

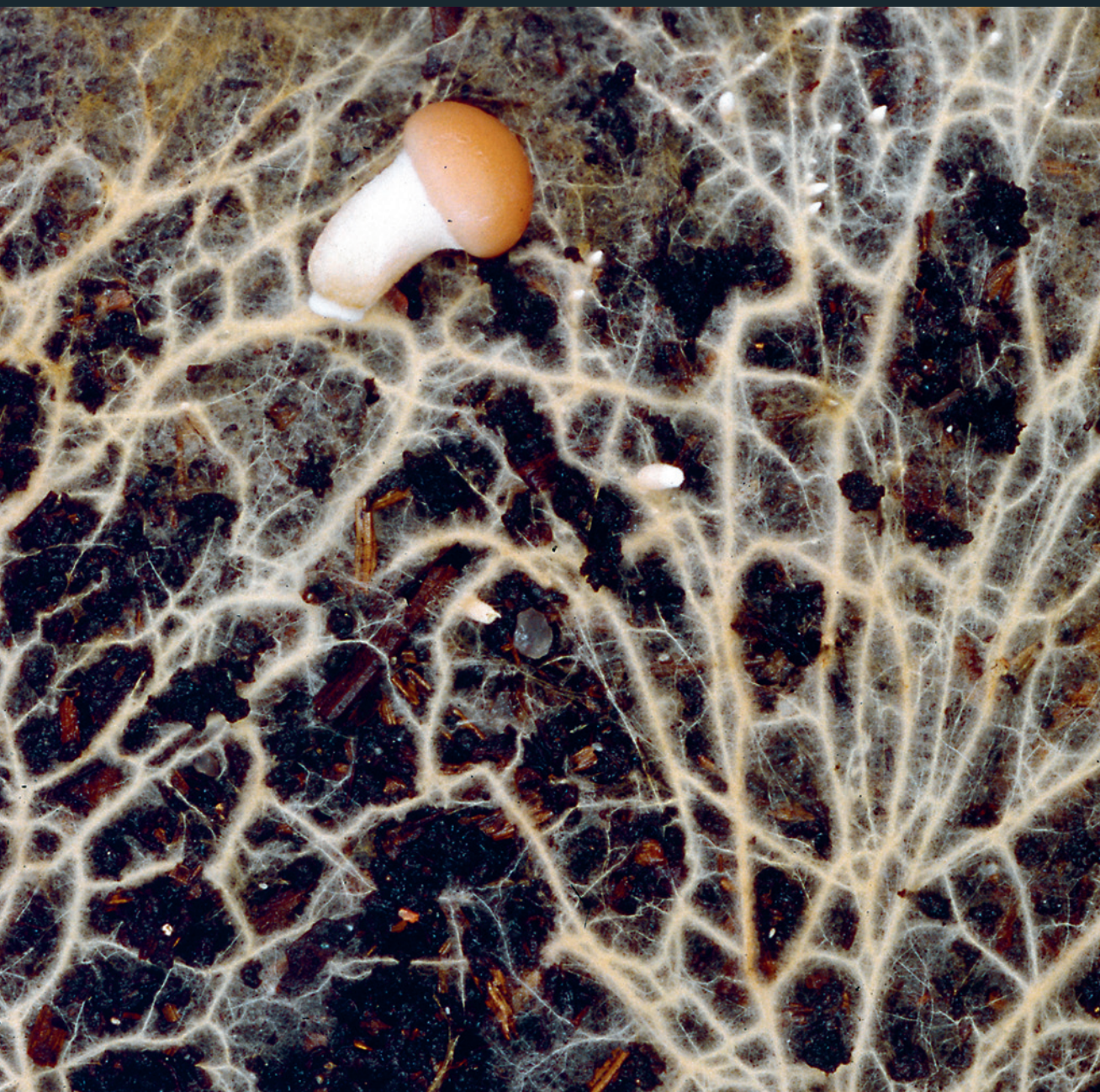
SIENTEN

biologia

TOIMITTANEET
SARI TIMONEN &
JARI VALKONEN

Gaudeamus

TOINEN, UUDISTETTU LAITOS



SIENTEN BIOLOGIA

SIENTEN biologia

TOIMITTANEET
SARI TIMONEN &
JARI VALKONEN

TOINEN, UUDISTETTU LAITOS



Gaudeamus

Copyright © 2013 & 2018 Tekijät & Gaudeamus

Gaudeamus Oy
www.gaudeamus.fi

Kansi: Jukka Aalto / Armadillo Graphics

KL: 57.3 • UDK: 582.28/.29

Toinen, uudistettu laitos

ISBN 978-952-495-472-3

Painopaikka: Print Best, Viljandi 2018

ALKUSANAT

Sienten maailma on paljon rikkaampi kuin mihin mielikuvitus yltää. Sienimetsästä ja homeista meillä on paljonkin mielikuvia, mutta suurin osa sienistä ja sieniin liittyvistä ilmiöistä jää kokonaan huomaamatta. Sienten ohuet rihmastot ja pienet itiöt eivät erotu paljaalla silmällä, elleivät ne muodosta kasvualustansa peittävää mattoa. Ruokasieni maassa ja kääpäsieni puussa ovat helpossa havaittavuudessaan poikkeuksia, ja nekin muodostavat vain pienen osan sienestä, josta suurin osa on silmin näkymätöntä rihmastoa.

Ihmiskunta voi kiittää sieniä monesta asiasta, esimerkkeinä penisilliini ja monet lääkkeiden valmistukseen käytettävät yhdisteet sekä sienten entsyymit, joiden avulla valkaistaan tekstiilejä ja tehdään puusta selluloosaa ja paperia. Sienet tarjoavat terveellistä ravintoa, ja leivontaan ja mallasjuomien valmistukseen käytettävä hiivakin on sientä. Lehdet, heinä ja puuaines maatuvat sienten hajottamina.

Sienet voivat olla ihmiselle myös haitallisia ja jopa vaarallisia. Itiöt aiheuttavat allergiaa, ja myrkyt, joilla sienet suojautuvat hyönteisiä ja muita eliöitä vastaan, voivat olla tappavia. Rakennuksia lahottavista sienistä ja homealoista on aiheutunut jopa kansantaloudellisia ongelmia.

Sienillä voi olla mitä mielikuvituksellisimpia ominaisuuksia, ja oudoimpiin lajeihin kuuluvat esimerkiksi itsensä valaisevat, aavemaisesti pimeässä hohtavat valkolahottajasienet sekä hyönteisen hermojärjestelmän valtaansa ottavat ja uhrinsa itsetuhoon ohjaavat loisikat.

Tässä teoksessa selvitetään, millaisia sienet ovat ja kuinka ne toimivat. Kirjassa on suosittu mahdollisuuksien mukaan suomenkielisiä nimiä ja termejä, ja kirjoittajina ovat toimineet alansa parhaat suomalaiset asiantuntijat. Lukemisen helpottamiseksi kirjassa on kattava suomenkielinen sienitieteellinen sanasto. Tekstissä nämä sanat on kirjoitettu ISOIN KIRJAIMIN. Sienistä on käytetty lajin tai ryhmän uusinta ja/tai suvullista nimeä. Lopun LIITETAULUKOSTA löytyvät kirjassa käytettyjen sienten tämänhetkiset latinankieliset nimet, lajien suvuttomien muotojen nimet sekä suomenkieliset nimet niille ryhmille, joilla sellainen on. Perustekstin oheen on koottu erilaisia tietolaatikoita kiinnostavista, luvun aiheeseen liittyvistä teemoista. Toivotamme antoisaa luku-kokemusta ensimmäisen suomenkielisen sienitieteen perusteoksen parissa.

*Helsingissä 23. elokuuta 2013,
Sari Timonen & Jari Valkonen*



Ruotinahikkaan (*Marasmius epiphyllus*) itiöemä lehdellä. (KARI STEFFEN.)

Jo ensimmäisen *Sienten biologia* -kirjan ilmestyessä useimmat sienet olivat löytäneet oksansa sukupuussa. Nyt lähes kaikki aiemmin vaikeasti sijoitettavat ryhmät ovat omilla paikoillaan, ja jatkossa sienten sukupuu tulee todennäköisesti muuttumaan vain vähän. Uudet kaaret ja niiden edustajat on kuvattu uudistetussa ensimmäisessä luvussa ja vanhojen kaarien sieniryhmät on päivitetty ajantasaisiksi. Biologian alan sanasto kehittyy jatkuvasti, ja tältäkin osin kirja on päivitetty uusimman terminologian mukaiseksi. Hakemisto sisältää huomattavan määrän uusia sanoja, ja sen avulla esimerkiksi sienten aineenvaihduntaan liittyvät asiat löytyvät entistä helpommin. Uudistettu laitos on nyt saatavilla myös elektronisessa muodossa. On ollut mukavaa päästä korjaamaan ensimmäisen painoksen pienet epätarkkuudet ja selkiyttämään vaikeasti avautuvia kohtia. Toivomme, että lukijat viihtyisivät tämän uudistetun laitoksen parissa entistäkin paremmin.

*Helsingissä 2. tammikuuta 2018,
Sari Timonen & Jari Valkonen*

SISÄLLYS

1. Mitä sienet ovat?
 - 1.1 Sienten luokittelu ja evoluutio (Leena Myllys, Soili Stenroos & Seppo Huhtinen), 11
 - 1.2 Sienten fossiilihistoria (Jouko Rikkinen), 49
2. Sienten rakenteet
 - 2.1 Sienisolun rakenne (Sari Timonen), 59
 - 2.2 Sienirihman perusrakenne (Sari Timonen), 68
 - 2.3 Rihmastot ja rihmastorakenteet (Asko Hannukkala & Seppo Huhtinen), 74
3. Sienten perustoiminnot
 - 3.1 Perusaineenvaihdunta (Sari Timonen), 103
 - 3.2 Erityisaineenvaihdunta (Tuula Niskanen), 111
 - 3.3 Solunsisäinen viestintä (Tuula Niskanen & Sari Timonen), 118
 - 3.4 Aistiminen (Kristiina Hildén & Sari Timonen), 119
 - 3.5 Solunjakautuminen (Kristiina Hildén), 125
4. Sienten geenit ja genomit
 - 4.1 Geenit (Mika Tarkka, Kristiina Hildén & Mikko Arvas), 133
 - 4.2 Sienten genomit (Mikko Arvas, Mika Tarkka & Kristiina Hildén), 140
5. Sienten lisääntyminen
 - 5.1 Suvuton ja suvullinen lisääntyminen (Marjatta Raudaskoski & Vanamo Salo), 155
 - 5.2 Elinkierrot (Vanamo Salo), 158
 - 5.3 Suvullisen lisääntymisen molekyylibiologia (Marjatta Raudaskoski), 172
6. Symbionttiset sienet
 - 6.1 Kasvien epifyyttiset ja endofyyttiset sienet (Marjo Helander & Kari Saikkonen), 181
 - 6.2 Sienijuuret (Jussi Heinonsalo & Tarja Lehto), 190
 - 6.3 Jäkälät (Ilona Oksanen, Leena Myllys & Soili Stenroos), 202
7. Tauteja aiheuttavat sienet
 - 7.1 Sienet eläinten ja sienten tautien aiheuttajina (Jouni Issakainen), 219
 - 7.2 Sienet kasvitautien aiheuttajina (Asko Hannukkala & Jari Valkonen), 231
 - 7.3 Kasvitautien epidemiologia (Risto Kasanen, Anna-Liisa Laine & Paula Wilson), 245

- 8. Hajottajasienet
 - 8.1 Puunlahottajat (Taina Lundell & Miia Mäkelä), 259
 - 8.2 Karikkeenhajottajat (Kari Steffen & Marja Tuomela), 279

- 9. Hiivat ja homeet
 - 9.1 Hiivat (Jussi Jäntti, Matti Korhola & Laura Ruohonen), 291
 - 9.2 Homeet (Nina Aro, Hilikka Koponen & Pauliina Lankinen), 311

- 10. Sienet osana mikrobiyhteisöä
 - 10.1 Sienten bakteerit (Taina Pennanen & Sari Timonen), 321
 - 10.2 Sienten virukset (Jarkko Hantula), 330

- 11. Sienet ja ihminen
 - 11.1 Sienten käytön historiaa (Marja Härkönen), 341
 - 11.2 Sienten viljely (Jouni Issakainen), 355
 - 11.3 Ongelmalliset sienet (Seppo Huhtinen), 363
 - 11.4 Sienten bioteknologiset sovellukset (Annele Hatakka), 372

Kirjallisuus, 385

Sanasto, 400

Liite: Sienisystematiikka, 424

Kiitokset, 435

Tekijät, 436

Hakemisto, 438

Tietolaatikot (□)

Luku 1.

- 1. Sienten luokittelussa käytettävät taksonomiset tasot, 13
- 2. Sienten suomenkieliset nimet, 16
- 3. Sienten monimuotoisuuden tutkiminen ja museot, 38

Luku 2.

- 1. Proteiinikompleksit osallistuvat sienen kärkikasvuun, 70

Luku 3.

- 1. Valontuotanto sienissä, 117

Luku 4.

- 1. Keräsienten tumasuhteiden vaikutus kasvien kasvuun, 141
- 2. Efektoreja tarvitaan sekä sienitaudin että sienijuuren muodostuessa, 150

Luku 5.

- 1. Tetrapolaarinen ja bipolaarinen heterotallisuus, 157
- 2. Elinkierrot, 160
- 3. Tetrapolaarinen suvullinen lisääntyminen, 168

Luku 6.

- 1. Sienijuurisienet metsätaloudessa, 196
- 2. Keräsienijuuret ja kasvinviljely, 199
- 3. Sienijuurisienien viljely, 201

Luku 7.

- 1. Mikä tekee sienestä kasvitautinaiheuttajan? 232
- 2. Sienitaudeista koituvien haittojen vähentäminen – integroitu kasvinsuojelu, 244
- 3. Rinnakkaisten käyrien analyysi, 251
- 4. Yhteisevoluutio ja Punaisen kuningattaren hypoteesi, 254
- 5. Ilma- ja maalevintäiset taudinaiheuttajat, 255

Luku 8.

- 1. Fossiilisten polttoaineiden synty maapallolla, 260
- 2. Puunlahottajasienten ikä, 263
- 3. Mitä on puu? 266
- 4. Ruokasienet, 287
- 5. Noidankehät, 289

Luku 9.

- 1. Homeisen hillon syöminen kannattaa – vai kannattaako? 316

Luku 10.

- 1. Bakteerien keinoja edistää sienijuurien muodostumista, 322

Luku 11.

- 1. Elintarviketurvallisuusviraston luettelo suositeltavista ruokasienistä vuodelta 2013, 349
- 2. Sienet lemmen nostattajina, 352
- 3. Taloa ostamassa, 369



1. MITÄ SIENET OVAT?

Sienten ja eläinten kehityslinjat erosivat toisistaan vasta noin tuhat miljoonaa vuotta sitten. Pitkä yhteinen kehityshistoria selittää sen, että sienillä ja eläimillä on yhä paljon samanlaisia piirteitä. Etenkin joistakin rakenteeltaan yksisoluisista eliöistä on ollut vaikea tietää, kumpaan ryhmään ne pitäisi sijoittaa. Sekä eläimet että sienet ovat toisenvaraisia eliöitä, eli niillä ei ole kasvien kykyä valmistaa auringonvalon energian avulla eloperäisiä, energiapitoisia yhdisteitä. Sienet eroavat kuitenkin eläimistä siinä, ettei niillä ole sisäistä ruoansulatusta. Ne erittävät kasvualustaansa entsyymejä, joiden pilkkomat ravintoaineet imeytyvät sienisolujen sisälle. Sieniä on soluseiniensä vuoksi aiemmin luultu oudoiksi kasveiksi. Soluseinät sisältävät kuitenkin yleensä sienillä KITIINIÄ ja kasveilla SELULOOSAA. Sienet muodostavat tyypillisesti monisoluista rihmastoa, mutta myös yksisoluisia sieniä on olemassa. Sienet ovat erittäin monimuotoinen eliöryhmä, ja tällä hetkellä eri sienilajeja on kuvattu yli 100 000. Niiden todellista lajimäärää ei tiedetä, mutta arviot vaihtelevat 700 000 lajista jopa 5,1 miljoonaan (Blackwell 2011). Todennäköisesti lukumäärä on vielä tätäkin suurempi. Uusia lajeja on löydettävissä erityisesti sellaisista pienikokoisista sienistä, jotka elävät vähän tutkituissa ympäristöissä, kuten maaperässä.

1.1 SIENTEN LUOKITTELU JA EVOLUUTIO

Leena Myllys, Soili Stenroos & Seppo Huhtinen

TAKSONOMIA on tieteenala, jonka tehtävänä on LUOKITELLA ja nimetä eliöt ja niiden muodostamat ryhmät niin, että ne mahdollisimman tarkoin kuvaavat käsitystämme evoluutiohistoriasta. Moderni luokittelu on hierarkkinen järjestelmä, jossa kukin ryhmä on kehittynyt siihen kuuluvien jäsenten yhteisestä kantamuodosta. Tällaisia luonnollisia ryhmiä kutsutaan MONOFYLEETTISIKSI. Pyrkimyksellä luonnolliseen, sienten evoluutiohistoriaa vastaavaan luokitteluun ei ole vain akateemista merkitystä vaan tulokset ovat suoraan sovellettavissa esimerkiksi maa- ja metsätaloudessa tai lääketieteessä.

Rikkikäävän (*Laetiporus sulphureus*) itiöemät ovat kauniita ja näkyviä. Rikkikäpä on yleinen lahottaja puistojen vanhoissa tammissa. (MIKKO KUUSINEN.)

Esimerkiksi erään immuunipuutteisille potilaille vakavia infektioita aiheuttavan eliön arveltiin olevan ameba, mutta DNA-SEKVENSSIEN avulla se paljastui *Pneumocystis jirovecii* -kotelosieneksi, mikä vaikutti olennaisesti infektion lääkehoitoon.

Kaikille taksonomisille tasoille (luokka, lahko, heimo, suku jne.) kuuluville ryhmille eli TAKSONEILLE on olemassa omat nimikkeensä (TIETOLAATIKKO 1). Esimerkiksi ihmisellä lahko on kädelliset (Primates), yläheimo ihmisapinat (Hominoidea) sekä lajinimi *Homo sapiens*. Lisäksi kustakin taksonista voidaan muodostaa alempia taksoneita, esimerkiksi lajiin voi kuulua useampia alalajeja tai muunnoksia. Sienten luokittelussa kaaren tieteellisen nimen loppupääte on aina -mycota. Luokittelun perusyksikkö on kuitenkin laji. Lajin tieteellinen nimi (lajinimi) koostuu kahdesta osasta, suvun nimestä ja LAJIMÄÄREESTÄ. Esimerkiksi herkkutatatin (*Boletus edulis*) nimessä *Boletus* viittaa sukuun ja *edulis* itse lajiin. Lajin tieteellinen nimi on tapana kursivoida. Nimen perässä mainitaan usein auktori eli taksonin nimeantaja. Esimerkiksi *Boletus edulis* Bull. kertoo Jean Baptiste François Pierre Bulliardin (n. 1742–1793) antaneen taksonille nimen. Auktorinimet ja niiden suositellut lyhenteet löytyvät Kansainvälisen sienitieteellisen liiton (International Mycological Association) MycoBank-sivustosta (www.mycobank.org). Kullakin taksonilla voi olla vain yksi oikea voimassaoleva nimi, eikä sama nimi saa esiintyä toisella taksonilla. Sienten nimistö on sukutasolla koottu teokseen *Dictionary of the fungi* (Kirk ym. 2008), ja koko nimistöä ylläpidetään uusiseelantilaisen tutkimusinstituutin (Landcare Research) ja Isossa-Britanniassa sijaitsevan Kew'n sienitutkimusosaston (Royal Botanic Gardens) yhteisellä internet-sivuilla (www.indexfungorum.org).

Sekä sienten että kasvien tieteellistä nimistöä säätelevät historiallisista syistä samat nimistösäännöt. Ne on koottu kansainväliseksi nimistösäännöksi eli nimistökoodiksi (www.ibot.sav.sk/icbn/main.htm). Koodin englanninkielinen nimi International Code of Botanical Nomenclature (ICBN, Kansainvälinen kasvitieteellinen nimistökoodi) muutettiin Melbournessa vuonna 2011 pidetyssä nimistökokouksessa muotoon International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (ICN, Kansainvälinen levien, sienten ja kasvien nimistökoodi), joka vastaa paremmin todellisuutta. Eläimille, bakteereille ja viljelykasveille on omat nimistökoodinsa. Esimerkkinä uusituista nimistösäännöistä mainittakoon sienten suvullisesti ja suvuttomasti lisääntyvien kehitysasteiden nimitykset. Suvuttomat muodot luokiteltiin aikaisemmin vaillinaissieniin ("Fungi imperfecti", "Deuteromycota" tai "MITOSPORISET SIENET"), ja niillä oli oma erillinen nimi, vaikka ryhmään luettiin lähinnä kotelo- ja kantasienten elinkierron suvuttomia vaiheita. Melbournen nimistökokouksen päätöksen mukaan saman sienilajin eri muodoille ei voi enää antaa eri nimeä, kuten ennen oli mahdollista. Ongelmana

TIETOLAATIKKO 1. SIENTEN LUOKITTELUSSA KÄYTETTÄVÄT TAKSONOMISET TASOT

Yleisimmin käytetyt tasot on lihavoitu.

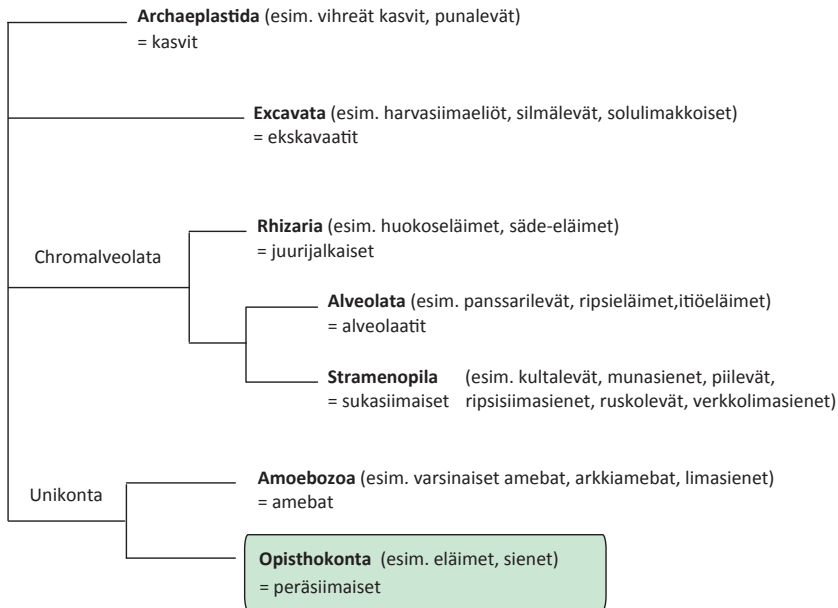
Taksonitaso	<i>Taxon level</i>	Esimerkki
Domeeni	<i>Domain</i>	Eukarya/Tumalliset
Kunta	<i>Kingdom</i>	Fungi/Sienet
Alakunta	<i>Subkingdom</i>	
Kaari	<i>Phylum</i>	Basidiomycota/ Kantasienet
Alakaari	<i>Subphylum</i>	Pucciniomycotina
Luokka	<i>Class</i>	Pucciniomycetes
Alaluokka	<i>Subclass</i>	-mycetidae
Lahko	<i>Order</i>	Pucciniales
Alalahko	<i>Suborder</i>	-ineae
Heimo	<i>Family</i>	Pucciniaceae
Alaheimo	<i>Subfamily</i>	-oideae
Tribus	<i>Tribe</i>	Puccinieae
Suku	<i>Genus</i>	Puccinia
Alasuku	<i>Subgenus</i>	<i>Puccinia</i> subg. <i>Leptopuccinia</i>
Sektio	<i>Section</i>	<i>Puccinia</i> sect. <i>Leptopuccinia</i>
Sarja	<i>Series</i>	<i>Puccinia</i> ser. <i>Striiformes</i>
Laji	<i>Species</i>	<i>Puccinia graminis</i>
Alalaji	<i>Subspecies</i>	<i>Puccinia graminis</i> subsp. <i>graminicola</i>
Muunnos	<i>Variety</i>	<i>Puccinia graminis</i> var. <i>stakmanii</i>
Muoto	<i>Form</i>	<i>Puccinia graminis</i> f. <i>macrospora</i>
Erityismuoto	<i>Special form</i>	<i>Puccinia graminis</i> f. sp. <i>tritici</i>
Fysiologinen rotu	<i>Physiological strain</i>	<i>Puccinia graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> strain CRL-75-36-700-3, race SCCL

on edelleen, että monien tunnettujen suvullisten ja suvuttomien kehitysas-
teiden yhteyttä toisiinsa ei vielä tiedetä.

Sienten luokittelu perustui 1700-luvulta 1900-luvun puoliväliin saakka morfologiaan, anatomiaan ja kemiallisiin ominaisuuksiin. Näiden luokittelun ongelmia olivat kuitenkin vaikeus löytää kaikille ryhmille yhteisiä ominaisuuksia sekä näiden ominaisuuksien tulkinnanvaraisuus. Muotoryhmät ovat edelleen käyttökelpoinen työkalu sienten yleisessä kuvailussa, vaikka ne eivät välttämättä kerro sienten sukulaisuussuhteista. Muotoryhmiä ovat esimerkiksi kantasienissä HAARAKKAAT, HELTTASIENET, HYYTELÖSIENET, KUPUSIENET, KÄÄVÄT, ORVAKAT ja kotelosienissä MALJAKKAAT. 1950-luvulla mikroskooppitekniikoiden kehittymisen myötä luokittelun avuksi otettiin solutason rakenteet, kuten itiöiden pintakuviointi ja muoto. Luokittelua tosin vaikeutti, että perusteellisesti tutkittuja lajeja oli niin vähän. Uusi murrosvaihe koettiin 1990-luvun alussa, jolloin ilmestyivät ensimmäiset tuman RIBOSOMAALISEN DNA:N emäsjärjestysten vertailuun perustuvat eliöiden sukulaisuussuhteiden analyysit. Moneen geenialueeseen perustuvat analyysit yleistyivät vasta 2000-luvun ensimmäisen vuosikymmenen lopussa erityisesti kahden suuren Yhdysvaltojen kansallisen tiedesäätiön rahoittaman hankkeen myötä. Näistä ensimmäinen, vuosina 2001–2006 toiminut ”Deep Hypha Research Coordination Network”, keskittyi selvittämään sienten varhaisimpien kehityslinjoiden evoluutiota, kun taas jälkimmäisen AFToL-projektin (Assembling Fungal Tree of Life: <http://aftol.org>) ansiona olivat suuret, koko sienikunnan kattavat sukulaisuussuhteiden selvitykset. Hankkeiden tuloksista mainittakoon vuonna 2007 julkaistu sienten luokittelu (Hibbett ym. 2007), johon tässäkin kirjassa esitetyt sieniryhmät pääosin perustuvat. Kotelosienten luokittelua päivitetään jatkuvasti verkossa Myconet-julkaisusarjassa (www.fieldmuseum.org/myconet). Muista sieniryhmistä ei vastaavaa verkkojulkaisua ole vielä olemassa. Sienten, kuten muidenkin eliöiden geenisekvenssit tallennetaan kansainväliseen geenipankkiin (www.ncbi.nlm.nih.gov).

Sienet tunnustettiin omaksi kunnakseen vasta 1960-luvulla muun muassa solurakenteen ja ravinnonottotavan perusteella. Tätä ennen ne yleensä laskettiin kuuluviksi kasveihin. Sienten kasveja läheisempi sukulaisuus eläinten kanssa havaittiin 1990-luvulla sekvenssiaineiston myötä (KUVA 1). Myös tietyt solutason tuntomerkit, kuten peräsiimalliset PARVEILUITIÖT, ovat näille kahdelle ryhmälle yhteisiä. Arviolta noin tuhat miljoonaa vuotta sitten vedessä eläneestä tumallisten eliöiden populaatiosta, jonka elinkierrossa tavattiin siimallisia parveiluitiöitä tuottavia ITIÖPESÄKKEITÄ, erkani kaksi kehityslinjaa: toisesta kehittyivät sienet ja toisesta eläimet (Stajich ym. 2009).

DNA-sekvenssiin perustuvat analyysit ovat myös vahvistaneet, että monet MORFOLOGISTEN samankaltaisuuksien perusteella aikaisemmin



Kuva 1. Tumallisten eliöiden FYLOGENIA Baldaufin (2008) mukaan. (LEENA MYLLYS & SARI TIMONEN.)

sieninä pidetyt ryhmät, kuten limasienet (Mycetozoa), möhö sienet (Plasmodiophoromycota) ja MUNASIE NET (Oomycota), eivät kuulu varsinaisiin sieniin (kuva 2). Esimerkiksi limasienet luetaan nykyään ameboihin (Amoebozoa). DNA-sekvensseihin perustuvien analyysien avulla on myös tutkittu sienten eri elintapojen evoluutiota. Esimerkiksi jäkälöityminen on tapahtunut sienten evoluutiohistorian aikana monta kertaa.

DNA-tuntomerkeistä huolimatta monet sienten evoluutioon liittyvät kysymykset, kuten sienten alkeellisten kehityslinjoiden sukulaisuussuhteet, ovat vielä ratkaisematta. Uusien geenialueiden ja koko genomien emäsjärjestyksen lukemisen myötä näihinkin löydetään ehkä aikanaan vastaukset. Vuoden 2013 alussa tunnettiin 222 sienilajin genomien emäsjärjestys. Lisätutkimuksia odottavat myös monien solutason rakenteiden evoluutioprosessit, kuten soluja erottavan väliseinän rakenteen kehittyminen kantasiemissä. Uusien emäsjärjestyksenlukutekniikoiden myötä muun muassa ympäristönäytteistä löydetään yleisesti uusia sienilajeja ja jopa kokonaisia uusia kehityslinjoja.



KUVA 2. Limasienet (Mycetozoa) eivät kuulu varsinaisiin sieniin vaan ameboihin (Amoebozoa). Kuvassa paranvoi (*Fuligo septica*). (TUOMO NIEMELÄ.)

TIETOLAATIKKO 2. SIENTEN SUOMENKIELISET NIMET

Vuonna 1948 perustettiin Suomen Sieniseura ry. Tuolloin elettiin elintarvikkepuolan aikaa. Siksi seura otti tehtäväkseen valistaa ruokasienten käytöstä järjestämällä sieninäyttelyitä ja sieniretkiä. Samoista sienistä käytettiin eri nimiä eri puolilla maata. Lisäksi sienikirjoissa saattoi olla vielä muita, ruotsin kielestä tai sienen tieteellisestä nimestä kehiteltyjä nimiä. Esimerkiksi vuonna 1947 ilmestyneessä Toivo Rautavaaran väitöskirjassa *Suomen sienisato* oli lajille *Lactarius torminosus* (KUVA 31) koottu seuraavat nimet: karvalaukku, karvarousku, karvikas, ihmissieni, vahveroinen, vahvoin, vahvoinen, herkkurousku ja maitosieni. Toisaalta sama nimi saattoi eri seuduilla tarkoittaa eri lajia, esimerkiksi hepotatti voi olla nykyinen lehmäntatti tai herkkutatti tai jokin punikkittatti. Tästä sekaannuksesta haluttiin tehdä loppu, ja sieniharrastajien lisäksi myös kirjojen ja lehtien toimittajat piti saada käyttämään yhdenmukaista nimitystä. Lisäksi tarvittiin suomenkielisiä nimiä lajeille, joilla niitä ei ennestään ollut.

Suomen Eläin- ja Kasvitieteellinen Seura Vanamo tuli apuun ja nimitti yhdessä nuoren Sieniseuran kanssa nimistötoimikunnan järkiperaistämään ja vakinaistamaan sienten suomenkieliset nimet. Sen ensimmäinen nimiluettelo julkaistiin vuonna 1953 Sieniseuran tieteellisessä julkaisussa, *Karsteniassa*.

Vuonna 1974 Suomen Sieniseura alkoi valmistella ensimmäistä kotimaisin tutkijavoimin koottua sieniopasta nimeltä *Suursieniopas*. Siihen tarvittiin paljon uusia suomenkielisiä nimiä. Nimistötoimikunta heräteltiin henkiin. Vaikka suurin osa edellisen toimikunnan vakiinnuttamista sienten nimistä oli osuvia (rousku, hapero, nääpikkä, nahikas), olivat jotkin lajinimet liian pitkiä. Siksi esimerkiksi *Cortinarius camphoratus* muutettiin sinimaltohausseitikistä löyhkäseitikiksi. Nimien lyhentämiseksi myös turhia sieni-päätteitä karsittiin. Jänönkorva on aivan yhtä kuvaava nimi kuin jäniksenkorvasieni. Vielä ytimekkäämmäksi lyheni maksanruskea maljasieni, kun siitä tehtiin maksamaljakas. Kotimaisten kielten tutkimuskeskus (nyk. Kotus) opasti toimikuntaa oikeakielisyyteen. Kieliasunsa vuoksi punainen kärpässieni tarkoittaa mitä tahansa väriltään punaista kärpässientä. Kun samalla kielikeskus suositti, että nimien on oltava yhdyssanoja, saatiin punakärpässieni, joka taipuukin luonnostaan yhtenä sanana. Nimistötoimikunnan työn tuloksena Suomessa on nyt jokseenkin yhtenäinen, yleisesti hyväksytty suomenkielinen sienten nimistö. Samalla on julkaistu Suomen sienten ruotsinkieliset nimet, jotka ovat enimmäkseen samoja kuin Ruotsissa käytetyt. Yhtä hyvin asiat eivät ole esimerkiksi englannin kielessä, sillä nimet vaihtelevat kirjasta toiseen ja ilman tieteellistä nimeä niistä ei saa mitään tolkkua.

Jäkälien suomenkielisistä nimistä vastaa nykyisin Suomen Sieniseuran huomassa toimiva jäkälien nimistötoimikunta. Kaksisanaisia nimiä on muokattu yksisanaisiksi yhdyssanoiksi samoin periaattein kuin muissakin sienissä. Useimmissa nimissä on jäkälä-pääte, mikä tekee nimistä pidempiä, useimmiten kolmiosaisia. Lupot, naavat ja karpeet ovat suhteellisen harvallukuisia mutta tervetulleita poikkeuksia säännöstä. Myös joitakin uusia nimiä on keksitty, kuten pampukat, parakat ja kilpiset. Lajien nimissä on pyritty lyhyteen ja kuvailevuuteen, ja ominaisuuksista ovat kelvanneet koko, väri, levinneisyys sekä kasvupaikat ja -alustat eli lähes mikä hyvänsä, mikä tukee muistia. Jäkälälajeilla ei juuri ole haju-, maku- ja esiintymäaikaeroja, jotka ovat käyttökelpoisia suursienten nimistössä. Mietoporonjäkälä ja karvaslaikkajäkälä ovat kaiketi ainoat tällaisiin ominaisuuksiin perustuvat nimet.

(Sieniseuran) nimistötoimikunnat jatkavat edelleen työtään. Aina kun eteen tulee outo tieteellinen sienien tai jäkälän nimi, on syytä tarkistaa toimikunnalta, onko sillä jo suomenkielinen nimi tai mikä nimi sille pitäisi antaa. Toimikuntiin saa yhteyden Luonnontieteellisen keskusmuseon kautta.

Marja Härkönen, Leena Mylly & Orvo Vitikainen

1.1.1 SIENIRYHMÄT

Seuraava sieniryhmien esittely perustuu lähinnä David Hibbettin johtaman työryhmän tekemään luokitteluun (Hibbett ym. 2007, ks. myös Simmons ym. 2009; Hoffman 2011; Doweld 2013; Bauer ym. 2015 & Spatafora ym. 2016). Sienet on jaettu yhdeksään kaareen (itusienet = Blastocladiomycota; piiskasiimasienet = Chytridiomycota; pötsisienet = Neocallimastigomycota; Olpidiomycota; Zoopagomycota; Mucoromycota; Entorrhizomycota; kotelosienet = Ascomycota ja kantasienet = Basidiomycota), 12 alakaareen, 48 luokkaan (12 alaluokkaan) ja 157 lahkoon (KUVA 3; LIITETAULUKKO).

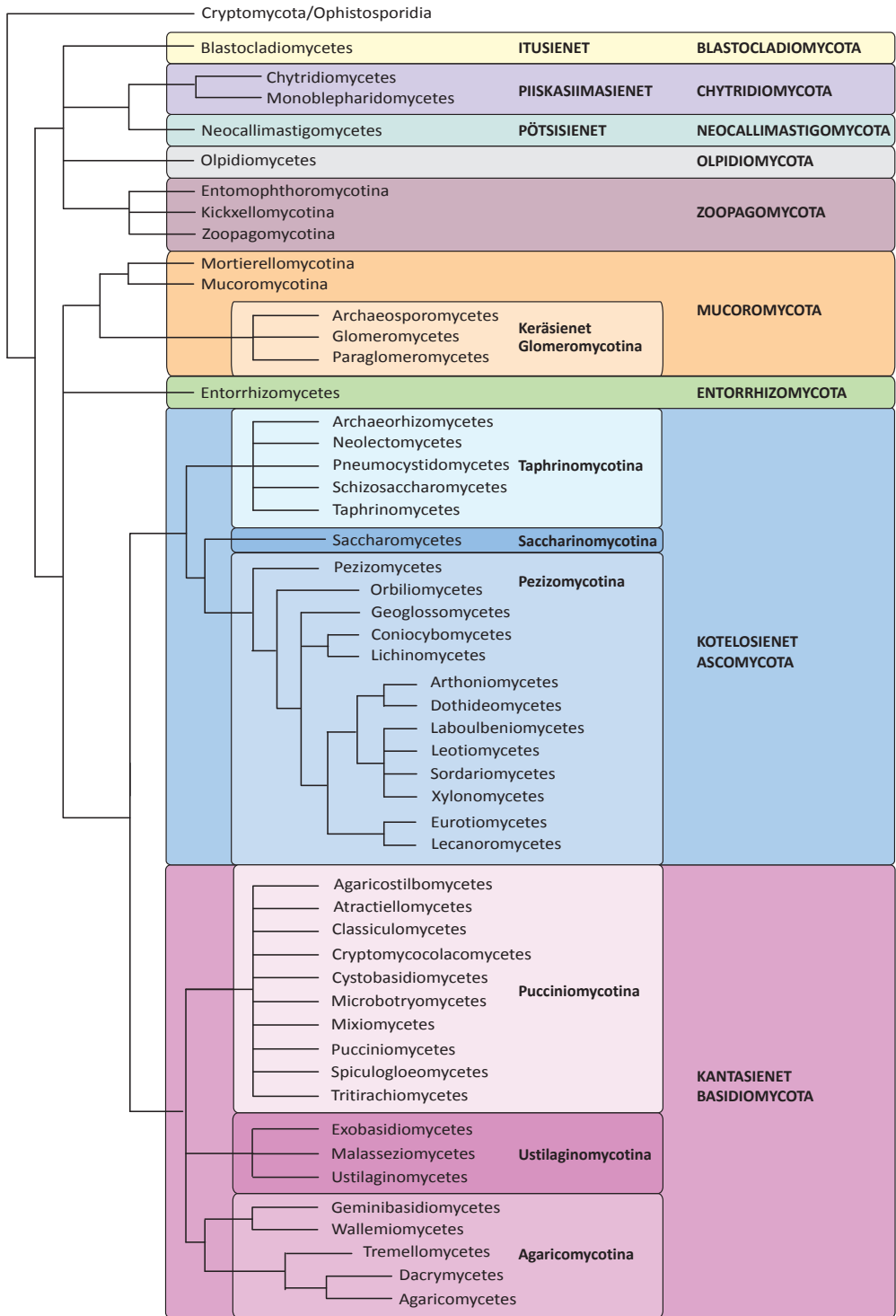
Harkinnassa on vielä uusi ryhmä, joka sisältää esimerkiksi harppuunasienet (Microsporidia) ja *Rozella*-suvun eliöt. Tästä ryhmästä voi tulla alkeellisin sienikaari, jolle on ehdotettu nimeä Cryptomycota, tai laajemmin määritelty sienten lähin sisarryhmä Ophistosporidia (Jones ym. 2011; James & Berbee 2011). Sienten tuntemus ja sukulaisuussuhteiden ymmärrys ovat edenneet nopeasti viimeisen kymmenen vuoden aikana, eikä monille sienten taksoneille ole toistaiseksi suomenkielisiä nimiä.

Kaaria Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Neocallimastigomycota, Olpidiomycota ja Zoopagomycota pidetään sienten varhaisimpina kehityslinjoina, joskaan ryhmien keskinäisiä sukulaisuussuhteita ei vielä tiedetä (KUVA 3). Aikaisemmin omana kaarenaan pidetty yhtymäsienet (Zygomycota) on sekvenssifylogenioiden (ks. FYLOGENIA) mukaan POLYFYLEETTINEN ryhmä. Ryhmään aikaisemmin luetut lajit ovat nyt joko Mucoromycota- tai Zoopagomycota-kaarien edustajia. Myöhemmin kehittyneet kaaret, kotelosienet ja kantasienet, muodostavat yhdessä MONOFYLEETTISEN ryhmän nimeltään Dikarya, jonka tyypillisenä ominaisuutena on KAKSITUMAVAIHE jossakin elinkierron vaiheessa.

Kustakin kaaresta (tai alakaaresta) esitellään tärkeimmät tuntomerkit ja arvioitu lajilukumäärä sekä suurimmat tai muuten merkittävimmät ryhmät.

1.1.2 OPHISTOSPORIDIA

Tämän ryhmän kuuluminen sienten kuntaan on vielä epävarmaa, ja sen nimeäminen ja tarkka rajaaminen on kesken. Ryhmä saattaa rajautua sieniin kuuluvaksi kaareksi, tai siitä tulee sienten lähin sisarryhmä. Ryhmä sisältää ainakin harppuunasienet sekä *Rozella*-suvun eliöt. Jos ryhmään päätetään liittää myös Aphelidea-luokka (Karpov ym. 2014), se sijoittuu sienten sisarryhmäksi. Kaikki ryhmään kuuluvat eliöt ovat pieniä, yksisoluisia solunsäisiä loisia. Harppuunasienten jotkut lajit ovat ihmisten taudinaiheuttajia, jotka saavat aikaan infektoita esimerkiksi immuunipuolustukseltaan heikentyneille potilaille.



Kuva 3. Sienten karkea sukupuu. (LEENA MYLLYS & SARI TIMONEN.)

1.1.3 ITUSIENET – BLASTOCLADIOMYCOTA

Kaikki sienet, joiden elinkierrossa tavataan yksisiimaisia parveiluitiöitä, luettiin aikaisemmin piiskasiimasieniin kuuluviksi. Siimalliset parveiluitiöt kertovat sienten epätäydellisestä sopeutumisesta maaelämään, ja niitä pidettiin tämän vuoksi alkeellisimpana sienten ryhmänä. Kuuteen geenialueeseen perustuvan analyysin mukaan kaikki sienet, joilla on yksisiimaisia parveiluitiöitä, eivät kuitenkaan kuulu samaan ryhmään, sillä siimallinen itiö on ominaisuus, joka on esiintynyt jo sienten yhteisellä kantamuodolla (LUKU 1.2). Evoluution aikana siimavaihe on hävinnyt muilta sieniryhmiltä. Tulosten perusteella yksisiimaisia itiöitä tuottavat sienet jaetaan nykyään kolmeen ryhmään: itusieniin, pötsisieniin ja piiskasiimasieniin (James ym. 2006; Hibbett ym. 2007).

KUVA 4. Itusieni (*Blastocladiella emersoni*). (DONALD BARR, MYCOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA.)



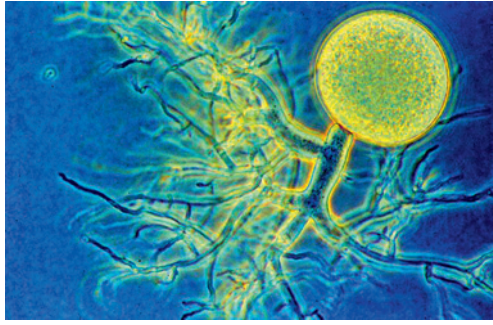
Morfologialtaan itusienet ovat joko yksi- tai moni-itiöpesäkkeisiä tai rihmamaisia (KUVA 4). Kaari on erotettu muista sienikaarista elinkierron, solurakenteiden ja DNA-tuntomerkkien perusteella (James ym. 2006). Niiden elinkierrossa on tyypillisesti kaksi mitoottista jakoa MEIOOSIN aikana, kun piiskasiimasienillä vastaavia jakoja on yksi. MITOOSIN aikana sukkularihmasto on sulkeutunut eikä avoin. GOLGIN LAITE ei muodostu tavanomaisesta litteiden kalvopussien pinosta vaan on hajanaisempi.

Ryhmän lajit ovat joko sienten, levien, kasvien ja selkärangattomien loisia tai saprotrofeja, joista monet ovat solubiologiassa käytettäviä mallieliöitä, esimerkkinä *Allomyces* ja *Blastocladiella*. Kaaren ainoaan lahkoon (*Blastocladales*) kuuluu 14 sukua ja noin 180 lajia.

1.1.4 PIISKASIIMASIENET – CHYTRIDIOMYCOTA

Piiskasiimasienten suvuttomat parveiluitiöt kehittyvät pussimaisissa, ohutseinäisissä itiöpesäkkeissä. Paksuseinäiset LEPOITIÖT syntyvät sen sijaan joko suvullisesti tai suvuttomasti, ja ne voivat lepovaiheen jälkeen itää itiöpesäkkeiksi. Sienten sekovarten kehittyä vain yksi itiöpesäke tai vaihtoehtoisesti monta itiöpesäkettä (KUVA 5). Rihmastoa muodostavilla lajeilla

KUVA 5. Piiskasiimasieni (*Spizellomyces punctatus*). (DONALD BARR, MYCOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA.)



KUVA 6. *Synchytrium*-suvun piiskasiimasieni peltokurjennokan (*Erodium cicutarium*) pinnalla. (WIKIMEDIA COMMONS / MICHAEL PLAGENS.)



itiöpesäkettä ei kehity. Piiskasiimasienet on jaettu kahteen luokkaan. Monoblephariodomycetes-luokan lajien SUVULLINEN LISÄÄNTYMINEN ON OOGAAMISTA. Tämä tarkoittaa, että naaraspuoliset SUKUSOLUT ovat suuria ja liikkumattomia ja koiraspuoliset sukusolut pieniä ja nopealiikkeisiä. Chytridiomycetes-luokassa, kuten muissakaan sienissä, OOGAMIAA ei esiinny.

Piiskasiimasieniä on kuvattu noin 1000 lajia. Niitä tavataan kaikkialla maapallolla sekä vesi- että maaympäristöissä (KUVA 6). Suurin osa lajeista on saprotrofeja, mutta kaareissa on myös putkilokasvien ehdottomia loisia, joista ehkä tunnetuin esimerkki on perunalla loisena elävä perunasyyöpä (*Synchytrium endobioticum*). Perunasyyövän elinkierto on esitetty LUVUSSA 7.2. Ainoa selkärankaisten tunnettu piiskasiimasieniloinen *Batrachochytrium dendrobatidis* on aiheuttanut Australian ja Keski-Amerikan sademetsien sammakoiden joukkokuolemia, lajien harvinaistumista ja jopa sukupuuttoja (Berger ym. 1998).

1.1.5 PÖTSISIENET – NEOCALLIMASTIGOMYCOTA

Pötsisieniin kuuluu selkärankaisten kasvinsyöjien suolistossa eläviä käymisestä energiansaavia anaerobisia sieniä, jotka osallistuvat kuitujen hajoamiseen. Tämä ehdoton anaerobisuus on ainutlaatuinen ominaisuus sienissä. Pötsisienien elinkierrossa tavataan siimallisia parveiluitiöitä, mutta joissakin suvuissa (esimerkiksi *Neocallimastix*) parveiluitiöt ovat poikkeuksellisesti monisiimaisia (KUVA 7). Pötsisienien MITOKONDRIOT puuttuvat kuten

KUVA 7. Pötsisieni
(*Piromyces communis*).
(DONALD BARR, MYCOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA.)

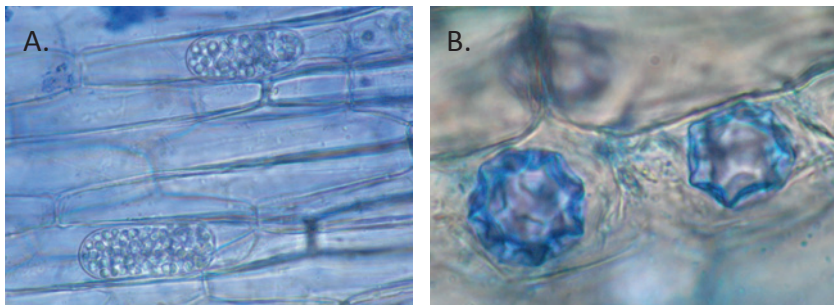


ylleensäkin anaerobisilta organismeilta, ja niiden SEKOVARSI on joko yksi- tai moni-itiöpesäkkeinen.

Lajiluvultaan tähän pieneen kaareen (noin 20 lajia kuvattu) kuuluu yksi luokka Neocallimastigomycetes, jossa on yksi lahko Neocallimastigales ja kuusi sukua. Ryhmä tunnetaan melko huonosti, ja uusia lajeja ja sukuja löydetään jatkuvasti muun muassa emäsjärjestyksenlukutekniikoiden kehittymisen myötä (Liggenstoffer ym. 2010).

1.1.6 OLPIDIOMYCOTA

Kaaren Olpidiomycota sienet kuuluvat Olpidiaceae-heimoon, jossa on yhdeksän sukua. Useimmat ryhmän sienet ovat taudinaiheuttajia, joiden isäntinä voivat olla maakasvit, erilaiset levät, sukkulamadot ja monet muut eliöt. Tyypillisesti tämän kaaren sienet ovat loisia, jotka eivät selviydy ilman isäntää. Nämä sienet muodostavat yksittäisiä ohutseinäisiä itiöpesäkkeitä isäntäeliön sisälle (KUVA 8). Sieniryhmä on saanut nimensä näiden leilimuotoisten rakenteiden mukaan. Yksisiimaisille parveiluitiöille on tunnusomaista, että ribosomit ovat satunnaisesti hajallaan solulimassa ja niiden sisältä voi erottaa yhden selkeän palloksen.



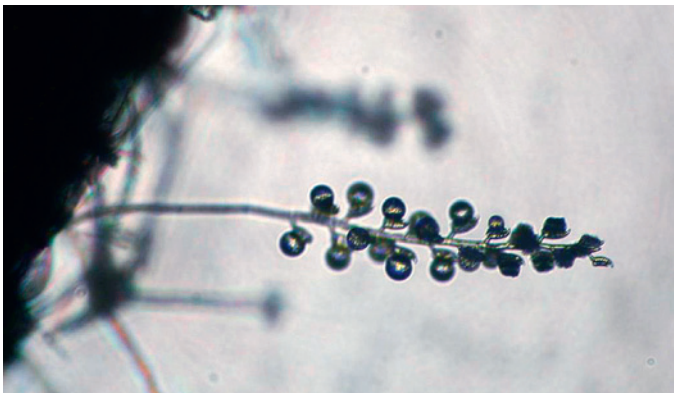
KUVA 8. *Olpidium brassicae* -sieni tuottaa tunnusomaisia lepoitiöitä (A.) ja kätköitiöitä (B.) isäntäkasvin sisään. Itiöt kestävät kuolleen kasvisolukon turvissa elävinä useita vuosia. (DOMINIQUE BLANCARD / INRA.)

1.1.7 ZOOPAGOMYCOTA

Zoopagomycota-kaareen kuuluvien alakaarien Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina ja Zoopagomycotina lajit tuottavat suvullisia paksuseinäisiä YHTYMÄITIÖITÄ, ja niiden kasvulliset rihmat ovat HAPLOIDEJA. Samanlaisen suvullisen lisääntymistavan perusteella lajit onkin aikaisemmin luokiteltu yhtymäsieniin. Nämä sienet tuottavat tyypillisesti monitumaisia itiöitä itiöpesäkkeiden sijaan, toisin kuin Mucoromycotina-alakaaren sienet. Entomophthoromycotina-alakaareen kuuluu hyönteisten loisia. Entomophthorales-lahkoon kuuluva kärpäshome (*Entomophthora muscae*) aiheuttaa naaraspuolisen isäntänsä takaruumiin kasvamisen houkutellen näin koiraita paritteluun ja samalla sienin itiöiden levittämiseen (KUVA 9). Kickxellomycotina-alakaaren lajit ovat joko SAPROTROFEJA eli kuolleella aineksella eläviä tai eläinten ja muiden sieniryhmien loisia (KUVA 10).

