, 171
— caries 170
— controversa 171
Tilletiaceae 171
Tipula 47
Tmesipteridaceae 352
Tmesipteris 352, 380
— tannensis 352, 353*
Todea 394, 396
— barbata 396
Togavirales 46
Tomentella 151
Torulopsis 110
— utilis 110
Toxicodendron 504
Trachelomonas 221, 222
— armata 222*
— volvocina 222*
Trachycarpus excelsa 661
Tradescantia 641
Tragacantha 497
Tragopogon 580
— floccosus 576*
Trapa 500
— natans 501*
Trapaceae 500
Trebouxia 277
Trechinae 139
Tremella 162
— lutescens 162*
Tremellales 150, 162, 162*
Treponema pallida 61
Trentepohlia 237, 277, 294
— aurea 236*, 237
— umbrina 237
Tribonema 215, 219
— viride 217, 219
— vulgare 217*, 219
Tribulus terrestris 530
tribus 29
Trichocereus 594
Trichocolea 316
Tricholoma 161
— flavovirens 161
— portentosum 161
Tricholomataceae 160
Trichomanes 399
— alatum 398*
— parvulum 399
— radicans 399
— reniforme 398*
Trichomycetes 97, 102
Trichophyton 113, 114*, 185
Tricoccae 530, 695
Trientalis europaea 599
Trifolium 496
— arvense 496
— fragiferum 496
— hybridum 497
— montanum 490*
— pratense 491*, 497
Triglochin palustris 624
Triphragmium ulmariae 175
Tripleurospermum inodorum 577
Tripolium vulgare 577
Tripsacum dactyloides 659
Triticum 648*, 655
— aestivum 651*, 655
— dicoccum 655
— durum 655
— monococcum 655
— spelta 654, 655
Trochiscia 277
Trollius 467*
— europaeus 468
Tropaeolum majus 528, 529*
Tropaeolaceae 528
Tsuga 438
— canadensis 438
Tubera Jalapae 540
Tuberaceae 138
Tuberales 129, 138, 146, 164
Tuber 138
— aestivum 138
— brumale 138*
— melanosporum 138
Tubercularia 186
— vulgaris 179*, 186
Tuberculariaceae 186
Tubiflorae 540
Tubuliflorae 576
Tulipa 626
— sylvestris 626
Typha 667
— angustifolia 668
— latifolia 668, 668*
Typhaceae 667
Typhula 153
— incarnata 153
— trifolii 153

Tussilago 577
— farfara 579
Tylopilus felleus 160

Ulmaceae 607
Ulmus campestris 606*
— laevis 607
— scabra 607
Ulothrichaceae 235
Ulothrichales 235
Ulothrichophyceae 225
Ulothrix 235
— zonata 194*, 235
Ulva 235, 237
— lactuca 194*
Umbelliferae 513
Umbelliflorae 510
Umbilicaria 276, 282, 290*
— deusta 296
— esculenta 297
— polyphylla 297
Umbilicariaceae 296
Uncaria gambir 519
Uncinula 120
— adunca 120
— necator 120
Uragoga ipecacuanha 518
Uredinales 167, 171, 172*, 173*, 175*
Uredinella 169
Urnula craterium 136
Urocystis 169*
— cepulae 171
— occulta 170, 171
Uromyces 175*, 177
— fallens 177
— pisi 177
— scrophulariae 176
— viciae-fabae 177
Urospora 225
Urovirales 47
Urtica 607
— cannabina 607
— dioica 607
— urens 607
Urticaceae 607
Urticales 603, 695, 698
Usnea 276, 282, 285, 286*, 298
— dasypoga 298
— hirta 298
Usneaceae 298
Ustilaginaceae 170
Ustilaginales 167, 169*
Ustilago 169*
— avenae 170
— hordei 171
— maydis 170, 171
— nuda 170, 171
— tritici 170
utricula 553