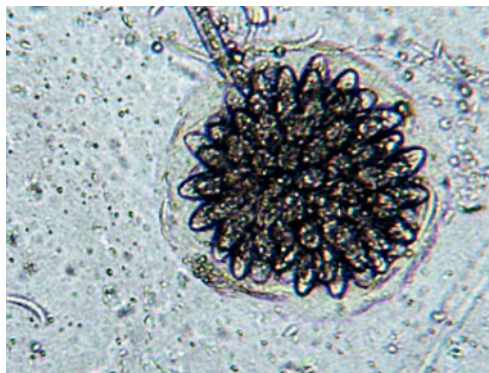


KUVA 9. Entomophthoromycotina-alakaareen kuuluva kärpäshome (*Entomophthora muscae*) kasvaa isäntänsä sisällä. Kärpäsen takaruumiin ympärillä näkyy sienin valkoista itiömassaa. (TUOMO NIEMELÄ.)



KUVA 10. Kickxellomycotina, *Coemansia* sp. (WIKIMEDIA COMMONS / KEISOTYO.)

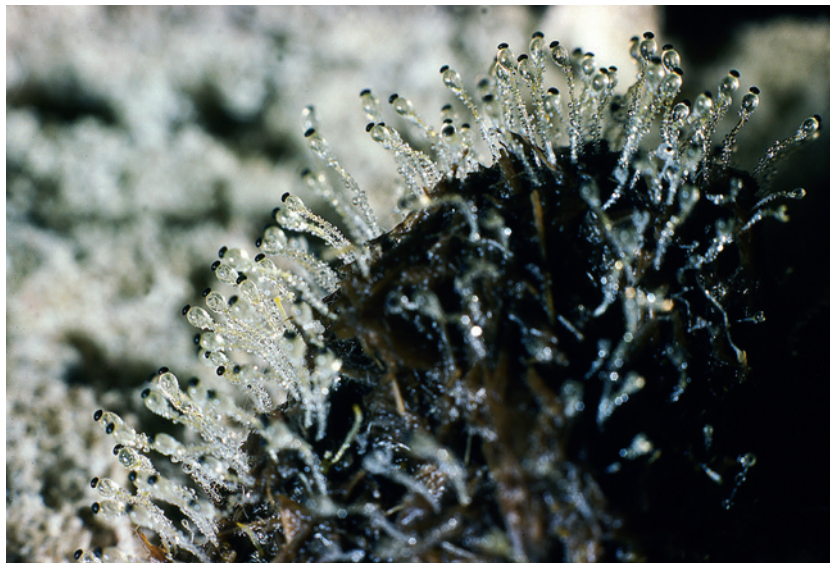
KUVA 11. Zoopagomycotina, *Rhopalomyces elegans*.
(WIKIMEDIA COMMONS/
EDUARDO A. ESQUIVEL RIOS.)



Zoopagomycotina-alakaareen kuuluu sienten tai hyönteisten ja muiden eläinten loisia, kuten *Zoophagus*-suvun sienet, jotka pyydystävät esimerkiksi sukkulamatoja ja ameboja rihmastonsa lyhyillä tahmeilla sivuhaaroilla (KUVA 11).

1.1.8 MUCOROMYCOTA

Mucoromycota-kaari sai nykyisen kolme alakaarta sisältävän muotonsa vuonna 2016 (Spatafora ym. 2016). Mortierellomycotina- ja Mucoromycotina-alakaaret erotettiin toisistaan jo vuonna 2011 sekvenssianalyyysien perustella ja keräsienten alakaari lisättiin ryhmään vuonna 2016 (Hoffman 2011).

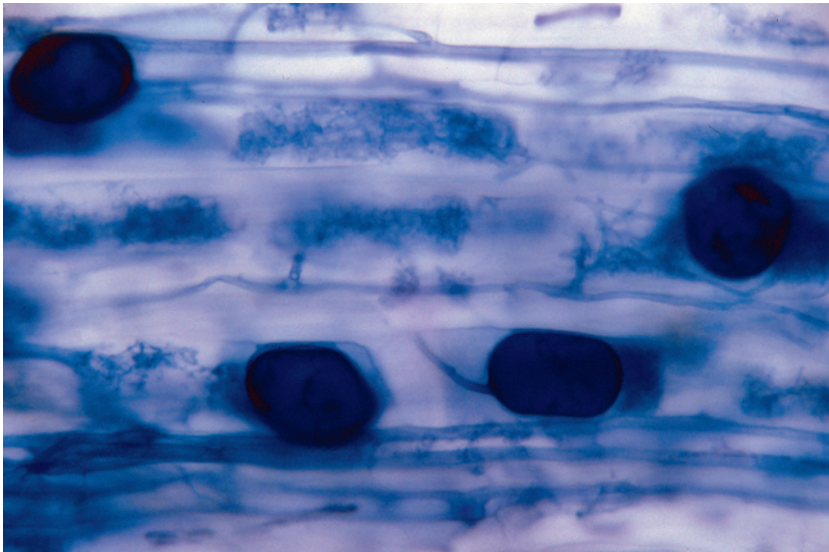


KUVA 12. Mucoromycotina-alakaaren sinkohomeet (*Pilobolus*) vapauttavat aktiivisesti suvuttomat itiönsä. Kuvassa pisaroivia pesäkkeenkannattimia ja mustia valoon päin suuntautuvia itiöpesäkkeitä. Itiöpesäkkeen alla on vesirakkula, joka sinkoaa pesäkkeen irti paineen kasvaessa rakkulassa riittävän suureksi. Itiöpesäke voi lentää jopa kahden metrin päähän. (TUOMO NIEMELÄ.)

Taksonit eroavat toisistaan myös morfologialtaan: Mortierellomycotina-ala-kaaren edustajilta puuttuu Mucoromycotina-lajeille tyypillinen ITIÖEMÄN KESKIPATSAS. Mortierellomycotina-ala-kaaren sienet ovat yleensä SAPROTROFEJA, jotka elävät esimerkiksi kuolleella kasvimateriaalilla tai ulosteella. Jotkut aiheuttavat tauteja sukkulamadoille tai hyönteisille.

Mucoromycotina-ala-kaaren kahteen lahkoon kuuluu noin 300 lajia, jotka ovat elintavaltaan saprotrofeja (LUVUN 9 ALKUKUVA). Ne kasvavat esimerkiksi pilaantuneissa elintarvikkeissa ja nisäkkäiden lannassa. Rihmasto on pääosin VÄLISEINÄTÖNTÄ, kuten kaikilla edellä mainituilla sieniryhmillä. Väliseinä erottaa ainoastaan lisääntymiseen liittyviä rakenteita muusta rihmastosta. Suvuttomat, kromosomistoltaan yksinkertaiset eli haploidit PESÄKEITIÖT kehittyvät itiöpesäkkeissä, ja suvulliset, kromosomistoltaan kaksinkertaiset eli DIPLOIDIT itiöt syntyvät erilaistuneiden sukusolupesäkkeiden sulautuessa yhteen. Eräät lajit, kuten sinkohomeet (*Pilobolus*), vapauttavat *suvuttomat* itiöt aktiivisesti (KUVA 12; KUVA 33 LUVUSSA 2). Ryhmän tunnetuimpia sukuja lienevät *Mucor* ja rönsyhomeet (*Rhizopus*, aiemmin tunnettu nimellä leipähomeet). Rönsyhomeen elinkierto on esitetty luvussa 5.

Keräsienien alakaari yhdistettiin Mucoromycota-kaareen vasta vuonna 2016. Keräsienet muodostavat lajimäärältään pienen mutta taloudellisesti ja ekologisesti merkittävän sieniryhmän. Noin 80 prosenttia putkilokasviheimoista elää niiden kanssa SYMBIOOSISUHTEESSA muodostaen SIENIJUURIA (KUVA 13). Sienet saavat isännältään hiilihydraatteja, kun taas kasvi hyötyy sieniosakkaan laajasta rihmastosta, joka parantaa ravinteiden ja veden saantia. Runsashaaraiset,



KUVA 13. Keräsieni (*Rhizophagus intraradices*) tomaatin juuressa. (SARI TIMONEN.)

rihmastosta kehittyvät ja juurisolukon sisällä olevat IMUKERÄSET edistävät ravinteiden vaihtoa sienien ja isäntäkasvin juurisolujen välillä (LUKU 6.2).

Tietämys keräsienten biologiasta ja evoluutiohistoriasta on ollut vaja-vaista sienten tiiviin symbioosisuhteen vuoksi. Esimerkiksi niiden viljeleminen on mahdotonta ilman isäntäkasvia. Keräsienet luokiteltiin aikaisemmin yhtymäsieniin, koska niiden itiöpesäkkeet ovat morfologisesti samankaltaisia yhtymäsieniin kuuluneen *Endogone*-suvun lajien itiöpesäkkeiden kanssa. DNA-sekvenssianalyysien perusteella keräsienet kuitenkin poistettiin yhtymäsienistä ja kuvattiin omaksi kaarensuon (Schüßler ym. 2001). Kaaren lajit elävät symbioosissa useimpien maakasvien kanssa, ja arvioiden mukaan linja kehittyi samaan aikaan maakasvien kanssa noin 400–500 miljoonaa vuotta sitten. Ainoa keräsieni, joka ei muodosta KERÄSIENIJUURTA, on syanobakteerien kanssa symbioosissa elävä *Geosiphon pyriformis*.

Kaaren kuuluu kolme luokkaa, joista Glomeromycetes-luokka on edelleen jaettu kolmeen lahkoon (LIITETAULUKKO). Kaaren noin 200 lajia on perinteisesti tunnistettu suvuttomien itiöiden seinärakenteen perusteella, sillä suvullisia lisääntymisrakenteita ei toistaiseksi tunneta.

1.1.9 ENTORRHIZOMYCOTA

Entorrhizomycota-kaaren ensimmäiset jäsenet kuvattiin jo 1800-luvun lopulla (Weber 1884). Ryhmän sienet aiheuttavat kasvaimia sara- ja vihviläkasvien juurien kärkiin (KUVA 14). Tällä hetkellä ryhmään kuuluu vain yksi suku, jossa on 14 lajia. Kasvin juurikasvaimien sisällä Entorrhizomycota-kaaren sienet muodostavat väliseinäisiä rihmastokeriä. Rihmastokerät päättyvät pyöreisiin soluihin, jotka voivat irrota ja kehittyä paksuseinäiseksi lepotiöksi. Tämän pienen mutta yhtenäisen sieniryhmän sijainti sienten sukupuussa on tuottanut tutkijoille paljon päänvaivaa. Useimmiten se on sijoitettu kantasiementen kaareen nokisieniin, mutta uusimmat useiden geenien emäsjärjestykseen perustuvat tutkimukset sijoittavat ne kotelosienten ja kantasiementen sisäryhmäksi.

KUVA 14. Rantavihvilänjuurion (*Entorrhiza casparyana*) muodostamia kasvaimia solmuvihvilän juuristossa. Vanhemmat osat kasvaimista ovat ruskeita ja nuoret valkoisia. (BAUER YM. 2015.)



1.1.10 KOTELOSIENET – ASCOMYCOTA

Kotelosienet ovat suurin sienikaari. Siihen kuuluu noin 64 prosenttia tällä hetkellä tunnetuista sienilajeista (98 prosenttia kaikista tunnetuista sienilajeista kuuluu joko kanta- tai kotelosieniin). Kotelosieniä on kuvattu arviolta 64 000 lajia. Kotelosienten kaarelle tunnusomainen hankittu ominaisuus on säkkimäinen ITIÖKOTELO, jossa KOTELOITIÖT syntyvät. Kotelosienet ovat suurimman osan elinkierrostaan haploideja, ja niiden kaksitumavaihe on lyhytaikainen, toisin kuin kantasienillä. Kotelosienet ovat erittäin monimuotoisia, ja niitä esiintyy lähes kaikissa kasvuympäristöissä. Kotelosieniin kuuluu symbiontteja, eläinten ja kasvien taudinaiheuttajia sekä saprotrofeja. Näistä voidaan mainita esimerkkeinä levien ja syanobakteerien kanssa elävät, Suomenkin luonnossa näkyvät jäkäläsienet (LUKU 6.3), LEIVINHIIVA (*Saccharomyces cerevisiae*, LUKU 9.1) sekä lääkkeenä ja ravintona tunnetut PENSELLIHOMEET (*Penicillium*-suku) (LUKU 9.2).

1.1.10.1 Taphrinomycotina

Taphrinomycotina on kotelosientien alkeellisin ryhmä. Se on jaettu viiteen luokkaan: Archaeorhizomycetes, Neoelectomycetes, Pneumocystidiomycetes, Schizosaccharomycetes ja Taphrinomycetes (LIITETAULUKKO). Alakaareen kuuluu sekä hiivoja, kuten halkihiivat (*Schizosaccaromyces*) ja *Pneumocystis*, että lajeja, joiden elinkiertoon kuuluu myös rihmastovaihe (tuulenpesäsienet, *Taphrina*) mutta ei itiöemiä. Poikkeuksen muodostaa itiöemällinen Neoelectomycetes-luokka.

Archaeorhizomycetes-luokka on esimerkki ryhmästä, joka on löydetty lukemalla maaperänäytteen emäsjärjestystä (LUKU 1.1.2). DNA-analyysien perusteella sen on havaittu kuuluvan Taphrinomycotina-alakaareen (Rosling ym. 2011). Luokkaan kuuluu satoja maaperässä eläviä lajeja, joiden elinkiertoa tai ekologista roolia ei toistaiseksi tunneta.

Neoelectomycetes-luokkaan kuuluu ainoastaan kolme *Neoelecta*-suvun lajia. Vaikka ryhmä on alkeellinen, sen edustajilla tavataan itiöemiä. Niiden rakenne kuitenkin poikkeaa kehittyneimpien kotelosientien itiöemistä, ja niiltä puuttuvat esimerkiksi itiökoteloiden väliset steriilit rihmat (Landvik ym. 2001).

Pneumocystidiomycetes-luokkaan kuuluu vain muutaman lajin sisältävä *Pneumocystis*-suku. Ne ovat kaikki eri nisäkäslajien yhdestä tai muutamasta pyöreästä solusta koostuvia loisia ja esiintyvät yleisesti isäntälajiensa keuhkoissa sekä muissa ympäristöissä. Lajit ovat pitkälle erikoistuneita. Esimerkiksi nisäkkäiden ja *Pneumocystis*-suvun yhteinen evoluutio lienee jatkunut yli 100 miljoonaa vuotta. Vaikka lajit tunnettiin taudinaiheuttajina jo aikaisemmin, vasta 1980-luvun alkupuolen aids-potilaiden komplikaatiot nostivat suvun yleisempään tietoisuuteen. Ihmisellä *Pneumocystis jirovecii* aiheuttaa



KUVA 15. Taphrinomycetes-luokkaan kuuluva tuulenpesäsieni (*Taphrina betulina*) loisii koivulla ja aiheuttaa isäntäkasvillen näkyviä kasvaimia. (PERTTI SALO.)

keuhkokuumeen, joka on immuunivasteeltaan heikentyneillä potilailla hengenvaarallinen. Ainakin rotilla, hiirillä ja kaniineilla on kullakin todettu omat *Pneumocystis*-lajinsa. Sienen aiheuttamat infektiot ovat varsin yleisiä, ja terveet eläimet toimivat vain infektion kantajina. Muilla kuin ihmisellä näiden sienten aiheuttamat keuhkokuumeet ovat harvinaisia.

Schizosaccharomycetes-luokan lajit ovat hiivamaisia ja lisääntyvät tyypillisesti jakautumalla. Luokan viidestä lajista halkihiiva (*Schizosaccharomyces*

pombe) lienee tunnetuin. Sitä käytetään leivinhiivan tavoin mallieliönä molekyyli- ja solubiologiassa.

Taphrinomycetes-luokan (noin 115 lajia) tunnetuimpia edustajia ovat tuulenpesäsienet (*Taphrina*). Ne ovat siemenkasvien loisia ja aiheuttavat isäntäkasveille lehtilaikkuja, kasvaimia tai epämuotoisia hedelmiä. Suvun suomenkielinen nimi juontuu kasvien koko versoilla loisivista lajeista, jotka saavat aikaan isäntäkasvin oksien epänormaalin tiheää haaroittumista. Koi-vulla loisiva tuulenpesäsieni (*Taphrina betulina*) (KUVA 15) lienee suvun lajeista näkyvin esimerkki.

1.1.10.2 Saccharomycotina

Alakaaren ainoan lahkoon (Saccharomycetales) lajit ovat enimmäkseen hiivoja, jotka lisääntyvät SILMIKOIMALLA (LUKU 9.1). Joissakin kehityslinjoissa tavataan myös rihmastollisia lajeja (esimerkiksi *Dipodascopsis*). Suvullisessa lisääntymisessä itiökoteloiden ympärille ei kehity Pezizomycotina-alakaarelle tyypillistä itiöemärakennetta. Lahkoon kuuluu noin 1000 lajia, jotka ovat pääasiassa saprotrofeja. Pieni osa lajeista on kasvien tai ihmisen taudinaiheuttajia, esimerkkinä *Candida*-suvun lajien aiheuttama hii-vatulehdus suussa, keuhkoissa tai emättimessä. Toisaalta monet lajit ovat ihmiselle hyödyllisiä, ja niitä käytetään monissa tärkeissä teollisissa ja bioteknologisissa prosesseissa, kuten leipomisessa, käymisessä ja PROTEIINIEN valmistuksessa (LUKU 9.1).

Hiivojen luokittelua on vaikeuttanut solujen yksinkertainen rakenne ja suhteellisen pieni genomi (Suh ym. 2006). DNA-sekvensseistä saatu tieto on muuttanut hiivojen luokittelua huomattavasti. Elintavoiltaan hiivamaisia sieniä tavataan useissa kotelosientien kehityslinjoissa sekä kantasienissä. Toisaalta yksinkertainen rakenne tekee hiivoista käyttökelpoisia molekyylibiologisia mallieliöitä.

1.1.10.3 Pezizomycotina

Pezizomycotina on kotelosientien suurin alakaari. Siinä on tällä hetkellä kolmetoista luokkaa (Spathafora ym. 2006; Schoch ym. 2009; www.field-museum.org/myconet). Tässä kirjassa käytetty luokittelu löytyy lopun LIITETAULUKOSTA. Alakaari on ekologisesti erittäin monimuotoinen. Siihen kuuluu esimerkiksi lahottajia, eläinten ja kasvien taudinaiheuttajia, sienijuurisieniä sekä suurin osa jäkälöityneistä sienistä, ja kaaren lajeja tavataan sekä vesi- että maaympäristöistä. Alakaareen kuuluvat sienet ovat myös rakenteeltaan hyvin vaihtelevia. Annetut lajilukumäärät perustuvat vuonna 2009 julkaistuun luokitteluun (Schoch ym. 2009).

Pezizomycetes-luokan tunnusomainen piirre on aukeavalla kannella varustettu itiökotelo, vaikka varsinainen toiminnallinen itiökotelon kansi

voikin puuttua joistain ryhmistä (Hansen & Pfister 2006). Sieni vapauttaa itiöt tämän kannen kautta, mikä voi parhaimmillaan aiheuttaa kuuluvan suhauksen ja näkyvän määrän itiöpölyä. Luokkaan kuuluu muun muassa lahottajia, sienijuuriin muodostajia ja kasvien loisia. Punamaljakas (*Sarcoscypha austriaca*) on värinsä vuoksi näkyvimpiä lahkon lajeja (KUVA 16). Tunnettuja lajeja ovat korvasienet (*Gyromitra*), huhtasienet (*Morchella*), mörskyt (*Helvella*) ja tryffelit (*Tuber*), ja osalla niistä on taloudellistakin merkitystä (KUVAT 17–19). Korvasienet voivat kasvaa jopa kilon painoisiksi; toisaalta monet lahkon lajeista muodostavat maljoja, joiden halkaisija on enimmillään vain pari millimetriä. Luokkaan kuuluu lähes 1700 lajia.

Orbiliomycetes-luokkaan kuuluu vain kaksi sukua (noin 290 lajia). Pienet, vahamaiset ja läpikuultavat kotelomaljat ovat molemmille tyypillisiä. Nimisuku *Orbilium* (kuultomaljakkaat), jonka tärkeät rakenteet ovat todella pieniä ja valomikroskoopillakin hankalasti havaittavia, on uudenaikaisen tutkimuksen menestystarina. Vielä pari vuosikymmentä sitten sukuun katsottiin kuuluvan maailmanlaajuisesti vain 10–20 lajia, mutta nyt lajeja tiedetään olevan yli kaksisataa. Kotelomaljat ovat yleensä erittäin pieniä, ja monet lajit kasvavat puun pintaosissa tai maassa. Valtaosa lajeista on sopeutunut äärikuiviin kasvuympäristöihin. Tuntemattomina pysyneitä lajeja ei siten ole osattu etsiä ympäristöistä, joissa yleensä vain jäkälöityneet lajit menestyvät.



KUVA 16. Punamaljakas (*Sarcoscypha austriaca*) on Pezizomycetes-luokan näkyvimpiä edustajia. (PERTTI SALO.)



Kuva 17. Pezizomycetes-luokkaan kuuluva korvasieni (*Gyromitra esculenta*). (PERTTI SALO.)



Kuva 18. Pezizomycetes-luokan kartiohuhtasieni (*Morchella elata*) muodostaa suuria itiö-emiä. (PERTTI SALO.)



KUVA 19. Tryffelit kasvavat kokonaan maan alla. Marmorimainen halkaisupinta on niille tyypillinen tunnusmerkki. Kuvassa Suomessakin esiintyvä kalkkitryffeli (*Tuber borchii*). (PERTTI SALO.)

Geoglossomycetes-luokkaan kuuluvat niin sanotut maakielet, jotka ovat usein mustia, meheviä ja kielimäisiä (*Geoglossum*-, *Sarcoleotia*- ja *Trichoglossum*-suvut). Ne ovat yleensä karikkeen lahottajia.

Coniocybomycetes-luokkaan kuuluu toistaiseksi kaksi sukua, *Chaenotheca* ja *Sclerophora*. Molemmat luokan suvut elävät jäkälöityneinä ja niitä löytyy myös Suomesta.

Lichinomycetes-luokkaan kuuluu vain noin 350 lajia, ja ne ovat kaikki jäkälöityneitä ja elävät symbioosissa lähes yksinomaan syanobakteerien kanssa. Niiden sekovarsi on rupimainen, suomumainen tai pensasmainen ja yleensä hyytelömäinen. Niiden itiöemä on yleensä alussa pullomainen mutta kehittyy sitten maljamaiseksi. Luokan lajit elävät usein märillä kallioilla sekä mereisillä alueilla puunrungoilla.

Arthoniomycetes-luokan lajeista monet ovat jäkälöityneitä (symbioosissa viherlevien kanssa), ja niillä on usein rupimainen sekovarsi. Sekovarsi voi myös olla heikosti kehittynyt tai puuttua kokonaan. Jäkälien lisäksi ryhmässä on myös jäkälien loisia sekä lahottajia. Ryhmän lajit kasvavat monenlaisilla kasvupaikoilla, muun muassa puiden rungoilla ja trooppisten puiden lehdistä. Tähän luokkaan kuuluu esimerkiksi raidanpiilojäkälä (*Arthonia incarnata*), Suomen vanhojen metsien indikaattorilaji. Lajeja luokassa on noin 1600.

Dothideomycetes-luokan lajit ovat morfologialtaan monimuotoisia, mutta niitä yhdistää KOTELO-ONTELOINEN itiöemä (Schoch ym. 2006). Lajeja tunnetaan runsaasti, noin 19 000. Ryhmään kuuluu taudinaiheuttajia, endofyyttejä, epifyyttejä sekä saprotrofeja. Yksi laji voi vaihtaa elintapaa elinkiertonsa eri vaiheissa esimerkiksi siirtymällä elävältä kasvilta hajottajaksi, kun sen isäntäkasvi kuolee. Luokasta tunnetaan myös sienten ja eläinten loisia sekä joitain jäkälöityneitä sieniä, kuten Suomestakin tavattu lankajäkälä (*Cystocoleus ebeneus*). Muista luokan sienistä voidaan mainita Capnodiaceae-heimon lajit (nokihärmät, ”sooty molds”), jotka kasvattavat tummapigmenttistä, jauhemaista rihmastoja monien koristekasvien lehdille.

Laboulbeniomycetes-luokan yli 2000 tunnettua lajia ovat erikoistuneet loisimaan niveljalkaisilla, erityisesti kovakuoriaisilla ja kaksisiipisillä. Pitkälle muuntuneet, pienet (läpimitaltaan usein vain 0,5 mm) itiöemät kasvavat ulos kitiinikuoresta ja saavat ravintonsa eläimen solukosta. Niiltä puuttuu laaja rihmasto, ja sienen elintärkeät rakenteet sijaitsevat vain muutaman solun käsittävässä itiöemässä. Lajit ovat tavallisesti hyvin valikoivia, ja ne voivat olla erilaistuneet jopa vain isäntäeläimen tiettyyn jaokkeeseen. Itiöemien esiintyminen ei näytä juuri haittaavan isäntää, eikä ole selvää ovatko lajit loisia vai saprotrofeja.

Leotiomycetes-luokkaan kuuluu reilut 5500 kotelomaljallista pikkusientä, jotka tyypillisimmillään hajottavat kariketta, puuainesta ja muuta kasviainesta (Wang ym. 2006). Kotelomaljat vaihtelevat muodoltaan mutta muistuttavat useimmiten pieniä maljoja tai pikareita (KUVA 20). Etelänpyökeillä



KUVA 20. Leotiomycetes-luokan kotelomaljat ovat useimmiten muodoltaan maljamaisia tai pikarimaisia. *Thelebolus terrestris*. (PERTTI SALO.)

loisivat kennopallot (*Cyttaria*) muodostavat puolestaan kirkkaan oranssinvärisiä, golfpalloa muistuttavia itiöemiä. Helotiales-lahko (yli 4000 tunnettua lajia) on ryhmän suurin. Lahkon sieniä löytää kaikkialta Suomen luonnosta koko kasvukauden ajan, ja niillä on merkittävä rooli ravinteiden kierrossa (KUVA 21). Luokan tyypillinen rakennepiirre on itiökoteloiden aukeamismekanismi, joka on tulpan sulkema kärkiaukko. Itiöt tunnistetaan useimmiten niiden epäsymmetrisyydestä, värittömyydestä ja pienestä koosta. Poikkeuksellisin ryhmään kuuluvat härmäsienet (*Erysiphales*), joiden itiöemät ovat umpinaisia ja pallomaisia kotelopusseja. Härmät ovat hyvin yleisiä kasvien pintaloisia, jotka ottavat ravintonsa solukosta erityisten IMURIHMOJEN avulla (KUVA 22). Lehtipuilla loisivien tervatäplien kotelomaljaryhmät aiheuttavat lehtiin tummia pikilaikkuja (KUVA 23).

Sordariomycetes-luokkaan kuuluu suuri enemmistö lajeista, joilla jäkälöitymättömät itiöemät ovat kotelopulloja ja joiden itiökoteloiden seinä ei ole kaksikerroksinen (Zhang ym. 2006). Tunnettujen lajien määrä tässä luokassa on noin 10 500. Tyypillisimmillään nämä sienet näyttävät mustilta, pieniltä ja parvessa kasvavilta pulloilta. Xylariales-lahkossa yksittäiset itiöemät ovat uponneet sienirihmastosta muodostuneeseen mustaan alustapahkaan ja yksittäiset kotelopullot näkyvät vain pieninä kohoumina pahkan pinnalla (KUVA 24). Suuri osa lajeista on PUUAINEKSELLA tai lannalla kasvavia lahottajia, mutta ryhmään kuuluu myös endofyyttejä ja eläinten loisia. Luokkaan kuuluu myös tunnettu hollanninjalavataudin aiheuttaja hollanninjalavansurma (*Ophiostoma ulmi*) sekä jalavansurma (*Ophiostoma novo-ulmi*), joka on vastaavanlainen taudinaiheuttaja. Runsaan vuosikymmenen



KUVA 21. Omenanmuumiosieni (*Monilinia fructigena*, Leotiomycetes) on Suomessa yleinen omenan muumiotaudin aiheuttaja. (PERTTI SALO.)



KUVA 22. Leotiomyces-luokkaan kuuluvat härmäsienet (Erysiphales) ovat yleisiä kasvien pintaloisia, joiden aiheuttamat vaaleat kasvustot huomaa helposti. Tammenhärmä (*Erysiphe alphitoides*) aiheuttaa lehtien vioittumista tammella. (PERTTI SALO.)



KUVA 23. Vaahteranervatäplä (*Rhytisma acerinum*, Leotiomyces) aiheuttaa tummia laikkuja lehdille. (PERTTI SALO.)

aikana 1970-luvun puoliväliin mennessä nämä lajit hävittivät lähes kaikki Englannin jalavat. Myrkköjä tuottavien punahomeiden (*Fusarium*) ja torajyväisien (*Claviceps purpurea*) tartunnat puolestaan saastuttavat viljoja (KUVA 25). Lisäksi luokkaan kuuluu yksi tärkeä mallieliö, *Neurospora crassa*. Sen voittokulku biokemistien ja geneetikkojen laboratorioissa alkoi vuonna 1941 ja jatkuu edelleen.



KUVA 24. Sordariomycetes-luokan itiöemät ovat tyypillisesti kotelopulloja. Kuvan haarasarvisienellä (*Xylaria hypoxylon*) kotelopullot sijaitsevat uponneina haarojen mustassa alaosassa. Haarojen yläosan valkoinen väri johtuu suvuttomien itiöiden muodostamasta pölystä. (PERTTI SALO.)



KUVA 25. Torajyväsieni (*Claviceps purpurea*) lienee tunnetuimpia Sordariomycetes-luokan sieniä. Myrkyllistä torajyvää tavataan viljakasveilla, kuten vehnällä, rukiilla ja ohralla. (PERTTI SALO.)

Xylonomycetes-luokassa on toistaiseksi ainoastaan 2010-luvulla Etelä-Amerikasta löytyneitä *Xylona*-suvun edustajia. Tämän suvun lajit kykenevät hajottamaan sekä ligniiniä että selluloosaa. Ne eivät ole riittävän läheistä sukua muille tunnetuille sienille kuuluakseen johonkin suurempaan luokkaan.

Monimuotoiseen Eurotiomycetes-luokkaan kuuluu noin 3400 lajia, ja niissä on esimerkiksi lahottajia, taudinaiheuttajia sekä joitain jäkäliä. Ryhmän sienillä voi olla KOTELORAKKO, KOTELOPULLO tai ALUSTAPAHKA. Ryhmään kuuluu sekä myrkyllisiä että hyödyllisiä yhdisteitä tuottavia lajeja. *Penicillium chrysogenum* -sienestä jo 1800-luvun lopulla löydetyn penisilliinin lääketieteellinen ja kansantaloudellinen merkitys on huomattava. Suvuttomina asteina esiintyvät NUIJAHOMEET (*Aspergillus*) puolestaan ovat ihmiselle tärkeitä ruoan- ja entsyymituotannossa (LUKU 9.2). Toisaalta jotkut niistä tuottavat myös myrkyllisiä yhdisteitä (AFLATOKSIINIT).

Lecanoromycetes on sienikunnan suurimpia luokkia (noin 14 200 lajia), ja siihen kuuluu suurin osa jäkälöityneistä sienistä (LUKU 6.3). Tyypillisimmät itiöemät ovat KOTELOMALJOJA (KUVA 26), joiden muoto ja rakenne vaihtelevat. Joissain heimoissa tavataan myös kotelopulloja. Eräät luokan lajeista ovat jäkälöitymättömiä (esim. *Agyrium*), eivätkä jäkälöityneetkään lajit aina muodosta selvästi rakentunutta sekovartta (esim. *Sarcogyne*). Monet lajit



KUVA 26. Lecanoromycetes-luokkaan kuuluu suurin osa jäkälistä. Kaarrekarpeen (*Arctoparmelia centrifuga*) itiöemät ovat kotelomaljoja. (LEENA MYLLYS.)

kestävät hyvin kuivuutta ja muita ääriolosuhteita. Ne voivat kasvaa epifyytteinä puilla ja pensailta tai lahoppuulla, maa-aineksella sekä suoraan erilaisilla kivistä tai betonilla tai metallipinnoilla (LUKU 6.1). Lisäksi luokkaan kuuluu joitain sammalilla kasvavia, isäntänsä vähitellen tappavia loisia (*Absconditella*-suku; Stenroos ym. 2010 ja *Puttea*-suku; Stenroos ym. 2009), muilla jäkälillä kasvavia loisia (esimerkiksi *Epilichen*) sekä saprotrofeja (esimerkiksi Stictidaceae-heimo; Wedin ym. 2006).

1.1.10.4 Toistaiseksi luokittelemattomat kotelosienet

Kaikkia kotelosieniä ei ole toistaiseksi kyetty luokittelemaan kunnolla. Esimerkiksi rahkasammalilla kasvava mikrosieni *Trizodia acrobia* kuuluu vanhimpiin kotelosientien kehityslinjoihin, ja sen arvellaan mahdollisesti olevan eräänlainen alkeellinen jäkälä, koska sen elinkumppanina ovat rahkasammalten rahkasoluissa elävät syanobakteerit. *Trizodian* itiöemät ovat vaaleita, läpi-kuultavia ja jalallisia (Stenroos ym. 2010).

TIETOLAATIKKO 3. SIENTEN MONIMUOTOISUUDEN TUTKIMINEN JA MUSEOT

Helsingin yliopiston yhteydessä toimivan Luonnontieteellisen keskusmuseon sienikokoelmat ovat Suomen suurimmat lähes miljoonalla näytteellä. Määrän ja laadun puolesta Helsingin kokoelmat kuuluvat maailman merkittävimpiin sienikokoelmiin. Aktiivisen harrastus- ja tutkimustoiminnan vuoksi kokoelmat myös kasvavat vuosittain yli 10 000 näytteellä.

Museon kasvikokoelmien historia juontaa juurensa 1600-luvun Turun Akatemiaan, mutta sieni- ja jäkäläkokoelmien vanhimmat näytteet ovat 1700-luvulta. Taksonomiassa uuden lajin kuvaukseen liittyvät näytteet (tyyppinäytteet) ovat tärkeässä asemassa. Varhaisten sienitieteilijöiden kokoelmat ovat edelleen tutkimuksen kohteina, sillä niihin perustuu iso osa käytössä olevasta nimistöstä. Näitä merkittäviä historiallisia kokoelmia ovat Helsingin yliopistossa kartuttaneet etenkin jäkälätutkija William Nylander (1822–1899), kanta- ja kotelosieniä tieteelle kuvannut Petter Karsten (1834–1917) sekä ruoste- ja nokisienitutkija Johan Ivar Liro (1872–1943).

Museon keskeisiin tehtäviin kuuluvat kokoelmien ajantasainen ylläpitäminen ja tiedostointi, perustutkimus erityisesti taksonomian ja systematiikan alalla, näytteiden tunnistaminen ja luokittelu sekä tieteen tulosten popularisoiminen muun muassa tuottamalla kirjoja. Nykyään museon tutkimustoiminta on keskittynyt jäkäliin ja kantasieniin. Mikrosientien ja eijäkälöityneiden kotelosientien tutkimus on vähäisempää. Taksonomisen ja ekologisen tutkimustiedon kartuttamisen ohella museoista on tullut myös DNA-sekvenssikirjastoja tuottajia.



Teuvo Ahti tarkastelemassa Helsingin yliopiston sienikokoelmia, jotka on sijoitettu Kaisaniemen kasvitieteellisen puutarhan vuonna 1903 valmistuneeseen päärakennukseen. (SARI TIMONEN.)

Helsingin sienikokoelmat eivät ole maamme ainoat. Muita merkittäviä ovat Turun yliopiston kokoelmat lähes 300 000 näytteellään, joissa jäkälät ja muut kotelosienet ovat erityisen hyvin edustettuina, sekä Oulun yliopiston yli 100 000 näytteen kokoelmat. Hieman pienemmät kokoelmat Kuopion luonnonhistoriallisessa museossa, Jyväskylän yliopistossa sekä Itä-Suomen yliopistossa Joensuussa palvelevat opetustoimintaa ja ovat tärkeitä erityisesti alueelliselle tutkimukselle.

Kaikkiin kokoelmiin kohdistuu säästöpainetta, ja monia pienempiä kokoelmia on jo sulautettu osaksi isompia. Helsingin kokoelmien asema on kuitenkin vakaa, sillä ne on yliopistolaissa määritelty kansalliskokoelmiksi.

Otto Miettinen & Teuvo Ahti

1.1.11 KANTASIENET – BASIDIOMYCOTA

Kantasieniin kuuluu noin 30 000 lajia eli 30 prosenttia kaikista tunnetuista sienilajeista. Kantasienet on sienten näkyvin kaari, sillä esimerkiksi suurin osa ruokasienistä kuuluu niihin. Ryhmässä esiintyy myös kasvien ja eläinten taudinaiheuttajia, kuten maissinnoki (*Ustilago maydis*), mustaruoste (*Puccinia graminis*) sekä immuunivajeisille vaarallinen *Filobasidiella neoformans*. Ryhmän nimi juontuu lajeille tyypillisestä ITIÖKANNASTA, jonka kärkien ulkopinnalle suvulliset haploidit itiöt kehittyvät. Itiökanta on yleensä väliseinätön, mutta myös väliseinäisiä muotoja esiintyy. Itiöitä on useimmiten yhtä itiökantaa kohden neljä, ja niiden muoto, väri ja kuviointi ovat tärkeitä tuntomerkkejä luokittelussa. Muita kantasienille tyypillisiä rakenteita ovat SINKILÄT (KUVA 13 LUVUSSA 2) ja solujen väliseinän keskellä olevat laajentumat, TYNNYRIHUOKOSET (KUVA 9 LUVUSSA 2). Laajentumien välissä olevaa aukkoa peittävät SOLULIMAKALVOSTON rakenteet eli KAITSINKALVOT säätelevät muun muassa tumien kulkeutumista. Tynnyrihuokosten ja kaitsinkalvojen rakenteet vaihtelevat eri kantasieniryhmissä. Sinkilät ovat puolestaan kaaren muotoisia väliseinän ylittäviä liitoksia, joiden avulla säädellään kaksitumaisuutta. Joiltain lajeilta sinkilät puuttuvat.

Suurin osa kantasienistä on rihmastollisia, mutta ryhmään kuuluu myös lajeja, joiden elinkierto on kokonaan tai osittain hiivamainen. Haploidien solujen yhtymisestä syntyvä kaksitumavaihe on vallitsevin vaihe kantasienten elinkierrossa. Tumien yhteen sulautumiseen ja sitä seuraavaan meioosiin voi mennä jopa useita satoja vuosia. Esimerkiksi puita lahottava *Armillaria gallica* -mesisieni voi elää jopa tuhat vuotta ja peittää rihmastollaan 15 hehtaarin suuruisen alan. Sienten monimutkaisimmat elinkierrot tavataan kantasienissä. Esimerkiksi Puccinales-lahkon lajeilla voi elinkiertonsa aikana olla kaksi isäntää ja viisi erityyppistä itiötä (LUKU 5.2).

Kantasienten luokittelu on perinteisesti perustunut itiöemien ja itiökannan rakenteisiin, mutta nykyluokittelu pohjautuu pääosin tuman ribosomaalisen DNA:n sekvenssianalyysiin. Vaikka analyyseissä käytettävien geenien määrä on 2000-luvulla lisääntynyt, alakaarien keskinäiset sukulaisuussuhteet eivät ole täysin selvinneet (Bauer ym. 2006; Hibbett ym. 2007; KUVA 3). Kantasienet jaetaan alakaariin Agaricomycotina, Ustilaginomycotina ja Pucciniomycotina.

1.1.11.1 Pucciniomycotina

Pucciniomycotina-alakaareen (Uredinomycetes; Swann & Taylor 1995) kuuluu yli 8000 lajia eli vajaa kolmannes tunnetuista kantasienistä. Ne ovat joko hiivamaisia tai rihmastollisia, ja niiden ekologia on hyvin moninaista, sillä ne elävät joko saprotrofeina tai kasvien, eläinten ja sienten loisina. Mahdolliset itiöemät ovat pieniä ja näkymättömiä. Alakaaren lajeilta tyypillisesti

puuttuu solujen väliseinän aukoista kaitsinkalvo. Myös soluseinän sokerikoostumus on ryhmälle ominainen ja sisältää pääasiassa mannoosia. DNA-sekvensseihin ja solujen rakenteeseen perustuvissa luokitteluissa (Aime ym. 2006; Bauer ym. 2006) alakaari on jaettu kymmeneen luokkaan (Agaricostilbomycetes, Atractiellomycetes, Classiculomycetes, Cryptomycocolacomycetes, Cystobasidiomycetes, Microbotryomycetes, Mixiomycetes, Pucciniomycetes, Spiculogloeomycetes ja Tritirachiomycetes). Alakaaren kuuluvat näissä luokitteluissa esimerkiksi kasvitautinaiheuttajia sisältävä Microbotryales-lahko (Microbotryomycetes), sekä kotelosienillä loisivista sienistä koostuva Cryptomycocolacales-lahko, jotka kummatkin kuuluivat aikaisemmin nokipöhösienten alakaareen (Ustilaginomycotina). Ryhmään kuuluu myös *Osmunda*-suvun saniaisilla loisiva *Mixia osmundae*, jonka luultiin aikaisemmin olevan kotelosieni. Laji on luokkansa (Mixiomycetes) ainoa edustaja.

Alakaaren laajimman ja taloudellisesti merkittävimmän lahkon muodostavat ruostesienet (Pucciniomycetes-luokkaan kuuluva Pucciniales-lahko), johon kuuluu 90 prosenttia lajeista. Kaikki noin 7000 ruostesienilajia ovat taudinaiheuttajia ja esiintyvät pääosin maakasveilla (kuva 27). Lajien



KUVA 27. Pucciniomycetes-luokan sienet ovat taudinaiheuttajia, joista männyn-leskenlehdenuoste (*Coleosporium tussilaginis*) loisii ukonkellossa. (PERTTI SALO.)

elinkierrot ovat monimuotoisia, ja niistä voidaan erottaa jopa viisi eri vaihtetta (LUKU 5.1).

Pucciniomycetes-luokan Septobasidiales-lahkoon kuuluva *Septobasidium* on erikoinen esimerkki hyönteisten kanssa elävistä sienistä. Sieni kasvaa vaahteran, tammen tai muiden lehtipuiden kaarnalla, mutta sen sekovarressa on onkaloita, joissa Homoptera-lahkon hyönteiset elävät ja imevät puusta mahlaa. Sieni puolestaan saa ravinteita käyttöönsä hyönteisen verenkierrosta.

1.1.11.2 Ustilaginomycotina

Ustilaginomycotina-alakaareissa (vastaa enimmäkseen perinteistä Ustilaginomycetes-ryhmää; Swann & Taylor 1995) on noin 1500 lajia eli noin viisi prosenttia kuvatuista kantasienilajeista. Suurin osa niistä loisii kasveilla, erityisesti heinillä ja saroilla, eivätkä ne muodosta itiöemiä. Ne ovat yleensä KAKSIMUOTOISIA, eli niiden elinkiertoon kuuluu LOISIVAN eli parasitiittisen rihmamaisen kaksitumavaiheen lisäksi saprotrofinen haploidi hii-vavaihe. Alakaaren erottavat kahdesta muusta alakaaresta DNA-sekvenssien lisäksi kantasienten biokemialliset ja solurakenteisiin liittyvät tuntomerkit. Melkein kaikilla lajeilla solujen väliseinän aukon peittää kaitsinkalvo (Bauer ym. 2006; Begerow ym. 2006). Alakaarelle tunnusomaista on myös soluseinän sokerikoostumus, jossa glukoosi on vallitsevana ja josta ksyloosi puuttuu. SYNAPOMORFISIIN vain tälle ryhmälle kuuluviin piirteisiin kuuluvat lisäksi isäntä–sieni-vuorovaikutuksessa syntyvät sienien tuottamat loisintarakkulat, joiden muoto vaihtelee alakaaren kahdessa luokassa: nokisienissä (Ustilaginomycetes) ne ovat suurentuneet, kun taas pöhösienten (Exobasidiomycetes) rakkulat ovat pienempiä. Nokisienien ja pöhösienten lisäksi alakaareen kuuluu Malasseziomycetes-luokka, jonka lajeista tunnetaan vain suvuttomia muotoja ja johon kuuluu esimerkiksi ihmisten taudinaiheuttajia.

Suurin osa alakaaren lajeista kuuluu nokisieniin (Ustilaginomycetes), joita loisii yli 4000:lla eri kasvilajilla (KUVA 28). Vilja- ja koristekasvien taudinaiheuttajina ne tuottavat myös taloudellisia tappioita. Nokisienet on jaettu kahteen lahkoon: Urocystales-lahkossa itiökannat ovat pääosin yksisoluisia, kun taas Ustilaginales-lahkossa ne ovat enimmäkseen jakautuneita. Jälkimmäiseen lahkoon kuuluu tieteellisissä kokeissa laajalti käytetty maissin taudinaiheuttaja, maissinnoki, jonka turvottamia tähkiä nautitaan Meksikossa erikoisherkkuna. Pöhösieniin (Exobasidiomycetes) kuuluu noin 70 lähinnä kanervakasveilla loisivaa lajia. Suomessakin yleinen puolukanpöhö (*Exobasidium vaccinii*) muuttaa puolukan lehdet kuppimaisiksi, päältä punaisiksi ja alta vaaleiksi (KUVA 29).



KUVA 28. Ustilaginomycetes-luokan lajit ovat kasveilla loisivia mikrosieniä. Pullakkonoet (*Anthracoidea*) aiheuttavat saroille (*Carex*) mustia, ”nokisia” kukintoja. (TUOMO NIEMELÄ.)



KUVA 29. Pöhösieniin (Exobasidiomycetes) kuuluva puolukanpöhö (*Exobasidium vaccini*) turvottaa puolukanlehdet päältä punaisiksi. Vaalea itiöläva kehittyy lehden alapinnalle. (TUOMO NIEMELÄ.)

1.1.11.3 Agaricomycotina

Agaricomycotina-alakaareen (Hymenomyces; Swann & Taylor 1995) kuuluu yli 20 000 lajia eli kaksi kolmasosaa tunnetuista kantasienistä ja noin viidesosa kaikista tunnetuista sienistä (Hibbett 2006). Lajit ovat enimmäkseen puun lahottajia, karikkeen hajottajia tai sienijuuria muodostavia sieniä, mutta ryhmään kuuluu myös jäkälöityneitä sieniä sekä kasvien ja ihmisen loisia. Solujen väliseinissä on ryhmälle tyypillinen kaitsinkalvojen ympäröimä tynnyrihuokonen. Soluseinä koostuu pääosin glukoosista ja siinä on myös ksyloosia, toisin kuin Ustilaginomycotina-alakaareessa (Bauer ym. 2006). Suurimmalla osalla ryhmän lajeista on itiöemät. Alakaari on jaettu viiteen luokkaan: Geminibasidiomycetes, Wallemiomycetes, Tremellomyces, Dacrymyces ja Agaricomycetes.

Geminibasidiomycetes-luokkaan kuuluu kaksi sukua, *Basidioascus* ja *Geminibasidium*. Molempien edustajat ovat hyvin kuivuutta ja kuumuutta kestäviä maassa eläviä sieniä. Joidenkin geenianalyyysien mukaan Geminibasidiomycetes- ja Wallemiomycetes-luokat edustavat kantasienten alkeellista kehityslinjaa (Matheny ym. 2006).

Wallemiomycetes-luokkaan kuuluu kolme *Wallemia*-suvun lajia, jotka ovat sopeutuneet korkeaan osmoottiseen paineeseen ja pilaavat kuivia ruoka-aineita, kuten jauhoja ja riisiä. *Wallemia sebi* aiheuttaa tämän lisäksi hengityselinten sairauksia ja erittää myrkyllisiä aineenvaihduntatuotteita. Suvullista lisääntymistä ei näillä lajeilla ole havaittu, mutta DNA-analyyysien lisäksi ryhmän sijoittumista kantasieniin tukee se, että niillä on kantasienille tyypillinen tynnyrihuokonen.

Tremellomyces-luokan sienten elinkierrossa on sekä kaksitumainen rihmastollinen vaihe että haploidi hiivavaihe. Osalla lajeista on itiöemät, jotka ovat kosteina hyytelömäisiä mutta muuttuvat kuivuessaan koviksi ja pieniksi. Tynnyrihuokosten kaitsinkalvoissa on syviä pusseja tai kalvot puuttuvat. Itiökannat voivat olla väliseinällisiä tai väliseinättömiä. David Hibbetin työryhmän luokittelussa tämä noin 400 lajia sisältävä ryhmä on jaettu kolmeen lahkoon (Hibbett ym. 2007). Tämän jälkeen on vielä kuvattu uusi Holtermanniales-lahko, johon kuuluu ainoastaan yksi kaksimuotoinen hiivasuku *Holtermanniella* (Wuczkowski ym. 2011). Loishytyköihin (Tremellomyces) kuuluu elintavoiltaan laaja kirjo erilaisia sieniä, kuten sienillä loisivia lajeja ja saprotrofeja (KUVA 30). Osa hiivamaisista tai elinkierrossaan toisinaan hiivamaisena elävistä lajeista on eläinten loisia, joista eräät lajit ovat ihmiselle vakavia taudinaiheuttajia. Kryptokokkoosia aiheuttava *Filobasidiella neoformans* on vaarallinen erityisesti immuunivajeisille potilaille, kuten aidsia sairastaville (LUKU 7.1.2).

Dacrymyces-luokkaan kuuluu vain lahko Dacrymycetales, jonka lajit ovat puiden RUSKOLAHOTTAJIA.



KUVA 30. Tremellomycetes-luokkaan kuuluva valkohoitykkä (*Tremella fuciformis*) on Kiinassa erittäin arvostettu, terveyttä monin tavoin edistävä ruokasieni, jota on syöty tuhansia vuosia. Valkohoitykkää kasvatetaan sienten viljelyyn erikoistuneissa sienimöissä. (KARI STEFFEN.)

Agaricomycetes-luokkaan kuuluvien taksonien itiökannat ovat tavallisesti neli-itiöisiä ja kaitsinkalvot joko reiällisiä tai reiättömiä. Ryhmän sisäinen luokittelu on perustunut aikaisemmin lähinnä itiöemän ja ITIÖLAVAN rakenteisiin, mutta sittemmin luokittelu on osoittautunut vääräksi. Esimerkiksi KUPUSIENTEN itiölavat eivät kehity tavanomaisesti itiöemän pinnalla vaan sisällä, eivätkä itiöt vapaudu itiökannoista aktiivisesti. Kupumaisia itiöemiä tavataan myös lahkoissa Agaricales (esim. tuhkelot, *Lycoperdon*), Geastrales (maatähdet, *Geastrum*, KUVA 31) ja Phallales (esim. haisusienet, *Phallus*).



Kuva 31. Kupumaisia itiöemiä tavataan monissa Agaricomycetes-luokan lahkossa. Ripsimaatahti (*Geastrum fimbriatum*) kuuluu Geastrales-lahkoon. (PERTTI SALO.)

Agaricomycetes-luokkaan kuuluvasta 17 lahkosta suurin on yli 9000 lajia ja noin 350 sukua käsittävä Agaricales. Lajien itiölavat sijaitsevat yleensä lakkimaisten itiöemien heltoissa, ja niiden malto on tyypillisesti pehmeä. Lahkoon kuuluu lähinnä saprotrofeja sekä sienijuurisieniä mutta myös jäkälöityneitä sieniä. Symbioosisuhteista mainittakoon myös Macrotermitinae-alaheimon termiittien ja *Termitomyces*-suvun yhdyselämä, jossa sienet hajottavat termiittien kasaamien lehtien selluloosaa ja vapauttavat hajoa-mistuotteet hyönteisten käyttöön. Sieni puolestaan hyötyy suhteesta saamalla ravintoa ja suojaa muilta kilpailevilta sieniltä. *Atta*-suvun muurahaiset muodostavat vastaavanlainen symbioosisuhteen *Attamyces*-suvun sienten kanssa. Eräät Agaricales-lahkon lajit, kuten valkokärpässieni (*Amanita virosa*, kuva 32), ovat ihmiselle hyvin myrkyllisiä. Ne voivat myös sisältää hallusi-nogeenejä, esimerkkinä huurumadonlakki (*Psilocybe cubensis*). Lahkoon kuuluu lisäksi suuri määrä ruokasieniä (LUVUT 11.1 JA 11.2).

Muista Agaricomycetes-luokan lahkosta mainittakoon Russulales, johon kuuluu monenlaisia lahottajia, kuten puiden juuriin iskevät juurikäävät (*Heterobasidion*) sekä sienijuuria muodostavat rouskut ja haperot (kuva 33). Monilla tämän ryhmän lajeilla mallon rakenne on monimuotoinen ja koostuu suu-relta osin PALLOSOLURYHMISTÄ. Tämän vuoksi näiden lajien malto on juusto-maisesti murtuvaa. Noin 1000 lajia käsittävän Boletales-lahkon itiöemät ovat morfologisesti hyvin vaihtelevia: esimerkiksi tattien (kuva 34) itiöt syntyvät pilleissä, kun taas pulkkosienillä on heltat. Lahkoon kuuluu myös erityisesti



KUVA 32. Agaricales-lahkon lajeilla itiölavat sijaitsevat useimmiten lakkimaisten itiöemien heltoissa. Valkokärpässieni (*Amanita virosa*) ja LUVUN 2 KUVAN 31B suippumyrkkyseitikki (*Cortinarius rubellus*) ovat tappavan myrkyllisiä. (PERTTI SALO.)



KUVA 33. Russulales-lahkoon kuuluva karvarousku (*Lactarius torminosus*) on keitetynä erinomainen ruokasieni. (PERTTI SALO.)



KUVA 34. Boletales-lahkon itiömät ovat vaihtelevia. Kivitateilla (*Boletus*) itiöt syntyvät pilleissä. Kuvassa herkkutatti (*Boletus edulis*). (PERTTI SALO.)



KUVA 35. Polyporales-lahkoon kuuluu pääosin kääpiä. Kantokääpä (*Fomitopsis pinicola*) on maassamme yleinen lehti- ja havupuiden lahottaja. (PERTTI SALO.)

vanhoja rakennuksia lahottava lattiasieni (*Serpula lacrymans*, LUKU 11.3). Polyporales-lahko koostuu etupäässä KÄÄVISTÄ eli lajeista, joiden itiöemät ovat sitkeitä tai kovia ja itiölävät muodostuvat yleensä pilleistä (KUVA 35). Kääpiä on muissakin lahkoissa, esimerkiksi Hymenochaetales-lahkossa (muun muassa *Phellinus*). Käävät ovat valtaosin puiden lahottajia, ja monet niistä, kuten *Fomes*-, *Fomitopsis*- ja *Ganoderma* -sukujen lajit, ovat huomattavia taloudellisia menetyksiä aikaansaavia puiden taudinaiheuttajia. Auriculariales-lahkoon puolestaan kuuluvat ruokasieninä viljellyt lahottajasienet, puunkorvat (*Auricularia*).

1.2 SIENTEN FOSSIILIHISTORIA

Jouko Rikkinen

Sienten fossiilihistorian tutkimus on yksi hankalimmista sienitieteen osa-alueista. Etenkin mikrofossiilien tunnistaminen on vaikeaa, ja siinä voidaan helposti tehdä suuria virhetulkintoja (Martín-González ym. 2009). Alan tutkimus on kuitenkin ensiarvoisen tärkeää, koska vain oikein tunnistetut ja täsmällisesti ajoitetut fossiilit voivat tarjota sellaista aineistoa, joihin esimerkiksi DNA-aineistojen pohjalta luotuja hypoteeseja eri sieniryhmien polveutumisjärjestyksestä ja evoluutionopeudesta voi verrata. Sienten merkitystä maapallon nykyisissä ekosysteemeissä voidaan helposti aliarvioida. Muinaisten eliöyhteisöjen rakennetta ja toimintaa koskevissa tutkimuksissa sama aliarvioimisen vaara on vielä monin verroin suurempi (KUVA 36).

Sienten fossiilihistorian tutkimus elää vahvaa nousukautta. Uudet tekniikat, sienten ekologisen ja evolutiivisen merkityksen tiedostaminen sekä DNA-aineistoihin perustuvien hypoteesien testauksen tarve ovat suunnanneet uutta kiinnostusta fossiiliaineistoja kohtaan, ja tulokset ovat olleet sen mukaiset: monen sieniryhmän varhaisesta evoluutiohistoriasta tiedetään nyt paljon enemmän kuin vielä vuosituhannen alussa. Taylorin ym. (2009) yhteenvedo ennen vuotta 2008 kuvatuista sienifossiileista sekä sitä uudemmat erikseen mainitut julkaisut ovat perustana seuraavaksi esitettävälle katsaukselle.

1.2.1 VARHAISIMMAT SIENIFOSSIILIT

Sienten kehityslinja erosi lähisukulaisistaan eläimistä jo prekambrisella maailmankaudella, nykykäsitysten mukaan hieman yli tuhat miljoonaa vuotta sitten (KUVA 37) (Lüicking ym. 2009; Parfrey ym. 2011). Prekambristen fossiilien joukossa on runsaasti sieni-itiöitä muistuttavia rakenteita, joiden tarkkaa alkuperää on mahdoton määrittää. Monet prekambriset, alun perin



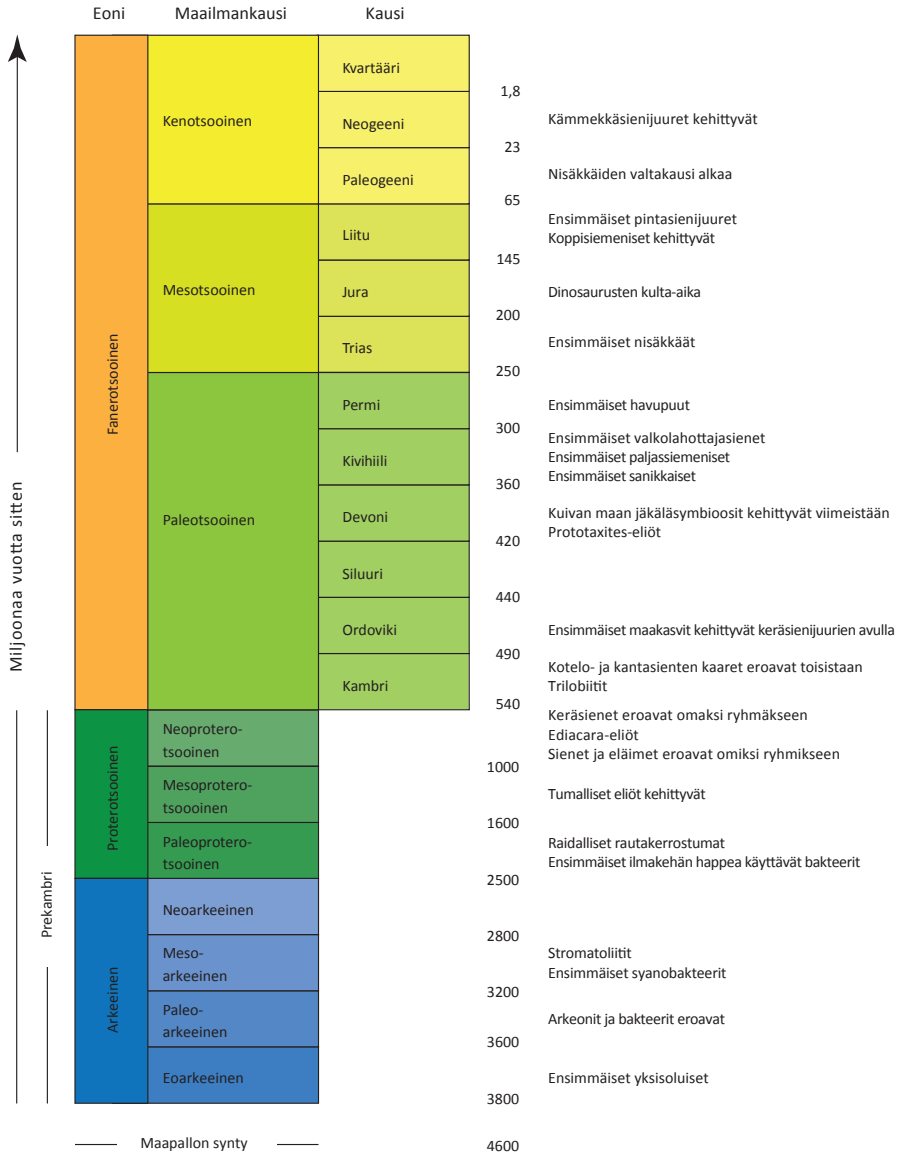
KUVA 36. Mesotsooisen maailmankauden havupuut muodostivat sienijuuria keräsienten kanssa. Kuvassa araukariakasvien, podokarpuskasvien ja sypressikasvien muodostamaa metsää Uudessa-Kaledoniassa. Kaikki kolme havupuuheimoa olivat olemassa jo triaskaudella, ja esimerkiksi araukariakasvien monimuotoisuus oli suurimmillaan jo jurakaudella. (JOUKO RIKKINEN.)

sienirihmoiksi tulkitut fossiilit lienevät tosiasiaassa syntyneet rihmamaisten bakteerien limavaipoista. Toisaalta joidenkin prekambristen mikrofossiilien on toistuvasti epäilty olevan sukua nykyisille sienille (Butterfield 2009).

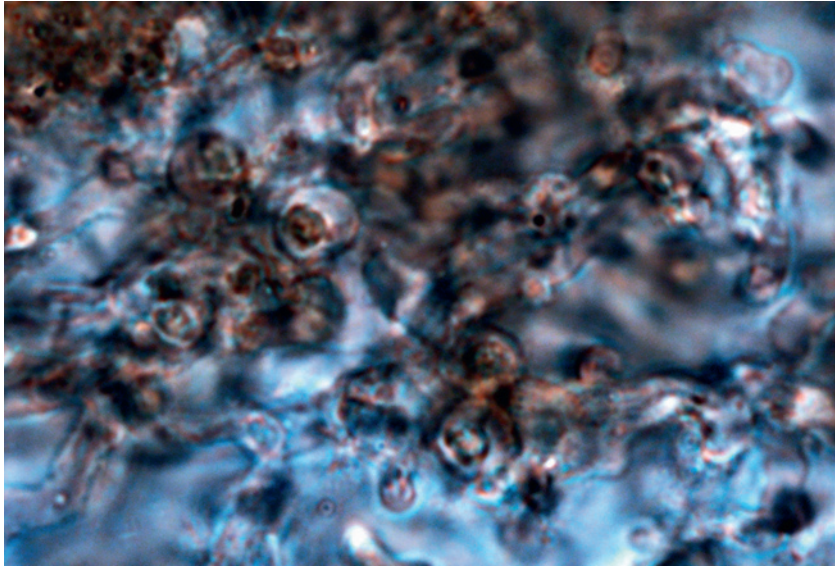
Siluurikaudelta noin 440 miljoonan vuoden takaa on säilynyt selvästi sienille kuuluneita mikrofossiileja: väliseinällisiä, haarautuvia sienirihmoja ja monisoluisia KUROMAITTÖITÄ, jotka muistuttavat nykyisten kotelosienten suvuttomia vaiheita. Etenkin Rhynien kerrostumista Skotlannista löytyneet devonikautiset fossiilit antavat jo paljon tietoa sienten monimuotoisuudesta ja elintavoista 400 miljoonaa vuotta sitten. Maakasvit olivat tuolloin kehityksensä alkuvaiheessa, mutta kaikki sienten pääkehityslinjat olivat jo eriytyneet (LUKU 1.1). Devonikautisten sienten joukossa oli sekä SAPROTROFISIA, PARASIITTISIA että SYMBIOOTTISIA lajeja, ja monet kasvien ja sienten yhteiselämään liittyvät rakenteet ja prosessit olivat jo syntyneet (KUVAT 37 & 38).

Sekä siluuri- että devonikauden ekosysteemeissä eli joitakin suurikokoisia eliöitä, joiden mahdollisia sukulaisuussuhteita nykyeliöihin ei ole saatu tarkkaan selville. Toisenvaraisille eliöille ominaisten hiili-isotooppisuhteiden perusteella on päätelty, että esimerkiksi suurin devonikaudella elänyt maaeliö *Prototaxites*, joka kasvoi jopa kahdeksan metrin pituiseksi ja noin metrin paksuiseksi, on todennäköisesti ollut valtava sieni tai jäkälä. *Prototaxites*-eliöt

Maailman aikakaudet



Kuva 37. Kaavakuva maailmankausista ja joistakin keskeisistä kasvien ja sienten evoluution virstanpölväistä. (SAMPO LUNKKA / GAUDEAMUS & SARI TIMONEN.)



Kuva 38. Meripihka voi säilöä hyvin hentojakin rakenteita. Kuvassa sienirihmoja ja yksisoluisia viherleviä mioseenikautisen jäkälän sisällä. (JOUKO RIKKINEN.)

koostuivat rihmamaisista putkista, ja niiden rakenne oli selvästi kerroksellinen, mutta niiden fossiileista ei ole toistaiseksi löydetty merkkejä itiöistä tai vastaavista sienille ominaisista rakenteista (Hobbie & Boyce 2010).

1.2.2 PIISKASIIMASIENET, ITUSIENET JA KERÄSIENET

Monelle voi olla yllätys, että mikroskooppisen pienten piiskasiimasienten fossiilihistoria tunnetaan paremmin kuin minkään muun sienten kehityslinjan. Asia selittyy sillä, että pienten, usein yksisoluisien sienten rakenne säilyy täydellisenä paljon todennäköisemmin kuin esimerkiksi rihmastona kasvu-alustan pinnalle levittäytyneen sienen. Esimerkiksi joidenkin devonikautisten piiskasiimasienten rakenne on säilynyt niin hyvin, että jopa yksittäisten parveiluitiöiden uintisiimat on saatu kuvattua.

Piiskasiimasienten rakenne ja elämäntavat eivät näytä juuri muuttuneen 400 miljoonan vuoden aikana. Jo devonikaudella niitä kasvoi maakasvien solukoissa, siitepölyhiukkasilla ja muiden sienten itiöillä. Hyvin säilyneitä piiskasiimasieniä on kuvattu myös kivihiilikautisista ja sitä nuoremmista kerrostumista. Kannattaa silti muistaa, että jotkut kultaleviin kuuluvat MUNASIENET (OOMYCOTA) ovat rakenteeltaan ja elintavoiltaan hyvin samanlaisia kuin piiskasiimasienet ja ettei näiden eliöryhmien fossiileja voi läheskään aina varmuudella erottaa toisistaan (Krings ym. 2009a; 2009b).

Monien piiskasiimasienten ohella Rhynien devonikautisista kerrostumista on löytynyt myös hyvin säilynyt itusieni, joka eli saprotrofina varhaisen

itiökasvin varrella. Samasta kerrostumasta kuvatus *Winfrenatia reticulata* -jäkälän sieniosakkaan rihmat olivat väliseinättömiä, ja sen on arveltu kuuluneen keräsieniin tai johonkin muuhun aiemmin yhtymäsieniin luokiteltuun kehityslinjaan (Karatygin ym. 2009). Kivihiilikaudelta on säilynyt runsaasti sienifossiileja, joilla on väliseinättömät rihmat ja jotka tuottivat samankaltaisia itiöpesäkkeitä kuin monet aiemmin yhtymäsienten ryhmään luokitellut sienet.

Myös keräsienet olivat saavuttaneet nykyisen muotonsa jo 400 miljoonaa vuotta sitten. Useiden devonikautisten putkilokasvien kuorisolukoissa säilyneet fossiilit todistavat, että esimerkiksi kaikki nykyisille keräsienille ominaiset itiötyypit olivat olemassa jo ennen kuin aito kasvijuurin oli kehittynyt (Dotzer ym. 2009). Myös keräsienijuurisympioosi oli tuolloin olemassa: devonikautisten kasvien varren kuorisoluista on löydetty samanlaisia puumaisesti haarovia rakenteita, joita keräsienet tuottavat nykykasvien juurien kuorisoluihin. Hyvin säilyneitä keräsieniä on löytynyt myös kivihiilikaudella eläneiden *Lepidodendrales*-puiden maanalaisista osista juurimaisiksi erilaistuneiden mikrofyllilehtien soluista (Krings ym. 2011b). Triaskaudella eläneen varhaisen havupuun alkioista on tunnistettu endofyyttinä elänyt *Endomyces*-tyyppinen sieni (Schwendemann ym. 2010).

Nykykasvien perimän tarkastelu puoltaa näkemystä, että kaikkien maakasvien yhteiset kantamuodot muodostivat keräsienijuuria sienten kanssa (Wang ym. 2010). Joissakin kasviryhmissä kyky on sittemmin menetetty, mutta nykyäänkin valtaosa siemenkasveista elää symbioosissa keräsienten kanssa (LUKU 6.2). Triaskautiset fossiilit noin 240 miljoonan vuoden takaa osoittavat, että silloisilla havupuilla oli pitkälle kehittynyt keräsienijuurisympioosi, johon liittyi juurinystryöiden muodostusta isäntäkasvin juurissa. Vastaavia rakenteita syntyy nykyäänkin Podocarpaceae-, Araucariaceae- ja Sciadopityaceae-heimojen havupuilla (Schwendemann ym. 2011).

Hiljattain on esitetty, että ordovikikaudella noin 470 miljoonaa vuotta sitten eläneiden varhaisten maksasammalten sienisympioosit olisivat olleet *Endogone*-suvun sieniä (alakaari *Mucoromycotina*) ja että keräsienten ja maakasvien välinen symbioosi olisi kehittynyt vasta myöhemmin (Pressel ym. 2010; Bidartondo ym. 2011). Mahdollisesti keräsienille kuuluneita fossiileja on löydetty myös kambrikautisista kerrostumista, mutta niitä ei ole voitu erottaa toisistaan tai esimerkiksi munasienten kantamuodoista, koska ne eivät ole säilyneet yhdessä isäntiensä kanssa.

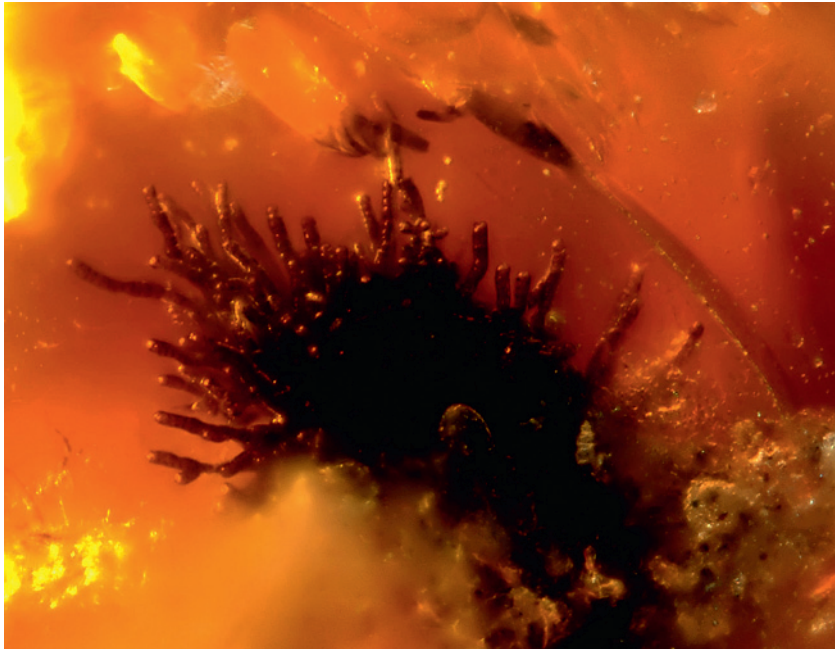
1.2.3 KOTELOSIENET JA KANTASIENET

Kotelosienten ja kantasienten kehityslinjat eriytyivät toisistaan viimeistään kambrikaudella noin 500 miljoonaa vuotta sitten (Lücking ym. 2009). Vanhimmat todennäköisesti kotelosienten ryhmään kuuluvat sienifossiilit on kuvattu Gotlannin siluurikautisista kerrostumista. Niiden joukossa on

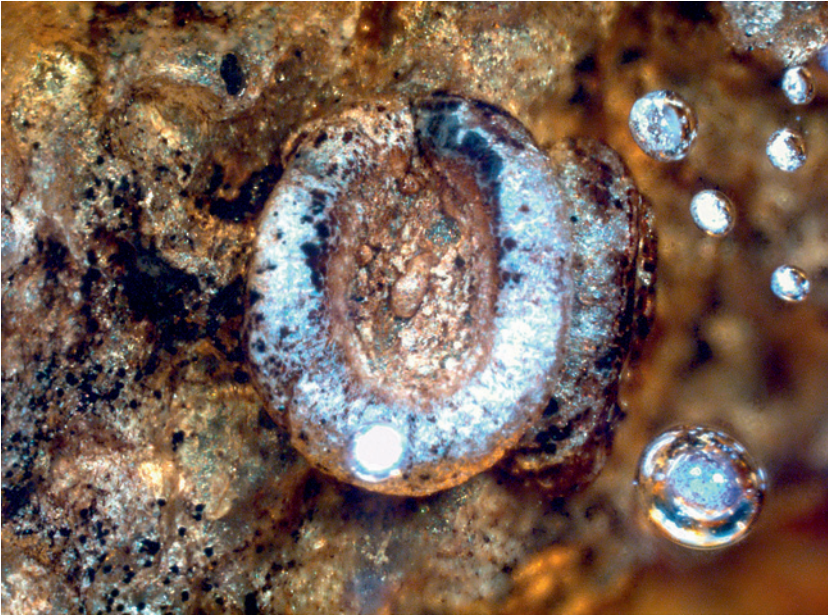
hyvin säilyneitä monisoluisia kuromaitiöitä sekä haaroittuneita, monisoluisia rihmoja, joiden väliseinissä on kotelosienille tyypillinen aukko.

Vanhin varmuudella kotelosieneksi tunnistettu fossiili on Rhytien devonikautisista kerrostumista löytynyt kotelopullollinen sieni. Se tuotti noin millimetrin pituisia itiöemiä isäntäkasvin pintasolukon alle. Kotelopullojen sisältämät itiökotelot ja itiöt ovat säilyneet hyvin, ja sama sieni tuotti myös suvuttomia itiöitä erillisissä KUROMANKANNATTIMISSA. Kyseistä fossiilia ei voi varmuudella sijoittaa mihinkään nykyiseen kotelosienilahkoon, mutta se muistuttaa monessa suhteessa esimerkiksi Xylariales-lahkon sieniä. Kivihiilikautisista kerrostumista on löydetty runsaasti rihmastollisten sienten itiöemiä, jotka muistuttivat suuresti nykyisten Eurotiales-lahkon lajien kotelorakkoja.

Meripihkasta on löydetty monia hyvin säilyneitä kotelosieniä (KUVAT 39 & 40). Liitukaudella 90–100 miljoonaa vuotta sitten syntyneistä meripihkoista on tunnistettu erilaisia kotelosieniä ja Capnodiales-lahkon nokihärmiä (mm. Schmidt ym. 2010a; 2010b). Paleogeenisten ja noogeenisten maailmankausien meripihkoista on löytynyt myös esimerkiksi Lecanorales-jäkäläsieniä ja Mycocaliciales-lahkon lajeja (KUVA 41) (Rikkinen & Poinar 2000; 2008). Toki kotelosieniä on löydetty myös muulla tavalla säilyneistä aineistoista: esimerkiksi kasvien lehtien pinnalla eläneitä kotelosieniä



KUVA 39. Monisoluisia kuromaitiöitä tuottava kotelosieni eurooppalaisessa meripihkassa. (ELINA KETTUNEN.)



KUVA 40. Mioseenikautinen kermajäkälä (*Ochrolechia* sp.) eurooppalaisessa meripihkassa. (JOUKO RIKKINEN.)



KUVA 41. Mioseenikautinen karvejäkälä (*Parmeliaceae*, Lecanorales) eurooppalaisessa meripihkassa. (JOUKO RIKKINEN.)

on löydetty sekä mioseeni- ja eoseenikauden että liitukauden kerrostumista (KUVA 37) (Kar ym. 2010; Ding ym. 2011).

Devonikautiset kotelosienifossiilit kertovat epäsuorasti, että myös kotelosientien sisarryhmä kantasienet oli olemassa jo 400 miljoonaa vuotta sitten. Kantasienten fossiileja ei ole kuitenkaan vielä löydetty – tai niitä ei ole osattu tunnistaa – devonikautisista kerrostumista. Vanhin varmuudella kantasieneksi tunnistettu fossiili on peräisin Ranskan kivihiihikautisista kerrostumista: noin 330 miljoonaa vuotta vanhan saniaisen solukoissa on hyvin säilyneitä väliseinäisiä sienirihmoja, jotka ovat muodostaneet kantasienten kaksitumaisille rihmoille ominaisia sinkilöitä (Krings ym. 2011a). Muita merkkejä kantasienistä on löytynyt vähän nuoremmista permikautisista kerrostumista ajalta noin 260–230 miljoonaa vuotta sitten. Vanhimmat lakki- ja kupusienten itiöemät ovat peräisin liitukaudelta noin 90 miljoonan vuoden takaa.

Suomen metsäpuille ominaisten PINTASIENIJUURISymbioosien evoluutio tunnetaan yllättävän huonosti (Hibbett & Matheny 2009). Vanhimmat fossiilit ovat yli 50 miljoonan vuoden ikäisiä ja peräisin eoseenikaudelta. Läntisestä Pohjois-Amerikasta kuvatut pintasienuurisienet elivät symbioosissa mäntykasvien kanssa, ja Intiasta puolestaan löydettiin hiljattain Dipterocarpaceae-puiden sienijuuria (Beimforde ym. 2011). Kyseessä eivät välttämättä ole toisilleen läheistä sukua olevat sienet, sillä pintasienuurisymbioosi on syntynyt useita kertoja evoluution kuluessa.

SUOSITTELEMME

Sienten tämänhetkisen luokittelun perusjulkaisu on Hibbett D. ym. (67 tekijää) (2007). A Higher-Level Phylogenetic Classification of the Fungi. *Mycological Research* 111, 509–547.

Autiolle saarelle tarvitset mukaan vain seuraavan kirjan, joka on täydellisin julkaistu sieniaiheinen hakuteos. Siitä löytyy kaikki, mitä olet halunnut tietää sienistä: Kirk, P. M., P. F. Cannon, J. C. David & J. A. Stalpers (toim.) (2008). *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. 10. painos. Wallingford: CAB International. 771 s.



2. SIENTEN RAKENTEET

Sienten paljain silmin nähtävät rakenteet, kuten värikkäät itiöpesäkkeet ja erikoisen muotoiset itiöemät, ovat kiehtoneet ihmisiä vuosituhansien ajan. Ne ilmaantuvat kuin tyhjästä ja katoavat usein yhtä nopeasti. Useimpia sienten rakenteita ei kuitenkaan näe ilman apuvälineitä, sillä sienirihmojen läpimitta on yleensä 3–10 µm ja ihmissilmä erottaa ainoastaan halkaisijaltaan yli 20 µm:n kokoisia kohteita. Sienirihmastoa voi olla kasvualueissa huomattavia määriä ihmissilmän näkymättömissä. Rihmaston kookkaat, silmin erottuvat rakenteet ovat vain pieni osa sieniyksilöä. Myös ilmassa leijuvat miljoonat sieni-itiöt jäävät ihmiseltä havaitsematta – ellei satu olemaan niille allerginen.

2.1 SIENISOLUN RAKENNE

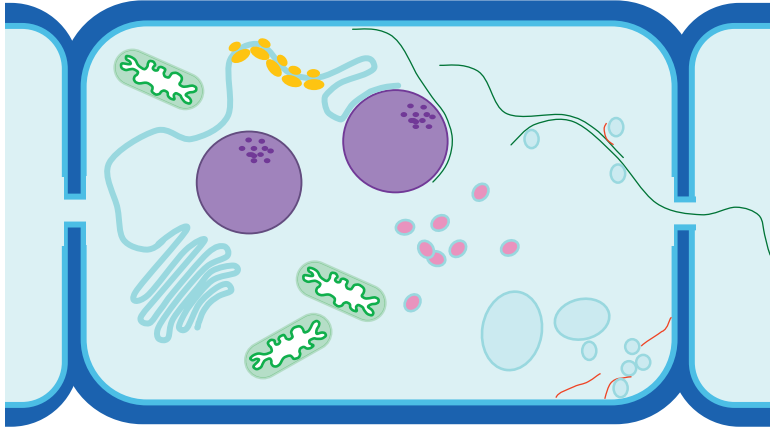
Sari Timonen

Sienisolut ovat pääpiirteissään eläinsolujen kaltaisia (KUVA 1). Suurin ero eläin- ja sienisolujen välillä on se, että sienisoluja ympäröi soluseinä. Lähemmin tarkasteltuna lähes jokaisessa sienisolun osassa on kuitenkin vain sienille tyypillisiä piirteitä.

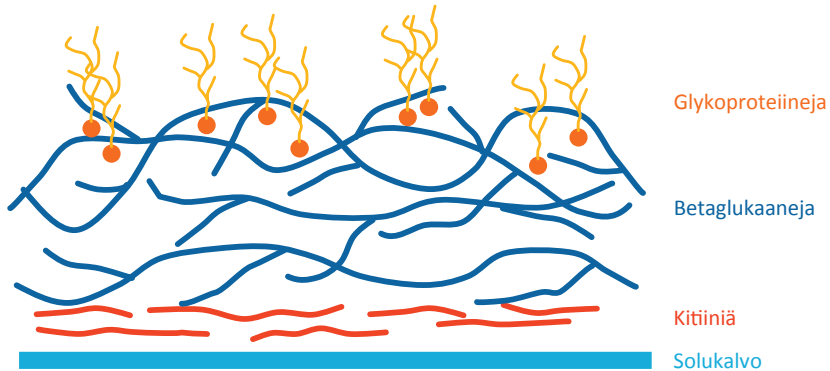
2.1.1 SOLUSEINÄT

Sienten soluseinät ovat toiminnallisia rakenteita, jotka muuttuvat kasvuvaiheen ja olosuhteiden mukaan. Soluseinien koostumus ja rakenteet poikkeavat toisistaan suuresti sieniryhmästä ja kehitysvaiheesta toiseen. Jotakin yleistyksiä sienten soluseinän rakenteista voidaan silti tehdä. Soluseinät koostuvat yleensä kahdesta eri kerroksesta: ulkokerroksesta sekä sen ja SOLUKALVON välissä sijaitsevasta tukikerroksesta. Ulkokerros muokkautuu voimakkaasti solun sijainnin mukaan, ja tiiviissä sienisolukoissa ulkokerrosta ei solujen välillä välttämättä ole. Myös sienirihmojen osastoja erottelevat väliseinät muodostuvat lähinnä tukikerroksesta, sillä niissä ei ole ulkopintaa (KUVA 2).

Juudaksenkorvan (*Auricularia auricula-judae*) pintaa. (KARI STEFFEN.)



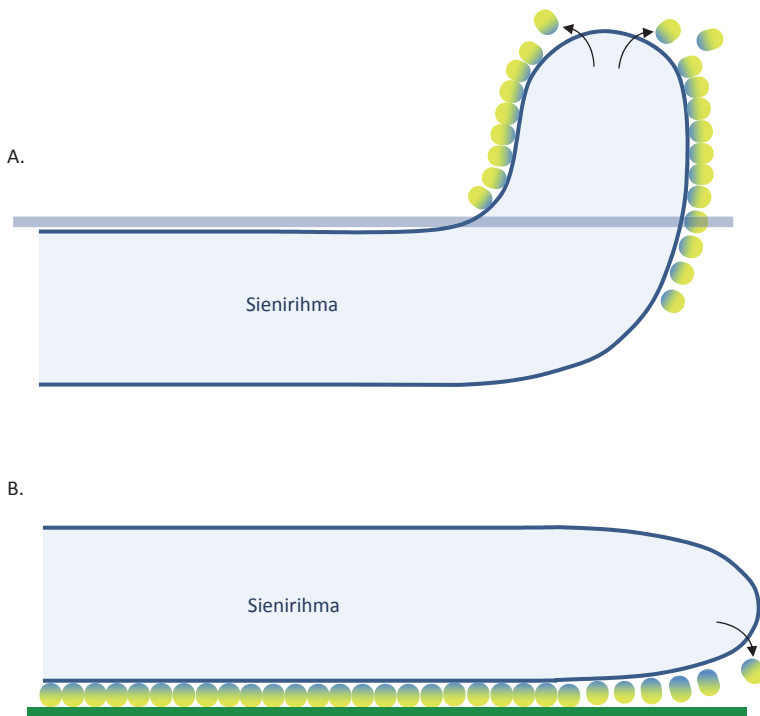
KUVA 1. Soluseinä (tummansininen) ja solukalvo (vaaleansininen) ympäröivät sienisolua. Solulimakalvosto ja Golgin laite (vaaleansininen) huolehtivat karkeaan solulimakalvostoon kiinnittyneiden ribosomien (keltainen) tuottamien proteiinien muokkauksesta ja kuljetuksesta yhdessä vesikkeleiden (vaaleansininen), vakuolien (vaaleansininen) ja endosomien (vaaleanpunainen) kanssa. Aktiiviset DNA:n alueet näkyvät tumissa (vaaleanvioletti) tumajyväsinä (tummanvioletti). Mitokondriot (vihreä) tuottavat hiiliyhdisteistä ATP:tä. Aktiivisäikeet (punainen) ja mikrotubulukset (tummanvihreä) pitävät yllä solun rakennetta ja muodostavat aktiivisen kuljetuksen reitit. (SARI TIMONEN.)



KUVA 2. Soluseinän eri kerrokset. (SARI TIMONEN.)

Ulkokerros koostuu pääasiassa vesiliukoisista, haaraisista POLYSAKARIDEISTA ja GLYKOPROTEIINIEN sokeriosista. Niiden avulla sieni tarttuu kasvualustaansa, tunnistaa ympäristön molekyyliä ja rakenteita sekä tulee itse tunnistetuksi. Glykoproteiinien haaraiset sokeriosat saattavat tehdä rihman seinän ulkokerroksesta liukkaan ja limaisen. Ulkokerroksessa on myös paljon erilaisia sienen tuottamia entsyymejä, joiden avulla se muokkaa ympäristöään ja pilkkoo molekyyliä ravinnokseen. Kanta- ja kotelosienten

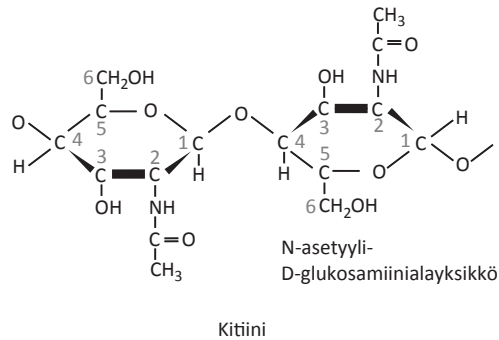
ulkokerrokset saattavat sisältää myös vettähylykiviä **HYDROFOBIINEJA**, jotka ovat välttämättömiä sienien kasvuun vahamaisilla pinoilla ja ilmassa (Wösten 2001). Hydrofobiinit ovat noin sadan **AMINOHAPON** mittaisia proteiineja, jotka järjestäytyvät yksikerroksiseksi kalvoksi muodostaen yhdelle puolelle vettähylyvän ja toiselle puolelle vesihakuisen pinnan. Sienet voivat säädellä vedenhylkimisominaisuuksiaan erittämällä hydrofobiineja soluseinäänsä, irrottamalla hydrofobiinit pinnastaan tai lopettamalla hydrofobiinien tuotannon (kuva 3). Hydrofobiinien avulla **ITIÖEMÄT** säilyvät kuivina sateessa ja pörräiset rihmastot nousevat kosteasta alustasta itiöimään. Hydrofobiinit auttavat sieniä kiinnittymään lehtien vahamaisiin pintoihin. Teollisuudessa hydrofobiineja osataan hyödyntää myös päinvastaisella tavalla eli saippuan tavoin pintajännitystä muokkaavina aineina. Niitä voidaan käyttää luomaan erilaisia emulsioita, vaahtoja ja kalvoja. Suomessa tutkitaan hydrofobiinien käyttöä lääkeaineita sisältävien nanopartikkeleiden päällyksinä (Valo 2010).



KUVA 3. A. Sienirihman kasvaessa vedestä ilmaan hydrofobiinien vesihakuinen puoli (sininen) tarttuu rihman soluseinään ja rasvaliukoinen puoli (keltainen) muodostaa rihman vettähylyvän pinnan. B. Kasvin vahapinnalla hydrofobiinit sitovat sienirihman kasviin. (SARI TIMONEN.)

Ulkokerroksen ja solukalvon välissä sijaitsevan tukikerroksen alin osa koostuu pääosin kitiinistä. Kitiiniä on lähes poikkeuksetta sienten soluseinissä, mutta sen osuus vaihtelee ja voi olla 1–60 prosenttia. Tyypillisesti alle viidesosa soluseinän yhdisteistä on kitiiniä. Kitiini on *N*-ASETYYLIGLUKOSAMIINI-alayksiköistä koostuva beta-1,4-GLYKKAANI (KUVA 4). Beta-1,4-sidos tekee molekyylistä suoran ja vahvan. Suorat pitkät molekyylit voivat asettua vetysidosten avulla jäykkyyttä antaviksi kimpuiksi. Alimman osan kitiinisäikeet ovat tärkeitä solun muodon ylläpitäjinä, ja ne estävät soluseinän hajoamista. Sienten soluseinän tukikerroksessa on suuri määrä myös muita haaraisia ja rakenteeltaan ja sokerikoostumukseltaan vaihtelevia betaglykaaneja. Yleisimpiä rakenteita ovat beta-1,3- ja beta-1,6-haarat, jotka muodostavat vääntyileviä nauhoja ja verkkoja. Näiden rakenteiden avulla sieni säätelee soluseinän kestävyttä, joustavuutta ja vedenhylkimisominaisuuksia.

KUVA 4. Kitiini on yksi monista betaglykaaneista. Kitiinissä *N*-asetyyli-*D*-glukosamiinialayksiköt kiinnittyvät toisiinsa 1,4-sidosten avulla. Betaglykaanit kiinnittyvät toisiinsa myös muilla sidoksilla, kuten beta-1,6- ja beta-1,3-sidoksilla. Jos alayksikkö sitoutuu toisiin alayksiköihin useammalla kuin kahdella sidoksella, muodostuu POLYMEERIIN haaroja. (SARI TIMONEN.)



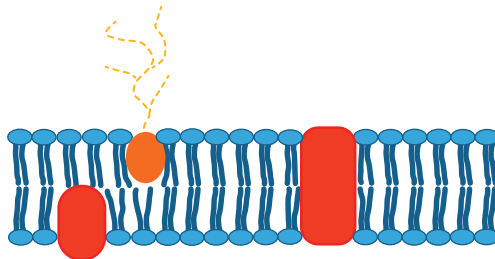
Säiemäisten rakennusaineiden lisäksi soluseinän tukikerroksessa on paljon muita ainesosia, kuten happamia polysakkarideja, jotka sitoutuvat tukikerroksen negatiivisesti varautuneisiin osiin lisäten soluseinän vahvuutta. Lisäksi tukikerroksessa on erilaisia sokerialayksiköitä, joita sieni muokkaa jatkuvasti muuttuvien tarpeiden mukaan. Myös tukikerroksessa on erilaisia GLYKOPROTEIINEJA, jotka toimivat siellä rakenteellisina osina, entsyymeinä sekä solujen tunnistus- ja signaalitehtävissä. RASVA-AINEET, kuten TRIGLYSERIDIT, FOSFOLIPIDIT ja STEROLIT, voivat muodostaa lähes viidenneksen soluseinän kuivapainosta. Niitä on erityisen paljon sienten KESTOMUOTOJEN soluseinissä, joissa ne suojaavat soluja vettymiseltä ja kuivumiselta.

Säiemäisten rakennusaineiden alayksiköt kuljetetaan soluseinän rakennuspaikalle VESIKKELEISSÄ, eräänlaisissa rakkuloissa (LUKU 2.1.5). Solukalvon

entsyymit siirtävät säikeitä kokoamisprosessin kuluessa solukalvon ulkopuolelle (LUKU 2.2.2), missä glykaanit ja glykoproteiinit kiinnittyvät toisiinsa kovalenttisesti. Soluseinän kiinteytyessä vetysidokset yhdistävät vielä soluseinän erilaisia rakenneosia toisiinsa. Nämä sidokset muokkautuvat olosuhteiden mukaan sienien erilaistuesssa ja ympäristön muuttuessa. Kokonaisuutena soluseinä antaa rihmastolle ja suuremmillekin rihmastorakenteille muodon ja ulkoiset ominaisuudet, usein myös värin. Soluseinä antaa tukevuutta ja säätelee nesteiden haihtumista ympäristöön mutta myös suojaa sientä ympäristön kosteudelta ja muilta aineilta. Soluseinä voi toimia varastona tai puskurina ympäristömyrkkijä vastaan sitomalla itseensä solulle myrkyllisiä yhdisteitä, kuten raskasmetalleja.

2.1.2 SOLUKALVO

Sienten solukalvo on FOSFOLIPIDEISTÄ muodostuva kaksoiskalvo (KUVA 5). Sienten kaksoiskalvon rasvahappokoostumus on eläinten solukalvon kaltainen mutta sisältää lisäksi sienille tyypillisiä rasvoja, kuten ERGOSTEROLIA (ergosterolia ei ole piiskasiimasienillä). Rasvahapot ovat järjestyneet solukalvoon vettähyllkivät osat kalvon keskusta päin ja vesihakuiset osat kalvon ulkopintaa kohti. Solukalvo koostuu vilkkaassa liikkeessä olevista pienistä alayksiköistä ja sisältää monenlaisia proteiineja paikoin tiiviinäkin ryhmityminä. Solukalvon kuivapainosta proteiineja voi olla yli puolet ja sokereita kymmenesosa. Solukalvon rakenne muuttuu sienien kehitysvaiheen mukaan ja reagoi nopeasti ulkoiisiin muutoksiin.



Kuva 5. Solukalvon vesihakuiset osat (vaaleansininen) muodostavat kalvon pinnat. Vettähyllkivät, rasvaliukoiset osat (tummansininen) muodostavat kalvon sisäosan. Kalvossa on monenlaisia proteiineja (punainen) ja glykoproteiineja (oranssi), jotka huolehtivat osaltaan solun aineenvaihdunnasta. (SARI TIMONEN.)

2.1.3 SOLULIMAKALVOSTO

Soluliman eri osia erottelava FOSFOLIPIDIKAKSOISKALVO muodostaa SOLULIMAKALVOSTON, joka alkaa tumakalvon läheisyydestä ja jatkuu solulimaan. Monimutkaisesta pusseja ja käytäviä sisältävästä rakenteestaan huolimatta sen oletetaan olevan yhtenäinen. Kalvosto voi olla sileää tai rakeista.

Rakeiseksi solulimakalvoston tekevät siihen kiinnittyneet RIBOSOMIT. Sileä solulimakalvosto on erityisen tärkeä RASVA-AINEIDEN eli LIPIDIEN valmistuksessa ja muokkauksessa, kun taas karkea solulimakalvosto on paikka, jossa valmistuvat kalvoille, VAKUOLEIHIN tai solun ulkopuolelle päätyvät proteiinit.

2.1.4 GOLGIN LAITE

GOLGIN LAITE on solulimakalvostosta muodostunut sarja litteitä kalvopusseja, joissa muokataan ja lajitellaan solulimakalvostossa tuotettuja glykoproteiineja, hajottavia entsyymejä sekä solun ulkopuolelle kuljetettavia proteiineja ja polysakkarideja. Sienillä Golgin laite on hyvin yksinkertainen verrattuna kasvien suureen ja monihaaraiseen lajittelukeskukseen. Sienten Golgin laitteen sisäpintaa peittää erityisesti mannaanisokereista rakennettu signaalijärjestelmä, jonka avulla muokattavia molekyylejä sisältävät vakuolit löytävät tiensä Golgin laitteeseen ja edelleen Golgin laitteesta solukalvolle tai hajotusvesikkeleihin.

2.1.5 VESIKKELIT, VAKUOLIT, ENDOSOMIT

VESIKKELIT, VAKUOLIT ja ENDOSOMIT ovat nesteen täyttämiä kaksoiskalvon ympäröimiä rakkuloita solulimassa. Solunsisäisestä kuljetuksesta suurta osaa hoidetaan vesikkeleiden avulla. Solulimakalvoston ja Golgin laitteen tuottamat sekä solun ulkopuolelta otetut liukenemattomat tai muokattavat molekyylit kuljetetaan vesikkeleissä jatkokäsittelyyn. Vakuoleissa taas varastoidaan ravinteita tai jätteitä sekä haitallisia aineita. Typpi ja fosfori ovat tärkeimpiä varastoitavia ravinteita sienisoluissa. Typpi varastoidaan yleisimmin emäksisinä aminohappoina ja fosfaatti energiaa sisältävinä POLYFOSFAATTEINA. Monista varastovakuoleista pumpataan protoneja ulos, jolloin varastoitavat aineet pääsevät sisään vakuoliin syntyneen protonien pitoisuuseron voimalla.

Endosomien avulla sienet voivat kierrättää rihman kärkeen kuljetettua solukalvoa ja sen mukana solun ulkopuolella olevia aineita solunrakennekseen. Endosomeja muodostuu yleensä rihman kärjen tyvellä. Endosomit kulkevat solun vanhempiin osiin solunsisäisiä putkimaisia säikeitä, MIKROTUBULUKSIA pitkin DYNEINIMOOTTOREIDEN avulla.

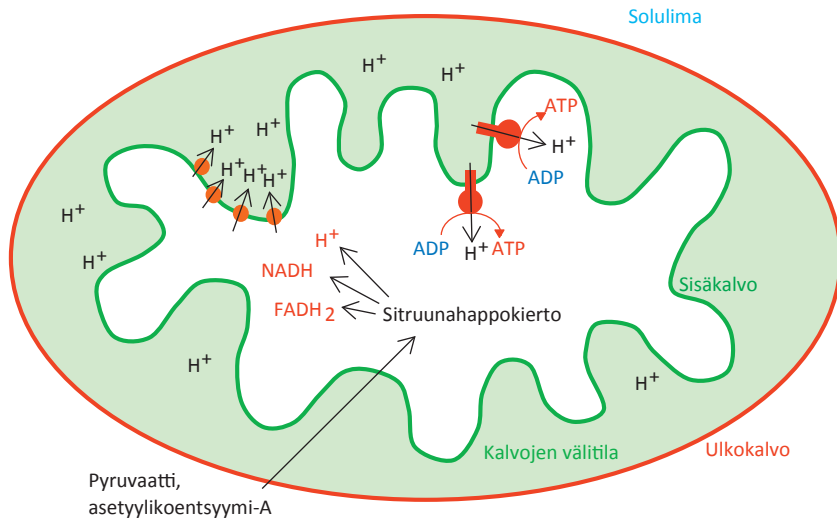
Solulimakalvosto, Golgin laite, vesikkelit, vakuolit ja endosomit muodostavat jatkuvassa liikkeessä olevan yhtenäisen järjestelmän. Järjestelmän tehtävänä on eriyttää solussa sellaiset toiminnot, joita ei voi tehdä samassa tilassa.

2.1.6 PIENRAKKULAT ELI MIKROBODIT

MIKROBODIT ovat solulimakalvostosta erillään olevia mutta vastaa-
van kaksoiskalvon ympäröimiä pienrakkuloita, joiden läpimitta on noin
0,1–2 µm. Niitä ovat PEROKSISOMIT, GLYOKSISOMIT, LYYTTISET VAKUOLIT
ja HYDROGENOSOMIT, joilla kullakin on omat erikoistuneet tehtävänsä.
Peroksisomeissa hajotetaan hapettamisen avulla rasvahappoja, aminohap-
poja, alkoholia ja muita orgaanisia molekyylejä. Peroksisomeja on kaikilla
tumallisilla eliöillä. Glyoksisomit ovat erikoistuneet rasvahappojen hapetta-
miseen, mutta ne voivat myös tuottaa sokereita. Glyoksisomeja on sekä sienillä
että kasveilla. Lyyttiset vakuolit (eläimissä LYSOSOMIT) ovat puolestaan
erikoistuneet suurempien kappaleiden, kuten solun omien vaurioituneiden
elinten tai ENDOSYTOOSIN kautta tulleiden hiukkasten, hajotukseen hap-
pamassa toimivien HYDROLAASIEN avulla. Hydrogenosomit tuottavat pro-
toneja. Hydrogenosomit poikkeavat rakenteeltaan muista pienrakkuloista
siinä, että niitä ympäröi kaksinkertainen kaksoiskalvo. On arveltu, että ne oli-
sivat jäänteitä surkastuneista mitokondrioista tai endosytoosin avulla sienis-
solun sisään otetuista bakteereista. Hydrogenosomeja on lähinnä sienillä
mutta myös joillakin ripsieläimillä ja Parabasalia-ryhmän eliöillä.

2.1.7 TUMAT

Sienten tumat ovat läpimitaltaan yleensä 1–2 µm. Suurimmillaankin ne ovat
vain 5 µm:n kokoisia eli huomattavasti pienempiä kuin kasvien tai eläin-
ten tumat. Tumat sisältävät vähemmän kuin yhden pikogramman DNA:ta.
Tumaa ympäröi solukalvoon verrattuna kaksinkertainen eli kahdesta kak-
soiskalvosta koostuva tumakotelo, jonka ulompi kalvo on suoraan yhtey-
dessä solulimakalvostoon. Tumakotelon pinta-alasta 20–30 prosenttia on
suuria huokosia. Tumahuokosten tehtävänä on valikoida, mitkä molekyylit
pääsevät tumaan ja tumasta ulos. Sienten tumissa on myös TUMAJYVÄNEN,
jossa valmistuu ribosomien (LUKU 4.1) rakenneosia. Yhdessä tumassa voi olla
4–20 kromosomia, jotka ovat kooltaan 200–12 000 kiloemäsparia. Tumat
voivat sisältää myös lukumäärältään satunnaisesti vaihtelevia BETAKROMO-
SOMEJA (LUKU 4.2). Sienten kromosomien pakkaustapa saattaa olla hiukan
muista tumallisista poikkeava, sillä ainakin leivinhiivalta NUKLEOSOMEJA
yhdistävä H1-HISTONI usein puuttuu (LUKU 4, KUVA 10). Sienten kromosomien
SENTROMEERIT (LUKU 4.1) ovat huomattavasti lyhyempiä kuin eläinsoluissa
ja niissä on vähemmän HETEROKROMATIINIA. Yhdessä sienisolussa voi olla
yksi, kaksi tai monta tumaa (LUKU 5). Tumat voivat sisältää elinkerron vaiheen
mukaan yksinkertaisen (= HAPLOIDI) tai kaksinkertaisen (= DIPLOIDI)
kromosomiston.



Kuva 6. Mitokondrio tuottaa pääosan ATP:sta happea hengityksessään käyttäville sienille. SITRUUNAHAPPOKIERRON tuottamat NADH ja FADH₂ pumppaavat elektroninsiirtoketjun avulla protonoja mitokondrion sisä- ja ulkokalvon väliin, jonne muodostuu suuri protonien ylimäärä. Protonien sisäänvirtaus lataa ADP:t takaisin ATP:ksi. Kunkin NADH:n energialla tuotetaan kolme ATP-molekyyliä ja kunkin FADH₂-molekyylin avulla kaksi ATP:tä. (SARI TIMONEN.)

2.1.8 MITOKONDRIOT

MITOKONDRIOT ovat kaksoiskalvon ympäröimiä soluelimiä, joiden poimuttuneen sisäkalvoston avulla soluhengitys tapahtuu (kuva 6). Mitokondriot ovat kehittyneet solujen sisään otetuista bakteereista (Margulis 1975). Sienten mitokondrioissa sisäkalvon poimut ovat yleensä litteitä. Mitokondriot ovat muodoltaan hyvin vaihtelevia, etenkin rihmaston vanhemmissa osissa, joissa ne ovat suurikokoisia ja monihaaraisia. Joillakin hiivoilla voi solussa olla vain yksi suuri mitokondrio. Mitokondrioilla on oma genominsa. Sienten mitokondrioiden genomien koko on noin 17 000–170 000 emäsparia, mikä on suurempi kuin eläimillä mutta pienempi kuin kasveilla. Mitokondrioiden DNA koodaa itse osan soluhengitykseen tarvittavista proteiineista, mutta suurin osa soluhengitysproteiineista on tuman koodaamia.

2.1.9 SOLUN TUKIRANKA

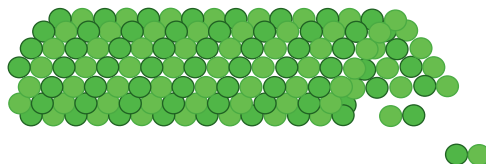
SOLUN TUKIRANKA koostuu kolmesta säietyyppistä sekä niihin tarttuvista proteiineista. AKTIINISÄIKEET ja MIKROTUBULUKSET reagoivat nopeasti solussa tapahtuviin muutoksiin. Ne hajoavat äärimmäisen herkästi ja nopeasti mutta myös rakentuvat yhtä nopeasti uudelleen. VÄLIKOKOISET SÄIKEET ovat puolestaan melko pysyviä. Useissa solun toiminnoissa

KUVA 7. Sienten solun tukirangan säikeet A. Aktiini-alayksiköistä koostuva kaksoiskierteinen aktiinisäie B. Alfa- ja beta-alayksiköistä koostuva ontto mikrotubulus. (SARI TIMONEN.)

A. Aktiinisäie



B. Mikrotubulus



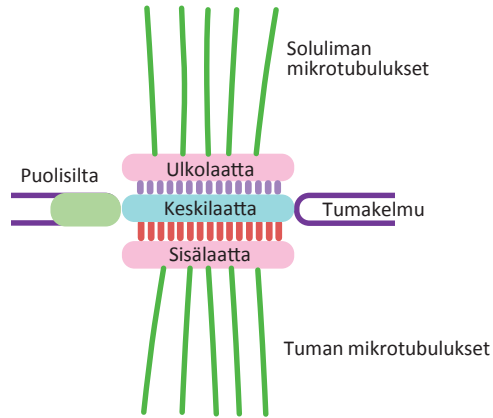
tarvitaan erilaisten säikeiden yhteistyötä. Tyypillisesti aktiinisäikeet toimivat lyhyen matkan kuljetusverkostona, kun taas mikrotubulukset vastaavat pitkän matkan kuljetuksesta.