Utricularia 553
— vulgaris 553
utriculus 636

Vaccinium 585
— myrtillus 584, 584*
— uliginosum 585
— vitis-idaea 585
vallecula 379
Valeriana officinalis 520, 521*
Valerianaceae 520
Vallisneria spiralis 622, 623*
valva 209
Vanilla planifolia 635
varietas 27, 29
Vasculares 21
Vaucheria 86, 241
— sessilis 240*
Venturia inaequalis 142*, 143
— pirina 143
Veratrum 627
— album XIII, 1
— lobelianum 627*
Verbascum 549*, 550, 551*
— thapsus 550
Verbena 545
Verbenaceae 545
Veronica 549, 551*, 552
— beccabunga 552
— chamaedrys 552
— spicata 552
Verrucaria 280, 280*, 293
— maura 293
— muralis 293
— nigrescens 293
— rupestris 293
Verrucariaceae 293
Verrucariales 289, 293
Verticillum 183*, 184
— alboatrum 184
Vetiveria zizanoides 659
Vibrio 49, 55
— comma 50*, 55
Viburnum 520
— opulus 519*, 520
— — var sterile 520
— prunifolium 520
Vicia 494
— cracca 494
— faba 495
— sativa 494
Victoria amazonica 471
Vinca 538
Viola 566
— arvensis 566
— canina 566
— mirabilis 566
— tricolor 565*, 566
Violaceae 566

Vira 30, 45
virus 38
Virus solani X 45
Viscaria vulgaris 596*, 597
Viscum album 586*, 587
Vitaceae 507, 508
Vitis labrusca 510
— vinifera 509, 509*
Voandzeia subterranea 497
Voltziaceae 448
Volvocales 227
Volvophyceae 225, 226, 229, 249
Volvox 193, 229
— aureus 229
— globator 228*, 229
Vriesea 640
— brachystachys 640*

Welwitschia mirabilis 452, 453*
Welwitschiaceae 452
Welwitschiales 452, 454
Williamsonella 421
— coronata 421*
Williamsonia 421
— senardiana 421*
Winteraceae 461
Wolffia arrhiza 666

Xanthidium 248
— antilopaeum 247*, 248
— armatum 248
Xanthium spinosum 576
Xanthoria parietina 277, 298
Xantophyta 207
Xanthosoma sagittifolium 664
Xylaria hypoxylon 124
Xylaria polymorpha 124
Xylariaceae 123
Xylopia 461
— aethiopica 461

Yucca 628; XIII, 3

Zamia 419*
— skinneri 417*
Zantedeschia aethiopica 665
Zea mays 658*, 659
— — var. saccharata 659
— — var. tunicata 659
Zebrina 641
Zingiberaceae 632
Zingiberales 631
Zingiber officinale 632
Zoochlorella 234
Zoopagales 97, 102, 185
Zoophagi 45
Zostera 624
Zosteraceae 624
Zosterophyllaceae 350
Zosterophyllum rhenanum 350
Zygnema 245
Zygnemales 244
Zygocactus 593
Zygogonium 244
Zygomycetes 97
Zygomycotina 82, 96
Zygophyllum 530
Zygophyllaceae 530
Zygopteridaceae 386
Zygopteridales 385
Zygopteris 384*, 386
Zygorrhynchus vuilleminii 100

Fotod peatükkide alguses

Lk. 17 — orgaanilise looduse evolutsioon (sugupuu) E. Haeckel'i järgi.

Lk. 33 — mügarbakter *Rhizobium* sp. (suurend. 700 000×). (E. Pärsimi elektronmikrofoto.)

Lk. 65 — kuldharik (*Ramaria aurea*). (T. Tamme foto.)

Lk. 191 — *Euastrum oblongum*. (I. Posti mikrofoto.)

Lk. 301 — *Orostachys spinosa* (sug. *Crassulaceae*). (V. Masingu foto.)

Карл Эйхвальд, Айно Калда, Эрих Кукк, Виктор Мазинг, Эраст Пармасто, Ханс Трасс. БОТАНИКА II. На эстонском языке. Художественное оформление Г. Пант. Издательство «Валгус». Таллин, Пярнуское шоссе. 10. Toimetaja A. Arak. Kunstiline toimetaja A. Säde. Tehniline toimetaja L. Krikmann. Korrektorid H. Kull ja S. Uustare. Laduda antud 3. IX 1969. Trükkida antud 13. X 1970. Läti NSV Staicele Paberivabriku trükipaber nr. 1, 60×90/16. Trükipoognaid 48+2,21 (lisad). Arvestuspoognaid 58,55. Trükiarv 4500. MB-08540. Tellimuse nr. 5171. Hans Heidemanni nim. Trükikoda, Tartu, Ülikooli 17/19. I

Hind ~~rbl. 2.95~~ 4 - kr.