Aktiinisäikeet ovat ohuimpia (7 nm) solun tukirangan säikeitä (KUVA 7). Ne ovat ensisijaisia toimijoita sienisolujen muodon määrittelyssä, sillä ne määräävät rihman kärjen muodon ja pitävät huolta sienisolun POLAARISUUDESTA (TIETOLAATIKKO 1). Aktiinisäikeet huolehtivat myös kuljetusyhteyksistä soluseiniin sekä solujenvälisistä yhteyksistä. Ne ovat tärkeitä kuljettajia signaalivälitysreiteillä (LUKU 3.3) ja ne toimivat myös muissa solun kuljetustehtävissä. Sytoplasmavirtaus on sekin suurelta osin aktiinisäikeiden ylläpitämää. Aktiinisäikeet toimivat yhdessä mikrotubulusten kanssa tuman- ja solunjakautumisessa (Moore ym. 2011).

Välikokoiset säikeet ovat halkaisijaltaan 8–12 nm. Niitä on löydetty rihmamaisista sienistä vasta yhtä tyyppiä, ja tämänkin – mitokondrioiden lähetyvillä viihtyvän – säietyypin merkitys on epäselvä. Kasveilla ja eläimillä sitä vastoin on paljon erilaisia keskikokoisia säikeitä, joiden tehtävät liittyvät usein rakenteiden muodostamiseen ja ylläpitoon.

Mikrotubulukset ovat onttoja putkia, halkaisijaltaan 25 nm (KUVA 7). Tumat ja muut soluelimet sekä pitkän matkan kuljetusta tarvitsevat vesikkelit liikkuvat mikrotubuluksia myöten. Mikrotubulukset määräävät tumien paikan ja toimivat solun muidenkin sisärakenteiden järjestyksen ylläpitäjinä. Ne ovat myös erityisen tärkeitä solunjakautumisessa (LUKU 3.5.1). Solun jakautuessa mikrotubulukset järjestäytyvät tumasukkulaksi SUKKULANAPOJEN avulla (KUVA 8). Sukkulanavat vastaavat toiminnaltaan eläinsolujen keskusjyväsiä, sillä ne ankkuroivat tumasukkulan päät oikeille paikoilleen ja aloittavat tubuliinialayksiköiden kokoamisen mikrotubuluksiksi. Mikrotubulukset muodostavat tumasukkulan säikeet, jotka vetävät tytäkromosomit

Kuva 8. Solunjakautumisessa tärkeän sukkulanavan eri osat. Jokainen laatta koostuu useista proteiineista – ulkolaatta ja sisälaatta osittain samoista. Laatat kiinnittyvät toisiinsa proteiinisäikeiden avulla. Mikrotubulukset kiinnittyvät ulko- ja sisälaattojen proteiineihin. Puolisilta on tumakelmuun ja keskilaattaan kiinnittyvä proteiini-rakenne. (SARI TIMONEN.)



erilleen. Piiskasiimasienillä tumasuikkulan järjestäytymisen hoitavat sukkulanavojen sijaan keskusjyväset.

Solun tukirangan säikeiden rakentumisnopeutta, pysyvyyttä, liikkumista ja liikuttelukykä, tarttumista toisiin rakenteisiin sekä niiden muodostamien rakenteiden laatua ja sijoittumista säätelevät monenlaiset niihin tarttuvat proteiinit. Sienisoluista on löydetty paljon erilaisia proteiineja, jotka kykenevät tarttumaan aktiinisäikeisiin tai mikrotubuluksiin tai molempiin sekä muihin solun osasiin, kuten kalvorakenteisiin tai sokereihin. Niiden avulla solu voi säädellä, minne solun tukirangasta koostuvia rakenteita muodostetaan sekä minkälaisia ja miten vakaita rakenteet ovat. Sienissä on myös aktiinisäikeisiin tarttuvia MYOSIINIPROTEIINEJA, jotka toimivat moottorin tavoin liikuttellen solun tukirangan säikeitä ja muita solun rakenteita, kuten vesikkeleitä, aktiinisäikeitä pitkin. Mikrotubuluksiin tarttuvia moottoriproteiineja on sienissä kahta tyyppiä: dyneiinit kulkevat kohti mikrotubuluksen miinuspäätä ja kinesiininit kohti pluspäätä. Solun tukirankaan kiinnittyvät moottoriproteiinit saavat aikaan tumallisten solujen aktiivisen kuljetuksen sekä useimmat solujen sisäiset ja ulkoiset liikkeet.

2.2 SIENIRIHMAN PERUSRAKENNE

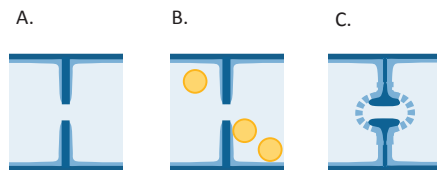
Sari Timonen

Sienirihman läpimitta on yleensä 2–10 μm . Rihman solut ovat tyypillisimmillään noin 50 μm :n pituisia, mutta koot vaihtelevat paljon sienen, kasvuvaiheen, rakenteen ja ympäristön mukaan. Kärkisolu on tyypillisesti muita soluja pidempi, pisimmillään jopa 4 mm:n pituinen.

2.2.1 VÄLISEINÄT

Seinät sienisolujen välissä ovat tarpeen, jotta solujen erilaistumisen ja työnjako olisi mahdollista. Toisaalta väliseinissä on oltava aukkoja, jotta solut voivat toimia SOLUKKONA ja muodostaa monisoluisen eliön. Väliseinät auttavat suvullisessa kanssakäymisessä, itiöimisessä tai näyttävien ja herkullisten itiöemien muodostamisessa. Sieni muodostaa jatkuvasti väliseiniä rihmaston kasvaessa ja voi siten eristää hyväkuntoisia rihmaston osia huonokuntoisista esimerkiksi rihmaston vahingoittuessa tai vanhetessa. Jotkut sienet ovat kuin putkessa eteenpäin ryömiviä eläimiä, jotka siirtävät kasvaessaan solulimaansa rihman kärkeä kohti. Tällaisilla sienillä vain muutamassa nuorimassa solussa on mikroskoopilla nähtävää solulimaa, kun taas rihman vanhat solut ovat vain soluseinän ympäröimiä tyhjiä kuoria.

Väliseinissä on aukkoja, jotka mahdollistavat solujenvälisen viestinvaihdon ja molekyylien siirron. Solulima jatkuu solusta toiseen väliseinän aukkojen läpi. Vesikkelit kulkevat väliseinän läpi aktiinisäikeitä pitkin, mutta tarpeen tullen aukoista kuljetetaan myös soluelimiä, jopa tumia. Yhteys solujen välillä voidaan sulkea väliseinien aukkoa tai aukkoja säätelemällä. Eri kaarien sienillä on erilaiset väliseinät ja niiden aukoissa erilaiset sulkumekanismit. Väliseinien rakennetta on usein käytetty karkeana tunnistuskeinona sieniä luokiteltaessa. Piiskasiimasienten ja keräsienten solujen väliseinässä on yksi yhtenäinen avonainen aukko (KUVA 9A). Sen sulkeutuminen on suhteellisen hidasta, eikä se kerran sulkeuduttuaan pysty enää avautumaan. Kotelosienten väliseinän aukkoa suojaa öljyinen pallonen, WORONININ KAPPALE, joka voi sulkea väliseinän aukon tarvittavaksi ajaksi (KUVA 9B). Kantasienten tyypillisintä väliseinän aukkoa kutsutaan TYNNYRIHUOKOSEKSI (KUVA 9C). Se on monimutkainen soluseinärakenteista ja solulimakalvostosta muodostunut rakennelma, joka sulkee ja avaa väliseinän huokosia.



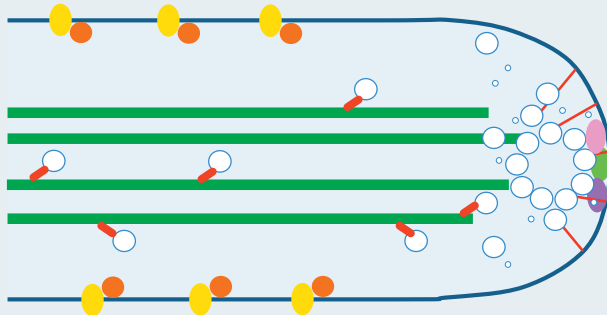
Kuva 9. Sienten kaaren voi yleensä tunnistaa sienten väliseinien aukkojen perusteella. A. Piiskasiimasiasienten ja keräsienten väliseinä, jossa väliseinän aukko on yhä auki. B. Kotelosienten väliseinä, jonka aukon WORONININ KAPPALEET (keltainen) voivat tarvittaessa sulkea. C. Kantasienten väliseinä, jonka aukkoa suojaavat KAITSINKALVOT molemmin puolin. (SARI TIMONEN.)

2.2.2 RIHMAN KÄRKIVYÖHYKE

Sienisolut ja -rihmastot kasvavat eniten kärjistään. Kärjen kasvutavan ohjaajina solut ja sen myötä rihmastot erilaistuvat. Kärkisolun suuntautumista, tarttumista ja kasvutapaa muokkaavat monet soluseinän molekyylit, mutta erityisen tärkeässä asemassa ovat hydrofobiinit (LUKU 2.1.1). Solun sisäpuolella taas aktiinisäikeet ovat ratkaisevassa osassa kärkisolun muodon sekä kasvusuunnan ja -nopeuden määrittäjinä (TIETOLAATIKKO 1).

Kärkisolulla on yleensä pyöreä pää, joka kasvaa, kun sinne kuljetetaan rakennusaineita rihmaston muista osista. Rakennettavan soluseinän lähtöaineet, kuten N-asetyyli-glukosamiini ja erilaiset sokerit sekä rakentamiseen tarvittavat entsyymit, kulkevat kärkeen vesikkeleissä (LUKU 2.1.1). Vesikkelit yhtyvät kärjen lipidikalvoon ja rakentavat kasvavaa solukalvoa. Samalla ne vapauttavat soluseinään tarvittavat entsyymit sekä huolehtivat siitä, että

TIETOLAATIKKO 1. PROTEIINIKOMPLEKSIT OSALLISTUVAT SIENEN KÄRKIKASVUUN



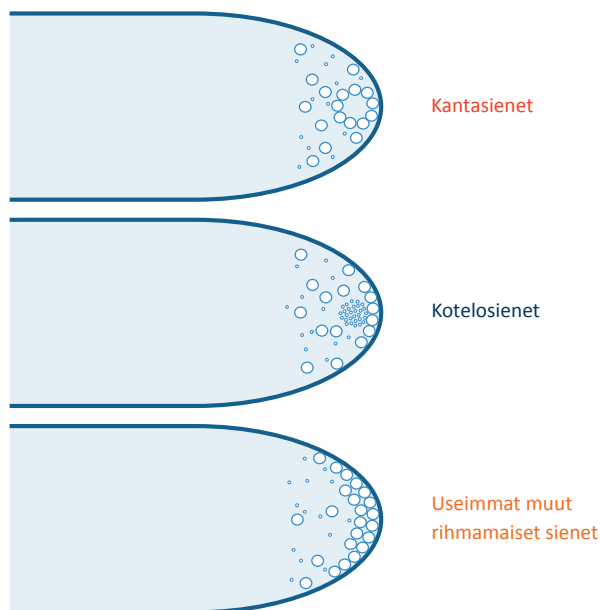
Kasvusuuntaa säätelevät kosketuksesta aktivoituvat mekanoreseptori (oranssi) säätelemällä kalsiumkanavaa (keltainen) sekä kärjessä sijaitseva useamman proteiinin muodostama rykelmä GTPaaseja (vaaleanpunainen). Jälkimmäisiä säätelee niihin tarttuvan guaniinin fosforylaatio ja defosforylaatio. Kärkitihentymä kerää mikrotubulusten varassa kuljetetut vesikkelit (valkoinen) kinesineiltä (punaiset soikiot), ja lopun matkaa ne kulkevat aktiinisäikeitä (punainen) pitkin myosiinin avulla. Kärkikompleksin proteiinit ankkuroivat sekä toisiinsa että solukalvoon solun laitaosapaikantajaproteiinit (violetti). Kasvun suunnan hienosäädöstä vastaa useamman proteiinin muodostama polarisomi. Sekä kalsiumionigradientti että steroidien lisääntyvä määrä kärjessä edistävät kärkikasvua.

Mika Tarkka & Sari Timonen (Brand & Gow 2009 mukaan)

solukalvolla on riittävästi soluseinän säikeiden kokoamiseen tarvittavia entsyymejä. Kärkisolun seinää muokkaavat myös hydrolysoivat entsyymit, mikä ylläpitää uuden soluseinän joustavuutta. Samalla uusi seinämateriaali pääsee liittymään osaksi aikaisempia rakenteita. Kärjen TURGORPAINEN venyttää solukalvoa, jolloin vesikkelit pääsevät sulautumaan solukalvon venyehäisiin kohtiin. Aktiinisäikeet ja niihin liittyvät säätelyproteiinit muodostavat kärkeen tiheän verkoston, joka tukee kärkeä ja estää sen liian paisumisen. Se myös säätölee tarkasti, kuinka paljon ja mitä kohtaa kärjestä turgoripaine venyttää. Tällä tavoin solun tukiranka määrittelee kasvavan rihman muodon.

Sienten rihmankärkien vesikkeleistä muodostuvissa KÄRKITIHENTYMISISSÄ on eroja sienikaarten välillä (KUVA 10). Tätä piirrettä on käytetty sieniryhmien karkeaan erotteluun. Kärkitihentymien muutoksista voi ennakoida kärkikasvun suunnanmuutokset sekä tulevan rihmaston haarautumisen. Arvellaan, että aktiinisäikeet pitävät kärkitihentymän paikallaan suhteessa solukalvoon. Kärkitihentymät sisältävät myös GAMMATUBULIINIA, johon mikrotubulukset voivat ankkuroitua. Tihentymä suuntaa vesikkelit lopulliseen kohteeseensa solukalvolle aktiinisäikeitä pitkin. Jos kärkitihentymä hävitetään sienisolun kärjestä, solun kasvu pysähtyy.

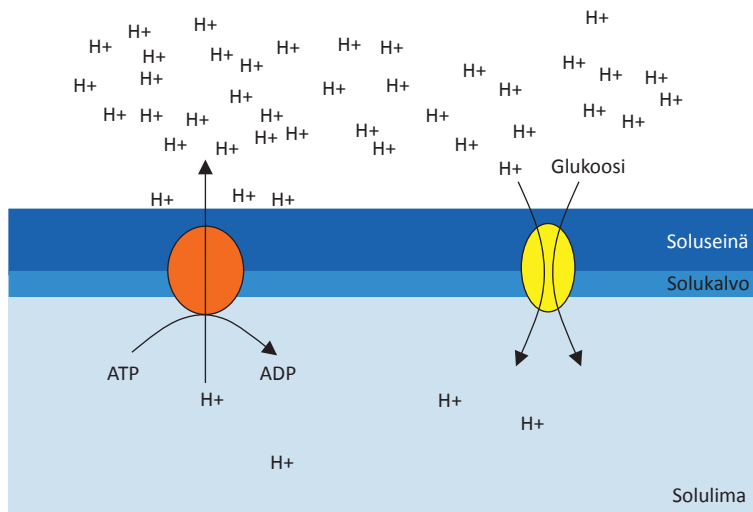
Rihman kärjen tehtävänä on aistia ympäristöä ja reagoida siihen, ulottaa sientä laajemmalle alueelle, erittää entsyymejä sekä muovata sienisolut ja -rihmastot tarkoituksenmukaisiksi.



KUVA 10. Eri ryhmien sienet voi erottaa toisistaan kärkitihentymien rakenteen perusteella. (SARI TIMONEN.)

2.2.3 RIHMAN IMEYTYMISVYÖHYKE

Rihman kärjen tyvellä on imeytymisvyöhyke, joka toimii tiiviissä yhteistyössä kärjen kanssa. Kärjestä erittyy hajottavia ja ravinteita liuottavia entsyymejä, jotka ennättävät vaikuttaa ympäristöönsä, ennen kuin imeytymisvyöhyke kasvaa niiden vaikutusalueelle. Monien yhdisteiden otto solun ulkopuolelta toimii protonipumpun voimalla (kuva 11). Protonipumput lisäävät solun ulkopuolista elektronegatiivisuutta 200–300 millivoltilla. Tämä tarkoittaa sitä, että solun ulkopuolinen ympäristö on solulimaa happamuu-deltaan tuhatkertainen (ero 3 pH-astetta). Esimerkiksi fosfaatit, aminohapot ja sokerit kuljetetaan tavallisesti solun sisälle protonimyötävirtaan toimivien kuljetusproteiinien eli PERMEAASIEN avulla, mikä ei kuluta energiaa. Näiden sienisoluille erityisen tärkeiden perusravinteiden ottamista varten sienillä on myös omia, aktiivisia ATP:tä käyttäviä kuljetusentsyymejä. Sisään otetut ravinteet lisäävät rihmaston osmoottista potentiaalia, mikä auttaa rihmaston vedenotossa. Yhdisteiden sisäänotto ja protonien pumppaaminen ulos vaatii runsaasti energiaa, joten rihman imeytymisvyöhykkeessä on oltava paljon mitokondrioita. Solulimassa on myös runsaasti vesikkeleitä ja jonkin verran pieniä vakuoleja.



KUVA 11. Protonipumppu (oranssi) käyttää ATP:n energiaa pumpatakseen protoneja ulos solusta. Monet kuljetusproteiinit, kuten glukoosisymportit (keltainen), käyttävät synty-nyttä protonigradienttia hyväkseen kuljettaessaan molekyyliä solun sisään. (SARI TIMONEN.)

2.2.4 RIHMAN VARASTOINTIVYÖHYKE

Sienet ovat tehokkaita ravinteiden varastoijia. Ne käyttävät tarkasti hyväkseen lihavat ajat ja rikkaat ravintolaikut. Varastointivyöhyke sijaitsee imeytymisvyöhykkeen takana. Sinne sienet varastoivat energiaa pääosin glykogeeninä ja lipideinä, tyypeä aminohappoina ja proteiineina sekä fosforia polyfosfaatteina. Polyfosfaatti on erityisen kätevä varastoaine, sillä sen sisältämä energia on helppokäyttöistä. Samalla varastoituu myös hyödyllisiä kationeja, kuten magnesiumia ja kaliumia, sillä ne neutraloivat negatiivisesti varautuneiden polyfosfaattimolekyylien sähköistä varausta. Varastointivyöhyke sisältää huomattavan paljon vakuoleja. Niissä säilytetään ravinteiden lisäksi hormoneja ja monenlaisia muita säätelymolekyylejä. Yhdisteet varastoidaan yleensä vakuoleihin osmoottisesti ja mahdollisimman pienivarauksina.

Varastointivyöhykkeeltä sieni kuljettaa aktiivisesti yhdisteitä sienirihmaston muihin osiin. Osa yhdisteistä kulkeutuu sytoplasmavirtauksen mukana ja osa kuljetusvesikkeleissä, mutta esimerkiksi polyfosfaattien arvellaan kulkevan putkimaisissa vakuoleissa aktiinisäikeistä koostuvien renkaiden eteenpäin puristelemina. Varastoinnin tehokkuuteen ja yhdisteiden jakelun täsmällisyyteen perustuu sienten kyky toimia hyvinä symbionteina kasveille sekä selviytyä niukalla ravinnolla epäsuotuisissa oloissa, kuten rihmaston kasvaessa ravinneköyhän alueen läpi.

2.2.5 RIHMAN VANHENEMISVYÖHYKE

Vanhenemisvyöhyke sijaitsee varastointivyöhykkeen takana. Vanhenemisvyöhykkeelle ovat tyypillisiä pigmentaatio ja kookkaat vakuolit. Rihmaston vanheneminen alkaa, kun kasvualustan ravinnevarat ehtyvät. Ekologiselta strategialtaan erilaiset tai erilaisiin tilanteisiin joutuneet sienet aktivoivat vanhenemisvyöhykkeen toisistaan poikkeavin tavoin. Samanlaisessa ja suotuisena jatkuvassa kasvuympäristössä sienet toimivat seuraavan kaavan mukaisesti: hyvän kasvualustan löytämisen jälkeen alusta asutetaan ja sen ravinteita hyödynnetään, mikä mahdollistaa lisäkasvun. Alkuperäiset rihmaston osat vanhenevat ja kuolevat paikallisesti siten, että uudet osat säilyvät nuorina. Näissä oloissa sieniyksilö voi periaatteessa elää ikuisesti. Ulostekasoihin tai muihin saarekkeina esiintyviin elinympäristöihin erikoistuneet sienet elävät puolestaan toisenlaisen kaavan mukaan: alustan löytämisen, kolonisaation ja hyödyntämisen jälkeen sieni itiöi ja levittää itiöitä uudelle paikalle. Tämän jälkeen sienirihmasto kuolee. Ajallisesti hetkellisessä ympäristössä (kuten maahan pudonneissa lehdissä) sienillä on hyvin samankaltainen strategia kuin saarekkeisissa elinympäristöissä, mutta itiöiden ei tarvitse etsiä uutta paikkaa vaan suotuisan ajan odottaminen kestonuodossa riittää. Paikallisesti tai ajallisesti epäjatkuvien ympäristöjen sienillä voi olla

soluissaan itsemurhageenejä, jotka tehostavat hajoamista. Tämän arvellaan varmistavan, että voimavarat riittävät itiöiden tuottamiseen.

2.3 RIHMASTOT JA RIHMASTORAKENTEET

Asko Hannukkala & Seppo Huhtinen

Useimmat sienet elävät rihmastoina. Kantasienten, kotelosienten, keräsienten ja itusienten kaaret sisältävät enimmäkseen rihmamaisina kasvavia sieniä. Kanta- ja kotelosienissä on myös pääosan elämästään yksisoluisina eläviä sieniä, ja niitä kutsutaan hiivoiksi (LUKU 9.1). Sellaisia sieniä, jotka viettävät osan elämästään rihmamaisina ja osan yksisoluisina kutsutaan KAKSIMUOTOISIKSI sieniksi (LUKU 9.1). Yksittäiset sienirihmat saattavat olla ohuita tai paisuneita, ja niissä voi olla erityisrakenteita, kuten SINKILÖITÄ. Yhdessä sienirihmat muodostavat mitä erilaisimpia rakenteita muutamien yhteenkietoutuneiden rihmojen muodostamista rihmastojärjenteistä itiöemiin, jotka sisältävät monenlaisia erikoissoluja. Rakenteellisesti monimutkaisimmat ja solutyypeiltään monimuotoisimmat rihmistorakenteet löytyvät suvullisista itiöemistä.



KUVA 12. Ruohoseitin (*Thanatephorus cucumeris*) haaroittuvaa rihmastoja. Uudet sivuhaarat lähtevät usein kasvamaan solujen väliseinän takaa. (ADRIAN STACEY.)

2.3.1 HAARAUTUMINEN

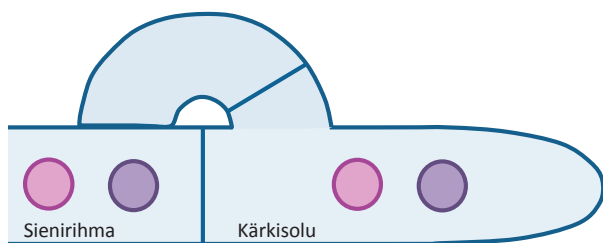
Sienirihmat voivat haarautua joko rihman kärjestä tai sivusta (KUVA 12) (Harris 2008). Haarautuminen on välttämätöntä kasvupaikan valtaamisessa, ravinteiden hankkimisessa ja sienten erityisrakenteiden muodostamisessa. Kärki haarautuu, kun KÄRKITIHENTYMÄ (LUKU 2.2.2) jakautuu ja sieni jatkaa kasvua kahteen suuntaan entisen yhden suunnan sijaan. Kärjen haaroittuminen pysäyttää rihmaston kärkikasvun, kunnes uudet kärkitihentymät ovat vakiintuneet.

Kärjen haaroittumista yleisempää on, että sivuseinään syntyy uusi haara. Haara syntyy yleensä niin kauas kärjen taakse, että kärjen kasvu ei häiriinny. Joillakin sienillä kärkisolun täytyy saavuttaa tietty koko, ennen kuin sivuhaaroja voi syntyä. Usein haara syntyy väliseinän taakse, mikä viittaisi siihen, että väliseinä auttaisi sivuhaaran syntymisessä. Onkin huomattu, että solukalvoon ja solun tukirankaan tarttuvat SEPTIINIT vaikuttavat väliseinien syntyyn sekä haarojen aloituskohtien säätelyyn muiden GTPAASIEN ja aktiinia säikeiksi polymerisoivien FORMIINIEN lisäksi. On myös mahdollista, että väliseinä hidastaa vesikkeleiden kulkua rihmassa sen verran, että niitä pääsee kasautumaan väliseinien taakse, mikä jo yksinään saattaa lisätä sivuhaaran synnyn mahdollisuutta. Uuden haaran kohdalle kasautuu aina vesikkeleitä. Ne sisältävät soluseinän hajotusentsyymejä, joilla valmista, jäykkää soluseinää löyhennetään tulevan haaran kohdalla. Lisäksi vesikkeleissä on uuden seinän rakentamiseen tarvittavia kokoojaentsyymejä ja rakennusaineita.

Ympäristöolot vaikuttavat haaroittumiseen voimakkaasti. Haarat kasvavat sitä tiheämmin mitä enemmän ympäristössä on houkuttelevia aineita, kuten ravinteita. Myös kasvien erittämät STRIGOLAKTONIT saavat sienirihmat haarottumaan. Monien kasvien ja sienten on todettu aiheuttavan rihmojen haaroittumista, mutta signaalimolekyyleistä ei olla varmoja. Rihmat haaroittuvat yleensä pois päin toisista rihmoista, sillä ne ovat jo kuluttaneet lähellään olleet houkuttelevat aineet. Lisäksi ne saattavat erittää itselleenkin epämieluisia aineita, kuten oksalaattia. Varsinaisista haaroittumista estävistä aineista ei kuitenkaan ole näyttöä. Tasaisissa koeoloissa voidaan havaita, että sienillä on erilaisia haarautumismalleja (Moore ym. 2005). Luonnossa ympäristön monimuotoisuus vaikeuttaa kuitenkin sienten tunnistamista pelkän haaromiskuvion perusteella.

2.3.2 SINKILÄT JA HAKASET

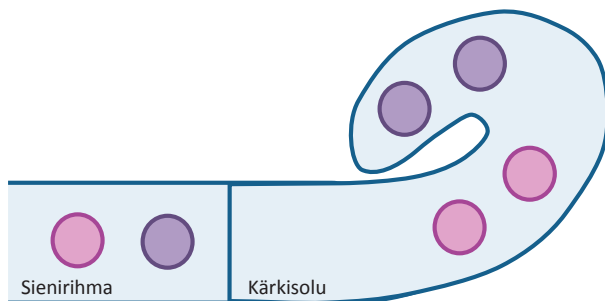
Vain kantasienet muodostavat varsinaisia sinkilöitä (KUVA 13). Laajan, jopa kilometrien mittaisen kaksitumaisen rihmaston kasvun on oltava tarkoin säädelyä. Kussakin solussa on kaksi erillisistä rihmastoista peräisin olevaa tumaa, jotka saattavat olla peräisin vuosikymmeniä sitten tapahtuneesta rihmojen yhtymisestä. Rihman kärjen kasvaessa uuden solun kaksitumaisuus



KUVA 13. Monet kantasienet huolehtivat sinkilöiden avulla siitä, että rihman soluissa on kaksi erilaista tumaa (puna- ja sinivioletti). (SARI TIMONEN.)

säilyy erityisten rakenteiden, sinkilöiden, ansiosta. Haploidien tumien jakautuessa rihmaan syntyy kaareva putki, joka mahdollistaa myös toisen tyttärtuman liikkumisen vanhaan kärkisoluun. Uuden väliseinän muodostuttua ja sinkilän kärjen sulaututtua taaempaan soluun kumpaankin soluun jää edelleen kaksi geneettisesti erilaista tumaa (TIETOLAATIKKO 2 LUVUSSA 5). Rihman edelleen kasvaessa sinkilät jäävät näkyviin väliseinien kohdalle. Sinkilöiden mahdollinen puuttuminen on melko tärkeä morfologinen tuntomerkki usealle kantasienisuvulle.

Myös kotelosienet voivat muodostaa sinkilämäisiä rakenteita. Ne säätelevät tumien liikettä samalla tavoin kuin kantasienet. Ne eivät kuitenkaan synny koko rihmatoon vaan hedelmöittyneiden (ASKOGEENISTEN) rihmojen kärkeen sille tasalle, johon syntyy sienin ITIÖLAVA. Näitä muodostumia kutsutaan hakasiksi (KUVA 14; KUVA 3 LUVUSSA 5). Kun hedelmöittyneet rihmat alkavat muodostaa itiökoteloidia, hakasilla on tärkeä merkitys tumien jakautumisessa ja kulkeutumisessa. Kun tumat yhtyvät nuoressa itiökotelossa, sen alla olevassa vanhassa hakasessa alkaa uusi jakautuminen ja näin syntyy perättäisten itiökoteloiden jonoja. Hakamuodostus on vallitseva ominaisuus



KUVA 14. Koukkupäiset hakasrakenteet ovat tyypillisiä kotelosienten hedelmöittyneille rihmoille. Hakasilla on kahta alkuperää olevia tumia (puna- ja sinivioletti). (SARI TIMONEN.)

kotelosienillä. Vasta viime vuosikymmeninä on todettu, että hakasten läsnäolo tai puuttuminen on tärkeä ja helpohko lajitason tuntoerkki.

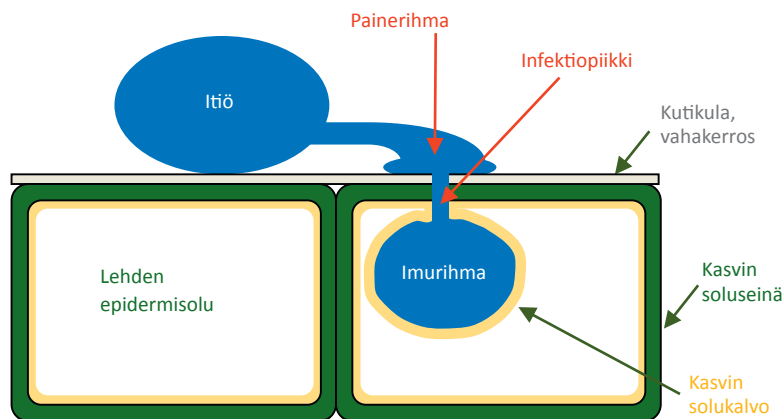
2.3.3 PILOTTIRIHMAT JA KOLONISOIVAT RIHMAT

Sienille on luonteenomaista, että ne kasvavat ravintolähteessään säteittäisesti melko säännöllisesti etenevänä rihmastona niin kauan kuin ravintoa on. Kun ravinto alkaa ehtyä, sienten täytyy löytää keinoja päästä uusiin ravintolähteisiin. Yksi tyypillinen tapa löytää uusi kohde on tuottaa valtavasti ilmavirtausten mukana leviäviä itiöitä, joista pieni osa sattumanvaraisesti osuu sopivaan kohteeseen. Elinympäristöissä, joissa ravintoa on lähietäisyydellä, monet lajit voivat myös muodostaa nopeakasvuisia pilottirihmoja löytääkseen seuraavan ravintokohteen. Pilottirihmat eivät useimmiten etene sattumanvaraisesti, vaan ne pystyvät erilaisten ravintolähteestä erittyvien haihtuvien yhdisteiden tai muiden eritteiden perusteella suuntaamaan kasvunsa potentiaalisesti hyvää ravintolähdettä kohti.

Kun pilottirihma on löytänyt sopivan uuden ravintolähteen, sienillä on monia erilaisia taktiikoita vallata ja asuttaa se. Tavallisesti pilottirihma alkaa haaroittua, ja moneen suuntaan kasvavat haaraumat varmistavat tehokkaan ravinteidenoton kohteesta. Jos ravintolähdettä peittää suojaava pintasolukko, sieni etsii suojakerroksesta heikkoja kohtia, joista varsinaiseen ravintoon voisi päästä käsiksi. Tällaisia kohtia voivat olla erilaiset haavat, kolhut ja kasvuhalkeamat, joissa ravintolähteen solukot ovat vaurioituneet. Nämä tarjoavat paitsi helpon pääsyn solukkoon myös rikkoutuneista soluista vapautuneita ravinteita sienien käyttöön. Monet sienet pystyvät lisäksi tuottamaan ravintolähteen suojasolukoita hajottavia entsyymejä, joiden avulla ne pääsevät nopeasti kohteeseensa. Toisaalta sienien saaliseliöt osaavat usein puolustautua näitä hyökkäyksiä vastaan tai väistää niitä.

2.3.4 PAINE- JA IMURIHMAT

Paine- ja imurihmat ovat kasvien loisille luonteenomaisia rakenteita, joiden avulla loiset valtaavat isäntäkasvin (kuva 15). Kun loissien itiö päättyy sopivan isäntäkasvin pinnalle, se kasvattaa lyhyen iturihman, jonka kärkeen erilaistuu kiinnittymiselin, PAINERIHMA. Se on yksinkertainen tyynymäinen solu, jonka tarkoitus on pitää sieni kiinni kasvissa ja kerätä painetta kasvin pinnan läpi työntymistä varten. Painerihman alapinnalle kehittyy ohut infektiopiikki, joka alkaa tunkeutua paineen avulla mekaanisesti kasvin pintakerroksen läpi. Monet sienet lisäävät tunkeutumistehoa tuottamalla kasvin pintaa liuottavia entsyymejä. Kun sieni on päässyt kasvisolukon sisään, se yleensä etenee soluväleissä ja alkaa kasvattaa solujen soluseinien läpi IMURIHMOJA. Imurihmat ovat usein monihaaraisia, ja niiden tarkoitus on ryöstää kasvin yhteyttämistuotteita sienien käyttöön. Imurihmoillaan ottaman



Kuva 15. Sienirihman muodostamia infektiarakenteita. (JARI VALKONEN.)

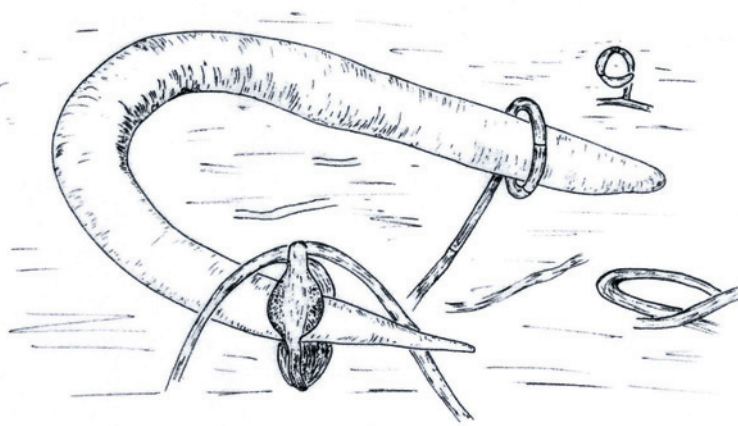
energian turvin sieni pystyy etenemään nopeasti kasvisolukon sisällä tai muodostamaan tiheitä kasvustoja kasvin pinnalla. Kasvien juuria infektoivat lajit usein hakeutuvat juurien pinnalle pilottirihman avulla ja kiinnittyvät juureen hieman monimutkaisimmilla rakenteilla kuin painerihma. Niitä kutsutaan infektiotyynyiksi tai infektiopatjoiksi.

2.3.5 PYYNTIRIHMAT

Typpi on elävälle luonnolle välttämätön alkuaine, jonka saatavuudesta käydään eliömaailmassa ankaraa kilpailua. Puumainen aines on erityisen typpiköyhä kasvuympäristö: hiilen ja typen suhde voi olla jopa 1000:1. Kun tuo hiilimäärä on vaikeasti hajotettavaa LIGNIINIÄ ja selluloosaa, on lisätyypen saanti tehokkaan kasvun elinehto. Useimmat lahottajat selviävät ilman lisäravintoa, mutta jotkut voivat lahotuksen lisäksi pyydystää lisäravinnokseen pieniä eliöitä. Saalistuksen kohteina ovat erityisesti sukkulamadot mutta myös rataseläimet, bakteerit, amebat ja hankajalkaiset. Sukkulamatoja voi esimerkiksi lahpuussa olla tuhatkunta sataa kuutiosenttimetriä kohden. Monessa muussa kasvualustassa tiheydet ovat huomattavasti suurempia, eikä siis olekaan ihme, että yli 150 sienilajin on jo todettu pyydystävän sukkulamatoja aktiivisesti. Kasvupaikkaansa rajoittuneet rihmastot käyttävät pyydystämiseen rihmoinhin syntyviä erityisiä mikroskooppisen pieniä pyyntirakenteita. Niitä kehittyi erityisesti, kun itiö itää rihmastoksi alustalla, jossa sukkulamatoja on runsaasti. Toisaalta sienten on myös todettu houkuttelevan saalista lähelle kemiallisesti. Pyyntirihmoja kasvattavia sieniä löytyy monista sienten kaarista. Eläinruoan pyydystämiskyky ja siihen tarvittavat rakenteet ovat ilmeisesti syntyneet evoluution kuluessa useampaan kertaan

eri muodoissa. Rihmojen lisäksi sienet käyttävät myös muita pyydystämistapoja. Tällaisia ovat vaikkapa tahmeat itiöt ja aktiivisesti metsästävät siimalliset parveilutiöt.

Sienillä on useita erilaisia tapoja käyttää pyyntirihmoja saalistukseen. Yksinkertaisimmillaan pyydystyslenkki rengastaa sukkulamadon sen luiker-taessa lenkin läpi. Rengastettu sukkulamato irrottaa lenkin jatkaessaan mat-kaansa, ja lenkistä kasvava rihmasto tunkeutuu sukkulamatoon käyttäen sen ravinnokseen. *Drechslerella*-suvussa lenkit puolestaan koostuvat kolmesta solusta (kuva 16), jotka supistuvat kosketuksesta nopeasti sisäänpäin ja van-gitsevat näin saaliin. Solujen paisuessa lisää sukkulamato murskautuu ja len-keistä kasvavat rihmat pääsevät helposti kasvamaan madon sisään. Tutun osterivinokkaan pyyntisolujen erittämä tahmea lima on lamaannuttavaa. Saalis halvautuu noin minuutissa ja rihmat saavat rauhassa aloittaa kasvunsa saaliiseen. Valtanyhäkän (*Peniophorella praetermissa*) rihmoihin kasva-via tammenterhomaisia ulokkeita (STEFANOKYSTIDEJÄ) pidettiin pitkään vain outoina soluina, jotka olivat käteviä tuntomerkkejä mutta joiden mer-kitys oli epäselvä. Nekin toimivat tahmaisina sukkulamatoypydyksinä, ja niitä löytyy myös useista muista suvun lajeista. Erityisen mielenkiintoinen sopeutuma eläinravinnon käyttöön on löydetty kangaslohisienestä (*Lac-caria bicolor*). Sen rihmasto kykenee erittämään halvaannuttavaa myrkyä, joka tehoaa hyppyhäntäisiin. Niistä saadun typen lohisieni ”vaihtaa” isäntä-puunsa kanssa helppoliukoisiin sokereihin. Jopa neljännes puun käyttämästä typestä saattaa olla peräisin sienien pyydystyskyvystä. Sienten typenhankinta ei kuitenkaan aina ole näin monimutkaista. Esimerkiksi viljelyherkkusieni

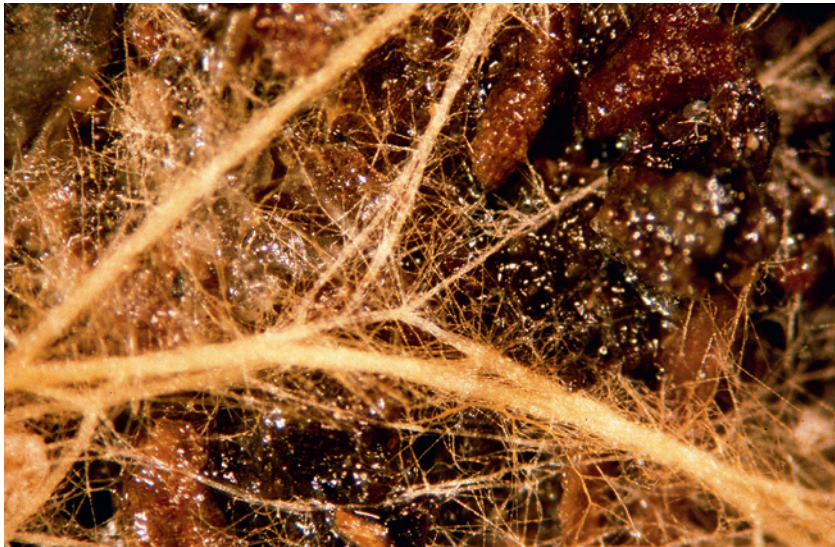


Kuva 16. Sukkulamato tarttuneena puulla kasvavan sienirihmaston pyyntilenkkeihin. (SEPPÖ HUHTINEN.)

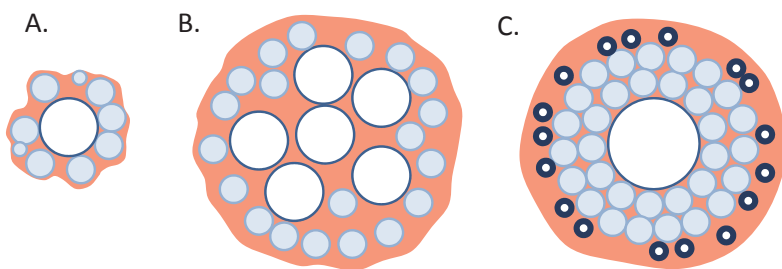
ottaa lähes kaiken tarvitsemansa typen kasvualustan bakteerikasvustoista. Näin tekee myös tuttu sinivalmuska sekä monisoluisien eliöiden pyydystämisenkin osaava osterivinokas.

2.3.6 RIIHMASTOJÄNTEET

RIHMASTOJÄNTEET (RITSOMORFIT) ovat sienirihmastoista yhteenkietoutuneita köysimäisiä rakenteita, jotka ovat erikoistuneet veden ja muiden yhdisteiden kuljetukseen. Ne myös takaavat sienelle mahdollisuuden levitä rihmastollisena vaiheena pitkiä matkoja sienien käyttöön sopimattomien alustojen yli (KUVA 17). Rihmastojänteissä on yleensä erilaistunut suojaava pintakerros ja aktiivisesti kasvava sisäosa (KUVA 18). Rihmastojänteissä voi myös olla keskellä onttoja putkia, jotka ovat erikoistuneet vedenkuljetukseen. Veden mukana sieni voi lisäksi kuljettaa ravinteita passiivisesti rihmastosta toiseen. Rihmastojänteiden avulla sienten hyvin erilaisissa oloissa elävät rihmastonosat voivat pitää yhteyttä toisiinsa, mikä optimoi veden, hiiliyhdisteiden ja ravinteiden saantia. Rihmastojänteitä löytyy hyvin helposti metsissä lahoavasta puuaineksesta kuoren alta tai sienijuurista maaperään lähtevinä säikeinä. Ne voivat olla jopa kymmenien metrien mittaisia verkostoja.



KUVA 17. Pulkkosienen (*Paxillus involutus*) eripaksuisia rihmastojänteitä (ritsomorfeja). (SARI TIMONEN.)



Kuva 18. Rihmastojänneiden poikkileikkauksia. Rihmastojänneiden rakenne vaihtelee A. ohuesta ja yksinkertaisesta B. paksumpaan ja C. pitkälle erilaistuneeseen. Keskellä sijaitsevat kuljetusontelot (valkoiset ympyrät) eivät sisällä solulimaa, eikä niissä ole väliseiniä. Keskusonteloita ympäröivät solut (vaaleansininen) ovat soluliman täyttämiä eläviä kuljetussoluja. Joissakin rihmastojänneissä on uloimpana vahvasti pigmentoituneita ja paksuseinäisiä suoja- ja tukisoluja. Rihmastojänneen soluja ympäröi erilaisista polysakkarideista ja proteiineista koostuva aines (vaaleanpunainen), jonka uloimmassa kerroksessa on usein vettähykiviä hydrofobiineja suojaamassa rihmastojännettä. (SARI TIMONEN.)

2.3.7 RIHMASTOPAHKAT

RIHMASTOPAHKA eli SKLEROOTIO on tiivis yhteenkasvaneiden sienirihmojen muodostama ravintovarasto ja lepoaste, jonka tarkoitus on pitää sieni hengissä vaikeiden kasvuolojen yli, esimerkiksi talvi tai kuivuusjaksot (kuva 19). Rihmastopahkat voivat olla myös verraten löyhiä rihmastokasaumia, joilla ei ole säännöllistä muotoa. Rihmastopahkojen koko, muoto ja hienorakenne vaihtelevat suuresti sienilajista toiseen.

Pahkasienten (*Sclerotinia*) pahkat ovat muodoltaan epäsäännöllisiä, yleensä pinnaltaan ruskeita tai mustia (kuva 19). Niissä on selkeästi erilaistunut kova kuorikerros ja rakenteeltaan kuorta löyhempi vaalea sisusta. Pahkojen läpimitta voi vaihdella 2–3 millimetristä 2–3 senttimetriin. Vapaasti kasvaessaan pahkoista tulee soikeita. Usein ne muodostuvat kasvisolukon pinnalla tai sisällä, jolloin kasvutila säätelee pahkojen muodon. Pahkasienten pahkat ovat melko pitkäikäisiä. Tyypillisesti ne voivat säilyä maassa tai kasvijätteissä lepotilassa 4–7 vuotta. Itäessään ne useimmiten kasvattavat jalallisen kotelomaljan. Tuotetut itiöt voivat levitä ilmavirtausten mukana jopa kymmenien kilometrien päähän syntypaikastaan ja päätyä hyvällä onnella sopivaan ravintolähteeseen.

Harmaahomeen (*Botrytis cinerea*) ja muiden suvun lajien pahkat muodostuvat ravintolähteen pinnalla, ja ne ovat yleensä litteäköjiä. Pahkasienet ja harmaahomeet käyttävät hyödyksi samoja ravintolähteitä, mutta ne on helppo erottaa toisistaan pahkojen perusteella: halkaistu pahkasienen pahka on sisältä valkoinen, harmaahomeiden pahka on tasaisen ruskehtava.

KUVA 19. Vasemmalla torajyväsienen (*Claviceps purpurea*) mustia pahkoja kastikan tähkällä. Oikealla vuokonpahka-pikarin syvällä maassa sijaitseva pahka, josta pitkäjalkaiset kotelomaljat nousevat keväällä valkovuokkokasvustoon. (MIKAEL KUKKONEN.)



Harmaahomeiden rihmastopahkat säilyvät yleensä 1–2 vuotta. Itäessään ne tuottavat runsaasti rihmastoa ja kuromaitiöitä pahkojen pinnalla. Torajyväsieni (*Claviceps purpurea*) hyväksikäyttää rihmastopahkojen muodostamisessa heinäkasvien kukintoja. Tartunnan saaneista siemenaiheista kehittyikin siemenen sijaan torajyvä. Torajyvän sisus on tiivistä sienirihmastoa, mutta suojaava pintakerros on kasvin tuottamaa solukkoa. Maahan varisheet torajyväät säilyvät hengissä 1–2 vuotta. Itäessään ne tuottavat nuppi-neulamaisen muutaman millimetrin korkuisen itiöemän, jonka nuppiosassa muodostuvat sientä ilman välityksellä levittävät koteloitiöt.

Thanatephorus cucumeris, joka tunnetaan paremmin suvuttoman muodon nimellä *Rhizoctonia solani*, muodostaa ruskeita epämuotoisia pahkoja yleensä kasvien maanalaisiin osiin. Niitä löytää helposti kaupassa myytävän ruokaperunan pinnalta. *Rhizoctonia*-lajien rihmastopahkat tuottavat itäessään erittäin nopeakasvuista rihmastoa, joka voi levittää sienin hyvin nopeasti laajoille alueille maassa. Kuromaitiöitä tällä lajilla ei ole.

Sipulinpahkamädän aiheuttaja (*Stromatinia cepivora*) muodostaa hyvin pieniä säännöllisen pyöreitä kivikovia pahkoja, jotka ovat pikimustia ja

halkaisijaltaan noin 1 mm. Ne voivat säilyä lepotilassa maassa jopa 10–15 vuotta. Sipulikasvien juurieritteet herättävät pahkat, ja pilottirihmat löytävät nopeasti tiensä lähes puolustuskyvyttömiin juurien kärkikasvupisteisiin.

Jotkut sienet tuottavat myös alle millimetrin kokoisia, hädin tuskin silminnäkyviä rihmastopahkoja, joita kutsutaan МИКРОПАХКОИКСИ. Niiden biologinen tarkoitus on sama kuin isokokoisilla rihmastopahkoillakin eli säilyttää laji epäsuotuisten olojen yli. Lisäksi ne pystyvät leviämään pitkiä matkoja esimerkiksi autonrenkaisiin, eläinten raajoihin tai ihmisten kengänpohjiin tarttuneen maa-aineksen mukana.

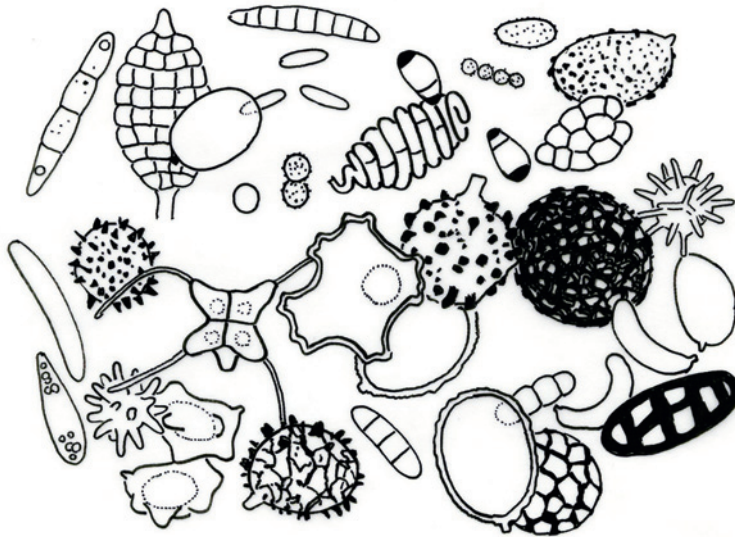
2.3.8 ITIÖEMÄT JA ITIÖT

Monessa sieniryhmässä ITIÖEMÄT ovat ihmiselle näkyvin merkki sienten läsnäolosta. Tämä voi johtaa väärään käsitykseen sienten toiminnasta, sillä koko sieniyhteisön elinehto on useimmiten rihmastojen voimakas vaikutus toisiinsa, ympäristöönsä ja isäntakasveihinsa. Itiöemät sen sijaan kehittyvät rihmastosta vain levittämään lajin itiöitä. Ne eivät siis ole sieniyksilöitä vaan vain rihmaston osia. Yleensä itiöemät ovat nopeakasvuisia ja myös pilaantuvat nopeasti, ääriesimerkkinä vaikkapa eräiden mustesienten itiöemät, jotka nousevat yöllä ja ovat aamulla jo hävinneet. Tässä on suuri ero esimerkiksi vuosisatoja vanhaan rihmastoon, joka jatkaa metsämaassa kasvuaan hehtaarien kokoisena. On tosin olemassa myös pitkäikäisiä itiöemiä. Esimerkiksi lepänarinakäävällä (*Phellinus alni*) on todennettu Suomessa yli 50-vuotias itiöemä (kuva 20) (Niemelä 2005).



Kuva 20. Lepänarinakäävän (*Phellinus alni*) noin 52-vuotias itiöemä. (TUOMO NIEMELÄ.)

Sienten itiöiden perusrakenne on periaatteessa yksinkertainen. Perusmuoto on useissa ryhmissä ellipsoidi. Ilmalevintäiset itiöt ovat yleensä pieniä, ja valtaosalla lajeista itiökoko on noin 10 µm. Itiöt ovat harvoin täysin symmetrisiä. Niissä on muototuntomerkkien ohella monia muitakin lajitai sukutyypillisiä piirteitä, esimerkiksi värjäytyminen eri reagensseilla tai kärkeen sijoittuva ITUHUOKONEN, josta uusi sienirihmasto aloittaa kasvunsa. Erityyppiset pintakuviointit ovat sieni-itiöissä yleisiä. Ne vaihtelevat hennon pistemäisistä nystyistä selvästi erottuviin harjuihin ja piikkeihin (KUVA 21). Myös itiön soluseinien väri on usein hyvä sukutason tuntomerkki. Itiöt ovat sienten luokittelussa ja tunnistamisessa yksi keskeisimmistä morfologisista tuntomerkeistä.



KUVA 21. Sieni-itiöiden muotokirjoa (piirroksot eivät samassa mittakaavassa). (SEPPÖ HUHTINEN.)

2.3.8.1 Itiöiden ja itiöemien muodostus

Itiöt syntyvät joko suvullisesti tai suvuttomasti. Suvullisen lisääntymisen etuna on geeniperimän uudelleenjärjestäytyminen (REKOMBINAATIO) mutta haittana on itiötuoton hitaus. Suvullista lisääntymistä esiintyy lähes kaikissa sienten kaarissa. On kuitenkin sieniryhmiä, kuten keräsienet, jossa suvullista lisääntymistä ei ole toistaiseksi tavattu. Myös kotelosienten kaarissa on monia sieniä, jotka eivät tiittävästi muodosta suvullisia itiöitä, koska ne ovat evoluution kuluessa menettäneet kykynsä niiden muodostamiseen. Kotelosienten suvuttomille kuromaitiöille on tyypillistä nopea kehittyminen

ja erittäin suuri määrä. Sama luonnehtii Mucoromycotina-alakaaren suvutonta lisääntymistä, jossa esimerkiksi Mucorales-lahkon lajien pitkävartiseen, pallomaiseen ITIÖPESÄKKEESEEN syntyy suuri määrä PESÄKEITIÖITÄ. Suvuttomia itiöitä syntyy kaikissa sienten kaarissa. Kuromaitiöitä tuottavat solut ovat yksinkertaisimmillaan erilaistumattomia solujonoja, jotka voivat pilkkoutua ja toimia leviäiminä. Kuromaitiöitä voi vapautua myös yksinkertaisten, ruukkumaisten solujen kärjestä, tai niitä syntyy hyvinkin erilais-tuneissa, puumaisesti haarautuneissa KUROMANKANNATTIMISSA. Sienen suvuttomat vaiheet voivat joskus muodostaa alkeellisia, suvuttomia kuromaitiöitä sisältäviä itiöemiä, KUROMAPULLOJA, mutta yleensä itiöemissä syntyy lajin suvullisia itiöitä. Suvuttomasti syntyvät myös KÄTKÖITIÖT. Kätköitiöt ovat sienirihmaston tai kuromaitiön solua kookkaampia, paksuseinäisiä, pul-listuneita soluja. Niitä syntyy useissa sieniryhmissä, ja ne toimivat sienen pit-käkestoisina lepovaiheina.

Suvulliset itiöt syntyvät itiöemien ITIÖLAVASSA. Itiölavat ovat itiöemän erilaistuneimpia mikroskooppisia rakenteita. Evoluutiiviset ratkaisut itiöla-van laajentamiseen, kosteana pitämiseen ja suojaamiseen ovat moninaiset. Kotelosienillä itiölayan muodostavat rinnakkain ja samaan tasoon kasvavat ITIÖKOTELOT, joista jokaisen sisällä kypsyy tavallisesti kahdeksan KOTELO-ITTIÖTÄ. Itiökoteloita ympäröivät LISÄRIHMAT, jotka voivat liittyä itiölayan herkkään veden ja osmoosin säätelyyn. Lisärihmoissa on jonkin verran muo-tovaihtelua, jota voidaan käyttää hyväksi sienten tunnistamisessa.

Kantasienillä itiölava sijaitsee erityisissä rakenteissa, joiden avulla sieni moninkertaistaa itiöitä tuottavan pinta-alan. Helttasienillä lakin alapinnalla on kymmeniä suoria, veitsenterämäisiä heltoja, joiden sivupintoja itiölava peittää (KUVA 22A). Tateilla ja orakkailla sopeutuma on samantapainen. Edel-lisillä itiölava peittää putkimaisten pillien sisäpintaa ja jälkimmäisillä piikki-mäisten ORIEN ulkopintaa (KUVAT 22C-D). Vahveroilla itiölavat kiinnittyvät lakin alla oleviin harjanteisiin (KUVA 22D). Itiölava koostuu rinnakkain saman-suuntaisesti ja samaan tasoon kasvavista nuijamaisista ITIÖKANNOISTA (KUVA 23). Kunkin kärkeen kasvaa yleensä neljä ITIÖPERÄÄ, joiden kärkiin KANTAITIÖT syntyvät. Lisäksi itiölavassa voi sijaita muodoltaan, kooltaan tai kemiallisilta ominaisuuksiltaan erilaistuneita soluja, joita kutsutaan KYS-TIDEIKSI (KUVA 24). Ne eivät tuota itiöitä, eikä niiden merkitystä tunneta. Muodoiltaan hyvin vaihtelevina kystidit ovat kuitenkin ensiarvoisen käyttö-kelpoisia sienten luokittelussa ja tunnistamisessa.

Useimmiten sienen itiöemän ulkopinta erilaistuu maltoa tiiviimmäksi, eli rihmat voivat kasvaa yhdensuuntaisina ja pinnanmyötäisinä tai ne kasvat-tavat soluseinänsä yhteen ja muodostavat solukkomaista rakennetta, VALE-SOLUKKOA. Esimerkiksi Agaricomycotina-kaaren sienten jalan ja lakin pinnat tai kotelosienten KOTELOMALJAN ulkopinta ovat tällaisia (KUVA 25).

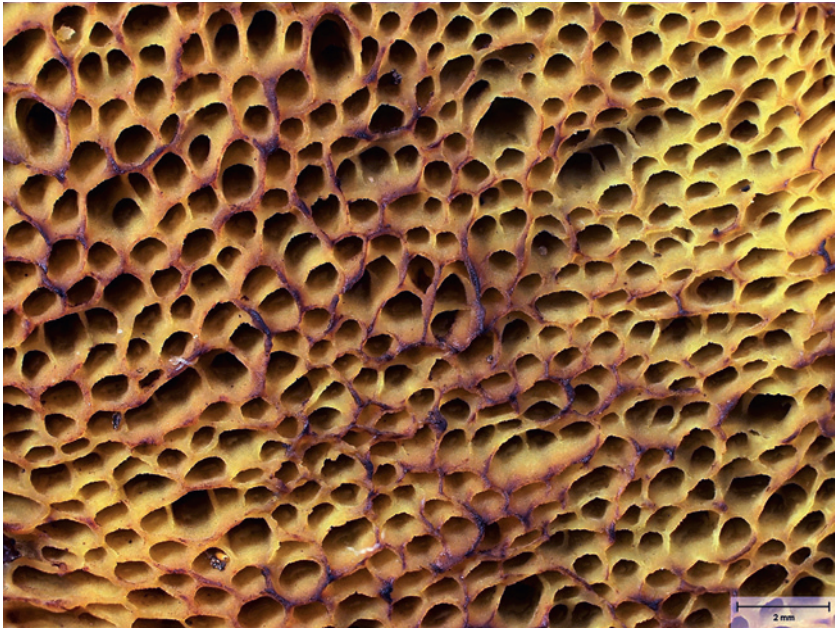


A.



B.

KUVA 22. Kantasienten itiölavatyyppejä. A. haaparouskun (*Lactarius trivialis*) heltat, B. vaaleaorakkaan (*Hydnum repandum*) piikit, C. samettitatin (*Xerocomus subtomentosus*) pillit ja D. keltavahveron (*Cantharellus cibarius*) harjut. (MIKAEL KUKKONEN.)

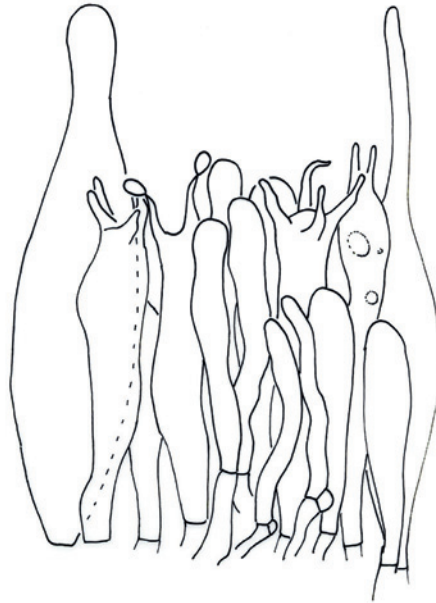


C.



D.

KUVA 23. Yksityiskohta kantasienen itiölavasta, joka koostuu pääosin nuorista ja jo itiötuoton aloittaneista itiökannoista. Kummassakin reunassa muodoltaan ja kooltaan muusta rakenteesta poikkeavia kystidejä. (SEPPÖ HUHTINEN.)



KUVA 24. Erityyppisiä kantasienten kystidejä. (SEPPÖ HUHTINEN.)



Yksinkertaisimmat varsinaiset itiöemät ovat pieniä ja rakenteeltaan vain muutaman solukerroksen paksuisia suvuttomia kuromapulloja.

Kotelosienillä mallon rakenne voi olla monikerroksinen ja itiöemän ulkopintaa voivat peittää mitä moninaisimmat karvat. Suurimmalla osalla lajeista itiölava sijaitsee maljamaisen itiöemän avoimella yläpinnalla kotelomaljoissa (KUVAT 25 JA 26) tai pullomaisen itiöemän pohjalla KOTELOPULLOISSA (KUVA 27). Edellisessä tyypissä etuna on, että itiöt voidaan vapauttaa esteettä

KUVA 25. Oikealla yläkuvassa Pezizomycetes-luokan tyypillisiä kotelomaljoja (*Peziza retrocurvata*). (SEPPÖ HUHTINEN.)

KUVA 26. Oikealla alakuvassa Leotiomycetes-luokan tyypillisiä, yleensä pienikokoisia kotelomaljoja (*Dematiocypha richonis*). (NELLY LLERENA.)



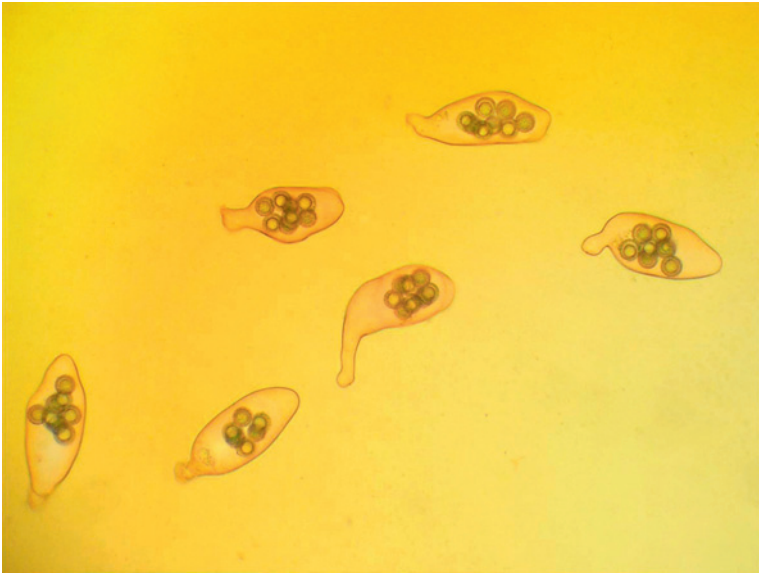


KUVA 27. A. Sordariomycetes-luokan yksittäisiä, usein pienikokoisia kotelopulloja. Tällä lajilla (*Klusterskya acuum*) poikkeavana piirteenä on huomattavan pitkä kärkiosa. (MIKAEL KUKKONEN.)

B. Tämä yleinen, kaarevakarvainen laji (*Epibryon plagiochilae*) kasvat-
taa alle 0,1 mm:n kokoiset kotelo-
pullonsa vain kastesammalten
(*Plagiochila*) lehduille. (NEIL BELL.)



ja suurin joukoin, kun taas pullomaisen itiöemän suuaukosta tällainen mas-
savapautus ei onnistu. Usein maljamainen itiöemä sulkeutuu kuivalla säällä,
mikä takaa itiötuotannon jatkumisen. Vedenhukkaa vähentävät myös ulko-
pinnan ja maljan reunan karvat. Maljamaiset itiöemät ovat kuitenkin herkkiä
kuivumiselle ja ovatkin usein pullomaisia itiöemiä lyhytaikaisempia. Kotelo-
pulloja muodostavilla suvuilla puumaisen kovat, sulkeutuneemmat itiöemät
kestävät hyvin kuivuutta, ja ne ovatkin valloittaneet onnistuneesti monet
kuivemmat kasvupaikat, kuten kuivat oksat, kaarnan tai vaikkapa eläinten
papanat.



KUVA 28. Pezizomycetes-luokan tyyppillisiä itiökoteloita. Kuvassa on Suomestakin hiljattain löytyneiden, maanalaisia itiöemiä muodostavien kuopsukoiden (*Pachyphloeus*) askuksia. (SEPPÖ HUHTINEN.)

Kussakin kotelomaljassa ja -pulloissa on tavallisesti 8 suvullista itiötä, jotka sijaitsevat sylinterimäisissä ITIÖKOTELOISSA (KUVA 28). Perusmuotoisesta maljasta on toki variaatioita. Tutulla korvasienellä itiölava on poi-
muuntunut aivomaisesti ja muodostaa itiöemän ulkopinnan, kun taas maljan alapinta on kääntynyt kokonaan itiöemän sisäpuolelle. Maakielillä itiölava peittää koko lapamaisen kärkiosan ja vain jalkamainen osa on vailla itiölavaa. Monet kotelopulloja muodostavat suvut kasvattavat itiöemänsä ALUSTAPAHKAAN. Nämä ovat tyyppillisesti ALUSTANMYÖTÄISIÄ ja usein levymäisiä. Niihin uponneista yksittäisistä itiöemistä näkyvät vain pullojen suuaukot. Kun alustapahka on jalallinen, kuten haarasarvisienellä (*Xylaria hypoxylon*) tai liuskapieluksella (*Hypocreopsis lichenoides*) (KUVA 29), se muistuttaa erehdyttävästi itiöemää, vaikka saattaakin sisältää satoja yksittäisiä itiöemiä. Valtaosalla jäkälistä sieniosakas kuuluu kotelosieniin. Myös jäkälissä kotelopullot ovat yleensä huomaamattomia ja uponneet sekovarteen. Jäkälien kotelomaljat sen sijaan ovat yleensä hyvin näkyviä. Ne voivat olla täysin jäkälöitymättömien sukulaistensa kaltaisia, mutta usein ne eroavat paksun, sekovarsimaisen, leväsoluja sisältävän reunuksensa tai tyynymäisen muotonsa ansiosta.



KUVA 29. Liuskapielus (*Hypocreopsis lichenoides*) on esimerkki lajista, jossa yksittäiset kotelopullot sijaitsevat uponneina yhtenäisen alustapahkan ylimpään kerrokseen. Vain niiden suuaukot näkyvät pahkan pinnalla mustina pisteinä. (GUY MARSON.)

Kantasienet tekevät hyvin monennäköisiä itiöemiä. Niiden hienorakenne ei kuitenkaan ole yleensä kovin monimutkainen. Joissakin ryhmissä (esimerkiksi orvakat) suurikin itiöemä koostuu pelkästä itiölavasta ja sen alla tai reunoissa sijaitsevasta vähäisestä rihmastosta. Toisaalta jopa suuret ja näyttävät kantasienten itiöemät koostuvat valtaosaltaan vain yhteen punoutuneista, erilaistumattomista rihmoista. Tyypillinen esimerkki tästä on herkkutatin malto; mikroskooppisesti tarkasteltuna se on vain kolmiulotteisesti ja sekaisesti punoutunutta, ohutseinäistä rihmaa. Mallon rihmat ovat joissakin ryhmissä jonkin verran erilaistuneita. Esimerkiksi kääpien puumainen kovuus tai sitkeä malto johtuu erityisistä paksuseinäisistä, haarautumattomista tuki-rihmoista. Niiden ympärille voi olla punoutuneina haaraisia SIDOSRIHMOJA. Rouskujen ja haperoiden (lahko Russulales) erillinen asema Agaricomycetes-luokassa ilmenee mallon PALLOSOLURYhmissä: juuri tästä syystä näillä

KUVA 30. Tyypillisimmät kärpäsienen tuntomerkit löytyvät myös Suomessa harvinaisesta rikkikärpäsienestä (*Amanita franchetii*). (JUKKA VAURAS.)



kahdella suvulla malto on juustomaisesti lohkeavaa eikä säikeistä, kuten muissa Agaricomycetes-luokan suvuissa. Rouskujen mallosta löytyy lisäksi erilaistuneita MAITIAISRIHMOJA, joiden rikkoutuminen sientä vioitettaessa on antanut jo varhain aiheen kutsua rouskuja ”maitosieniksi”.

Tutuin kantasienten itiöemämuoto on ehkä kärpäsienellä (KUVA 30). Nuori, vielä miltei täysin maassa oleva itiöemä on kokonaan ulkosuojuksen peittävä. Nuoria heltoja peittää vielä tässä vaiheessa SISÄSUOJUS. Täysikasvuissa itiöemässä nähdään perusosien eli lakin, jalan ja helttojen lisäksi repeytyneestä ulkosuojuksesta syntyneet lakin valkoiset pilkut ja jalan tyven SUOMUKIEHKURAT. Jalan yläosaan on sisäsuojuksen repeytyessä muodostunut rengas. Toisilla lajeilla jalan tyvelle syntyy kiehkuroiden sijasta väljä TUPPI. Rengas ei ole ainoa sisäsuojuksesta syntyvä rakennepiirre. Esimerkiksi seitikeillä helttoja peittävä suojus on nimensä mukainen, sillä sen repeytyessä jalkaan jää useimmilla lajeilla vain heikosti erottuva SEITIVYÖ (KUVA 31A). Toisilla lajeilla koko jalka voi olla ulkosuojuksesta syntyneiden seitivöiden kirjavoima (KUVA 31B). Suojuksista itiöemiin syntyvät rakenteet ovat lakkisienissä hyviä tuntomerkkejä, sillä läheskään kaikilla suvuilla niitä ei ole. Lakillisten sienten tyypillisen muodon ohella kantasienistä löytyy monimuotoinen kirjo itiöemätyyppejä. Sitkeä- tai kovamaltoisiin kääpiin ja kääväkkäisiin lukeutuu monia tuttuja lajeja. Käävillä itiöemätyypit vaihtelevat kokonaan alustanmyötäisistä kavio- tai kiilamaisiin tai kynsi- ja munuaismaisiin (LUKU 8.1). Myös käävissä on jalallisia lajeja, kuten lampaankäpä. Kääväkkäissä itiöemät voivat olla haarakasmaisia, nuijamaisia, orakasmaisia tai suppilomaisia, kuten mustatorvisieni tai suppilovahvero. Suurin muotovaihtelu löytyy kuitenkin kupusienistä: ne vaihtelevat yksinkertaisista, maanalaisista ja pallomaisista itiöemistä mielikuvituksellisen muotoisiin maatahtiin tai lintuhäkkimäisiin, trooppisiin haisusienen sukulaisiin (KUVA 32).



KUVA 31. A. Mesinuppiseitikin (*Cortinarius multififormis*) nuorena itiöemässä seittimäinen suojus on vielä paikallaan, mutta laakeampilakkisessa itiöemässä se näkyy enää jalan yläosassa epäselvästi seittivöynä. (SEPPÖ HUHTINEN.)

B. Suippumyrkkyseitillä (*Cortinarius rubellus*) jalka on tyypillisesti keltaisten suojusvöiden kirjavoima. (JUKKA VAURAS.)



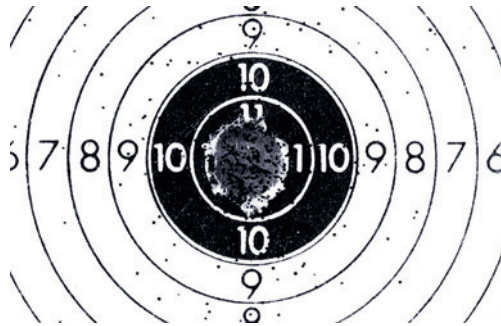


Kuva 32. Haisusienen (*Phallus impudicus*) itiöemän kärkiosan kauas haiseva itiömassa houkuttelee kärpäset levittämään itiöitä. (SEPPÖ HUHTINEN.)

2.3.8.2 Itiöiden vapautus

Valtaosalla sienistä itiöiden muodostus on tärkein leviämisen muoto. Pelkkä rihmaston kasvu ei useinkaan ratkaise sienen perusongelmaa, kun kasvualustasta (esimerkiksi puunrunko) loppuu ravinto tai kilpailukyvyltään heikon rihmaston alueelle ilmestyy aggressiivisempi laji. Helposti pitkälle siirtyviä itiöitä harvinaisempia ratkaisuja ovat rihmankappaleet, jopa kokonaiset itiöemät tai esimerkiksi jäkälän SEKOVARREN murut. Sienillä on monenlaisia sopeutumia kypsien itiöiden vapauttamiseen, ja itiöitä vapautetaan sekä aktiivisesti että passiivisesti.

Aktiivisessa itiöiden vapauttamisessa käytetään usein hyväksi vettä. Ilmiöstä hyvä esimerkki on sinkohome (*Pilobolus*) (KUVA 8 LUVUSSA 1), joka ampuu itiöitä sisältävän pesäkkeen pesäkekannattimessa syntyvän nestepisaran paineen avulla. Vain 5 mm:n korkuinen itiöemä voi singota suhteellisen raskaan pesäkkeen liki kahden metrin päähän, mikä on noin 400-kertainen matka verrattuna itiöemän pituuteen. Sinkohome ampuu itiöpesäkkeen tarkasti valoa kohti nopeudella, joka on jopa 0,8 m/s (KUVA 33). Vielä nopeampi ampuja on *Ascobolus immersus*, jonka itiön lentonopeus on 25 m/s. Tarkka ja pitkälle suuntautuva itiöiden ampuminen auttaa näitä eläinten jätöksissä eläviä sieniä levittäytymään tehokkaasti uusiin ravintokohteisiin. Kotelosienillä yksittäisten ITIÖKOTELOIDEN sisälle voi syntyä osmoottista painetta. Tästä syntyvä sinkoamisvoima auttaa yksittäiset kevyet itiöt ylittämään maan lähellä olevan heikkojen ilmavirtausten kerroksen ja saattamaan itiöt voimakkaampien ilmavirtojen kuljetettaviksi. Itiöiden kypsyttyä usein pienikin ilmanpaineen muutos saa tuhannet itiökotelot räjähtämään samanaikaisesti, ja isommissa kotelosienissä tämä näkyy harmahtavana, senttien korkuisena itiöpilvenä ITIÖLAVAN yllä.



KUVA 33. Sinkohomeen (*Pilobolus*) pesäkkeenkannattajat pystyvät fototropismien avulla hämmästyttävään ampumatarkkuuteen: kotimaisissa kokeissa kuuden sentin matkalta 68 % osumista sijaitsi ilmakiväärataulun numeroissa 10–12! Maalitaulun rei'itetyn keskiön leveys on 1 cm. (SEPPÖ HUHTINEN.)

Kantasienten tyypilliset jalalliset itiöemät nousevat selvästi maanpinnan yläpuolelle. Niiden itiölavassa syntyvien suvullisten itiöiden irtoamismekanismi on melko monimutkainen. ITIÖKANNAN kärkeen ja itiön pintaan kehittyvät nestepinnat sisältävät sokereita, jotka reagoivat nopeasti ilmankosteuden kasvamiseen. Vesihöyryn imeytyminen näihin pintoihin saa aikaan nopean turpoamisen, jolloin nestepinnat koskettavat toisiaan ja näin pintojen reagoidessa toisiinsa syntyvät irtoamiseen tarvittavat voimat. Kantasienillä nämä voimat ovat huomattavasti pienempiä kuin kotelosienillä ja itiöt lennähtävät maksimissaan vain noin 200 mikrometrin päähän. Tämä on kuitenkin riittävä etäisyys, jotta itiöt vajoavat heltastosta ilmapirtausten kuljettaviksi. Tämä edellyttää, että heltasto tai pillistö on aina tarkalleen pystysuorassa, mikä on helposti havaittavissa tarkasteltaessa esimerkiksi mitä tahansa lakkisieniryhmää tai kääpien itiöemiä luonnossa. Kantasienten itiöt ovat tyypillisesti välineinättömiä ja epäsymmetrisiä. Itiön tyvessä on nähtävissä pienenä ulokkeena entinen kiinnittymiskohta itiökantaan.

Passiivinen itiöiden vapauttaminen on tyypillistä esimerkiksi kupusienille, suvuttomasti lisääntyville lajeille sekä ruoste- ja härmäsienille. Suurikokoisista sienistä juuri kupusienet ovat niitä, joiden itiöitä sade ja tuuli levittävät. Nurmimaamunan (*Bovista nigrescens*) kypsät, pallomaiset itiöemät menettävät nopeasti valkoisen ulkokuorensa ja pyörivät kuivuttuaan tuulen mukana avoimilla kasvupaikoillaan itiöitä levittäen (KUVA 34). Tuhkeloiden (*Lycoperdon*) itiöemiin repeytyy pieni kärkiaukko, josta pöllähtää itiöpilviä sadepisaroiden osuessa itiöemään (KUVA 35). Niiden itiömassan seassa on erityisiä elastisia JOUSTINRIHMOJA, jotka palauttavat ulkokuoren



KUVA 34. Nurmimaamunan (*Bovista nigrescens*) ulkopinta on tässä vielä ehjä ja itiöemä alustaansa kiinnittynyt. (SEPPÖ HUHTINEN.)



KUVA 35. Piikituhkelon (*Lycoperdon echinatum*) ulkopinta on voimakaspiikkinen, mutta vanhemmassa itiöemässä paljastuu ohut, sisempi kerros, jonka lakiaukosta sadepisarot pölyttävät itiöpilviä. (SEPPÖ HUHTINEN.)

kimmoisaksi odottamaan seuraavaa pisaraa. Vanhan ja väärän uskomuksen mukaan tämä itiöpilvi aiheuttaisi ihmisen sokeutumisen. Kuukusilla (*Calvatia*) sen sijaan koko itiöemän laki repeytyy, jolloin tuuli tyhjentää kuukausien kuluessa lakiosan itiömassasta.

2.3.8.3 Itiöiden leviäminen

Useimmiten sienten itiöt leviävät ilmavirtausten avulla. Tässä menetelmässä etuna on leviäminen kauas mutta haittapuolena itiön keveys ja siten vähäinen ravintomäärä. Niinpä syksyisen ilmakeuutiometrin sisältämästä yli sadastatuhannesta itiöstä vain muutama itää rihmastoksi. Yleensä tämä vaatii laskeutumisen alle neliömillimetrin kokoiselle, erityisen otolliselle alustalle sekä selviytymisen laiduntavasta pieneliöstöstä ja naapuririhmastojen kilpailusta. Niinpä sienille on kehittynyt monia ratkaisuja suurentaa itiöitä tuottavaa pintaa, esimerkkeinä itiöemät. Tuloksena on suunnaton itiötuotanto, joka kompensoi itiön vaatimattomia onnistumisen mahdollisuuksia. Itiöiden muoto ja pintakuviointi vaikuttavat leijuntaominaisuuksiin ja siten lajin leviämismahdollisuuksiin. Tavalliset herkkusienet voivat tuottaa yli 40 miljoonaa itiötä tunnissa. Suomumustesienen (*Coprinus comatus*) yhden itiöemän kokonaisitiötuotoksi on arvioitu viisi miljardia itiötä. Suuri itiömäärä

ja pieni itiökoko ovat itiöiden haitallisuuden perussyitä. Pienetkin ilmavirtaukset esimerkiksi rakennuksissa riittävät kuljettamaan suuret itiömäärät kaikkialle ja aiheuttamaan pahimmillaan voimakasta altistumista. Kasvitau-teja aiheuttavilla sienillä on erityisen runsas itiötuotto, ja näin ilmavirtauk-set levittävät tauteja tehokkaasti. Esimerkiksi kuusen-suopursunruosteen aiheuttama (*Chrysomyxa ledi*) runsas epidemia voi näkyä vesistöissä keltaisina itiölautoina siitepölylautojen tavoin. Monet uudet härmäsienilajit ovat nopeasti ja tehokkaasti levittäytyneet isäntäkasvinsa koko esiintymisalueelle Suomessa, esimerkkinä hernepensaanhärmä (*Erysiphe palczewskii*), joka valloitti lähes koko maan vuosien 1981 ja 1999 välillä (Huhtinen ym. 2001). Itiöiden siirtyminen paikasta toiseen ilmassojen mukana on siis ihmisellekin näkyvä ja merkityksellinen ilmiö. Itiöitä on kaikkialla, maanpinnan tasosta liki 20 kilometrin korkeuteen.

Vedessä elävien sienten itiöillä on usein kelluntaa parantavia pitkiä ulokkeita tai esimerkiksi tiivis spiraalimainen muoto, jossa spiraalin keskelle jäävä ilmakupla parantaa itiön mahdollisuuksia kellua kauas alavirtaan. Toisenlainen vesilevintään liittyvä sopeutuma on leipäkorisienellä (*Crucibulum laeve*). Sen suppilomaisen itiöemän pohjalla sijaitsevat ja itiöitä sisältävät ”leivät”, PERIDIOLIT, lennähtävät ympäristön karikkeeseen sadepisaroiden vaikutuksesta (KUVA 36). Piiskasiimasienillä itiöt voivat olla vesielämään sopeutuneita, vapaasti uivia ja siimallisia PARVEILUITIÖITÄ.

Eläimet levittävät sieniä muun muassa ruumiinontelossaan tai jaloissaan. Sopeutumat tähän ovat hyvin moninaisia. Laidunten lantakasoissa yleisillä pilkkumaljakkailla (*Ascobolus*-suku) on suuret ja tummanvioletit itiöt, joiden katsotaan olevan sopeutunutta runsaan auringonvalon haittoja vastaan. Sieni ampuu ne poikkeuksellisesti kahdeksan itiön ryhmänä, eräänlaisena pitkänomaisena ohjuksena. Näin itiöt pääsevät korkeammalle ja ehkä kauemmaksi lantakasasta. Tarkoituksena on ampua itiöt riittävän kauas lantakasasta, jotta märehittäjä söisi kyseisessä ruohikossa sijaitsevat itiöt uudelleen. Vähemmän dramaattinen on haisusien (*Phallus impudicus*) ratkaisu. Sen itiömassa on läpituokkevan pahanhajuista ja houkuttelee muun muassa raatokärpäsiä, jotka tahruttuaan itsensä itiömassaan levittävät lajia edelleen jaloissaan. Maanalaiset tryffelit (*Tuber*) sen sijaan tuoksuvat aromaattisesti ja houkuttelevat näin muun muassa jyrtsijöitä kaivamaan itiöemiä esiin. Esimerkkinä hyvin pitkälle erikoistuneista leviämistavoista termitit viljelevät pesissään termitisienten (*Termitomyces*-suku) eri lajeja. Myös suomalaiset muurahaislajit, kuten pape-riuurahainen, taitavat sienten viljelyn pesissään. Ilmeisesti pesäkennos-tossa voi esiintyä useita sienilajeja, joita muurahaiset onnistuvat vaalimaan PUHDASVILJELMINÄ. Tietyt puupistiäislajit puolestaan siirtävät sienirihmas-toa toukan ravinnoksi muniessaan lahoppuuhun. Näin naaraan munanasetti-men erityisissä sienisäiliöissä oleva kuusinahakoiden (*Amylostereum*-suku)

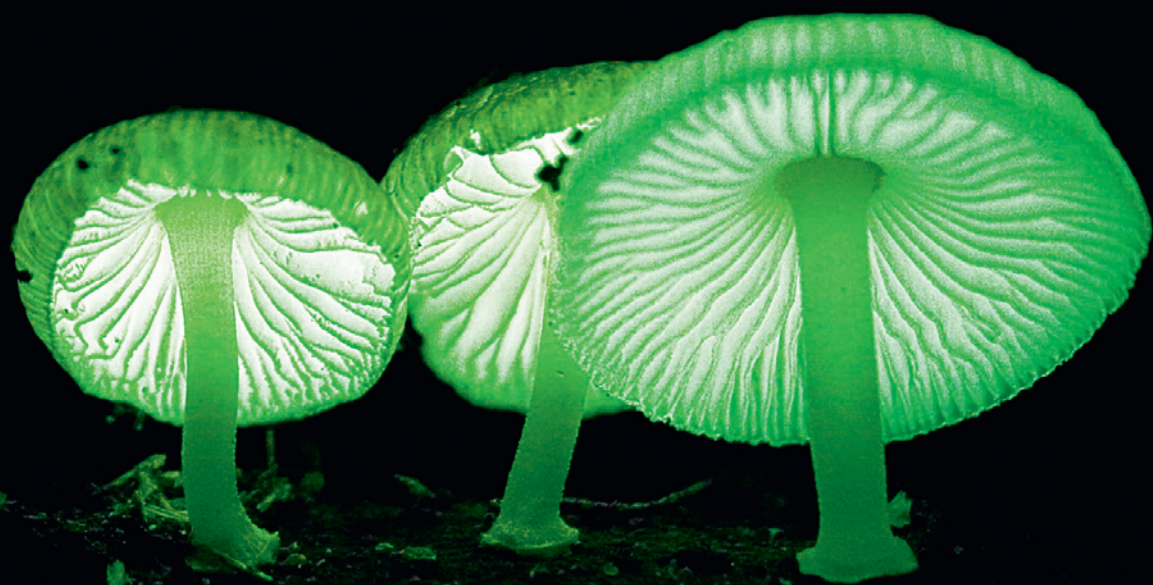


Kuva 36. Leipäkorisien (*Crucibulum laeve*) itiöemät löytyvät usein kasvupaikoilta, joilla erityyppistä kariketta on paljon. (JUKKA VAURAS.)

rihmasto alkaa kasvaa juuri oikeassa kohdassa antaen lisäravintoa toukalle ja helpottaen puusolukon ravintokäyttöä. Sienet siirtyvät uusille kasvupaikoille myös siten, että ENDOFYTTISEN sienien rihmasto kasvaa varhaisessa vaiheessa siemenalkioon. Vaikka infektoituneet siemenet eivät useinkaan idä, pystyy sieni siirtymään pitkiä matkoja varsinkin ihmisen avulla.

SUOSITTELEMME

Lisätietoa sienien perusbiologiasta saa teoksesta: Deacon, J. (2005). *Fungal Biology*. Malden, MA: Blackwell Publishing, 371 s.



3. SIENTEN PERUSTOIMINNOT

Sienten aineenvaihdunnan kiehtovimpia tuotteita ovat myrkyt, joilla sienet puolustautuvat muita mikrobeja sekä eläimiä vastaan. Ihmiset ovat hyödyntäneet sienimyrkkyjä lääkkeinä mutta myös rikollisiin tarkoituksiin. Myrkyt, ANTIBIOOTIT, erityvät hapot ja pigmentit sekä näiden tuottamiseen tarvittavat entsyymit ja muut ERITYISAINHEET kuuluvat sienillä erityisaineenvaihdunnan piiriin. Erityisaineenvaihduntatuotteet ovat usein tyypillisiä vain tietyille sieniryhmälle tai yhdelle ainoalle sienikannalle. Suurimman osan energiasaatan sienet kuluttavat kuitenkin perusaineenvaihduntaan. Perusaineenvaihduntaan kuuluvat esimerkiksi hiili-, typpi-, fosfori- ja rikkiyhdisteiden otto, muokkaaminen ja käyttö solun energia-aineenvaihdunnassa ja rakennemolekyylien tuotannossa.

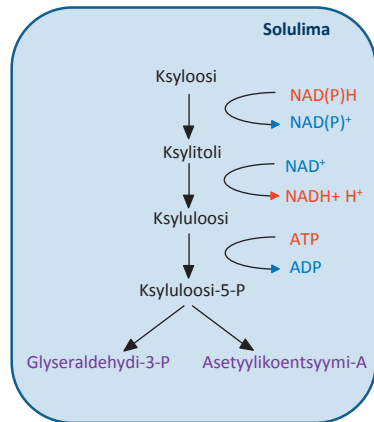
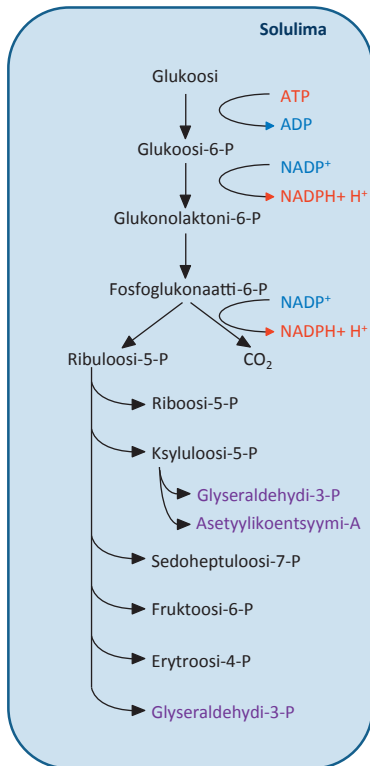
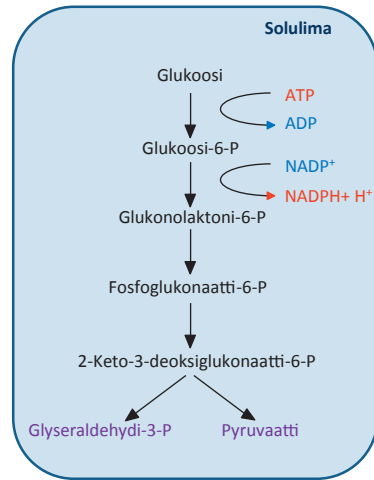
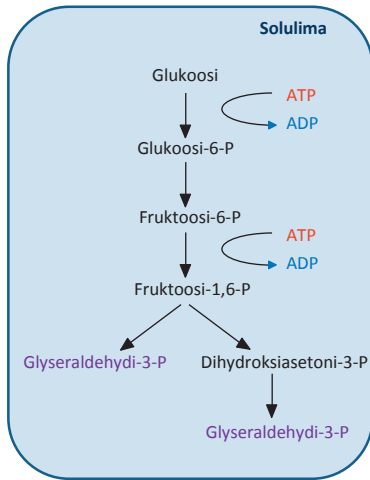
Eläkkeen sienet tarvitsevat energiaa, ravinteita, kosteutta ja sopivan lämpötilan. Sienillä on monipuolinen kyky havainnoida ympäristöään erilaisin aistein ja käyttää näin ympäristön tarjoamat mahdollisuudet hyväkseen. Vaikka sienet eivät liiku, ne aistivat ympäristöään monin tavoin havaitakseen kasvamiseen, lisääntymiseen ja leviämiseen tarvittavat suotuisat olot. Solunjakautuminen sekä proteiinien ja muiden aineenvaihduntatuotteiden valmistaminen ovat tarkasti säädeltyjä toimintoja.

3.1 PERUSAINENVAIHDUNTA

Sari Timonen

Perusaineenvaihduntaan lasketaan kuuluviksi toiminnot, joita sieni tarvitsee tullakseen toimeen sopivalla kasvualustalla ja sellaisessa tilanteessa, jossa ei ole kilpailua tai tarvetta säilömuotojen tuottamiseen. Solutoimintaansa sienet tarvitsevat energiaa ATP-, NADH- ja NADPH-molekyylien muodossa. Näitä molekyylejä sienet osaavat tuottaa kahdella tavalla, joko aerobisen soluhengityksen tai käymisen avulla. Molemmissa energianvapautustavoissa sienet hajottavat suurempia molekyylejä pienemmiksi ja varastoivat sidosten sisältämää energiaa ATP-, NADH- ja NADPH-molekyylien korkeaenergiisiin

Itsevalaisvia kantasieniä (*Mycena lampadis*) Australian sademetsästä. Kaikki tunnetut valoa tuottavat sienet ovat valkolahottajia. Lakin halkaisija on 3–4 cm. (GARRY MAGUIRE.)



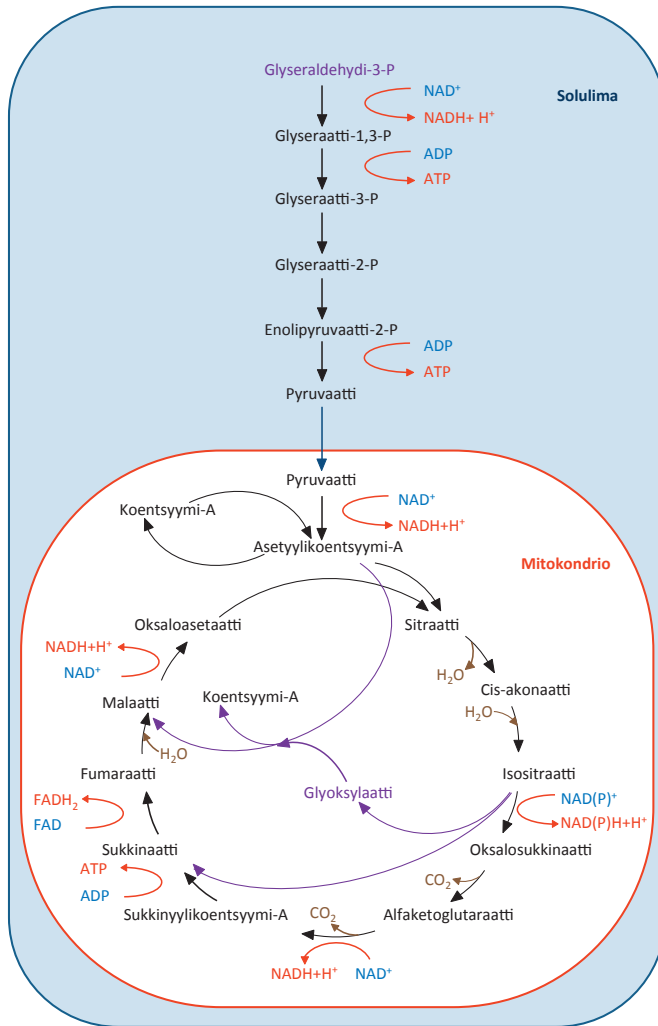
sidoksiin. Sieni pilkkoo suuret ravinnoksi käytettävät molekyylit jo solun ulkopuolella erilaisten entsyymien avulla. Yhdisteiden tulee olla kyllin pieniä, jotta ne pystyvät tunkeutumaan soluseinän läpi ja jotta ne mahtuvat solukalvon kuljetusentsyymien aukoista. Esimerkiksi sokereita sienisolut kykenevät ottamaan sisäänsä vasta MONOSAKKARIDEIKSI pilkottuina.

3.1.1 HIILIHYDRAATTIAINEENVAIHDUNTA

Sokerit ovat sienten eniten käyttämiä energianlähteitä. Sokerinhajotus tapahtuu solulimassa. Myös muut energiaa sisältävät orgaaniset molekyylit, kuten selluloosa, siirtyvät sokerinhajotusreiteille niiden hajotuksen edessä (LUKU 8). Kuusi hiiliatomia sisältävät sokerit hajotetaan kolmen erilaisen sokerinhajotusreitillä avulla. Viisihiilisiä pentoosisokereita voidaan hajottaa kahta eri reittiä (KUVA 1). Kaikista eri sokerinhajotusreiteistä saatu glyseraldehydi-3-fosfaatti hajotetaan pyruvaatiksi solulimassa, josta se kuljetetaan mitokondrioon SITRUUNAHAPPOKIERRON polttoaineeksi (KUVA 2). Joistakin sokerinhajotusreiteistä muodostuu glyseraldehydi-3-fosfaatin lisäksi suoraan asetyylikoentsyymi-A:ta tai pyruvaattia (KUVA 1). Myös nämä aineet kuljetetaan mitokondrioiden käytettäväksi. Mikäli happea ei ole saatavilla, sitruunahappokierto ei toimi, sillä sienten mitokondriot pystyvät käyttämään ainoastaan happea elektronien lopullisena vastaanottajana.

Osa sienistä kykenee saamaan energiaa pyruvaatista myös alkoholikäymisen, maitohappokäymisen tai SEKATUOTEKÄYMISEN avulla, mutta käyminen ei tuota yhtä paljon energiaa kuin soluhengitys. Käymistä voi tapahtua joko hapellisissa tai hapettomissa oloissa. Jotkut hapellisissa oloissa kasvavat sienet, kuten *Mucor*-suvun sienet, nuijahomeet (*Aspergillus*) ja punahomeet (*Fusarium*) tuottavat energiaa myös käymisen kautta, vaikka eläisivät hapellisissa oloissa. Jotkut sienet elävät täysin hapettomissa oloissa käymisen avulla tuotetun energian turvin.

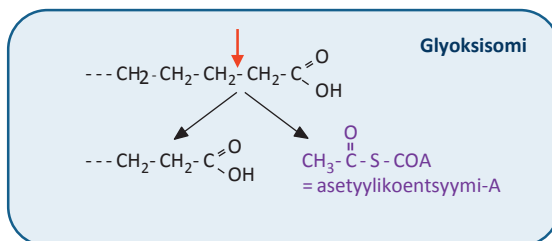
KUVA 1. Embden–Meyerhof–Parnas-reitti on kaikkein energiatehokkain sokerinhajotusreitti, sillä se tuottaa kaksi glyseraldehydi-3-fosfaattia ja tähän kuluu vain kaksi ATP-molekyyliä. Entner–Doudroff-reitti on seuraavaksi tehokkain, sillä siitä saadaan glyseraldehydi-3-fosfaatin lisäksi pyruvaatti, joka sisältää lähes yhtä paljon energiaa kuin glyseraldehydi-3-fosfaatti. Entner–Doudroff-reitin tuottama NADH käytetään solun pelkistysprosesseihin. Pentoosisosfaattireitiltä syntyy joko yksi glyseraldehydi-3-fosfaatti tai ksyluloosin kautta hajotettaessa glyseraldehydi-3-fosfaatti ja asetyylikoentsyymi-A. Kumpikaan vaihtoehto ei sisällä yhtä paljon mitokondrioon kuljetettavaa polttoainetta kuin kahden edellisen sokerinhajotusreitillä lopputuotteet. Ksylitolireitin viimeinen välituote on ksyluloosi-5-fosfaatti, joten sen lopputuotto on sama kuin pentoosisosfaattireitillä parhaimmillaan. Kaikki sokerinhajotusreitit kuluttavat ATP:tä glukoosinhajotuksen ensimmäisissä vaiheissa. Tämä panostus saadaan kuitenkin takaisin jo solulimassa, kun kukin glyseraldehydi-3-fosfaatti tuottaa kaksi ATP:tä hajotessaan pyruvaatiksi. Tämä sokerinhajotusreitillä lopputuote näkyy KUVASSA 2. (SARI TIMONEN.)



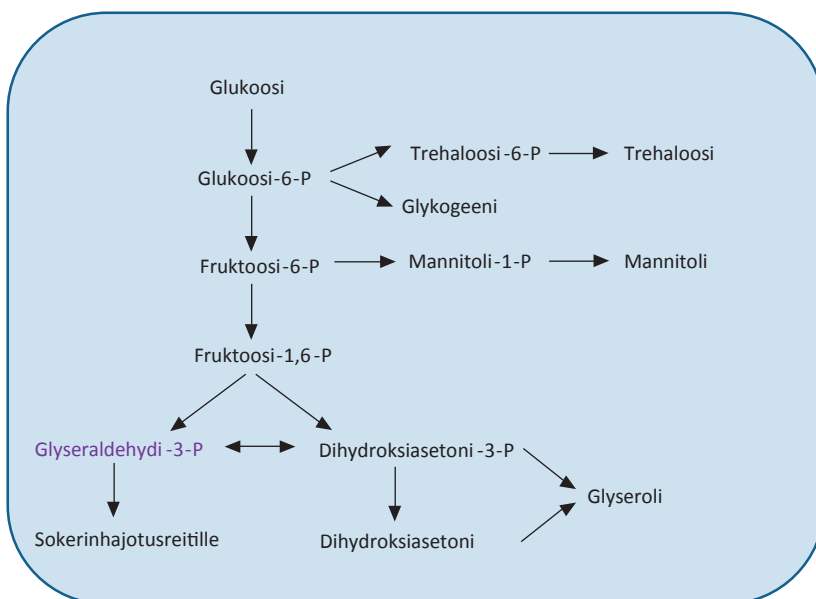
KUVA 2. Sokerinhajotusreitien loppuosa, sitruunahappokierto ja glyoksylaattireitti. Eri sokerinhajotusreitit tuottavat glyseraldehydi-3-fosfaattia, pyruvaattia ja asetyylikoentsyymi-A:ta. Pyruvaatti ja asetyylikoentsyymi-A kuljetetaan suoraan mitokondrioon. Glyseraldehydi-3-fosfaatti hajotetaan ensin solulimassa pyruvaatiksi, joka kuljetetaan edelleen mitokondrioon. Glyseraldehydi-3-fosfaatin hajotus pyruvaatiksi tuottaa solulle kaksi ATP-molekyyliä sekä yhden NADH molekyylin, jonka solu käyttää pelkistysreaktioihin. Pyruvaatti muunnetaan mitokondriossa asetyylikoentsyymi-A:ksi, mikä tuottaa yhden NADH-molekyylin. Mitokondriossa NADH-molekyyliä käytetään elektroninsiirtoketjun toimintaan, jossa NADH:n energian avulla voidaan valmistaa kolme ATP:tä (LUVUN 2 KUVA 6). Sitruunahappokierto (mustat nuolet) tuottaa yhden ATP:n, yhden FADH₂-molekyylin ja kolme NADH-molekyyliä. Mitokondriossa myös FADH₂-molekyyliä käytetään elektroninsiirtoketjun toimintaan, jossa FADH₂-molekyylin energiasta saadaan kaksi ATP:tä. Yhteensä asetyylikoentsyymi-A:sta saadaan sitruunahappokierron ja elektroninsiirtoketjun avulla tuotettua 12 ATP:tä. Glyoksylaattireitti (violetit ja osin mustat nuolet) tuottaa sitruunahappokiertoa vähemmän energiaa, sillä se ohittaa osan energiaa tuottavista reaktioista. (SARI TIMONEN.)

Rasvahapot hapettuvat suoraan asetyylikoentsyymi-A:ksi GLYOKSISOMEISSA, joista asetyylikoentsyymi-A kuljetetaan mitokondrioiden sitruunahappokiertoon (KUVA 3). Rasvahappojen hajotustuotteita voivat olla myös sitruunahappokierron välituotteet, sukkiinaatti ja malaatti.

KUVA 3. Rasvahapot hapetetaan ja muunnetaan asetyylikoentsyymi-A:ksi GLYOKSISOMEISSA, joista asetyylikoentsyymi-A kuljetetaan mitokondrioiden sitruunahappokiertoon. (SARI TIMONEN.)



Sokereiden valmistus (GLUKONEOGENEESI) ja muokkaus sienissä ei tapahdu käyttämällä sokereiden hajotusreitien entsyymejä vastakkaiseen suuntaan, sillä KINAASIT (heksokinaasi, fosfofruktokinaasi, pyruvaattikinaasi) toimivat vain yhteen suuntaan. Uusien sokereiden valmistukseen sienet tarvitsevat muita entsyymejä (KUVA 4). Sienille tyypillisimmät varasto- ja kuljetussokerit ovat kahdesta glukoosialayksiköstä koostuva trehaloosi ja sokerialkoholi mannitoli, joita sienet voivat sisältää suuria määriä. Esimerkiksi herkkusienen kuivapainosta puolet voi olla mannitolia. Trehaloosi



KUVA 4. Tärkeimpien sienisokereiden, trehaloosin ja mannitolin, sekä varastoaineena käytettävän glyserolin synteesireitit. (SARI TIMONEN.)

valmistetaan sokereidenvalmistusreitillä lopputuotteesta glukoosi-6-fosfaattista ja mannitoli fruktoosi-6-fosfaatista. Soluseiniin tarvittava N-ASETYYLIGLUKOSAMIINI valmistetaan yleensä aminoamalla fruktoosi-6-fosfaattia. Myös sienten yleisesti energiavarastona käyttämä glyseroli valmistetaan sokereidenvalmistusreitillä jatkojalostustuotteena (KUVA 4).

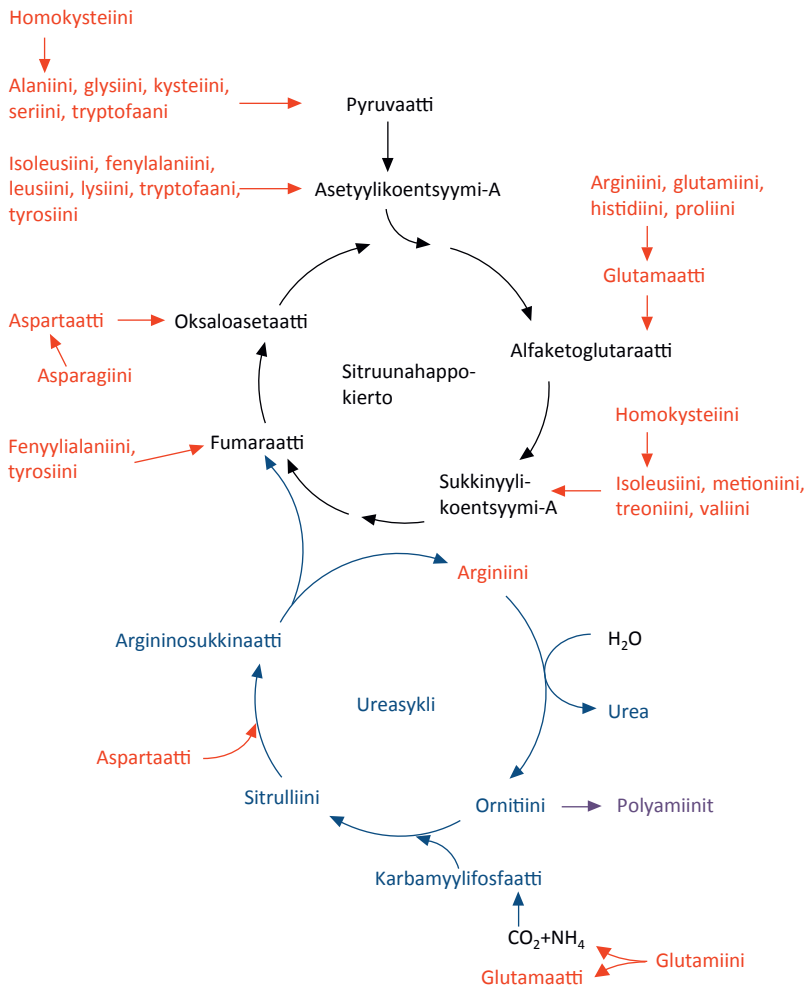
3.1.2 TYPIAINENVAIHDUNTA

Proteiinit hajotetaan aminohapoiksi solujen sisä- ja ulkopuolella HYDROLAASIEN avulla. Solujen sisällä hajotetaan vanhentuneita tai vääranlaisia proteiineja joko LYYTISISSÄ VAKUOLEISSA tai UBIKITIINI-leimattujen proteiinien hajotukseen erikoistuneissa PROTEASOMEISSA. Proteasomit ovat sylinterinmuotoisia partikkeleita, joiden keskiosassa on proteiineja hajottavia entsyymejä ja päissä ubikitiiniä sitovat alueet. Sieni hajottaa proteiineja solun ulkopuolella saadakseen tyyppiä ja energiaa. Sienten solun ulkopuolinen proteiinien hajotuskapasiteetti vaihtelee suuresti. Jotkut sienet voivat saada kaiken tarvitsemansa energian ympäristön proteiineista. Jos typpiyhdisteitä käytetään energiantuotantoon, solujen ammoniumpitoisuus voi nousta liian korkeaksi. Sienet voivat ehkäistä ongelman muuntamalla ammoniumin ureaksi ja erittämällä sen ulos soluista (KUVA 5).

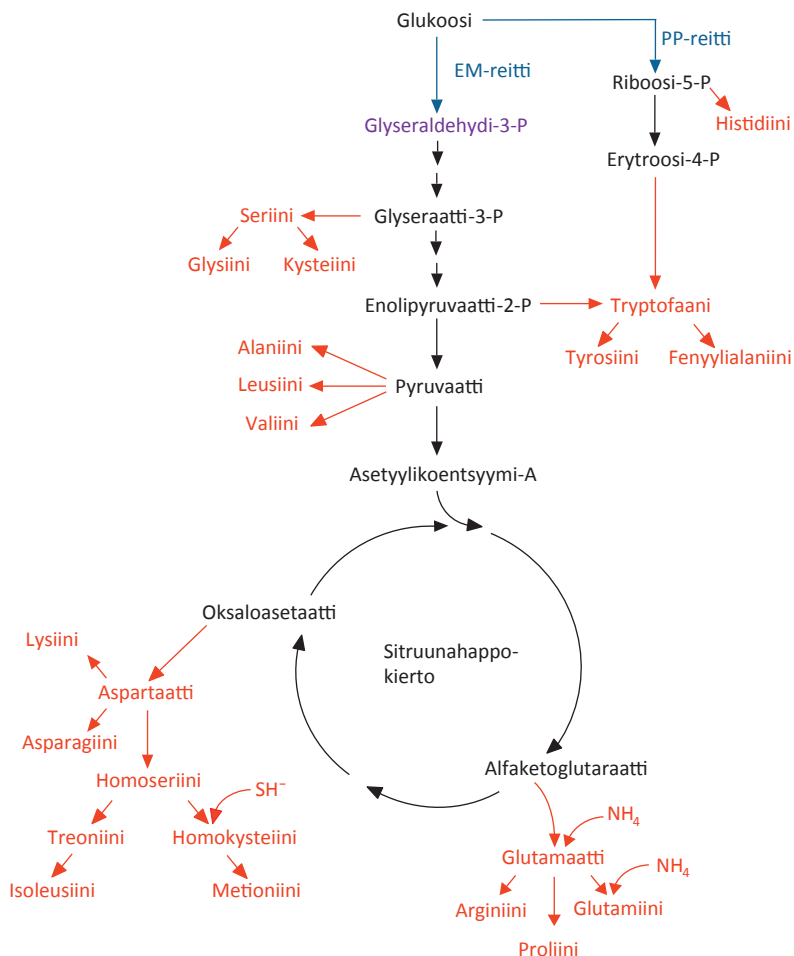
Sienet ottavat tyyppiä ympäristöstään aminohappoina tai amideina, joita syntyy proteiineja hajottaessa. Solujen sisällä aminohapoista rakennetaan uusia proteiineja tai ne hajotetaan deaminaasien tai OKSIDAASIEN avulla energianlähteeksi (KUVA 5). Aminohapot voidaan myös muokata toisiksi aminohapoiksi tarpeen mukaan tai varastoida sienen suosimassa muodossa, esimerkiksi glutamiinina.

Aminohappojen ja amidien lisäksi sienet hyödyntävät erityisesti ammoniumtyyppiä ja toisinaan nitraattityyppiä. Nitraattityppi muunnetaan sienissä aina ammoniumtyypeksi, ennen kuin sieni voi käyttää sitä rakennusaineena orgaanisiin molekyyliin. Ammoniumtyppi puolestaan muunnetaan orgaaniseen muotoon sienissä tyypillisimmin glutamaattidehydrogenaasin avulla. Tässä reaktiossa ammonium-ioni liitetään alfaketoglutaraattiin ja syntyy glutamaattia (KUVA 6). Ilmakehän tyyppiä (N_2) sienet eivät pysty hyödyntämään aineenvaihdunnassaan sellaisenaan.

Polyamiineja tarvitaan sienten kasvuun, erityisesti DNA- ja proteiinisynteesiin. Niiden tarkka toimintatapa on vielä epäselvä, mutta polyamiinien arvellaan positiivisen varauksensa avulla vakauttavan negatiivisia makromolekyyliä, kuten DNA:ta ja fosfolipidejä. Polyamiinit myös avustavat DNA-metylaatioissa kaksimuotoisten sienten erilaistuksessa hiivamaisista rihmamaisiksi. Polyamiineja valmistetaan ureasyklissä syntyvästä ornitiinistä (KUVA 5). Tavallisimpia polyamiineja ovat putreskiini ja spermidiini sekä joissain sienissä spermiini.



Kuva 5. Aminohappojen hajotusreitit (punainen) yhdistyvät joko sitruunahappokiertoon (musta) tai ureasykliin (sininen). Nämä kierrot ovat yhteydessä toisiinsa fumaraatin välityksellä. Jos aminohappoja on paljon ja hiilihyaatteja vähän, ureasyklin hajotuskapasiteettia käytetään hyväksi hajotettavien hiilihyaattirunkojen saamiseksi sitruunahappokiertoon. Polyamiineja tuotetaan ureasyklissä syntyvästä ornitiinista. (SARI TIMONEN.)



Kuva 6. Aminohapot (punainen) tuotetaan sokerinhajotusreittien (sininen) ja sitruunahappokierron (musta) välituotteista. Kaikki sokerinhajotusreitit tuottavat glyseraldehydi-3-fosfaattia (violetti). Aminohapposynteesi saattaa tapahtua myös sytosolisesta oksaloasetattipoolista, joka puolestaan syntyy pyruvaatista pyruvaattikarboksylaasireaktion kautta. (SARI TIMONEN.)

3.1.3 FOSFORIAINEENVAIHDUNTA

Sienet tarvitsevat fosforia erityisesti solukalvojen sekä nukleiinihappojen rakennusaineeksi. Sienet hajottavat fosforia sisältäviä orgaanisia yhdisteitä fosfataasien avulla. Fosfataasit ovat ESTERAASEJA, jotka pystyvät lohkomään fosforihappotähteen irti suuremmasta molekyylistä liittämällä siihen vettä. Lohkeavasta fosforihappotähteestä tulee fosforihappoa. Se esiintyy tavallisissa pH-oloissa divetyfosfaattina (PO_4^{2-}), jota sienet pystyvät helposti

ottamaan soluihinsa. Fosfataasit luokitellaan yleensä pH-optiminsa mukaan joko emäksisiksi tai happamiksi. Sienet voivat irrottaa fosfaatteja ympäristöstään myös tuottamiensa happojen avulla ja varastoida niitä polyfosfaateina. Negatiivisesti varautunut polyfosfaatti toimii lisäksi energiavarastona sekä kationien varastointimolekyylinä.

3.1.4 RIKKIAINEENVAIHDUNTA

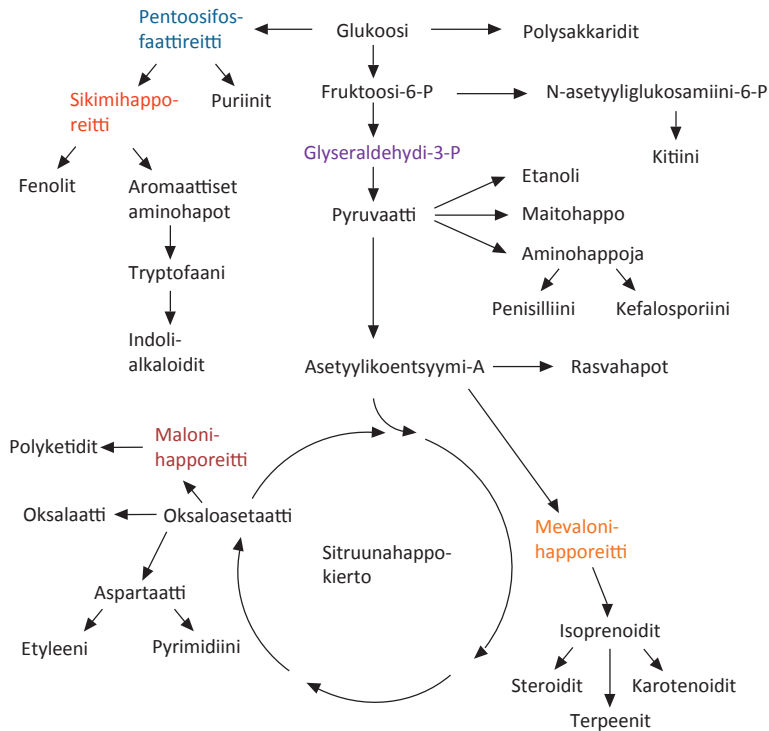
Sienet saavat tarvitsemansa rikin ottamalla ympäristöstään rikkiä sisältäviä aminohappoja tai sulfaattia (SO_4^{2-}). Jotkut sienet kykenevät käyttämään hyväkseen myös muita rikkiyhdisteitä muuntamalla niitä sopiviksi ravinteiksi. Ääriesimerkkinä toimivat sienet (esim. *Aspergillus niger*, *Trichoderma harzianum*), jotka pystyvät tuottamaan jopa energiaa tiosulfaattia ($\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$) hapettamalla. Yleensä sienet käyttävät rikkiä molekyylien, erityisesti aminohappojen, rakentamiseen. Tällöin sulfaatti pelkistetään vetysulfidiksi (SH^-), joka liitetään asetyyliseriiniin tai asetyylihomoseriiniin. Lopputuotteena saadaan joko kysteiniä tai homokysteiniä. Metylaation avulla homokysteiniä saadaan edelleen metioniiniä. Joissakin tapauksissa sienet voivat tuottaa haisevia rikkiyhdisteitä, kuten merkaptania tai dimetyylisulfidia, jotka hokuttelevat esimerkiksi karpäsiä ja auttavat näin itiöiden leviämisessä.

3. 2 ERITYISAINENVAIHDUNTA

Tuula Niskanen

Erityisaineenvaihdunnalla (= sekundaarimetabolia) tarkoitetaan monia erilaisia aineenvaihdunnan reaktioita, jotka eivät ole välttämättömiä sienien pysymiseksi hengissä optimaalisissa kasvuoloissa. Niillä on kuitenkin merkitystä esimerkiksi puolustautumisessa tai kilpailussa muiden eliöiden kanssa. Erityisaineenvaihdunta on yleensä vilkkainta kasvuvaiheen lopussa, kun resurssit käyvät vähiin tai niistä on kilpailtava.

Erityisaineenvaihdunnan lopputuotteita on tunnistettu tuhansia (Keller ym. 2005), ja usein ne ovat suku-, laji- tai jopa yksilökohtaisia. Suurin osa lopputuotteista on peräisin vain muutamista aineenvaihdunnan reiteistä, joista tärkeimmät ovat sikimihapporeitti (aromaattisten aminohappojen tuottaminen) sekä mevalonihapon tai POLYKETIDIEN synteesireitti (lähtöaineena asetylikoentsyymi-A). Ei-aromaattiset aminohapot voivat nekin toimia lähtöaineena erityisaineenvaihdunnassa (KUVA 7).



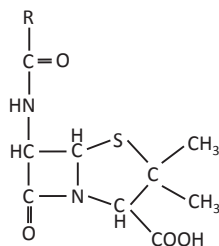
Kuva 7. Erityisaineenvaihduntareiteistä tärkeimmät ovat sikimihapporeitti (punainen), mevalonihapporeitti (oranssi) ja malonihapporeitti (tummanpunainen). Kaikki erityisaineenvaihdunnat liittyvät perusaineenvaihduntaan. Puriinit tuotetaan pentoosifosfaattireitin (sininen) kautta. (SARI TIMONEN.)

3.2.1 ANTIBIOOTIT JA STATIINIT

Sienet käyttävät muita eliöitä tappavia tai niiden kasvua rajoittavia aineita puolustautumiseensa sekä elintilan raivaamiseen. Ihmisen kannalta sienten tuottamista yhdisteistä ehkä merkittävimpiä ovat antibiootit. Monet lahkoihin Eurotiales ja Onygenales kuuluvat kotelosienet tuottavat betalaktaameihin kuuluvia antibiootteja, kuten penisilliiniä ja kefalosporiinia. Parhaiten tunnettuja tuottolajeja ja kaupallisesti merkittävimpiä ovat *Penicillium chrysogenum*, *Aspergillus nidulans* ja *Cephalosporium chrysogenum* (= *Acremonium chrysogenum*). Kefalosporiineja tosin tuotetaan nykyään kaupallisesti bakteereissa (*Streptomyces* spp.).

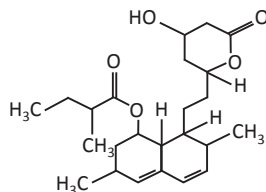
Penisilliinien ja kefalosporiinien rakenne perustuu kahteen aminohappoon, L-kysteiiniin ja D-valiiniin. Varsinainen antibioottisynteesi alkaa tripeptidi-esiasteesta (α -aminoadipihappo–kysteiini–valiini), jonka α -aminoadipihappo korvataan asyyliryhmällä (kuva 8). Reaktiota katalysoi

Kuva 8. Penisilliinin rakenne. (SARI TIMONEN.)



Penisilliini

Kuva 9. Lovastatin. (SARI TIMONEN.)



Lovastatin

asyylitransferaasientsyymi. Antibioottien kaupallisen tuotannon alkuvaiheissa huomattiin, että kasvatusoloja muuntelemalla voitiin tuottaa asyyli-ryhmältään erilaisia penisilliinejä, jotka myös toimivat hieman eri tavoin ja tehoavat eri bakteeriryhmiin. Tätä muunneltavuutta on hyödynnetty penisilliinien tehoa parannettaessa. Erytromysiinin ja tetrasykliinin kaltaiset polyketidiantibiootit puolestaan tuotetaan malonihapporetin kautta (kuva 7).

Statiinit ovat kolesterolin synteesiä estäviä lääkeaineita, joita käytetään korkean kolesterolipitoisuuden hoitoon. Ensimmäiset statiinit löydettiin 1970-luvulla nuija- ja pensselihomesienistä. Statiineja tuotetaan sienissä malonihapporeittiä pitkin (kuvat 7 ja 9).

3.2.2 MYRKYT ELI TOKSIINIT

Sienten tuottamat myrkyt ovat hyvin monimuotoinen yhdisteiden ryhmä. Ne voivat olla myrkyllisiä kasveille tai eläimille, mutta sienille myrkyt ovat tärkeitä itsepuolustuksessa sekä niiden hyödyntäessä kasveja tai eläimiä ravinnonlähteinä. Myrkytykseen voi johtaa joko sienen tunkeutuminen isäntäänsä ja toksiinin tuotto tartunnan aikana tai sienen tuottamien yhdisteiden joutuminen ravintoon raaka-aineiden, rehujen tai elintarvikkeiden mukana.

Monet myrkyt, kuten sykliiset PEPTIDIT ja INDOLISET alkaloidit, tuotetaan aminohapoista. Syklisiin peptideihin kuuluvat karpässienten tuottamat amatoksiinit ja fallotoksiinit. Amatoksiinit ovat solumyrkkyjä, jotka vaurioittavat lähinnä maksaa ja munuaisia. Ne vaikuttavat tumaan ja aiheuttavat

proteiinisynteesin pysähtymisen ja soluvaurion. Fallotoksiinit taas häiritsevät solukalvojen toimintaa estämällä aktiinin polymerisaatiota ja depolymerisaatiota (Elonen 2001). Indoliset alkaloidit (psilosybiini, bufoteniini ja ergotoksiini) ovat hermomyrkkijä, jotka aiheuttavat hallusinaatioita. Tämä saattaa selittyä sillä, että niiden rakenne muistuttaa serotoniinia, ihmisaivojen välittäjäainetta. Aminohapoista syntyvät myös sporidesmiinit, jotka ovat maksamyrkkijä ja aiheuttaneet oireita karjalle etenkin Uudessa-Seelannissa.

Aromaattiset ja FENOLISET toksiinit ovat monimuotoinen ryhmä yhdisteitä, jotka tuotetaan malonihappo- ja sikimihapporeittien kautta (KUVA 7). Ryhmään kuuluvat esimerkiksi patuliini sekä karsinogeeniset aflatoksiinit ja griseofulviini, joista jälkimmäistä käytetään sieni-infektioiden hoitoon. *Fusarium martii* -PUNAHOMEEN tuottama martisiini aiheuttaa isäntäkasvin kuihtumista ja ilmeisesti helpottaa sieni-infektion etenemistä.

Mevalonihapporeitin kautta tuotetaan terpenoidisia toksiineja, joista trikotekeenit ovat yksi merkittävimmistä (KUVA 7). Niitä tuottavat esimerkiksi punahomeiden ja *Stachybotrys*-sukujen sienet. Terpenoidiset toksiinit vaikuttavat esimerkiksi kasvi- ja eläinsolujen solukalvon läpäisevyyteen.

Oman ryhmänsä muodostavat torajyväalkaloidit. Niitä tuottavat kotelosieniin kuuluvat *Claviceps*-suvun sienet, joista tunnetuin on torajyväsieni (*C. purpurea*). Se kasvaa heinillä ja viljakasveilla, esimerkiksi rukiilla, ja kehittää torajyväksi kutsutun mustan rihmastopahkan viljan siemenen tilalle (KUVA 19 LUVUSSA 2). Torajyvä on myrkyllinen ja voi syötynä aiheuttaa hallusinaatioita. Vakavammassa myrkytystilassa voi syntyä myös kuolioita. Torajyvämyrkytyksiä esiintyi Euroopassa jo keskiajalla, ja vakavaa myrkytystilaa kutsuttiin Pyhän Antoniuksen tuleksi sen alkuoireena ilmenevän polttavan tunteen ja punoituksen vuoksi. Siihen kuoli joinakin vuosina useita tuhansia ihmisiä. Torajyvän aiheuttamat hallusinaatiot ovat myös tulkintojen mukaan olleet joidenkin noitasyytösten taustalla. Torajyväepidemioita on ollut myös Suomessa, mutta sieni on harvinaisempi viileämmässä ilmastossa. Nykyään myrkytyksiä ei enää ole, koska viljan kylvösiemenet on tarkastettu eivätkä torajyvät pääse saastuttamaan uutta kasvustoa.

Torajyväalkaloideihin kuuluu ergotamiini, jota käytetään migreenilääkkeenä, koska sillä on verisuonia supistava vaikutus. Torajyväalkaloidien synteesireitti on monimutkainen. Sen alussa sikimihapporeittiä tuotettu tryptofaani yhdistyy mevalonihapporeitin avulla tuotettuun dimetylaalidifosfaattiin (DMAPP). Synteesireitin erityispiirre on, että siinä käytetään paljon tyypeä sisältäviä yhdisteitä. Tämän tyyppinen typpinielu on erityisai-neenvaihdunnassa epätavallinen.

3.2.3 KASVIHORMONIT

Monet sienet tuottavat kasvihormoneja, kuten auksiinia, gibberelliiniä, sytokiniiniä ja etyleeniä. Gibberelliini löydettiin alun perin *Gibberella fujikuroi* -kotelosienestä, joka aiheuttaa riisillä pitkäkasvuisuutta. Myöhemmin myös *Phaeosphaeria*-lajien ja *Sphaceloma manihoticola* -sienen on todettu tuottavan gibberelliiniä (Bömke & Tudzynski 2009). Gibberelliinit ovat diterpenejä, jotka tuotetaan mevalonihaposta (KUVA 7). Sytokiniiniä puolestaan tuottavat adeniinista esimerkiksi *Rhizopogon*- ja *Exobasidium*-sukujen kantasienet (KUVA 6). Monet sienet tuottavat auksiinia sikimihapporeittä pitkin ja etyleeniä metioniinista (KUVA 7).

Kasvien sisällä kasvaville sienille hormonien tuottamisesta on hyötyä, sillä ne voivat vaikuttaa hormoneilla kasvisolukkaan ja siten helpottaa kolonisaatiota, vapauttaa ravinteita käyttöönsä tai säädellä kasvin lisääntymistä. Kasvihormonien tuoton merkityksestä kasvien ulkopuolella kasvaville sienille on puolestaan vain vähän tietoa.

3.2.4 PIGMENTIT

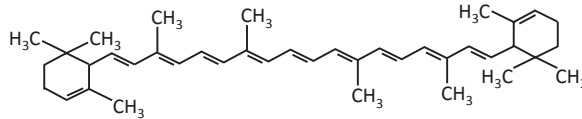
Sienillä on monia pigmenttejä, joista parhaiten tunnettuja ovat melaniinit ja karotenoidit. Melaniineja on useita erilaisia. Ne ovat negatiivisesti varautuneita, hydrofobisia yhdisteitä, joilla on suuri molekyyliainepaino. Ne eivät liukene veteen tai orgaanisiin liuottimiin, ja niitä on sen vuoksi hankala tutkia perinteisin biokemiallisin ja biofysikaalisin keinoin. Tämän vuoksi tietämys melaniinien rakenteesta on rajallista (Gómez & Nosanchuk 2003).

Sienten melaniinien kolme pääryhmää muodostavat 1,8-dihydroksiniftaleeni (DHN), γ -glutaminyyli-3,4-dihydroksibentseeni (GDHB) ja katekolimelaniinit. DHN on tyypillinen kotelosienille, ja se tuotetaan asetaattista polyketidien synteesireittä pitkin. Kantasieniltä on löydetty sekä GDHB-että katekolimelaniineja. GDHB:n synteesireitillä yhdistetään sikimihapporeitiltä lähtöisin oleva FENOLI glutamiiniin (KUVA 7). Sen jälkeen yhdiste hapettuu PEROKSIDAASIN tai fenolaasin vaikutuksesta KINONIKSI ja polymerisoituu ilman entsyymiä GDHB-melaniiniksi. Katekolimelaniinit ovat ilmeisesti lähtöisin sikimihapporeitiltä, mutta asiaa ei tarkkaan tiedetä. Monilla sienillä on lisäksi entsyymejä, joiden avulla ne voisivat tuottaa β -(3,4-dihydroksifenyyli)alaniinia eli DOPA-melaniinia. On kuitenkin epäselvää, sisältävätkö sienten soluseinät todellisuudessa DOPA-melaniinia.

Melaniinit ovat yleensä väriltään ruskeita tai mustia, ja niitä on sienirihmojen ja itiöiden soluseinässä. Melaniinit suojaavat sienisoluja reaktiivisilta happiradikaaleilta, UV-säteilyltä, hydrolyyttisiltä entsyymeiltä, ääriämpötiloilta sekä raskasmetalleilta auttaen niitä selviytymään erilaisissa ympäristöissä. Melaniinia tuottavissa sienissä on myös useita ihmiselle tauteja aiheuttavia

lajeja, kuten parakokkidioosia aiheuttava *Paracoccidioides brasiliensis* ja blastomykoosia aiheuttava *Blastomyces dermatitidis* (Taborda ym. 2008).

Monet sienten keltaisista, oransseista tai punaisista väreistä ovat peräisin karotenoideista, joita ovat karoteenit ja ksantofyllit. Nämä terpenoidiyhdisteet valmistetaan asetaatista mevalonihapposynteesireitin kautta. Ne ovat pääosin C₄₀-yhdisteitä (KUVA 10), mutta myös pienempiä ja suurempia molekyyilejä tunnetaan. Karoteenit ovat pelkkiä hiilivetyjä, kun taas ksantofylleissä on mukana myös happea.



KUVA 10. Betakaroteeni on C₄₀-yhdiste. (SARI TIMONEN.)

Karotenoideista karoteenit ovat sienissä yleisimpiä, ja niitä tunnetaan monista sieniryhmistä (KUVA 11). Karoteenien synteesi on tarkoin säädeltyä, ja sen vuoksi niiden oletetaan olevan tärkeitä, vaikka niiden kaikkia



KUVA 11. Keltavahveron (*Cantharellus cibarius*) keltaisen värin aiheuttavat karoteenit. (BÁLINT DIMA.)

merkityksiä ei vielä tunneta. Joillakin sienillä karoteeni on tärkeä suvullisessa lisääntymisessä, koska se on FEROMONIEN esiaste. Karoteenit myös suojaavat sienisoluja liiallisen valon aiheuttamilta vahingoilta.

3.2.5 VALONTUOTANTO

Valoa tuottavia sieniä tunnetaan yli 60 lajia. Niistä suurin osa on valkoitiöisiä Tricholomataceae-heimon sieniä, kuten mesisienet (*Armillaria*) ja hiipot (*Mycena*). Valontuotannon voimakkuus ja sijainti ovat eri lajeilla erilaisia, mutta yleensä valoa tuotetaan rihmastossa tai itiöemissä tai jossakin niiden osassa (TIETOLAATIKKO 1).

Valoa syntyy, kun LUSIFERIINI hapettuu lusiferaasientsyymin katalysoimassa reaktiossa: 1) $\text{NAD(P)H} + \text{H}^+ + \text{lusiferiini} + \text{REDUKTAASI} \rightarrow \text{lusiferiiniH}_2 + \text{NAD(P)}^+$, 2) $\text{lusiferiiniH}_2 + \text{O}_2 + \text{lusiferaasi} \rightarrow \text{valo} + \text{oksidoitunut lusiferiini} + \text{H}_2\text{O}$. Reaktio on sukua bakteerien vastaavalle reaktiolle. Lusiferiinin tarkkaa koostumusta sienillä ei tunneta. Myös valontuotannon genetiikka on huonosti tunnettu, mutta prosessi on ilmeisesti useamman geenin säätelemä (Oliveira & Stevani 2009).

Kaikki tunnetut valoa tuottavat sienet ovat VALKOLAHOTTAJIA, jotka hajottavat ligniiniä. Ligniinin hajotusprosessissa syntyy vahvasti hapettavia peroksiedeja. Valontuotannossa taas tarvitaan happea, joten ehkä valontuotanto onkin vain tapa tehdä peroksidit vaarattomiksi. Toisaalta joistakin sienilajeista tunnetaan sekä valoa tuottavia että sitä tuottamattomia kantoja. Siksi on myös esitetty, ettei ilmiöllä olisi suurempaa merkitystä.

TIETOLAATIKKO 1. VALONTUOTANTO SIENISSÄ

Sienten valontuotannon syytä ei tiedetä, mutta siitä on esitetty useita hypoteeseja. Valoa tuottavien itiöemien on ensinnäkin todettu houkuttelevan hyönteisiä. Tämä saattaa edistää sellaisten sienilajien itiöiden leviämistä, joiden itiöemät kasvavat suojaisissa paikoissa. Valon tuotanto voisi toimia myös varoitussignaalina sienten syöjille: ”Olen pahanmakuinen, myrkyllinen, minua ei kannata syödä.” Tai ehkä valo houkuttelee sieniä syövien selkärangattomien saalistajia tai loisia. On myös mahdollista, että valontuotannon avulla valkolahottajasienten itiöemän sisällä olevat peroksidit tehdään vaarattomiksi (Desjardin ym. 2008).

3.3 SOLUN SISÄINEN VIESTINTÄ

Tuula Niskanen & Sari Timonen

Solujen reagointi ulkoisiin ärsykkeisiin vaatii ärsykkeen tunnistamisen sekä viestinvälitysketjun, joka muuttaa tavalla tai toisella solun toimintaa. Tästä yhteistoiminnasta muodostuu aistimus. Solujen viestinvälitysketjujen avain-toimijoita ovat solujen sisäiset viestinviejät, TOISIOLÄHETIT. Sienisolujen toisiolähetteinä toimivat yleensä suhteellisen pienet molekyylit, kuten kalsium, SYKLINEN AMP (cAMP) tai FOSFATIDYyli-INOSITOLI. Sienten – erityisesti rihmamaisesti kasvavien – viestinvälitysketjujen toiminta tunnetaan eläinten ja kasvien vastaavia mekanismeja huonommin.

3.3.1 KALSIVÄLITTEINEN VIESTINTÄ

Kalsiumilla on merkittävä rooli sienisolujen sisäisessä viestinnässä. Sen välittämät viestit liittyvät erityisesti kasvuun, erilaistumiseen ja itiöiden tuottoon. Koska kalsium on monessa mukana, useita kalsiumvälitteisiä tapahtumia voi olla käynnissä samaan aikaan. Vaikka monet kalsiumvälitteisen viestinnän peruspiirteet ovat eläimillä ja sienillä samoja, niiden välillä on myös merkittäviä eroja etenkin soluliman vapaan kalsiumin säätelyssä. Koska kalsium voi olla myrkyllistä soluille, sienisoluille on useita mekanismeja, joilla ne pitävät soluliman kalsiumpitoisuuden matalana. Tällainen tarkka säätely on usein tyypillistä toisiolähetille.

Kalsium tulee soluun kalsiumkanavia pitkin. Solun sisällä sen päävarastointipaikka on mitä ilmeisimmin vakuoli, mutta sitä varastoidaan myös solulimakalvostoon. Kalsiumin lopullisia kohteita soluissa ovat kalsiumia sitovat proteiinit (Ca^{2+} -binding proteins). Osa tällaisista proteiineista on entsyymejä, jotka aktivoituvat, kun kalsium sitoutuu niihin. Myös monet solun tukirangan elementit voivat sitoa kalsiumia, joka säätelee niiden muodostumista tai järjestäytymistä.

Tunnetuista kalsiumiin sitoutuvista proteiineista ehkä tärkein on kalmoduliini. Kun vapaan kalsiumin määrä solussa kasvaa, se aktivoi kalmoduliinin. Aktivoitunut kalmoduliini stimuloi lukuisia entsyymejä (mm. proteiinikinaaseja ja fosfataaseja) ja muita kohdeproteiineja.

3.3.2 SYKLINEN AMP JA FOSFATIDYyli-INOSITOLI

SYKLINEN AMP liittyy moniin sienien erilaistumisen prosesseihin. Sen pitoisuuden muutokset solun sisällä on liitetty esimerkiksi kaksimuotoisten sienten elämäntavan säätelyyn. Pohjimmiltaan sillä on kuitenkin vain yksi biokemiallinen toimintamuoto: sitoutua syklistä AMP:stä riippuvaisiin PROTEIINIKINAASI-A-molekyyleihin (PKA) ja säädellä niitä. Syklisen

AMP:n pitoisuuden nousu solussa aktivoi AMP-riippuvaliset proteiini-kinasit, jotka puolestaan aktivoivat geenien ilmentymistä sääteleviä proteiineja.

FOSFATIDYILI-INOSITOLIT ovat solukalvon soluliman puolella olevia rasva-aineita, joita on löydetty toistaiseksi vain tumallisilta eliöiltä. Erilaiset solukalvon aistinproteiinit voivat aktivoida fosfatidyli-inositolit toimimaan fosforylaation avulla. Fosfatidyli-inositolit toimivat yhdessä sekä kalsiumvälitteisen viestinnän että syklisen AMP:n viestintäjärjestelmien kanssa. Fosfatidyli-inositolisignaalit voivat esimerkiksi laukaista kalsiumionien vapautumisen vakuoleista.

3.3.3 AKTIVOITUVAT PROTEIINIT VIESTINNÄSSÄ

Sienisolujen ulkopuolisten signaalien aistimisessa ja välittämisessä G-PROTEIINIKYTKENTÄISILLÄ RESEPTOREILLA ja MAP-KINAASEILLA on erityisasema. G-proteiinikytkentäiset reseptorit saattavat myös toimia suoraan aineiden kuljettamisessa solujen ulkopuolelta solujen sisään, sillä ne ovat rakenteeltaan solukalvon läpäiseviä proteiineja. Solukalvojen läpäiseminen mahdollistaa solun ulkopuolisten ärsykkeiden havaitsemisen, viestin välittämisen solun sisäpuolelle ja solun sisäpuolisten viestinvälitysketjujen aktivoimisen. G-proteiinikytkentäiset reseptorit laukaisevat yleensä SYKLISESTÄ AMP:STÄ RIIPPUVAISEN, fosfatidyli-inositoli- tai MAP-KINAASIVÄLITTEISEN VIESTINVÄLITYSKETJUN toiminnan. Sienillä G-proteiinikytkentäiset reseptorit toimivat ainakin hiilihydraattien, typenlähteiden ja feromonien aistimisessa. Toistaiseksi näitä proteiineja on löydetty vain tumallisilta eliöiltä. MAP-kinaasit (MITOGEENIaktivoituvat proteiini-kinasit) ovat soluliman tärkeitä signaaliketjujen proteiineja, jotka välittävät erityisesti kasvuun, lisääntymiseen ja erilaistumiseen liittyviä viestejä. MAP-kinaasit toimivat usein yhteistyössä G-proteiinikytkentäisten reseptorien kanssa.

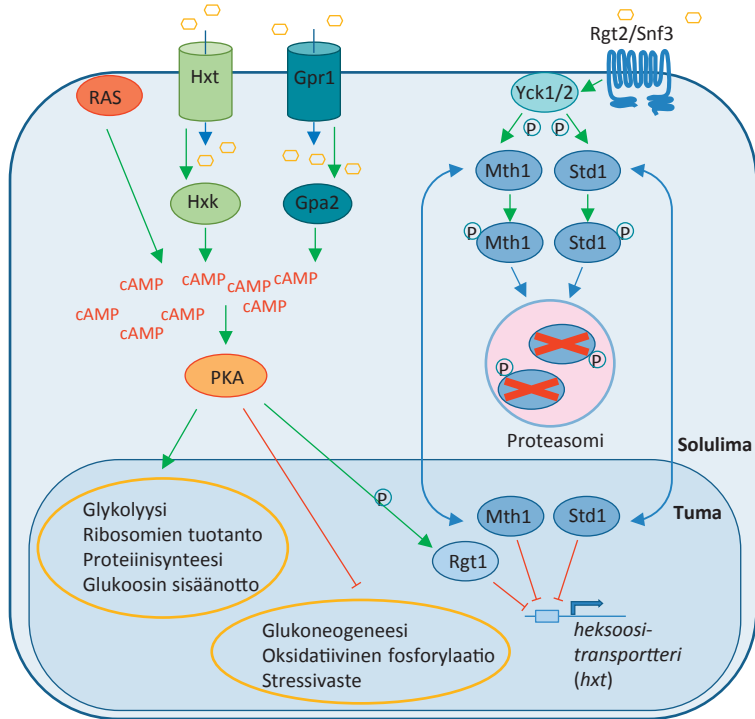
3.4 AISTIMINEN

Kristiina Hildén & Sari Timonen

Sienille on tärkeää tunnistaa, millaisessa ympäristössä ne elävät, jotta ne voisivat toimia tilanteeseen sopivalla tavalla. Tärkein ympäristöstä tunnistettava asia on ravinto, mutta myös toisten sienten erittämiin signaaleihin, painovoimaan, valoon ja sähkövaraukseen reagointi on sienen kasvuun ja lisääntymiselle olennaista.

3.4.1 ENERGIAN- JA HIILENLÄHTEEN AISTIMINEN JA SOLUN REAKTIOT

Glukoosi on monille sienille tärkein energian- ja hiilenlähde. Sen läsnäolo viestii soluille optimaalisesta kasvuympäristöstä. Sienille on kehittynyt useita erilaisia strategioita aistia ravinnon määrää ja laatua ympäristöstään. Aistimisen avulla sieni kykenee sopeutumaan nopeasti muuttuvaan ravintotilanteeseen ja mukauttamaan sen perusteella omaa aineenvaihduntaansa, kehitysvaiheitaan sekä ilmennettäviä geenejään.



KUVA 12. Glukoosin aistiminen leivinhiivalla (*Saccharomyces cerevisiae*). Heksoositransportterit (Hxt) kuljettavat (sininen nuoli) glukoosia passiivisesti solukalvon läpi konsentraatiogradientin suuntaisesti. Gpr1 on G-PROTEIINIKYTKENTÄINEN RESEPTORI, joka aistii ja kuljettaa glukoosia. Molemmat aktivoivat (vihreät nuolet) PKA-signalointireitin käyttäen cAMP:ia toisilähetinä. PKA-reitin aktivoituminen aktivoi (vihreät nuolet) tai vaimentaa (punainen nuoli) useiden geenien transkriptiota tumassa. Esimerkkinä kuvassa PKA-reitin fosforyloima Rgt1 irtaak heksoositransportterigeenin PROMOOTTORIALUEESTA mahdollista geenin transkription. Sensoriproteiinit Rgt2 ja Snf3 ovat glukoosia aistivia proteiineja, jotka eivät osallistu glukoosin kuljettamiseen. Glukoosin sitoutuminen Rgt2- tai Snf3-proteiineihin käynnistää viestinvälitysketjun, joka aktivoi heksoositransportterigeenin transkription. Rgt2 ja Snf3 aktivoivat (vihreä nuoli) Yck1/2-kalvoproteiinin, joka fosforyloi (vihreät nuolet) transkriptiota vaimentavaksi proteiinit (Mth1 ja Std1). Fosforylaatio toimii signaalina, joka ohjaa Mth1:n ja Std1:n proteasomiin hajotettaviksi (siniset nuolet). (KRISTINA HILDÉN.)

Sieni aistii ravinnonlähteitä solukalvon proteiinien avulla. Nämä proteiinit voidaan jakaa kahteen pääryhmään: glukoosisensoreihin ja G-PROTEIINIKYTKENTÄISIIN RESEPTOREIHIN (Busti ym. 2010). Glukoosia aistivia kalvoproteiineja on kuvattu sekä kotelosieniin kuuluvista leivinhivasta ja kalkkitryffelistä (*Tuber borchii*) että kantasieniltä punakärpässienestä (*Amanita muscaria*). Glukoosisensorit aistivat glukoosin, ja osa niistä osallistuu myös glukoosin kuljetukseen (Kruckeberg ym. 1998). G-proteiinikytkentäiset reseptorit puolestaan voivat osallistua sekä glukoosin aistimiseen että sen kuljettamiseen. Lisäksi glukoosia päätyy passiivisesti solun sisään siihen erikoistuneiden kuljettajaproteiinien välityksellä (heksoositransportterit).

Suosikkienergianlähteen läsnäolo tai sen puute aiheuttaa sienten aineenvaihdunnassa ja geenien ilmentymisessä muutoksia, joita sieni säätelee lukuisilla toisiinsa yhteydessä olevilla säätelyverkostoilla. Näistä parhaiten tunnetaan Ras/cAMP-, Yak-, Sch-, Snf- ja Rgt-viestinvälitysketjut (KUVA 12) (Bahn ym. 2007). Näistä Ras/cAMP-reitti on yksi keskeisimmistä TRANSLAATION jälkeisistä viestinvälitysketjuista, ja siinä solun vastetta energianlähteen läsnäololle ohjataan viestinvälitysketjun proteiineja muokkaamalla. Reitti säätelee varastohiilihydraattien aineenvaihduntaa, GLYKOLYYSIN ja glukoneogeneesin entsyymejä sekä TRANSKRIPTIOTA ohjaavia proteiineja, jotka vaikuttavat solun stressivasteeseen, ribosomien tuotantoon ja hiilihydraattiaineenvaihduntaan. Snf3/Rgt2-viestinvälitysketju puolestaan säätelee useiden glukoosinkuljetusproteiinien määrää.

Kun glukoosia on saatavilla, sienisolu ilmentää ribosomien tuotantoon ja proteiinisynteesiin tarvittavia geenejä, joita tarvitaan solun kasvuun ja biomassan tuotantoon. Glukoosin läsnä ollessa esimerkiksi hiivan glykolyysireitti aktivoituu, jolloin glukoosi pystytään käyttämään tehokkaasti energianlähteeksi (LUKU 3.1.1) (Rolland ym. 2002). Rihmamaisilla sienillä voidaan puolestaan nähdä rihmaston nopeaa kärkikasvua, rihmojen haaroitumista ja paksuuntumista sekä ilmarihmastojen muodostumista. Glukoosi käynnistää glukoosinkuljettajageenien ja muiden glukoosin hyödyntämiseen osallistuvien geenien toiminnan. Toisaalta glukoosi vaimentaa monien muiden geenien ilmentymistä. Vaimennettavia ovat hengitysketjun geenit sekä glukoneogeneesiin ja glyoksylaattireittiin liittyvät geenit (LUKU 3.1.1). Toisen tärkeän vaimennettavan ryhmän muodostavat vaihtoehtoisten hiilenlähteiden käyttöön osallistuvat geenit. Myös sellaisten kuljetusproteiinien tuotanto estetään, joilla on korkea glukoosinsitomiskyky.

Jos sopivinta energian- ja hiilenlähdeä, kuten glukoosia, ei ole saatavilla, energian ja biomassan tuottoon hyödynnetään muita sokereita tai hiiliyhdisteitä (etanoli, glyseroli). Näiden energianlähteiden käyttöönotto aiheuttaa muutoksia solun aineenvaihdunnassa, ilmentyvien geenien määrässä ja

entsyymien aktiivisuudessa. Kun yhdestä energian- ja hiilenlähteestä siirrytään toiseen, suosittumman lähteen loppumista seuraa hidastunut kasvu.

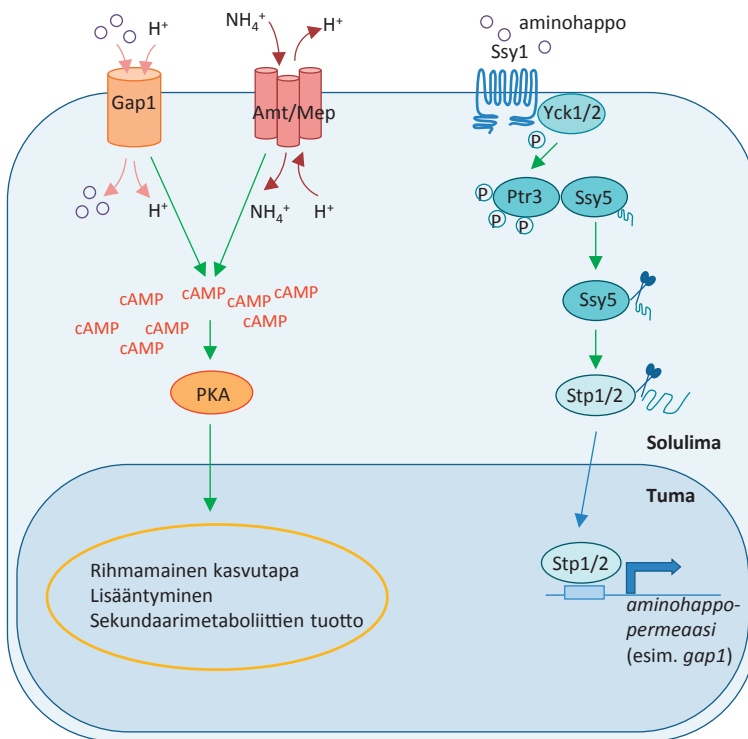
Vaihtoehtoisia energian- ja hiilenlähteitä kuljetetaan soluun sekä kuljetus- että läpäisyproteiinien avulla. Vaihtoehtoisia hiilenlähteitä käytettäessä Snf1-kinaasin aktivoima viestinvälitysketju on oleellinen (Turcotte ym. 2010). Se vaikuttaa KROMATIININ rakenteeseen sekä transkription aktivaattoreihin ja vaimentajiin, ja sillä on keskeinen rooli glukoosilla vaimennettujen geenien uudelleen aktivoimisessa. Aktivoituessaan Snf1-kinaasi vaimentaa Mig1-VAIMENTAJAproteiinin, mikä puolestaan vapauttaa useiden muiden transkriptiota säätelevien proteiinien geenien ilmentymisen. Nämä proteiinit puolestaan indusoivat glukoneogeneesiin, glyoksylaattireittiin sekä stressasteeseen osallistuvien geenien ilmentymistä.

3.4.2 TYPENLÄHTEEN AISTIMINEN JA SOLUN REAKTIOT

Sienet tarvitsevat tyypeä erilaisten molekyylien, kuten proteiinien, rakennusaineiksi. Ammoniumtyyppi ja glutamiini ovat sienten kasvulle parhaita typenlähteitä. Sienet voivat käyttää myös muita typenlähteitä ympäristöstään.

Jos ammoniumia on runsaasti saatavilla, se kulkeutuu solujen sisään vapaasti ammoniakkimuodossa tai se vietään soluun kuljetusproteiinien avulla. Vaihtoehtoisten typenlähteiden hyödyntämiseen tarvittavat entsyymit ja kuljetusproteiinit ovat silloin vaimennettuina. Jos ammonium on kasvua rajoittava tekijä, sienen Amt/Mep-solukalvoproteiini aistii ympäristön ammoniumtypen ja kalvoproteiinin kolmiulotteinen rakenne muuttuu ammoniumia läpäiseväksi (KUVA 13) (Bahn ym. 2007). Samalla aktivoituvat cAMP- ja MAP-kinaasivälitteiset viestinvälitysketjut, jotka esimerkiksi hiivoilla säätelevät niiden MORFOLOGIAA ja aktivoivat rihmamaisen kasvutavan (Kriel ym. 2011; Biswas ym. 2007; Morschhäuser 2011).

Aminohappojen aistimista varten sienillä on solujen pinnalla kahdenlaisia proteiineja: sellaisia, jotka vain aistivat aminohappoja, ja sellaisia, jotka sekä aistivat että kuljettavat niitä solujen sisään (KUVA 13). Ensimmäisen tyyppin proteiinit viestivät aminohappojen läsnäolosta eteenpäin muille proteiineille, jotka sitten vuorollaan huolehtivat siitä, että solujen pinnoille tuotetaan aminohappoja kuljettavia proteiineja. Tällainen mekanismi on esimerkiksi leivinhiiavan SPS- (Ssy1-Ptr3-Ssy5) proteiinikompleksi, joka säätelee aminohappopermeaasigeenien ilmentymistä, kun solun ympäristössä havaitaan aminohappoja. Ssy1 on solukalvon proteiini, joka aistii ja sitoo aminohappoja mutta ei itse osallistu niiden kuljettamiseen soluun. Ssy1 aktivoi Ptr3-Ssy5-proteiinikompleksin, jonka aktivoimat transkriptiotekijät indusoiivat edelleen aminohappoaineenvaihduntaan tarvittavia entsyymejä sekä aminohappojen kuljetusproteiineja (Liu ym. 2008). Toisen tyyppin proteiinit huolehtivat sekä aistimisesta että aminohappojen sisäänkuljetuksesta. Gap1



KUVA 13. Aminohappojen ja ammoniumin aistiminen leivinhiivalla (*S. cerevisiae*). Amt/Mep2 ja Gap1 ovat aktiiviseen kuljettamiseen osallistuvia kantajaproteiineja, jotka toimivat sekä reseptoreina että kuljettajina aminohapoille tai ammoniumille. Symportti kuljettaja vetyioneja samaan suuntaan kuljetettavan molekyylin kanssa (Gap1). Antiportissa liikenne on vastakkaisiin suuntiin (Amt/Mep2). Sekä Gap1 että Amt/Mep2 aktivoivat PKA-signalointireitin, joka säätelee geenien transkriptiota tumassa. Ssy1 on aminohappoja aistiva proteiini, joka ei osallistu aineiden kuljettamiseen. Ptr3-Ssy5-kalvoproteiini- ja Ssy5-aktivoituu, kun Yck1/2 hyperfosforyloi Ptr3:n. Samalla Ssy5 aktivoituu proteolyytisesti, mikä mahdollistaa Stp-TRANSKRIPTIOTEKIJOIDEN proteolyyttisen muokkauksen. Proteolyytisesti muokatut Stp-proteiinit kulkeutuvat tumaan, jossa ne käynnistävät aminohappopermeaasigeenien (esim. *gap1*) transkription. (KRISTINA HILDÉN.)

on yleisaminohappokuljettaja, joka osallistuu aminohappojen aistimiseen ja kuljettamiseen solun sisään aktivoiden myös PKA-viestinvälitysketjun, joka puolestaan säätelee useita solun kasvuun ja käymisaineenvaihduntaan liittyviä toimintoja. Jos sienille on tarjolla aminohappojen sijaan hyvä typenlähde, kuten ammonium-ioneja, Gap1 vaimennetaan. Erilaisia aminohappoja aistivia kuljetusproteiineja on kuvattu toistakymmentä.

3.4.3 FEROMONIEN AISTIMINEN

Sienet aistivat toisten sienien erittämiä kemiallisia signaaleja, feromoneja, paljolti samoilla keinoilla kuin ravinteita. Feromonin aistinproteiinit ovat yleensä G-proteiinikytkentäisiä, ja ne laukaisevat solujen jakautumista ja erilaistumista niin MAP-kinaasivälitteisten reittien kuin syklisen AMP:n välittämien viestinvälitysketjujenkin kautta. Sienten feromonien aistinproteiinit ovat äärimmäisen herkkiä, ja ne pystyvät havaitsemaan todella pienet feromonipitoisuudet ympäristöstään (LUKU 4.2).

3.4.4 PAINOVOIMAN AISTIMINEN

Useimmat sienet pystyvät aistimaan painovoiman, joskin painovoimaan reagoimista on havainnoitu enimmäkseen erilaisissa lisääntymissolukoissa (Corrochano & Galland 2006). Lisääntymissolukoissa, kuten itiöemissä, on usein tärkeää, että niiden asento ja kasvusuunta on oikea, jotta itiöt pääsevät leviämään tehokkaasti. Häiriön jälkeen sienet oikaisevatkin itiöitä levittävät solukonsa nopeasti oikeaan asentoon. Kantasienten soluissa aktiinisäikeiden joustavasti paikallaan pitämät tumat toimivat TASAPAINOKIVINÄ. Jos solun asento muuttuu, tumat painuvat uudessa tilanteessa kohti solun alapuolta ja vapauttavat allaan olevista vesikkeleistä ja mikrovakuoleista solujen paikalliseen kasvuun johtavia aineita. Vesikkeleistä vapautuu ilmeisesti ainakin kalsiumia aktiinisäikeiden säätelyyn ja uutta soluseinäainesta soluseinien kasvattamiseen. Näin solukon alapuoli kasvaa yläpuolta nopeammin ja solukko kääntyy. Kotelosienten painovoimanaistimismekanismeja ei toistaiseksi tunneta. Keräsienten itiöputkien ylöspäin kasvamisen säätelyssä TASAPAINOTUNNISTIMINA toimivat luultavimmin lipidipallosot. Myös niissä aktiinisäikeiden ja kalsiumin säätelyn merkitys painovoiman kasvuvaikutuksiin on selvä. Mucorales-lahkoon kuuluvilta *Phycomyces*-suvun sieniltä on lisäksi löydetty proteiinikristalleja, joiden epäillään toimivan painovoiman aistimisessa.

3.4.5 VALON AISTIMINEN

Sienet reagoivat herkimmin siniseen valoon, mutta sienten kasvuun vaikuttavat myös punainen valo, infrapuna- ja ultraviolettivalo (KUVA 14). Esimerkiksi sininen valo estää itiöiden itämistä, mutta punainen valo pystyy kumoamaan estovaikutuksen. Useimmiten valon vaikutus on joko lisääntymiselimiä tuottavaa tai estävää. Valo myös ajastaa sienten sisäisen kellon tai saa liikkuvat solut uimaan valoa kohti. Yleensä hyvin pienet valomäärät riittävät sienten valosta riippuvaisten toimintojen laukaisemiseen. Punaisen ja infrapunavalon vastaanottimena toimii biliverdiini ja vihreän valon vastaanottimena retinaali. Sinisen ja ultraviolettivalon sekä joskus myös punaisen valon vastaanottimina puolestaan toimivat erilaiset flaviinit. Erilaisten valosignaalien vastaanottaminen aktivoi sienissä kuhunkin signaaliin yhteydessä olevan

Valoreseptoriproteiini

Valon vastaanottaja

Fytokromi	Biliverdiini
Opsiini	Retinaali
Kryptokromi/fotolyaasi, vivid, White collar1	Flaviini

Kuva 14. Valon vastaanottajaproteiini ja sen valoa aistiva kromoforirakenne. Palkit näyttävät vastaanotettavan valon värin. (SARI TIMONEN.)

signalointireitin, jonka avulla sieni kykenee säätelemään geenien ilmentymistä ja solun toimintaa. Valon aistimiseen liittyvät viestintämolekyylit ovat yleisimmin suoraan DNA:han tarttuvia, sinkkiä sisältäviä proteiineja (Herrera-Estrella & Horwitz 2007).

3.4.6 SÄHKÖN AISTIMINEN JA SÄHKÖINEN VIESTINTÄ

Sienet reagoivat sekä negatiivisiin että positiivisiin varauksiin ympäristönsään (Gillivray & Gow 1986). Eri sieniin negatiivinen elektroninen virtaus eli sähkövirta vaikuttaa eri tavoin. Joidenkin itiöputket alkavat välittömästi kasvaa kohtisuoraan virtausta vastaan, kun taas toisilla itiöputket jatkavat kasvuaan entiseen suuntaansa. Jotkut sähkökentässä kasvavat sienet kasvattavat lisää haaroja erityisesti plusnavan ja toiset taas miinusnavan puolelle. Pitkäikäisten kantasienten on myös havaittu kykenevän välittämään sähköisiä viestejä rihmastojuhteen toisesta päästä toiseen päähän. Jos rihmaston toisessa päässä sieni havaitsee jotakin houkuttelevaa tai ärsyttävää, voidaan rihmastojuhteen toisessa päässä mitata selkeä sähköimpulssien muutos (Olsson & Hansson 1995).

3.5 SOLUNJAKAUTUMINEN

Kristiina Hildén

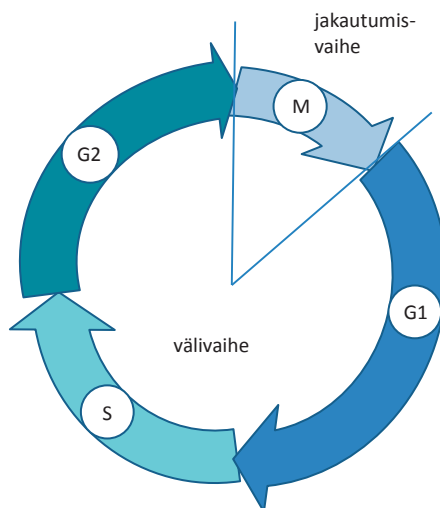
Useimmat tunnetut sienet viettävät pääosan elämästään haploideina tai kaksitekijäisina rihmastoina. Kasvullisen solun normaalia jakautumista kutsutaan mitoosiksi. Solunjakautumisen aikana syntyy yhdestä solusta kaksi kromosomistoltaan samanlaista tytärsolua. Solun kasvukierron aikana

DNA:n ja kromosomien pitää kahdentua ennen kuin muu solu alkaa jakautua. Näin solun DNA:n ja kromosomien määrä säilyy samana solusyklistä toiseen. Sukusolujen syntyessä kromosomien määrä puolittuu (n), ja tätä tapahtumaa sanotaan meioosiksi (LUKU 4.2).

3.5.1 SOLUNJAKAUTUMISEN VAIHEET

Solun elinkaari jaksottuu DNA:n kahdentumisen (S-vaihe, *synthesis*) ja jakautumisvaiheen (M-vaihe, mitoosi) vuorotteluun (KUVA 15). Näiden vaiheiden välissä ovat tarkistuspisteinä taukojaksot (G₁- ja G₂-vaiheet, *gap*), joiden aikana tarkistetaan, että edellinen vaihe on toteutunut oikein ja että sisäiset tai ulkoiset olosuhteet ovat suotuisat seuraavaan vaiheeseen siirtymiselle. Solusykliä säätelee neljä keskeistä proteiiniiryhmää: sykliinit, sykliinistä riippuvaiset kinaasit, PROTEAASIT ja fosfataasit.

G₁-vaihe on solun normaali tila. Vaiheessa, jossa solu valmistautuu jakautumaan, se muodostaa DNA-synteesivaiheessa tarvittavia proteiineja. Normaalitilassa mikrotubulukset ovat solulimassa eikä tumen DNA:n rakenne ole vielä tiivistynyt. Mikrotubuluksista koostuva tumasukkula ja SUKKULANAVAT ovat solunjakautumiselle erityisen tärkeitä rakenteita. Sukkulanapa on tumakelmun kahden kerroksen välissä oleva solurakenne, joka toimii mikrotubuluksia järjestävänä keskuksena. Sukkulanavat pysyvät tumakelmussa



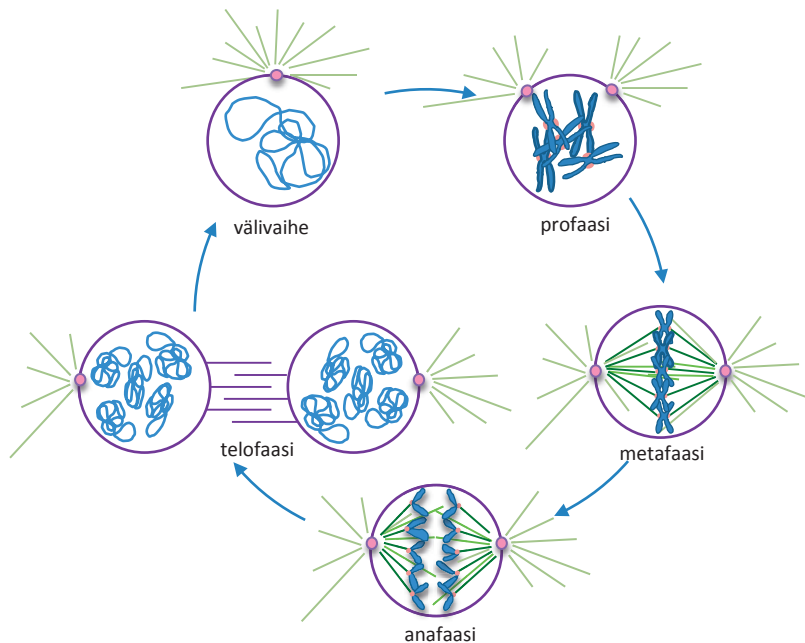
KUVA 15. Solusykli ja sen vaiheet. Solusykli jaetaan jakautumisvaiheeseen (mitoosi, M) ja välivaiheeseen. Välivaihe jaetaan vielä kolmeen osaan (G₁, S ja G₂). G₁-vaihe on yleensä solusyklin vaiheista pitkäkestoisin. Sen aikana solu kasvaa ja tuottaa aktiivisesti proteiineja. Synteesivaiheen (S) aikana DNA kahdentuu. G₂-vaiheen aikana solu tuottaa molekyyliä, joita se tarvitsee jakautumiseen. (KRISTINA HILDÉN.)

koko solunjakautumisen ajan, sillä toisin kuin kasveilla ja eläimillä, monilla sienillä tumakelmu ei hajoa mitoosissa (De Souza & Osmani 2007).

S-vaihe alkaa DNA:n kahdentumisen eli REPLIKAATION alkamisesta, ja se kestää siihen saakka, kunnes koko DNA on kahdentunut. Myös sukkulanapa kahdentuu tämän vaiheen aikana, mutta naparakenteet eivät vielä erkaannu toisistaan.

G₂-välivaiheen aikana DNA:n laatu tarkistetaan ja solu valmistautuu jakautumaan tuottamalla tarvitsemiaan molekyylejä. Tumasukkula alkaa muodostua, kun soluliman mikrotubulukset alkavat purkautua ja tumasukkulan mikrotubulukset puolestaan vasta muodostua (De Souza & Osmani 2007).

M-vaihe voidaan jakaa neljään osaan: esivaiheeseen eli profaasiin, keskivaiheeseen eli metafasiin, jälkivaiheeseen eli anafaasiin ja loppuvaiheeseen eli telofaasiin (KUVA 16). Profaasin aikana kahdentuneet kromosomit



KUVA 16. Solunjakautumisen, mitoosin, vaiheet. Solu alkaa valmistautua jakautumiseen jo välivaiheen aikana, jonka synteesivaiheessa DNA kahdentuu. Mitoosi alkaa profaasilla, jonka aikana kahdentuneet kromosomit (sininen) tiivistyvät ja välivaiheen aikana jakautuneet sukkulanavat sekä niihin kiinnittyneet astraalimikrotubulukset (vaaleanvihreä) erkaanevat toisistaan. Metafaasin aikana kromosomit asettuvat solun keskiosaan ja tumasukkulan kinetokorimikrotubulukset (tummanvihreä) kiinnittyvät kromosomien kinetokoreihin (vaaleanoranssi). Polaarimikrotubulukset kasvavat sukkulanapojen (vaaleanpunainen) välille. Anafaasin aikana mikrotubulukset vetävät tytärokromosomit kohti sukkulanapoja. Telofaasissa tytärokromosomien tumakotelot (violetti) eriytyvät ja solu jakautuu. (KRISTINA HILDÉN.)

tiivistyvät sykkyröiksi, joita sentromeeri pitää yhdessä. Joillakin sienillä kromosomit tiivistyvät vain löyhästi, mikä on ainutlaatuista verrattuna kasvi- tai eläinsolujen mitoosein. Jakautuneet sukkulanavat sekä niihin kiinnittyvät, solulimaan päin kasvavat mikrotubulukset (astraalimikrotubulukset) erkanevat toisistaan tumakotelossa.

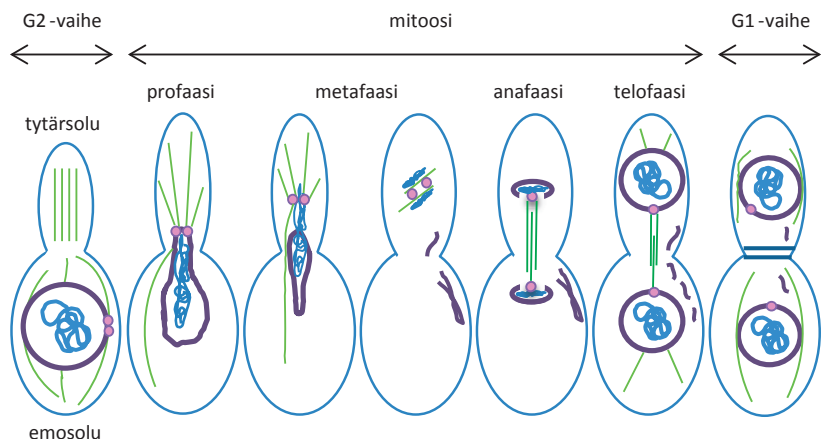
Metafaasissa astraalimikrotubulukset ohjaavat tuman sijoittumista solussa ja tumasukkulan mikrotubulukset kasvavat molemmista sukkulanavoista kromosomeja kohti. Osa tumasukkulan mikrotubuluksista kiinnittyy kromosomien sentromeerialueeseen (kinetokorimikrotubulukset) muodostaen KINETOKORIRakenteen (= miktotubulusten kiinnittymiskohta kromatidissa) ja osa kasvaa sukkulanapojen välille (polaarimikrotubulukset). Metafaasissa kromosomit asettuvat pääsääntöisesti solun keskiosaan siten, että mikrotubulukset ja sukkulanavat sijoittuvat metafaasikromosomien vastakkaisille puolille. Tällaista metafaasilevyä ei muodostu kaikilla rihmamaisilla sienillä, ja niillä kromosomit ovat tuman sisällä vähemmän järjestyneinä.

Anafaasin alussa kahdentuneet kromosomit erkanevat toisistaan tumasukkulan säikeiden lyhentyessä ja liikuttaessa kromosomeja kohti vastakkaisia sukkulanapoja. Kun kromatidit saavuttavat sukkulanavat, alkaa anafaasin jälkimmäinen osa. Siinä tumasukkulan vastakkaisista sukkulanavoista kurottuvat päällekkäiset mikrotubulukset työntävät sukkulanavat kauemmaksi toisistaan.

Telofaasin aikana molempien sisarkromatidien ympärille muodostuu itsenäinen tumakotelo, solulima ja soluelimet jakautuvat kahteen osaan ja emosolusta syntyy kaksi erillistä solua. Rihmamaisilla sienillä solunjakautumista ei kuitenkaan tapahdu jokaisessa solusyklissä, ja siksi niiden soluissa voi olla useampia tumia. (Aist & Morris 1999; De Souza & Osmani 2007).

3.5.2 SOLUNJAKAUTUMINEN RIHMAMAISILLA SIENILLÄ

Rihmamaisilla sienillä mitoosi voi olla suljettu, välimuotoinen tai kasvien ja eläinten tapaan avoin. Suljetun mitoosin etuna on monitumaisessa solussa, jossa tumat ovat hyvin lähekkäin, että sukkularihmasto voi kiinnittyä vain tuman sisällä olevien kromosomien kinetokoreihin. Välimuotoisessa mitoosissa tumakoteloon muodostuu aukkoja, joiden kautta mikrotubulukset kulkevat nopeasti tuman sisään mitoosin aikana. Avoimessa mitoosissa tumakotelo hajoaa kokonaan, ja silloin myös sukkulanavat ja sukkularihmasto ovat vapaana solulimassa. Rihmamaisilla sienillä on monia eri tapoja säädellä tumien liikkumista soluissa. Esimerkiksi maissinnoella (*Ustilago maydis*) solunjakautuminen muistuttaa leivinhiivaa, vaikka sillä on avoin mitoosi (KUVA 17) (Theisen ym. 2008). Kaksitumaisilla kantasienillä kaksitumaisuuden varmistamiseksi on syntynyt myös erityisiä rihmatorakenteita, sinkilöitä (LUKU 2, KUVA 13; LUKU 5, KUVA 12).

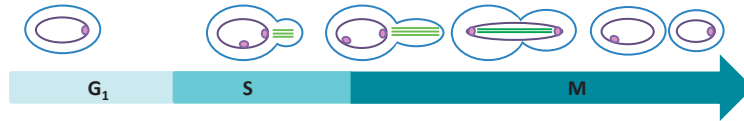


Kuva 17. Avoin mitoosi. Poiketen muista kotelosienistä maissinnoen (*Ustilago maydis*) tumakotelo (violetti) hajoaa mitoosin aikana, mikä muistuttaa eläinsolun mitoosia. Profaasin aikana kahdentunut sukkulanapa (vaaleanpunainen) vetää astraalimikrotubulusten (vaaleanvihreä) avulla tumaa kohti tytärnsolua ja tumakotelo hajoaa kärjestään. Hajonnut tumakotelo pysyy emosolussa, ja se käytetään telofaasissa uusien tumakoteloiden rakennusaineena. Kromosomit (sininen) vapautuvat tumasta, ja tumasukkula (tummanvihreä) alkaa muodostua tytärnsolussa. Kromosomit asettuvat muodostuvan tumasukkulan ympärille. Anafaasin aikana tumasukkula työntää kahdentuneet kromatidit myös emosolun puolelle. G1-vaiheessa muodostuu emo- ja tytärnsolun välille väliseinä (tummansininen) ja solu jakautuu. (KRISTINA HILDÉN, THEISEN YM. 2008 MUKAAN.)

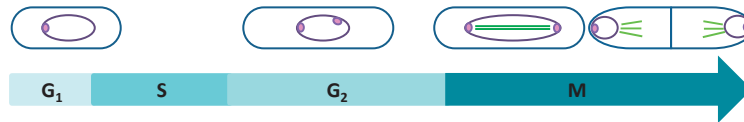
3.5.3 SOLUNJAKAUTUMINEN HIIVALLA

Leivinhiivan solunjakautumista sanotaan silmikoinniksi. Siinä emosolun seinään muodostuu tiettyyn kohtaan pullistuma, silmu, joka myöhemmin solunjakautumisessa kuroutuu irti emosolusta (kuva 18A). Hiivoilla on niin kutsuttu suljettu mitoosi, eli tumakotelo ei hajoa mitoosin aikana. Mikrotubuluksia muodostavat tubuliinit kulkevat solulimasta tuman sisään tumakotelon aukkojen kautta koko solusyklin ajan. Sukkulanapojen kahdentuminen tapahtuu solusyklin G1-vaiheessa jo ennen DNA:n kahdentumista. Soluliimaan kasvavat mikrotubulukset tunnistavat paikan, jossa tytärnsolu silmikoituu. Tytärnsolun paikka määräytyy yleensä edellä kuroutuneen solun arven viereen (kuva 5 luvussa 9). Tytärnsolu kasvaa ensin kärjestä mutta myöhemmin tasaisesti joka suunnalta. Kun mitoosissa jakautunut tuma kulkeutuu tytärnsoluun, tytärnsolu kuroutuu irti emosolusta. Halkihiivalla solu venyy molemmista päistään ja jakautuu tasaisesti väliseinällä keskeltä kahtia (kuva 18B).

A. Leivinihiiva



B. Halkihiiva



KUVA 18. Solunjakautuminen hiivalla. A. Leivinihiiva (*Saccharomyces cerevisiae*) jakautuu silmikoitumalla. Kahdentuneet sukkulanavat (vaaleanpunainen) erkanevat toisistaan DNA-synteesivaiheen (S) lopussa ja kulkeutuvat solusyklin edetessä tumen (violetti) vastakkaisille puolille. Tumasukkulan (vihreä) mikrotubulukset alkavat muodostua jo ennen mitoosia (M). Synteesivaihe ja mitoosi etenevät osittain yhtäaikaaisesti, minkä vuoksi leivinihiivalta puuttuu perinteinen G₂-taukovaihe. Tuman jakauduttua emosolun seinään muodostuva silmu kuroutuu irti itsenäiseksi tytärsoluksi. (KRISTIINA HILDÉN.)

B. Halkihiivalla (*Schizosaccharomyces pombe*) on tumallisille soluille tyypillinen solusykli (KUVA 15), joka koostuu G₁-, S- ja G₂-vaiheista sekä mitoosista. Solu kasvaa tasaisesti molemmista päistään. Mitoosin loppussa solun keskiosaan muodostuu väliseinä ja solu jakautuu tasaisesti keskeltä kahtia. (KRISTIINA HILDÉN.)

SUOSITTELEMME

Napakka julkaisu, jonka avulla voi helposti syventää tietoja sienten aisteista: Bahn, Y.-S., C. Xue, A. Idnurm, J. C. Rutherford, J. Heitman & M. E. Cardenas (2007). Sensing the Environment: Lessons from Fungi. *Nature Reviews: Microbiology* 5, 57–69.

Kattava ja moderni yleisteos sienten biologiasta: Moore, D., G. Robson & T. Trinci (2011). *21st Century Guidebook to Fungi*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 640 s.



4. SIENTEN GEENIT JA GENOMIT

Sienisolussa on sieniryhmän ja sienen elinkierron vaiheen mukaan yksi tai useampia kromosomistoja. Tyypillisessä kasvullisessa kotelosienirihmassa on yksi haploidi tuma, kun taas kantasienisoluissa on kaksi haploidia tumaa. Suurin osa geneeistä sijaitsee tumassa, jossa pitkät DNA-ketjut on pakattu kromosomeiksi. Joillakin sienillä genejä on myös pienemmissä yksiköissä, PLASMIDEISSA. Genomiin eli perimään kuuluvat kaikki sienisolun geenit. Geeni eli perintökäijä sisältää useimmiten rakennusohjeet tietylle proteiinille, joten sekä geenien määrä että toiminta vaikuttavat sienisolujen ominaisuuksiin.

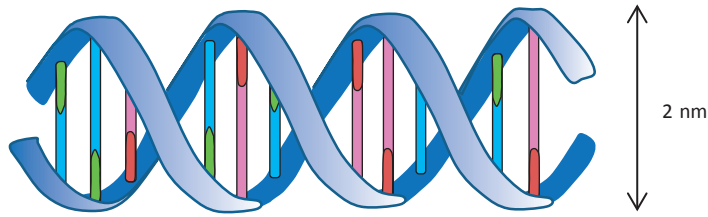
4.1 GEENIT

Mika Tarkka, Kristiina Hildén & Mikko Arvas

Sienten perintökäijät eli geenit on koodattu DNA:n emäsjärjestykseen (KUVA 1). Sienten geenit ovat yleensä 1000–5000 emäsparin pituisia, ja niistä on olemassa 1–10 kopiota joko hajallaan tai ryppäinä genomissa. Monia kopioita on usein siksi, että geenituotetta tarvitaan paljon, esimerkkinä ribosomaalinen RNA, josta proteiineja valmistavat ribosomit rakentuvat. Kopiot voivat myös olla toisistaan hieman poikkeavia ja erilaisten säätelykäijöiden alaisia, jolloin ne aktivoituvat kukin omalla tarkoituksenmukaisella hetkellään.

Tumallisten eliöiden geenit sisältävät tyypillisesti sekä proteiinia koodaavia jaksoja (EKSONEITA) että koodaamattomia jaksoja (INTRONEJA). Intronien avulla eliö voi tuottaa samasta geenistä erilaisia proteiineja (LUKU 4.1.1). Eläinkuntaan verrattuna sienillä on yleensä vähän introneja. Sienten kesken on kuitenkin huomattavaa vaihtelua intronien määrässä (KUVA 2). Hiivoilla ja nopeasti kasvavilla rihmamaisilla kotelosienillä on useimmiten vain muutama introni. Kotelosieniin kuuluva leivinhiiwa edustaa tässä ääripäätä. Sen kuudestatuhannesta geenistä vain alle 500:ssa on introneja. Intronitiheys on erityisen pieni geneeissä, joiden aktivoititasa vaihtelee nopeasti. Kantasienten genomien emäsjärjestyksiä tunnetaan vielä melko vähän, mutta tähänastisten tulosten perusteella kantasienten geneeissä on runsaammin

Kesäpiennarsieni (*Agrocybe praecox*) kasvamassa kiinteällä ravintoalustalla, johon on lisätty saastunutta maata. (GRIT KABIERSCHE & KARI STEFFEN.)



Kuva 1. DNA koostuu kahdesta pitkästä nukleotidiketjusta, jotka kiertyvät toistensa ympäri muodostaen kaksoiskierteen. Neljä erilaista emästä yhdistää nukleotidiketjut toisiinsa. Emäkset pariutuvat aina seuraavasti: adeniini (vaaleanpunainen) – tyymiini (punainen) ja guaniini (turkoosi) – sytyysiini (vihreä). (SARI TIMONEN.)

	Kromosomien määrä	Pituus (milj. emäsparia)	GC-osuus (%)	Geenien määrä (tuhansia)	Koodaavaa DNA:ta (%)	Eksonia geeniä kohti	Lajeja
Apansporoblastina	11	3	40	3	77	1	2
Mucoromycotina	15	51	36	16	35	4	2
Chytridiomycetes	?	24	39	9	52	4	1
Microbotryomycetes	?	21	54	6	44	7	1
Basidiomycota							
Pucciniomycetes	18	89	43	21	26	5	1
Exobasidiomycetes	?	9	52	4	69	2	1
Ustilaginomycetes	23	20	54	7	61	2	1
Tremellomycetes	14	19	49	6	55	7	1
Dikarya							
Agaricomycetes	12	57	52	14	35	6	4
Ascomycota							
Schizosaccharomycetes	3	13	36	5	56	2	1
Saccharomycetes	9	13	40	6	66	1	14
Leotiomycetes	16	41	43	15	40	3	3
Sordariomycetes	8	41	51	13	42	3	9
Pezizomycotina							
Eurotiomycetes	8	31	49	10	48	3	12
Dothideomycetes	19	37	50	16	52	3	1

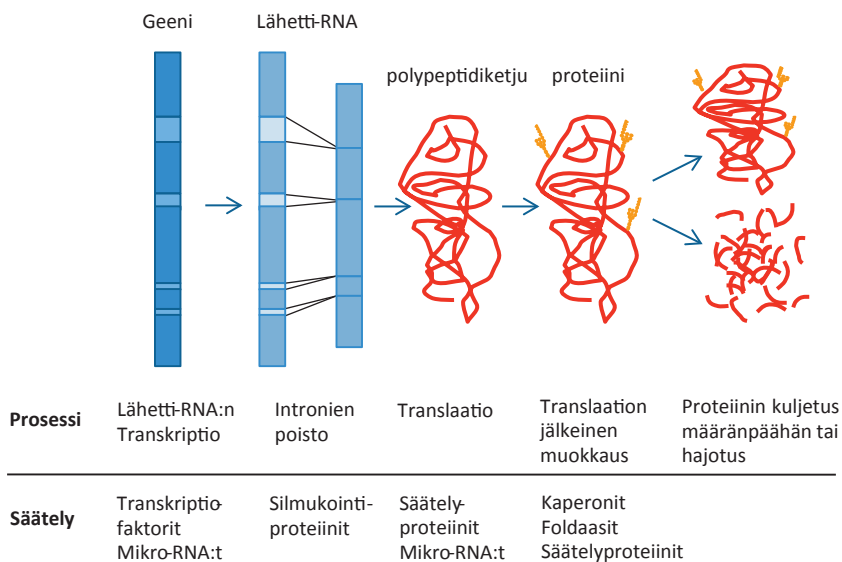
Kuva 2. Eri sieniluokkien genomin rakenteen tunnuslukujen keskiarvoja. Sukupuu taulukon vasemmalla puolella kuvaa sieniluokkien oletettua erilaistumisjärjestystä. Kromosomien lukumäärät perustuvat yksinkertaisiin kromosomistoihin (n). Genomin pituus on ilmoitettu miljoonina emäspareina ja geenien määrä tuhansina geneinä. Guaniini (G)- ja sytyysiiniemästen (C) määrä ("GC-osuus") ja geenien osuus koko genomista esitetään prosentteina ("Koodaavaa DNA:ta"). Viimeinen sarake ("Lajeja") kertoo, kuinka moneen lajiin edellä esitetyt keskiarvot perustuvat. (MIKKO ARVAS & KRISTINA HILDÉN.)

introneja kuin kotelosienissä. Tyypillisesti kantasienten geenit sisältävät 2–10 intronia geeniä kohti. Sienijuuria muodostavien sienien geneeissä on yleensä paljon introneja, kuten kantasieniin kuuluvalla kangaslohisienellä (*Laccaria bicolor*), jolla on viisi intronia geeniä kohti (Martin ym. 2008). Ääriesimerkki intronien määrästä on nummitatin betatubuliinigeeni II, jossa on 21 intronia (Juuti ym. 2005).

4.1.1 GEENIEN ILMENTYMINEN ELI TRANSKRIPTIO

Osa geneeistä ilmentyy kaikissa olosuhteissa. Ilman tällaisia solujen toiminnalle keskeisiä PERUSAINENVAIHDUNTAGEEENEJÄ sienet eivät tulisi toimeen. Suuri osa geneeistä ilmenee kuitenkin vain tietyissä kehitysvaiheissa tai olosuhteissa. Monet geenit tuottavat toisten geenien säätelymolekyylejä, joihin kuuluvat geenien säätelyalueille tarttuvat proteiinit, TRANSKRIPTIOTEKIJÄT ja lyhyet MIKRO-RNA-MOLEKYYLIT.

Tumallisille eliöille tyypilliset mekanismit säätelevät sienien geenien ilmentymistä eli TRANSKRIPTIOTA. Transkriptio tarkoittaa tapahtumasarjaa, jossa DNA:n sisältämä emäsjärjestys (sekvensi) kopioidaan tumassa

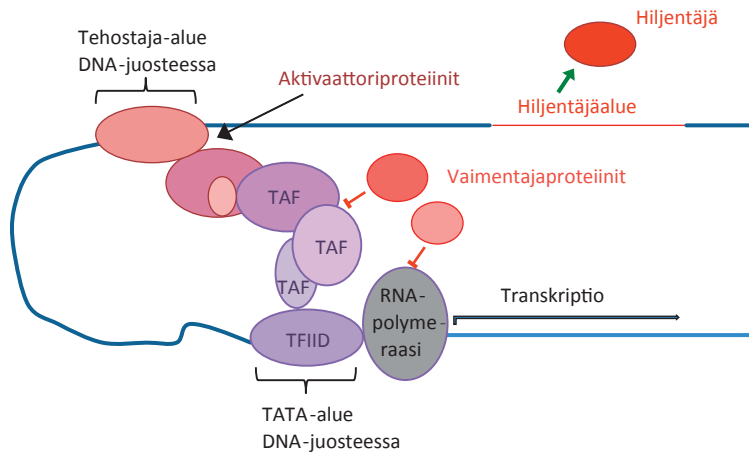


KUVA 3. Geenien ilmentyminen ja proteiinien valmistus. Geenin (sininen) aktivoiduttua sen pohjalta tuotetaan tumassa esilähetä-RNA:ta (vaaleansininen), josta poistetaan intronit (haalea vaaleansininen) silmukoinnin avulla. Lähetä-RNA kuljetetaan sen jälkeen solulimaan ribosomien luettaviksi. Ribosomit lukevat DNA:n emäsjärjestyksen kolmen emäksen ryppäinä, kodoneina, ja liittävät kasvavan polypeptidiketjun päähän (punainen) kunkin KODONIN mukaisen aminohapon. Polypeptidiketjua muokataan vielä eteenpäin esimerkiksi liittämällä siihen sokkimolekyylejä (keltainen). Lopuksi proteiini kuljetetaan määränpäähän tai hajotetaan. (KRISTHINA HILDÉN.)

RNA:ksi. Transkriptiossa RNA-POLYMEERAASI kääntää DNA:ssa olevaa emäsjärjestystä esilähetti-RNA:ksi (KUVA 3). Transkription avulla syntyy myös muita RNA-tyyppejä, proteiinsynteesikoneistoon liittyvää SIIRTÄJÄ-RNA:ta, RIBOSOMAALISIA RNA-MOLEKYYLEJÄ sekä transkription ja proteiinsynteesin säätelyyn osallistuvia MIKRO-RNA-MOLEKYYLEJÄ.

4.1.1.1 Lähetti-RNA:n tuotto

Transkription alussa RNA-polymeraasi kiinnittyy DNA-molekyyliin tumassa. Tämä prosessi vaatii tuekseen PROMOOTTORIALUEEN sekä avustavia proteiineja. RNA-polymeraasin toimintaa edeltää proteiinikompleksin muodostuminen niin sanottuun promoottoriin, joka sijaitsee genomissa transkription aloituskohdan edessä (ylävirrassa). Promoottorialueella olevaan TATA-ALUEESEEN (KUVA 4) tarttuu ensin TFIID-PROTEIINI ja sen jälkeen proteiinikompleksi, johon kuuluu yli 10 erilaista TAF-PROTEIINIA. Tämän jälkeen TFIID avaa promoottorialueen DNA:n ja mahdollistaa RNA-synteesin aloittamisen. RNA-polymeraasi tarttuu kompleksiin ja aktivoituttuaan aloittaa fosforylaation avulla RNA-juosteen rakentamisen. RNA-polymeraasin lisäksi useat muutkin proteiinit osallistuvat LÄHETTI-RNA:n valmistamiseen. Näiden proteiinien tehtävänä on muun muassa lisätä ESILÄHETTI-RNA:n alkupäähän (5'-PÄÄ) erityisen sidoksen avulla



KUVA 4. Geenin ilmeneminen tumassa. RNA-polymeraasi (harmaa) ja transkriptiotekijät (violetti, TAF, TFIID) ovat kiinnittyneet TATA-alueeseen valmiina aloittamaan transkription. Aktivaattoriproteiinit (punavioletti) ovat kiinnittyneet tehostaja-sekvenssiin ja vaikuttavat yhdessä RNA-polymeraasikompleksin kautta, mikä vahvistaa transkriptiota. Vaimentajat (punainen) tarttuvat suoraan transkriptiotekijöihin ja estävät niiden toimintaa (punainen viiva). Hiljentäjät (tummanpunainen) tarttuvat hiljentäjäalueelle ylävirtaan transkription alkukohdasta. Niiden irtoaminen (vihreä nuoli) mahdollistaa transkription. (KRISTIINA HILDÉN.)

guaniiniemäs ja siihen metyyliiryhmä, osallistua myöhemmin tapahtuvaan intronien poistamiseen sekä lisätä RNA:n loppupäähän (3'-PÄÄ) adeniiniemäksiä (esilähetti-RNA:n polyadenylaatio).

Geenituote, esilähetti-RNA, sisältää usein intronin tai useampia introneja. Intronien ei ole tarkoitus koodata proteiineja, ja ne poistetaan SILMUKOINNILLA, joka on tarkasti säädeltyä. Samasta geenistä voidaan vaihtoehtoisen silmukoinnin avulla luoda erilaisia lähetti-RNA-molekyylejä. Vaihtoehtoisessa silmukoinnissa poistetaan introneja vaihtelevasti, ja näin syntyy erilaisia proteiineja. Eksonit, proteiinia koodaavat alueet, ovat lopullisessa proteiinissa tuottavassa lähetti-RNA:ssa aina samassa järjestyksessä kuin esilähetti-RNA:ssa.

4.1.1.2 Transkription säätely

Kauempana promoottorista sijaitsevat TEHOSTAJA-ALUEET vahvistavat transkriptiota. Tehostaja-alueet voivat olla tuhansien emäsparien päässä transkription aloituskohdasta ylävirtaan tai geenin lopetuskohdasta alavirtaan. Silti niihin liittyvät proteiinit vaikuttavat transkriptioon yhdessä RNA-polymeraasikompleksin kanssa (KUVA 4). Tehostaja-alueisiin liittyvät TRANSKRIPTIOTEKIJÄT eivät yksin kykene aloittamaan transkriptiota mutta saattavat lisätä geenin ilmenemistä jopa satakertaisesti. Mikäli tehostaja-alueeseen tarttuvia transkriptiotekijöitä tuotetaan kaikissa soluissa, transkription voimakkuus on sama eri solutyypeissä. Jos transkriptiotekijän tuotto on esimerkiksi stressin aiheuttamaa, lisääntyy geenin ilmeneminen vain stressiolosuhteissa. Mikäli tällaisessa tapauksessa sama tehostaja on useampien geenien läheisyydessä, voimistuu kaikkien näiden geenien ilmeneminen stressiolosuhteissa. Tällainen yhteissäätely on sienillä yleistä.

Transkriptiota häiritseviä proteiineja kutsutaan VAIMENTAJIKSI, ja ne estävät monin eri tavoin transkriptiota (KUVA 4). Vaimentajat voivat tarttua suoraan RNA-polymeraasin ja muiden proteiinien muodostamaan ryppäeseen jo sen rakentumisvaiheessa tai kiinnittyä joihinkin ryppään proteiineista muuttaen niiden muotoa. Vaimentajien toiminta on tarkasti säädeltyä. Soluissa tuotetaan monia erilaisia vaimentajiin tarttuvia ja niiden toimintaa estäviä tai edistäviä proteiineja.

Edellä mainittujen säätelytekijöiden lisäksi geenisäätelyä tekevät myös HILJENTÄJÄT (KUVA 4). Hiljentäjät ovat geenin transkriptiota estäviä molekyylejä, jotka sitoutuvat geenistä melko etäällä oleville HILJENTÄJÄ-ALUEILLE. Koska yhden geenin tehostaja-alue voi olla rakenteeltaan samankaltainen kuin toisen geenin hiljentäjä-alue, sama transkriptiotekijä voi olla yhdelle geenille hiljentäjä ja toiselle geenille tehostaja. Solun toiminnalle tämä varsin monimutkainen säätelykoneisto takaa hienovaraisen ja nopean geenisäätelyn.

4.1.1.3 RNA:n eri lajit

Lähetti-RNA, RIBOSOMAALINEN-RNA ja siirtäjä-RNA osallistuvat keskeisesti solujen yhteen päätehtävistä, proteiinien valmistamiseen. Niiden lisäksi soluissa on myös RNA-lajeja, jotka eivät osallistu suoraan proteiinin valmistamiseen. Niiden tehtäviin kuuluu REPLIKAATION eli DNA:n kahdentumisen, transkription, lähetti-RNA:n eliniän tai proteiinisynteesin säätely, RNA:n muokkaus ja jopa proteiinien hajottaminen ja kuljetus. Erityiset pikku-RNA-molekyylit (21–25 emästä) tuotetaan kaksijuosteisesta RNA:sta katkaisijaentsyymien avulla, ja niitä hyödynnetään vastaavien yksijuosteisten RNA-molekyylien tarkasti kohdennettuun tuhoamiseen. Siten voidaan muun muassa estää geenien liiallista ilmentymistä hajottamalla lähetti-RNA:ta tai poistamalla viallisia lähetti-RNA-molekyylejä.

4.1.2 PROTEIINIEN VALMISTUS ELI TRANSLAATIO

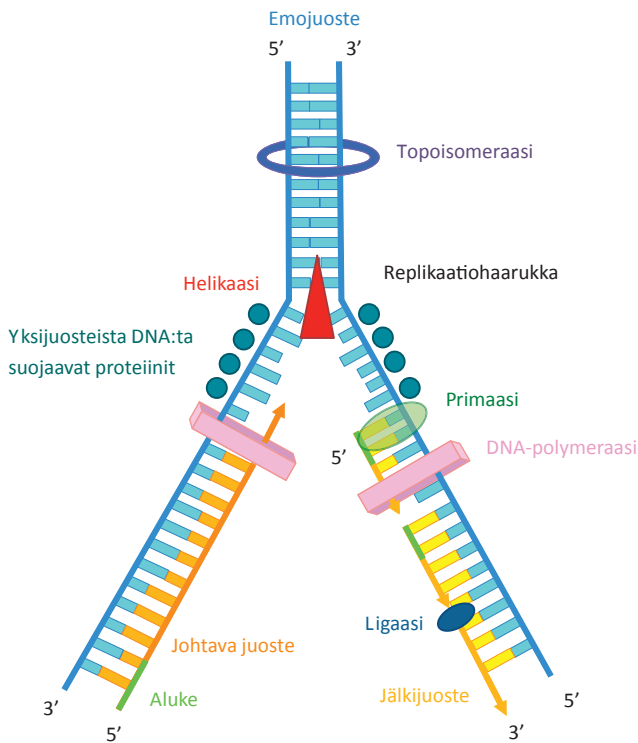
Lähetti-RNA kuljetetaan tumasta solulimaan, jossa ribosomit tuottavat aminohappoketjua RNA:n emäsjärjestyksen mukaisesti ja siirtäjä-RNA-molekyylien avulla. Tätä vaihetta kutsutaan TRANSLAATIOKSI (KUVA 3). Translaation jälkeen aminohappoketju laskostuu kolmiulotteiseksi proteiiniksi, jonka sisältämien ohjeiden mukaan valmiit proteiinit ohjataan solussa oikeaan paikkaan. Eritettävissä proteiineissa on proteiinin alkupäässä vettähyllkivistä aminohapoista koostuva signaalijakso. Se ohjaa proteiinin solulimakalvostoon, minkä jälkeen signaalijakso irtoaa. Solulimakalvoston avustaja- ja LASKOSTUSENTSYYMIT huolehtivat proteiinien oikean kolmiulotteisen rakenteen muodostumisesta. Lisäksi ne ovat tärkeä osa proteiinien rakentumisen laaduntarkkailukoneistoa (Kleizen & Braakman 2004). Solulimakalvostossa muodostetaan proteiinin rakenteeseen vaikuttavat rikkisillat ja lisätään proteiiniin hiilihydraattiosia.

Proteiineihin kiinnitetyt hiilihydraattiketjut ohjaavat proteiinin oikeaan paikkaan solussa tai erittymään solusta ulos. Solulimakalvostoon jäävät proteiinit sisältävät aminohappoketjun loppupäähän sijoittuvan lyhyen, neljän aminohapon mittaisen tunnistusjakson (esim. histidiini-aspartaatti-glutamaatti-leusiini tai lysiini-aspartaatti-glutamaatti-leusiini), jonka avulla proteiinit osataan pakata kuljetusrakkuloihin (VESIKKELEIHIN). Virheellisesti laskostuneet proteiinit kuljetetaan hajotettaviksi soluliman proteosomeihin, kun taas oikein laskostuneet proteiinit kuljetetaan solulimakalvostosta kalvorakkuloissa Golgin laitteeseen. Golgin laitteen eri osissa proteiineja muokataan lisäämällä niihin hiilihydraattiketjuja ja muuntamalla edelleen jo olemassa olevia hiilihydraattiketjuja. Myös fosfaattiryhmät lisätään proteiineihin Golgin laitteessa. Valmiit proteiinit kuljetetaan kuljetusrakkuloissa määränpäähänsä. Rihmamaiset sienet erittävät rakkulat ulos sienisoluista yleensä rihmaston kärjestä. Proteiinin toiminta-aktiivisuutta ja elinikää

voidaan säädellä. Esimerkiksi kinaasit ja fosfataasit voivat säädellä proteiinin fosforylaatiota ja siten sen aktiivisuutta (LUKU 3.3), ja UBIKITIINI-leiman avulla proteiinit voidaan merkitä hajotettaviksi.

4.1.3 DNA:N KAHDENTUMINEN ELI REPLIKAATIO

Solunjakautumisen yhteydessä kromosomin DNA kopioidaan eli replikoidaan useana itsenäisenä alueena (REPLIKONI) pitkin kromosomia. Vain jotkin osat kaksoiskierteestä ovat avoinna samanaikaisesti. Jokaisessa replikonissa on yksi replikaation aloituskohta (origo) ja kaksi replikaation lopetuskohtaa. Replikaation kasvukohta eli replikaatiohaarukka etenee origosta vastakkaisiin suuntiin kohti lopetuskohtia (KUVA 5). Useista proteiineista



KUVA 5. DNA:n kahdentuminen. Helikaasi avaa emojuosteeseen (sininen) DNA:n kaksoiskierrteen replikaatiohaarukassa, ja edellä kulkeva topoisomeraasi purkaa syntyvää superkierrettä. Avautuneeseen juosteeseen kiinnittyvät proteiinit (turkoosi) suojaavat DNA:ta. DNA:n kahdentumiseen tarvitaan primaasin (vihreä) rakentamat alukkeet (vaaleanvihreä), joiden perään DNA-polymeraasi (vaaleanpunainen) lisää vastinemäisiä uudeksi vastinjuosteeksi (keltainen, oranssi). Johtava juoste (oranssi) rakennetaan katkeamattomana, kun taas sen vastinjuoste (jälkijuoste, keltainen) rakennetaan lyhyistä paloista. Ligaasi (tummansininen) yhdistää palat toisiinsa. DNA:n synteesi tapahtuu aina 5'–3'-suunnassa. (KRISTINA HILDÉN.)

koostuva replikaatiokompleksi aloittaa DNA:n kopioimisen sitoutumalla origoon (Araki 2011). DNA-HELIKAASI purkaa DNA:n kaksoiskierteen ja TOPOISOMERAASI estää ympäröivän DNA:n kiertymisen liian tiukalle. Yksijuosteista DNA:ta suojaavat proteiinit tarttuvat avautuneeseen DNA:han, jotta kaksoiskierre pysyisi avoimena koko replikaation ajan. Ne myös suojaavat DNA:ta sitä hajottavilta NUKLEAASEILTA. PRIMAASI-entsyymi rakentaa RNA-alukkeet replikaation aloituskohtiin. DNA-POLYMERAASI liittää alukkeeseen perään emo-DNA:n emäsjärjestyksen mukaisesti nukleotideja, jotka ovat emo-DNA:n VASTINEMÄKSIÄ. DNA:ta pitkin liukuva proteiinikompleksi estää DNA-polymeraasia irtoamasta kopioitavasta DNA:sta. Johtava juoste rakennetaan yhtenäisenä nauhana lisäämällä syntyvän juosteen 3'-päähän uusia nukleotideja, kunnes saavutetaan viereinen replikaatiohaarukka tai kromosomin pää (Garg & Burgers 2005). Johtavan juosteen VASTINJUOSTE eli JÄLKIJUOSTE rakennetaan epäjatkuvana, koska replikaatio voi tapahtua vain 5'→3'-suunnassa. DNA-LIGAASI-entsyymi liittää jälkijuosteesta syntyvän tytär-DNA:n epäjatkuvuuskohdat toisiinsa, ja TELOMERAASI-entsyymit lisäävät viimeiset DNA-jaksot syntyvien tytärkromosomien päihin. Kahdentumisen jälkeen DNA kiertyy kahdeksi uudeksi kaksoiskierteeksi. Kumpikin kaksoiskierre muodostuu yhdestä tytärjuosteesta, jonka vastinjuosteena on emajuoste.

4.2 SIENTEN GENOMIT

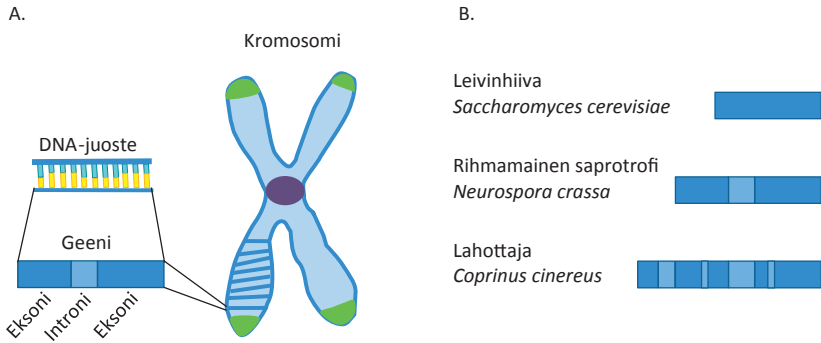
Mikko Arvas, Mika Tarkka & Kristiina Hildén

Tämänhetkinen käsitys sienten genomeista perustuu reiluun pariin sataan sienilajiin, joiden genomien koko emäsjärjestys on selvitetty. Määrä kuitenkin kasvaa nopeasti, joten tulevaisuudessa käsityksemme sienten genomeista täydentyy huomattavasti.

4.2.1 GENOMI

Genomiin eli perimään kuuluu koko sienisolun DNA. Tumansisäinen DNA on pakattu kromosomeihin, joista kukin sisältää yhden yhtäjaksoisen DNA-molekyylin (kuva 6). Tunnettujen yksinkertaisten kromosomistojen kromosomien lukumäärä vaihtelee 3:n ja 23:n välillä. (kuva 2). Näiden yksinkertaisten kromosomistojen sisältämän DNA:n kokonaispituus on 3–89 miljoonaa emäsparia, ja tämä sisältää pääosan sienen perimästä.

Kromosomiluku voi myös vaihdella lajin sisällä. Niitä kromosomeja, joita ei ole kaikilla lajin edustajilla, kutsutaan betakromosomeiksi. Sienten betakromosomit sisältävät toimivia geenejä, toisin kuin useat kasvi- tai

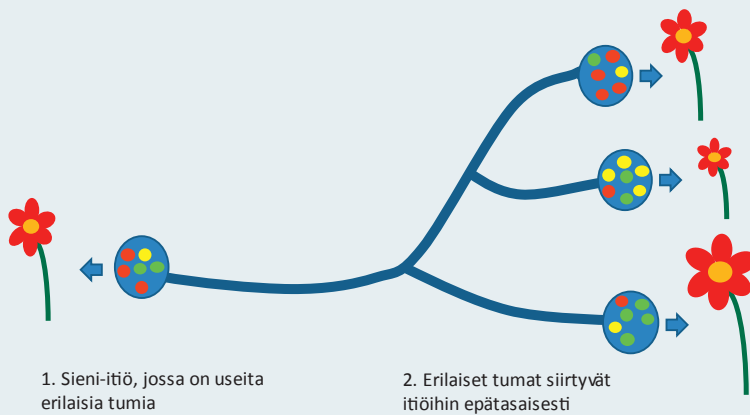


KUVA 6. A. Sienten perimä on pakattu DNA-rihmana kromosomeihin. Kromosomien rakenteessa olennaisia osia ovat käsivarret, keskiosan sentromeeri (violetti) ja kärkien telomeerit (vaaleanvihreä). DNA koostuu neljästä emäksestä. Osa DNA:sta koodaa geenejä, jotka sisältävät informaation proteiinien valmistamiseen (eksonit, sininen). Geenien sisällä saattaa olla jaksoja, jotka eivät koodaa proteiineja (intronit, vaaleansininen).

B. Intronien määrä vaihtelee eri sieniryhmissä. (KRISTINA HILDÉN.)

TIETOLAATIKKO 1. KERÄSIENTEN TUMASUHTEIDEN VAIKUTUS KASVIEN KASVUUN

Keräsienillä on satoja tumia ja useita genomeja, jotka jakautuvat epätasaisesti itiöiden kesken, kun rihmasto erilaistuu. 1. Alkutilanteessa sienessä on kolmea erilaista tumatyppiä, joiden määrä on epätasapainossa. Sienijuuren muodostaminen tämän sienityypin kanssa parantaa kasvin kasvua jonkin verran. 2. Kun tumat siirtyvät rihmaston kasvaessa itiöihin, niiden määrsuhteet muuttuvat alkuperäisestä. Kun rihmasto kasvatetaan eri itiöistä, sienijuuren vaikutus kasviin määräytyy tumasuhteiden mukaan.



Itiön tumatyyppien vaikutukset. (SANDERS & CROLL 2010 MUKAAN.)

eläinkunnan betakromosomit. Näille geneettisille elementeille tyypillinen nopea evoluutio tuo lisää vaihtelua genomiin. Betakromosomit sisältävät usein geenejä, joiden sekvensseille ei löydy vastaavuutta muualta sienen genomista. Onkin oletettu, että nämä geenit saattavat olla osin vastuussa eri sienikantojen eroista esimerkiksi taudinaiheuttajina tai kyvystä vallata tietty ekologinen lokero (Coleman ym. 2009).

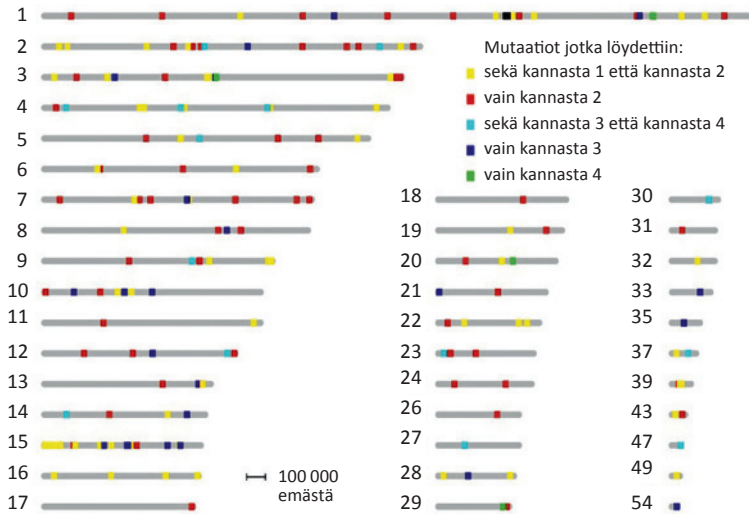
Sienigenomiin kuuluu myös 20 000–156 000 emäsparia sisältävä mitokondrion DNA, jolla on merkitystä lähinnä solujen energiaa tuottavien mitokondrioiden toiminnalle. Sienten mitokondriot sisältävät yhden ympyränmuotoisen tai lineaarisen kromosomin. Mitokondrion genomi sisältää muutamien mitokondriossa toimivien proteiinien geenejä ja lisäksi niiden translaatioon tarvittavat mitokondrion omat siirtäjä-RNA-geenit. Sienillä on myös erilaisia itsenäisesti kopioituvia DNA-molekyylejä, kuten leivinhiivan PLASMIDIT.

4.2.2 GENOMIEN EVOLUUTIO

Genomi näyttäytyy meille pysyvänä rakenteena, joka voi olla vääjättyä kromosomeja mikroskooppilla tarkasteltuna tai DNA-sekvenssejä tietokoneen ruudulla. Yksittäisen solun genomissa ei tapahdukaan monia muutoksia solun elämän aikana. Toisaalta kun tarkastelemme genomia evolutiivisesti mielekkäässä ajassa monien sukupolvien yli, kunkin lajin, populaation tai solulinjan genomi on jatkuvassa muutoksessa. Laboratoriossa tätä luonnollista muutosta voidaan kiihdyttää esimerkiksi sienen teollisesti hyödynnettävien ominaisuuksien parantamiseksi.

Solunjakautumisessa niin yksittäisen emäksen kopioitumisessa kuin kromosomien UDELLEENJÄRJESTÄYTYMISESSÄKIN tapahtuvat muutokset ovat tärkein tumallisen eliön genomia muunteleva voima. Tavallisimpia muutoksia sienissä ja muissa tumallisissa eliöissä ovat pienet KÄÄNTYMÄT. Sekvenssin SIIRTYMÄT, monistumiset ja katoamiset ovat myös tavallisia (KUVASSA 7 näkyvä suurin muutos on 85 000 emäksen katoaminen kannoissa 1 ja 2). Kokonaisten genomien sekoittuminen suvullisessa lisääntymisessä lisää genomien vaihtelua tehokkaammin kuin SUVUTON LISÄÄNTYMINEN. Silti monesta sienestä tunnetaan lähinnä tai ainoastaan suvuttomasti lisääntyviä muotoja. Esimerkiksi kotelosienistä moni lisääntyy pääasiassa suvuttomasti.

Tumat eristävät genomien tehokkaasti ympäristöstään, kun taas tumattomien eliöiden genomien evoluutioon vaikuttaa voimakkaasti geenien HORISONTAALINEN SIIRTYMINEN lajista toiseen. Muiden tumallisten eliöiden tavoin sienten genomien suojana on tuma, joten horisontaalinen geenien siirtyminen on harvinaista. Sen merkitys on silti suuri, koska se voi hetkessä tuoda lajille uuden merkittävän ominaisuuden, kuten uuden



KUVA 7. Neljässä *Trichoderma reesei* -sienen kannassa noin 50 vuoden aikana tapahtuneet mutaatiot. Harmaat viivat kuvaavat *Trichoderma reesein* 34 miljoonan emäksen genomien luettuja sekvenssejä, ja kannoissa tapahtuneet mutaatiot on merkitty niihin eri väreillä. Esitetyt sekvenssit muodostavat *Trichoderma reesein* kromosomiston, mutta niiden keskinäistä sijaintia kromosomeissa ei vielä tunneta. (VITIKAINEN YM. 2010.)

aineenvaihduntaan vaikuttavan GEENIRYPPÄÄN tai kokonaisen kromosomin verran uusia geenejä. Betakromosomit ovat saattaneet syntyä kokonaisen kromosomin siirtyessä lajista toiseen. Geenien horisontaalista siirtymistä on havaittu lähinnä sienten kesken tai sienten ja bakteerien välillä (Richards ym. 2011). Luultavasti geenienvaihtoa tapahtuu myös sienten ja muiden tumallisten eliöiden kesken. Suomessakin tavattavan tuholaisen, hernekirvan (*Acyrtosiphon pisum*), esi-isän genomiin on luultavasti siirtynyt sienistä seitsemän geeniä, jotka tuottavat kirvan kuoren värit (Moran & Jarvik 2010).

Virukset ja TRANSPOSONIT siirtävät ja katkaisevat genomien alueita, kuten geenejä ja säätelyalueita, ja vaikuttavat DNA:n uudelleenjärjestäytymiseen. Sienillä on erityisiä aktiivisia genomipuolustusmekanismeja toistojaksoja, transposoneja ja muita liikkuvia DNA-elementtejä vastaan. Vaikka kantasienten genomeja ei ole vielä tutkittu laajasti, vaikuttaa siltä, että kotelosienten genomipuolustusmekanismit ovat aktiivisempia kuin kantasienten. Niinpä esimerkiksi eläinkunnassa tavalliset TANDEMGEENIKOPIOT, joissa geeni kopioituu useita kertoja vieretysten, ovat kantasienissä tavallisempia kuin kotelosienissä. Sienten genomialueiden kopioitumista estäviä genomipuolustusmekanismeja ovat muun muassa TOISTOJAKSOJEN MUTATOIMINEN ja RNA-HILJENNYS (Galagan ym. 2005). Kotelosienten vahva genomipuolustusmekanismi näkyy parhaiten Sordariomycetes-luokan *Neurospora crassa*

-sienessä, jossa ei ole tapahtunut geenien kopioitumista sen jälkeen, kun toistojaksojen mutatoitumismekanismi kehittyi. Tämän vuoksi sienen proteiini-perheet ovat poikkeuksellisen pieniä (KUVA 9, RIVI *NEUROSPORA CRASSA*).

Hiljennetty geeni tai geenin kopio ei tuo lajille kilpailuetua eikä säily evoluutiossa pitkään. Geenien ajatellaan olevan genomien tärkeimpiä toiminnallisia alayksiköitä, joten niiden kopioituminen tuo mahdollisuuden uuteen solutoimintoon. Geenikopion säätely tai toiminta voi muuttua vapaammin, kun alkuperäinen toiminto on turvattu. Edellä mainitut genomipuolustusmekanismit rajoittavat kuitenkin huomattavasti uusien ominaisuuksien syntymistä. Horisontaalinen geenien siirtyminen auttaa lajia kiertämään sen omat aktiiviset genomipuolustusjärjestelmät; horisontaalisesti siirtyneen geenikopion sekvenssi voi olla niin erilainen, ettei eliön genomipuolustus tunnista sitä.

Kokonaisten kromosomistojen monistuminen solunjakautumisessa tai sukusolujen yhdistymisessä tapahtuneen virheen takia on sienillä harvinaista. Kuitenkin kaikkein parhaiten tutkitun sienen, leivinhiiwan, esi-isässä oletetaan tapahtuneen koko genomien kopioituminen. Nyky-leivinhiiwassa on jäljellä ylimääräisestä genomikopiosta yhä noin 550 kopioitunutta geeniparia (Dujon 2010).

4.2.3 GENOMIEN RAKENNE

Sienten genomit ovat hyvin vaihtelevia niin kromosomirakenteensa kuin DNA:n emäsjärjestyksensäkin puolesta. Eurotiomycetes-luokan nuijahomeiden (*Aspergillus*-suku) lajien välillä geenien sekvenssit voivat olla keskimäärin yhtä erilaisia kuin vaikkapa ihmisen ja hauen geenit. Kromosomien SENTROMEERI ja TELOMEERIT koostuvat yleensä lajityypillisistä toistojaksoista, joiden emäsjärjestyksen selvittäminen on vaikeaa ja siten ne myös tunnetaan huonosti (KUVA 6). Leivinhiivalla ja sen lähisukulaisilla sentromeerin DNA-juoste on poikkeuksellisesti hyvin lyhyt, noin 200 emästä. Muilta sieniltä on kuvattu suurempia, kymmenientuhansien emäksien kokoisia, transposoneista koostuvia toistojaksoja, jotka muistuttavat eläinkunnassa tavattavia sentromeerejä. Sienten telomeerin toistojakso on tyypillisesti TTAGGG samaan tapaan kuin nisäkkäillä, lukuun ottamatta leivinhiivaa ja sen lähisukulaisia (Cohn ym. 2006).

Sienen geenimäärä ei välttämättä ole riippuvainen kromosomien määrästä, vaikka genomien koon ja geenien määrän välillä onkin vastavuutta. Geenien tiheyden ja genomien koon välillä on sen sijaan negatiivinen riippuvuusuhde. Luokkien ja jopa lajien sisällä voi olla suurta vaihtelua näissä luvuissa (KUVA 2). Pienin geenimäärä, noin 3000 geeniä, on löydetty Microsporidia-kaaren *Encephalitozoon cuniculi* -sieneltä. Se on

selkärankaisten solunsisäinen loinen, joka on menettänyt sekä mitokondrionsa että runsaasti geenejä, joita tarvitaan solun ulkopuoliseen itsenäiseen elämään.

Sordariomycetes-luokkaan kuuluvien punahomeiden (*Fusarium*, LUKU 7.2) suvun sisällä kromosomimäärä voi vaihdella neljästä yli kymmeneen. Tästä luokasta koko genomien emäsjärjestys luettiin ensimmäisenä *Fusarium graminearum* -lajilta, jolla on vain neljä kromosomia. Sen kromosomeissa on kuitenkin muutamia alueita, joissa tapahtuu poikkeuksellisen paljon mutaatiota ja joiden on ehdotettu olevan jäänteitä vanhojen telomeerien yhdistymisestä. Monella punahomelajilla on lisäksi betakromosomeja, joissa voi olla runsaasti transposoneja, kopioituneita geenejä ja ”ORPOJA” GEENEJÄ, joita ei ole tavattu muista lajeista (Rep 2010). Geenien sisällön puolesta *Fusarium graminearum* -sienen kromosomien sisäiset mutaatioalueet ja muiden punahomeiden betakromosomit muistuttavat toisiaan. Molemmissa on muun muassa paljon eritettävien proteiinien geenejä. Tällaiset nopeasti muuntuvat genomialueet saattavat selittää punahomeiden menestyksestä kasvien puolustusjärjestelmien murtamisessa.

Nuijahomeiden suvulla taas kromosomien määrä ei juuri vaihtele, mutta niiden kromosomien sisällä on alueita, KROMOSOMAALISIA SAAREKKEITA, joilla on samoja piirteitä kuin punahomeiden betakromosomeilla ja *Fusarium graminearum* -sienen kromosomissa olevilla mutaatioalueilla. Kromosomaaliset saarekkeet ovat niissä kuitenkin pienempiä ja runsaslukuisempia kuin punahomeiden vastaavat alueet. Savunuijahomeen (*Aspergillus fumigatus*) (LUVUT 7.1 JA 9.2) kromosomaalisten saarekkeiden geenit ovat keskimäärin lyhyempiä ja niissä on vähemmän introneja verrattuna muualla genomissa sijaitseviin geeneihin. Näiden geenien oletetaan syntyneen lajin sisäisen evoluution myötä geenien kopioituessa ja kopioiden muuntuessa. Erityisen nopeasti muuntuvat genomiset alueet saattavat selittää *Aspergillus fumigatus* -sienen vaarallisuutta taudinaiheuttajana (Fedorova 2008). *Aspergillus oryzae* -sienen saarekkeet taas sisältävät runsaasti horisontaalisen geenin siirtymisen tuomia geenejä (Machida 2005). Muista lajeista peräisin olevien geenisaarekkeidensa takia *Aspergillus oryzae* -sienen genomi on sukunsa suurin. *Aspergillus oryzae* on Japanin kansallissieni, ja sitä käytetään erilaisten hapatettujen elintarvikkeiden, erityisesti soijakastikkeen ja saken, valmistamisessa.

Yleisemmin genomien kromosomit voidaan jakaa SYNTEENISIIN ALUEISIIN, joissa geenien sisältö ja järjestys ovat suurelta osin säilyneet samankaltaisina sukulaislajien välillä, sekä alueisiin, joissa ne eivät ole säilyneet. SYNTEENISILLÄ GEENEILLÄ tarkoitettiin aluksi samassa kromosomissa sijaitsevia geenejä, mutta kokonaisten genomien selvittämisen myötä termin soveltaminen on laajentunut edellä mainitun mukaiseksi. Nuijahomeiden

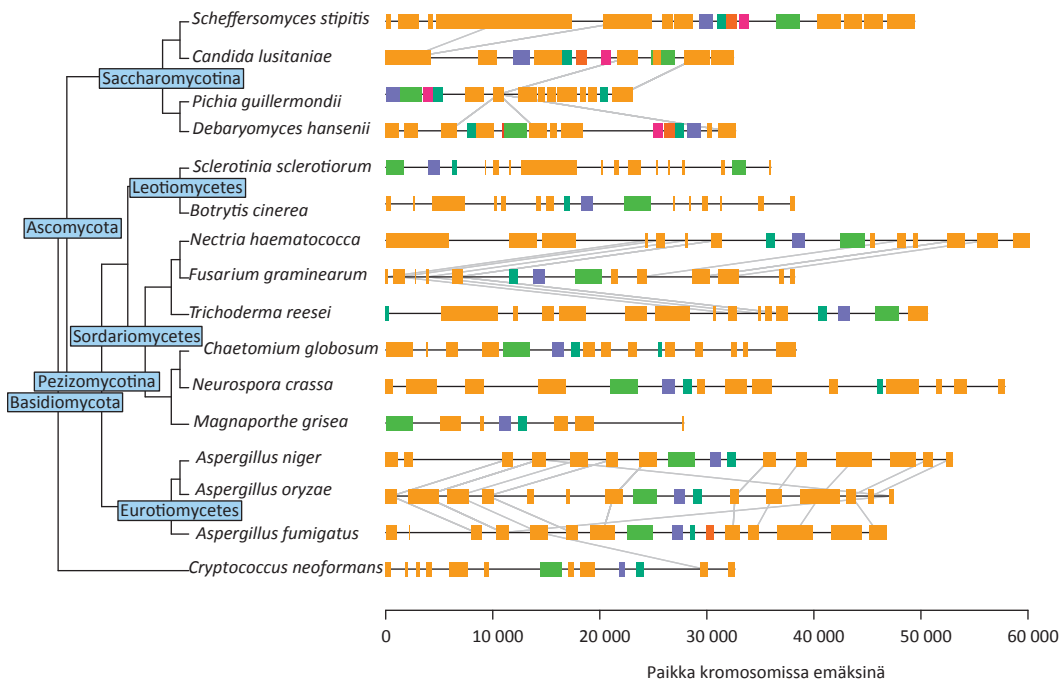
sukuun kuuluvien sienten kromosomaaliset saarekkeet ja *Fusarium graminearum* -sienen kromosomin sisäiset mutaatioalueet sijaitsevat usein lähellä telomeerejä eivätkä yleensä sisällä synteenisia alueita. Telomeerejä lähellä olevat alueet mutatoituvat usein nopeammin kuin kromosomien sisemmät alueet niin sienissä kuin muissakin tumallisissa eliöissä.

Genomin guaniini- ja sytosiiniemästen suhteellinen osuus (GC-OSUUS) eroaa sieniryhmien välillä. GC-osuuden erojen merkitystä lajin ilmiölle ei vielä ymmärretä. Esimerikiksi Saccharomycetes-luokan sienten GC-osuus on keskimäärin 40 prosenttia, kun Sordariomycetes-luokassa se on 51 prosenttia (KUVA 2). Koska GC-osuus on sieniryhmille tyypillinen, sitä voidaan käyttää erityisten alueiden tunnistamiseen genomista. Esimerkiksi punahomeiden betakromosomeissa GC-osuus ja KODONIN käyttö ovat poikkeuksellisia. Kodoni on yksittäisen geenin DNA-juosteen kolmen DNA-emäksen jakso, joka vastaa translaatioissa tuotettavan proteiinin yksittäistä aminohappoa. Useat eri kodonit vastaavat samaa aminohappoa. Lajista toiseen vaihtelee, mitä kodonia sieni tavallisimmin käyttää. GC-osuus vaikuttaa yleisesti kodonin käyttöön, mikä edelleen vaikuttaa siihen, kuinka herkästi toimivia geneejiä siirtyy lajista toiseen.

4.2.4 GEENIRYPPÄÄT

Tumallisissa eliöissä jokainen geeni ilmennetään itsenäisesti eli jokaisella geenillä on oma säätelyalueensa. Vierekkäisten geenien proteiinit toimivat harvoin yhdessä. Silti tumallisten eliöiden geenien järjestys ei ole täysin satumanvarainen. Erityisesti sienistä on kuvattu runsaasti erilaisia geeniryppäitä, joiden geenit ilmentävät tyypillisesti aineenvaihdunnan entsyymejä (KUVA 8). Nämä ryppäät koostuvat eri proteiiniperheisiin kuuluvista geneistä, jotka yhdessä muodostavat monimutkaisen solutoiminnon, esimerkiksi antibiootin tuoton. Ne eroavat tandemkoppioista, joissa sama geeni on kopioitunut moneen kertaan vieretysten. Geeniryppäs voi sisältää myös transkriptiotekijän, joka säätelää ryppästä (Keller 2005).

Geeniryppäitä on etenkin lähellä telomeerejä, KROMOSOMAALISISSA SAAREKKEISSA ja betakromosomeissa. Geenien sijoittumisella ryppäiksi oletetaan olevan tärkeä rooli sienten evoluutiossa ja niiden kyvyssä aiheuttaa tauteja. Erityisaineenvaihdunnan geeniryppäät voivat tuottaa esimerkiksi myrkyjä, jotka estävät muiden eliöiden kasvua ja antavat sienelle luonnossa kilpailuetua. Tällaiset aineet voivat muodostua lopulta sienelle itselleenkin vaaralliseksi, joten geeniryppään poistuminen mutaatioissa voi koitua sienen pelastukseksi. Vaarallisten geenien ilmentymistä voidaan säädellä myös hiltentämällä koko kromosomialue. Toisaalta geeniryppäs mahdollistaa monimutkaisenkin aineenvaihduntareitin siirtymisen horisontaalisesti yhdessä mutaatioissa lajista toiseen (Richards 2011). Ensimmäistä teollisesti tuotettua



KUVA 8. Ramnoosiaineenvaihduntarypäs sienigenomeissa. Vasemmalla sukupuu, oikealla lyhyt osa kunkin lajin kromosomista, jossa rypäs sijaitsee. Geenit on merkitty niihin laatikoina. Kukin ramnoosiaineenvaihdunnan geeni on väritetty omalla värillään ja muut geenit oranssilla. Lisäksi harmaat viivat yhdistävät vierekkäisissä lajeissa olevia muita samojen proteiiniperheiden jäseniä. (KOIVISTOINEN YM. 2012, ELSEVIERIN LUVALLA.)

antibioottia, penisilliiniä, valmistavan erityisaineenvaihduntareitin entsyymejä koodaavat geenit löydettiin pensselihomeista juuri tällaisesta geeniryppästä. Sama geeniryppäs on teollisissa tuotantokannoissa useana kopiona, mikä lisää penisilliinin tuotantotehokkuutta.

Erityisaineenvaihdunnan geeniryppäitä ilmennetään vain tietyissä oloissa tai kehitysvaiheissa. *Aspergillus flavus* -sienen aflatoksiinigeenin rypäs on yksi parhaiten tutkituista rypäistä (Yu 2004). Aflatoksiini on vahvasti syöpää aiheuttava aine, ja aflatoksiinin tuottajasienet kasvavat kosteina varastoiduissa elintarvikkeissa, kuten viljassa ja pähkinöissä, ja tekevät ne myrkyllisiksi. Aflatoksiinigeeniryppäs sisältää 25 geeniä noin 70 000 emäksen mittaisella alueella. Kaikki asetaatin aflatoksiiniksi muuttamiseen tarvittavat entsyymit kuuluvat rypääseen. Geeniryppäiden muodostuminen ja rypäiden omat säätelytekijät mahdollistavat geenituotteiden tehokkaan bioteknologisen tutkimisen ja hyväksikäyttämisen esimerkiksi uusien antibioottien kehittämiseksi (Osborn 2011).

Sienten genomisekvenssien määrittäminen on paljastanut suuren joukon geeniryppäitä, joiden aineenvaihduntatuotetta tai ilmenemisoloja ei tunneta. Suurimmat tunnetut geeniryppäät tuottavat orgaanisia yhdisteitä. Yhdisteitä hajottavien entsyymien geenit sen sijaan saattavat esiintyä vain pieninä ryppäinä. Sellaisia ovat esimerkiksi hiilen tai typen lähteiden eli sienten ravintoaineiden (etanolin, proliinin, nitraatin, galaktoosin, ramnoosin (KUVA 8) ja allantoiinin) käyttöön liittyvät geeniryppäät. Myös galaktoosi- ja ramnoosiryppäiden evoluutiota on tutkittu perusteellisesti (Slot 2010; Koivistoinen 2012). Näyttää siltä, että sama ryppäs voi syntyä evoluution kuluessa eri sieniryhmissä itsenäisesti tai hypätä horisontaalisena geenin siirtymänä sieniryhmästä toiseen.

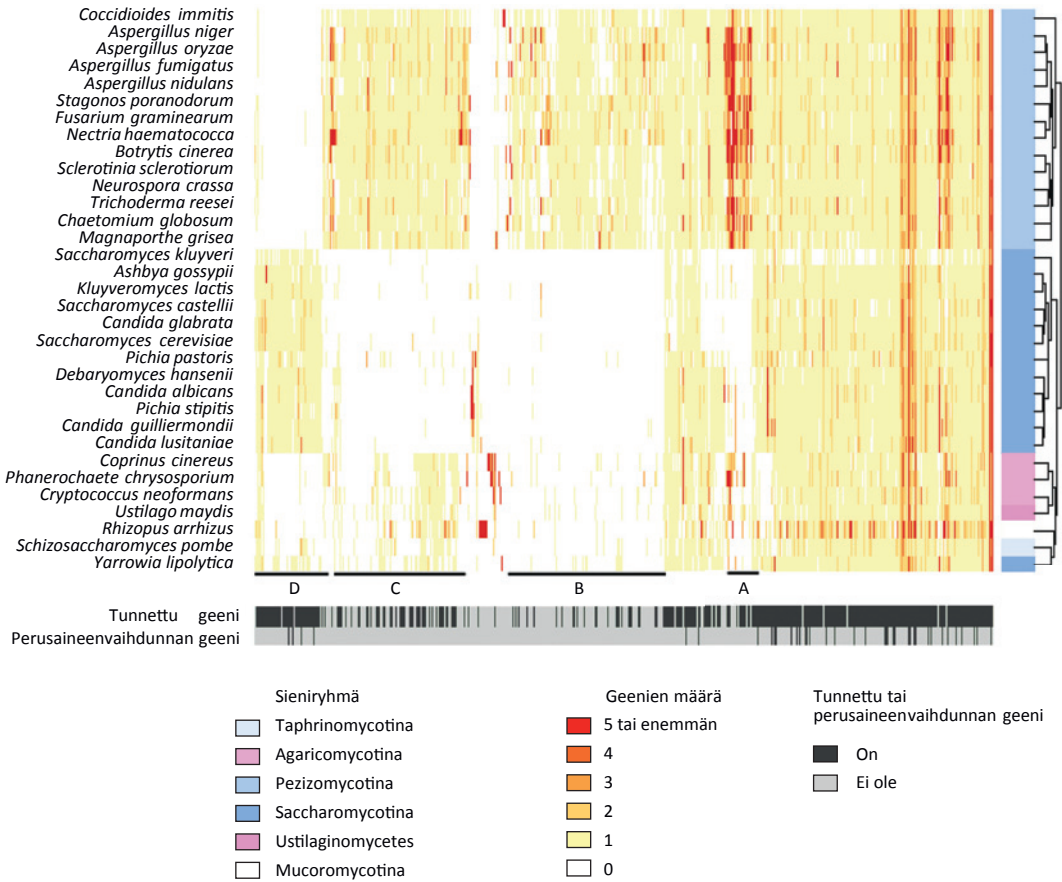
4.2.5 ORVOT JA TUNTEMATTOMAT GEENIT

Monet genomien osat, kuten perusaineenvaihdunnan geenit (KUVA 9, rivi ”Perusaineenvaihdunnan geeni”) ovat yhteisiä kaikille sienille. Tietyille lajille ominaisia geenejä, joita ei ole toistaiseksi löydetty muilta lajeilta, on vähintään 10–20 prosenttia genomeissa, joiden emäsjärjestys tunnetaan. Jopa leivinhievassa, jonka useiden lähisukulaisten emäsjärjestys tunnetaan, kymmenesosa geeneistä on vain sille tyyppisiä. LINJARAJOITTUNUT GEENI onkin orpoja geenejä käytännöllisempi käsite: linjarajoittunut geeni voidaan havaita vain sukupuun tietyssä linjassa. Tällaisten geenien voidaan olettaa määrittävän kyseisen linjan ilmiä, mutta oletuksen varmistamiseksi tarvitaan vielä lisätutkimuksia.

4.2.6 PROTEIINIPERHEET

Proteiiniperheellä tarkoitetaan proteiineja, joilla on yhteinen esi-isä ja samankaltainen rakenne. Useasta geenikopiosta voi olla lajille valintaetua, koska siten voidaan tuottaa enemmän esimerkiksi entsyyminä toimivaa proteiinia ja muuttaa suurempi määrä entsyymattaisen reaktion lähtöaineita lopputuotteiksi. Toisaalta kopioitunut geeni saattaa myös erilaistua uuteen hyödylliseen toimintoon, jota lajilla ei ole aikaisemmin ollut. Proteiinin aminohappojärjestys säilyy evoluutiossa paljon paremmin kuin DNA:n emäsjärjestys. Siksi geenien vertailu lajien välillä on usein parasta tehdä aminohappotasolla. Pelkän genomianalyysin perusteella ei voi tietää, onko geenin kopiosta jotain etua lajille vai onko se vain sattumalta jäänyt genomiin (KUVA 9).

Ustilaginomycetes-luokkaan kuuluvan maissinnoen (*Ustilago maydis*) genomista löytyy usein orpojen geenien tandemkopioita, joita nokisieni käyttää tartuttaessaan kasvia (Kämper 2006). *Phanerochaete chrysosporium*-valkolahottajasienen ja sittamustesienen (*Coprinopsis cinerea*) mono-oksigenaasientsyymejä koodaava sytokromi-P450-perhe sisältää lähes 150 geeniä,



Kuva 9. Geenikopioiden määriä 33 sienigenomissa. Kartan yksittäisen solun väri kertoo lajin (rivit) geenin (sarakkeet) kopioiden määrän. Kartasta on jätetty pois kaikki geenit, joita on vähemmässä kuin viidessä lajissa, kuten orvot geenit. Alhaalla oleva ylempi palkki kertoo, tunnetaanko geenin toiminto, ja alempi palkki, kuuluuko geenin toiminto perusaineenvaihduntaan (mustat pystyviivat). Kartan oikealla puolella oleva palkki kertoo, mihin lajiryhmään laji kuuluu. Lajiryhmille erityiset alueet kartasta (A–D) on korostettu. (ARVAS YM. 2007.)

joista monet esiintyvät TANDEMKOPIOINA (Stajich 2010). P450-perhe on vielä suurempi *Aspergillus oryzae* -kotelosienessä, mutta siellä sen kokoa saattaa selittää geenien kopioitumisen lisäksi horisontaalinen geenin siirtyminen. *Phanerochaete chrysosporium* -sienessä ja mustesienessä on myös poikkeuksellisia määriä proteiinikinaasigenejä. Mustesienen suurinta proteiinikinaasiperhettä, solujen välisessä viestinnässä toimivaa FunK1-kinaasia, koodaa 133 enimmäkseen tandemkopioiden esiintyvää geeniä.

Monien kotelosientien genomien emäsjärjestys tunnetaan, niiden proteiiniperheiden koostumusta on vertailtu laajasti ja niiden aineenvaihdunnasta on

TIETOLAATIKKO 2. EFEKTOREJA TARVITAAN SEKÄ SIENI- TAUDIN ETTÄ SIENIJUUREN MUODOSTUESSA

Tautia aiheuttavat sienet tuottavat virulenssitekijöitä (LUKU 7.2), joita kutsutaan EFEKTOREIKSI. Yleensä sienet erittävät suuren määrän efektoreita tunkeutuessaan kasvisolukkoon, ja kasvin ulkopuolella niiden tuotto on vähäistä (Stergiopoulos & de Wit 2009). Efektorien rooli kasvitautissa on vahvistettu muun muassa tomaatin lehtihometta aiheuttavalla *Cladosporium fulvum* -sienellä. Efektorit Avr2 and Avr4 estävät kasvien sientä vastaan tuottavien proteaasien toimintaa ja suojaavat sienien soluseinän kitiiniä. Efektorit ovat tärkeitä myös kasveille välttämättömien sienijuuriin, kasvien juuriin ja sienten välisten symbioosien (LUKU 6.2), muodostuksessa. Kangaslohi-sieni *Laccaria bicolor* tuottaa suuren määrän efektoreita, joista muun muassa MiSSP7 on täysin välttämätön sienijuuren muodostumiselle.

paljon tietoa (Arvas 2007). Kotelosienten parhaiten tutkitut alakaaret, Pezizomycotina ja aitohiivat (Saccharomycotina), eroavat kuitenkin toisistaan suuresti niin proteiiniperheidensä kuin genomirakenteensa puolesta. Aitohiivat ovat erikoistuneet nopeaan yksisoluiseen kasvuun helposti käyttöön otettavilla hiülenlähteillä, kuten vapailta sokereilla tai rasvoilla. Rihmamaiset Pezizomycotina-alakaaren sienet taas hajottavat monimutkaisempia rakenteita, kuten selluloosa- tai kitiinisoluseiniä tai eläinten kudoksia. Niillä on geenejä useita tuhansia enemmän kuin aitohiivoilla, sillä rihmamaisilla kotelosienillä on sekä yksinkertaisten sokereiden että sokeriPOLYMEERIEIN hajottamiseen tarvittavat geenit. Ravintoaineiden hajottamiseen osallistuvat proteiiniperheet, kuten SELLULAASIT ja KITINAASIT, ovat laajentuneet, ja proteiiniperheiden koko vaihtelee lajista toiseen (KUVA 9, ALUE A). Lisäksi rihmamaisilla kotelosienillä on runsaasti aineenvaihdunnan entsyymejä, jotka mahdollistavat monipuolisen hajoamistuotteiden käyttämisen ja toisaalta erilaisten erityisaineiden synteesin (KUVA 9, ALUEET B JA C). Erityisaineenvaihdunnan avainproteiineja ovat EI-RIBOSOMAALISET PEPTIDISYNTETAASIT ja POLYKETIDISYNTAASIT. Ei-ribosomaaliset peptidit ja polyketidit ovat molemmat hyvin monimuotoisia aineryhmiä, joihin kuuluu esimerkiksi sienimyrkkyjä ja antibiootteja. Aitohiivoilta nämä entsyymit käytännössä puuttuvat, mutta rihmamaisilla kotelosienillä on yleensä molempia jopa useina kymmeninä kopiina.

Leivinhoivasta on runsaan geneettisen tiedon perusteella rakennettu kattava, noin tuhat geeniä sisältävä laskennallinen aineenvaihduntamalli (Dobson 2010; KUVA 9, RIVI ”PERUSAINEENVAIHDUNNAN GEENI”). Sen avulla voidaan ennustaa, mitä aineita leivinhoiva pystyy eri lähtöaineista tuottamaan tai miten sen aineenvaihdunta toimii tietyissä oloissa.

4.2.7 PROTEOMI

PROTEOMILLA tarkoitetaan tietynä ajankohtana solussa tai solukossa tuotettua proteiinijoukkoa. Proteomitutkimuksen avulla voidaan varmistaa niiden lukuisten geenituotteiden olemassaolo, joista toistaiseksi ei ole kuin genomitieto; geenin läsnäolo genomissa ei todista sen toiminnallisuutta. Koska solut toimivat proteiinien ja entsyymien myötävaikutuksella, proteomin avulla voidaan kuvata lajin genomin ja sitä vastaavan ilmiasun (FENOTYYPIN) suhdetta. Saman lajin eri yksilöiden välillä on kaikkien proteiinien ilmentymisessä ja suhteellisissa osuuksissa eroja. Lisäksi yksilön eri solukoiden proteiinikoostumukset eroavat toisistaan (Twyman 2004).

Proteomin avulla voidaan myös tunnistaa sellaiset proteiinien erilaiset muodot ja vaihtoehtoisen silmukoitumisen kautta tuotetut proteiinit, joita ei pelkän geenitiedon perusteella voi päätellä. Proteiinien translaation jälkeinen muokkaus, kuten FOSFORYLAATIO tai sokeriketjujen lisääminen proteiiniin, voivat myös vaikuttaa solun viestinvälilyketjun toimintaan ja solun tilaan. Geenituotteisiin vaikuttavat proteiinien toiminnan säätelymekanismit, kuten proteiinien hajotus, proteiinien kierrätys ja niiden varastointi soluelimiin.

Ensimmäiset sienten proteomeja käsitelleet julkaisut ilmestyivät 2000-luvun alussa. Useimmat sieniproteomitutkimukset ovat keskittyneet kokonaisesta rihmastosta uutettuihin proteiineihin. Rihmaston eri osissa tuotettujen proteiinien koostumus kuitenkin vaihtelee, ja sienen kehitysvaihe vaikuttaa sienen tuottamaan proteiinijoukkoon. Esimerkiksi itiössä tuotetaan eri proteiineja kuin itiöemässä. Vaikka solukon lähetti-RNA-joukkoa (TRANSKRIPTOMIA) tutkimalla voidaan vertailla geenien ilmentymiseroja rihmaston eri osissa, proteomit tarjoavat geenitasoa tarkemman analyysin solun yleisestä tilasta ja sen muutoksista normaalin kasvun ja kehityksen aikana tai siitä, miten solun tila muuttuu vasteena ympäristön ärsykeille. Lisäksi proteiinien välinen vuorovaikutus sekä solurakenteiden molekulaarinen koostumus voidaan todeta vain proteiinitasolla.

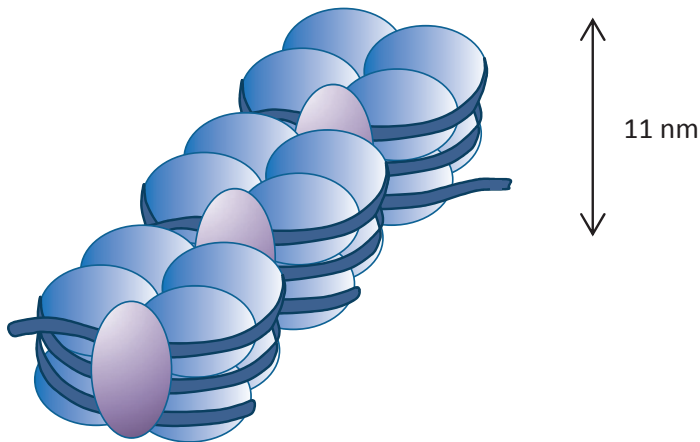
4.2.8 KORKEAMMAN TASON SÄÄTELY: EPIGENETIIKKA

Epigenetiikka tarkoittaa solun toiminnassa tapahtuvia perinnöllisiä muutoksia, jotka eivät johdu DNA:n emäsjärjestyksen muutoksista. Geenien aktiivisuutta voidaan säädellä esimerkiksi metyloimalla tai asetyloimalla DNA:han tarttuvia histoneita. Molemmissa tapauksissa geenien toiminta yleensä estyy. Toistaiseksi parhaiten tunnetaan telomeerialueilla tapahtuvat epigeneettiset muutokset. TELOMEERIT sijaitsevat kromosomien päissä, ja niiden alueella geenit on usein hiljennetty. Tällaista useamman geenin alueella tapahtuvaa hiljentämistä kutsutaan telomeerialueen vaikutukseksi. Se on ainakin kotelo- ja kantasianillä yleinen ilmiö, ja eniten sitä on tutkittu leivinhiiwalla

ja *Neurospora crassa* -sienellä. Yleisesti geenien hiljentyminen kattaa vähintään 20 000 emäksen pituisen alueen – eli jopa satoja geneejä hiljenee sen seurauksena.

Telomeerialueen vaikutus johtuu KROMATIININ rakenteen muutoksesta. Kromatiini muodostuu DNA-rihmasta ja lieriömäisten histonikompleksien muodostamasta nauhasta (KUVA 10). Kromatiini voi yleisesti ottaen olla aktiivista EUKROMATIINIA, jossa histonien ja DNA:n muodostamat NUKLEOSOMIT ovat suhteellisen harvassa ja geenien promoottorialueet ovat esillä. HETEROKROMATIINISSA geenit ovat hiljennettyjä ja nukleosomit peittävät promoottorialueet tai ovat hyvin tiiviisti pakattuina.

Sienet säätelevät aineenvaihduntaansa ja kehitystään kromatiinin pakautuneisuutta muuntelemalla. Esimerkiksi *Candida glabrata* -hiiva säätelee ihmisoluihin kiinnittymiseen tarvitsemiensa proteiinien geenien transkriptiota muuntelemalla DNA:han tarttuvien histonien asetylaatioitasoa. Nitraatin ja proliini-aminohapon käyttöön liittyvät geenit puolestaan ovat ryppäänä *Aspergillus nidulans* -kotelosienen genomissa (LUKU 3.2.4). Sekä nukleosomien sijainti promoottorialueilla että histonien asetylaatioaste vaikuttavat näiden geenien aktiivisuuteen. *Neurospora crassa* -sieni puolestaan tarvitsee normaalin kasvunopeuden saavuttamiseksi sekä entsyymejä, jotka liittyvät DNA:han tarttuviin histoneihin metyyliiryhmiä, että tiettyjä heterokromatiiniin tarttuvia proteiineja (Palmer & Keller 2010).



KUVA 10. Sienissä, kuten muissakin tumallisissa eliöissä, DNA on kiedottu kahdeksan histonin (vaaleansininen) muodostaman lieriömäisen rakenteen ympärille nukleosomiksi. Yhdeksäs histoni H1 (violetti) sitoo useimmilla tumallisilla nukleosomit toisiinsa. Ainakin leivinihvasta tämä histoni yleensä puuttuu. Nukleosomien välillä on histoneista vapaata DNA:ta, joka on erityisen herkkä transkription aktivaatiolle. Nukleosomit voidaan järjestää halkaisijaltaan 30 nanometrin kokoisiksi kuiduiksi. Nämä kuidut voidaan pakata edelleen yhteen, jotta DNA saadaan kromosomissa tiukkaan vyyhteen. (SARI TIMONEN.)

4.2.9 SIENTEN GENOMITUTKIMUKSEN TULEVAISUUS

Sienten genomitutkimuksessa korostuu erityisesti sienten rooli taudinaiheuttajina sekä teollisina tuotantoeliöinä. Genomitutkimus yrittää löytää keinoja taudinaiheuttajien heikentämiseen tai torjumiseen, tautien torjumiseen sekä sienten tuotannon parantamiseen. Nämä tavoitteet palautuvat genomitutkimuksen peruskysymykseen: mikä on eliön ilmiöiden eli fenotyyppi ja sen genomien yhteys. Koska genomi on eliölajin pääasiallinen tietovarasto, se on myös kemiallisesti kestävin rakenne ja siten usein helpompi tutkittava kuin esimerkiksi RNA tai proteiinit. Genomien emäsjärjestyksen lukunopeus on 2000-luvun alussa kasvanut huomattavasti ohittaen vauhdissa jopa Mooren lain eli tietokoneiden laskentatehon kasvun. Leivinhiiivan, ensimmäisen sienigenomin, emäsjärjestyksenluku kesti aikanaan vuosia. Onkin oletettavaa, että muutamassa vuodessa yhden sienen genomien tai luonnosta poimitun näytteen kaikkien genomien emäsjärjestyksenluku muuttuu sekä hyvin nopeaksi että halvaksi. Vain murto-osaa maapallon eliölajeista on voitu kasvattaa laboratorio-oloissa, mutta genomien perusteella maapallon eliöitä voidaan tutkia huomattavasti kattavammin.

Avainkysymykseksi nousee, miten eliön ilmiöiden ennustetaan laskennallisesti sen genomista ja miten laskennan perusteella osataan suunnata voimavarat laboratorio- ja kenttätöihin parhaalla mahdollisella tavalla. On helppo uskoa, että ”Matematiikka on biologian seuraava mikroskoopi” (Cohen 2004). Toisin sanoen matemaattisten menetelmien kehitys tulee mullistamaan genomitutkimuksen ja sitä kautta biologian yleensä. Luotettava eliön ilmiöiden ennustaminen pelkästään sen genomien perusteella mahdollistaa eliön toiminnan tarkan matemaattisen mallintamisen ja siten uudenlaisen lääkkeiden, torjunta-aineiden ja torjuntatapojen kehittämisen sekä tehokkaiden ja turvallisten biojalostamo-tuotantosientien rakentamisen (LUVUT 9.1 JA 11.4).

SUOSITTELEMME

Yleisteos sienten molekyylibiologiasta: Moore, D. & L-A. Novak-Frazer (2002). *Essential Fungal Genetics*. Berlin: Springer. 380 s.

Seuraava teos kertoo, mihin kaikkeen sienten genomitutkimusta voi käyttää: Dunlap, J. C. (toim.) (2007). *Fungal Genomics, Vol 57: Advances in Genetics*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 302 s.



5. SIENTEN LISÄÄNTYMINEN

Sienten suvullinen lisääntyminen on monimutkaista ja joskus jopa vaarallista. PARIUTUMISTYYPPEJÄ, ”sukupuolia”, on useimmilla tunnetuilla sienilajeilla monia, ja väärän kumppanin kanssa yhdistyminen saattaa johtaa rihmastonosan tuhoutumiseen. Onneksi sienillä on oikean kumppanin löytymiseksi monenlaisia tunnistus- ja houkutusmekanismeja. Suvullinen lisääntyminen ei myöskään ole sienten ainoa lisääntymiskeino. Useimmat sienet kykenevät tehokkaaseen suvuttomaan lisääntymiseen, eikä kaikilla sienillä ole edes havaittu suvullista lisääntymistä. Suvuton lisääntyminen on usein suoraviivaista sienirihmojen kasvua ja pilkkoutumista, mutta monilla sienillä on pitkällekin erikoistuneita suvuttomia leviämisen- ja KESTOMUOTOJA.

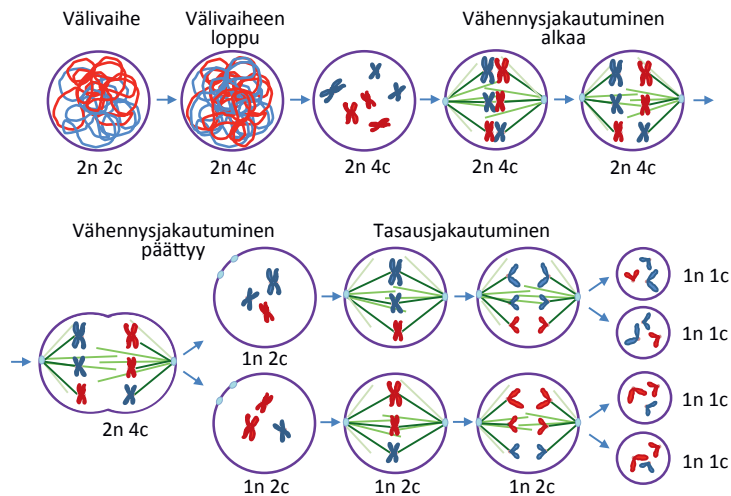
5. 1 SUVUTON JA SUVULLINEN LISÄÄNTYMINEN

Marjatta Raudaskoski & Vanamo Salo

Lisääntymisellä tarkoitetaan suvullisesti tai suvuttomasti tapahtuvaa uusien eliöiden muodostumista. Sienillä SUVUTON LISÄÄNTYMINEN voi olla paljon suvullista tärkeämpää ja auttaa lajia leviämään tehokkaasti. Suvuton lisääntyminen kuluttaa vähemmän energiaa kuin suvullinen. Siihen kuuluvat ainoastaan MITOOTTISET tuman- ja solunjakautumiset (KUVA 16 LUVUSSA 3), joten geneettinen materiaali ei järjesty uudelleen. Suvuton lisääntyminen tapahtuu SILMIKOIMALLA, solun jakautumisella kahtia, erityisten itiöiden (kuroma- tai pesäkeitiöiden) tai irtautuneiden rihmaston palojen avulla. Yleensä suvuttomat elämänmuodot ovat kromosomistoltaan HAPLOIDEJA.

SUVULLISEN LISÄÄNTYMISEN etuna on uusien geeniyhdistelmien syntyminen meiosisissa (KUVA 1), mikä saattaa edistää sienikannan sopeutumista muuttuvaan ympäristöön. Suvullinen lisääntyminen myös poistaa vahingollisia geenimuutoksia. Useilla sienillä suvullisen lisääntymisen alkusysäyksenä ovat epäsuotuisiksi käyneet ympäristöolot, kuten ravinteiden niukkuus tai lämpötilan muuttuminen. Suvullinen lisääntyminen voi tapahtua myös itsehedelmöityksenä. On epäselvää, onko suvullinen lisääntyminen alun perin ollut sienillä itsehedelmöitystä, josta on kehittynyt risteytyminen, vai onko tilanne päinvastainen. Kyseenalaista on myös, onko suvullinen

Laboratoriossa ravintoalustalla kasvatetun koivunkantosienen (*Kuehneromyces mutabilis*) kaksitumaista rihmastoja ja itiöemä, jonka sieni tuottaa suvullista lisääntymistä varten. (GRIT KABIERSCH.)



KUVA 1. Meioosin vaiheet; erilaisten kromosomistojen lukumäärä (n) ja kromosomistojen kokonaislukumäärä (c). Diploidissa solussa on kaksi täydellistä kromosomistoa ($2n$), joista toinen ($1n$) on periytynyt toiselta vanhemmalta ja toinen ($1n$) toiselta. Molemmista on yksi kopio, jolloin kromosomistojen kokonaislukumäärä on kaksi ($2c$). Meioosin käynnistyessä, välivaiheen lopussa, molemmat kromosomistot kahdentuvat ($2n\ 4c$). Vähennysjakautumisen aikana kromosomit tiivistyvät, jakautuneet sukkulanavat (vaaleansininen) erkanevat toisistaan, kahdentuneet vastinkromosomit asettuvat pareittain ja mikrotubulukset (vihreä) vetävät vastinkromosomit kohti vastakkaisia sukkulanapoja. Lopuksi tuma jakautuu ja vastinkromosomit jäävät omiin tumakoteloihinsa. Molemmissa tumakoteloissa on yksi uudelleenlainen kromosomisto ($1n$) kahtena kopiona ($2c$). Tasausjakautumisessa kahdentuneet kromosomit järjestäytyvät sukkulanapojen väliin ja sukkularihmat vetävät tytärkromosomit kohti vastakkaisia sukkulanapoja. Lopuksi tuma jakautuu ja tytärkromosomit jäävät omiin tumakoteloihinsa. Nyt kaikissa tumissa on vain yksi kromosomisto ($1n$) yhtenä kopiona ($1c$). Useimmilla sienillä tumakotelo pysyy yhtenäisenä koko meioosin ajan, mutta joillakin tumakotelo hajoaa. . (SARI TIMONEN.)

lisääntyminen kaikille sienille edes välttämätöntä (Sun & Heitman 2011).

Suvullinen lisääntyminen tapahtuu sukusolujen avulla. Siihen liittyy meioottinen solun- ja tumanjakautuminen, jossa diploidi elämänvaihe tuottaa yleensä neljä haploidia kromosomistoltaan ja geeneiltään erilaista sukusolua (KUVA 1). Eri pariutumistyyppisiä edustavien sukusolujen tai niistä kehittyneiden rihmastojen yhtyessä hedelmöityksessä diploidi elämänvaihe palautuu TSYGOOTINA ja uusia geeniyhdistelmiä pääsee syntymään. Diploidin solun syntymään liittyvät vaiheet ovat kahden solun sytoplasmojen yhtyminen (PLASMOGAMIA) ja tumien yhtyminen (KARYOGAMIA). Ne tapahtuvat useimmiten, mutta eivät aina, nopeasti peräjälkeen. Esimerkiksi kantasienillä tumien yhtyminen on viivästynyt ajallisesti huomattavan pitkän ajan, minkä takia kaksitumavaihe käsittää suurimman osan näiden sienten elinkierrosta. Toisilleen yhteensopivat tumat kohtaavat toisensa joko sukusolujen, sukusolupesäkkeiden, kasvullisten rihmojen tai itiöiden yhtyessä.

Sienten lisääntymiseen tarvittavan rihmaston tumien lukumäärä ja geneettinen rakenne vaihtelevat. Tumia voi olla yksi, kaksi tai useita sienirihmaston soluissa eli osastoissa. Kotelosienillä rihmaston osastot eivät ole täysin eristettyjä, vaan niiden väliseinässä on tuman mentävä aukko. Rihmaston vaurioituessa tai suvullisten lisääntymisrakenteiden syntyessä väliseinät erottavat sienirihmaston osastot täydellisesti toisistaan (KUVA 9 LUVUSSA 2). Kantasienillä on ainoastaan solulimayhteys väliseinän aukon kautta. Siten sienirihmaston osastot pysyvät yksi- tai kaksitumaisina. Kaksitumainen vaihe vastaa kasvien ja eläinten kromosomistoltaan kaksinkertaisia eli diploideja soluja. Kantasienten suvullisen lisääntymisen alkuvaiheessa yhtyvien haploidien rihmastojen väliseinät kuitenkin hajoavat ja rihmastot muuttuvat tilapäisesti monitumaisiksi (KUVA 12).

Monitumainen rihmasto voi olla joko ERI- tai SAMATUMAINEN. Eritumaisessa (HETEROKARYOOTTISESSA) rihmastossa tumat ovat geneettisesti erilaisia, kun taas samatumaisessa (HOMOKARYOOTTISESSA) rihmastossa kaikki tumat ovat samanlaisia. Yksitumainen rihmasto on aina myös samatumainen. Kaksitumainen rihmasto on yleensä eritumainen, mutta se voi olla myös samatumainen, jos sieni on ITSEFERTIILI. Jos rihmasto on itsefertiili ja suvullinen lisääntyminen tapahtuu itsehedelmöityksenä, laji on HOMOTALLINEN ja rihmaston geneettinen rakenne pysyy samanlaisena suvullisen lisääntymisen jälkeen. Jos lajin suvullinen lisääntyminen vaatii kahden geneettisesti erilaisen samatumaisen haploidin rihmaston yhtymistä, laji on HETEROTALLINEN. Hedelmöityksen jälkeen heterotallisen lajin rihmastossa on geneettisesti erilaisia tumia (TIETOLAATIKKO 1).

TIETOLAATIKKO 1. TETRAPOLAARINEN JA BIPOLAARINEN HETEROTALLISUUS

Sieniä, joiden suvullista lisääntymistä säätelevät eri kromosomeissa sijaitsevat lokukset *MATA* ja *MATB*, nimitetään TETRAPOLAARISIKSI. Näillä lajeilla on neljä erilaista rihmastojen paritumisreaktiota, kun haploidit itiöt ovat syntyneet samassa itiöemässä. Vain paritumisreaktiot, joissa sekä *MATA*-että *MATB*-lokuksien alleelit (A- ja B-paritumistekijät) ovat erilaiset, johtavat suvulliseen lisääntymiseen (TIETOLAATIKKO 2). MULTIALLEELISET *MATA*- ja *MATB*-lokukset poistavat tämän rajoituksen ja tekevät paritumisen mahdolliseksi paljon laajemmin eri sienigenotyypeistä peräisin olevan itiömateriaalien välillä. Kantasienet voivat kotelosientien tapaan olla myös BIPOLAARISIA, jolloin ainoastaan *MATA*-lokuksen erilaiset alleelit säätelevät paritumista. Tällöin *MATB*-lokuksella ei ole sienikannan identiteettiä säätelevää tehtävää tai se on menetetty.

On tärkeä ymmärtää, että sienten suvulliseen lisääntymiseen liittyvien MORFOLOGISTEN rakenteiden (sukusolut, sukusolupesäkkeet ja itiöemät) kehitys on tapahtumana erillinen eikä liity suvullisen yhteensopivuuden geneettiseen määräytymiseen. Erilaisten pariutumiseen vaikuttavien geneettisten valintatekijöiden suuren määrän vuoksi esimerkiksi halkiheltalla (*Schizophyllum commune*) on 27 000 pariutumistyyppiä. Suvullisten rakenteidensa puolesta sienet voivat olla YKSIKOTISIA (♂- ja ♀-pesäkkeet sijaitsevat samassa yksilössä) tai KAKSIKOTISIA (♂- ja ♀-pesäkkeet sijaitsevat eri yksilöissä). Suvulliset rakenteet voivat olla myös erilaistumattomia, kuten suurimmalla osalla sienistä. Tällöin sukusolupesäkkeiden vastineina toimivat kasvulliset rihmat ja sukusoluina rihmojen tumat.

5.2 ELINKIERROT

Vanamo Salo

Elinkierrolla tarkoitetaan sienen kaikkia elämänvaiheita, toisin sanoen elinkaarta, alkaen yhdestä itiömuodosta ja ulottuen seuraavan sukupolven vastaavaan vaiheeseen (Kirk ym. 2008). Elinkierrossa ovat keskeisesti esillä sienelle tyypilliset lisääntymis- ja leviämistavat. KEHITYSKIERTO on elinkierrolle läheinen käsite, joka useimmilla eliöillä tarkoittaa kehitystä yksisoluisesta tsygootista monisoluiseksi lisääntyväksi eliöksi, joka lopulta kuolee. Yksisoluisen kehityskierto koostuu jakautumisesta kahdeksi elämänsä jatkavaksi tytärsoluksi. Elinkiertojen yksityiskohdissa voi olla paljon eroja jopa lähisukuisten lajien välillä (Moore-Landecker 1982; Alexopoulos ym. 1996).

5.2.1 ELINKIERTOJEN PERUSKÄSITTEET JA YLEISET PIIRTEET

Sienten elinkierrot voivat olla yksinkertaisia tai hyvinkin monivaiheisia. Useimpien sienten elinkierrossa vuorottelevat kromosomistoltaan yksinkertainen ja kaksinkertainen elämänvaihe (HAPLO- ja DIPLOFAASI). Sienikunnan erikoispiirteenä on kaksitumainen vaihe, jossa kaksi haploidia tumaa on samassa solussa pitkäaikoin ajan yhtymättä toisiinsa. Sieniryhmien välillä on huomattavia eroja näiden eri elämänvaiheiden kestossa. Sienille on tyypillistä, että haplofaasi on pitkä ja että useimpien sienten kasvulliset rihmat ovat haploideja. Kantasienten rihmastot ovat kuitenkin kaksitumaisia. Sienillä diploidi monisoluisen elämänvaihe on erittäin harvinainen ja diploidi yksisoluisen elämänvaihe puolestaan tavallinen ilmiö.

Eliöiden suvulliseen lisääntymiseen liittyviä käsitteitä ovat tsygoottinen ja sporinen meioosi. TSYGOOTTINEN MEIOOSI on tyypillinen sienille

ja muille eliöille, joiden elinkierrossa haploidi monisoluinen vaihe on valitseva. Tsygootti ei koskaan jakaudu mitoottisesti vaan menee meioosiin välittömästi. SPORINEN MEIOOSI koskee niitä perin harvoja sieniä (lähinnä itusienten kaaren lajeja), joilla on monisoluinen haploidi ja diploidi elämänmuoto. Näiden sienten tsygootti jatkaa kasvuaan mitoottisten solunjakojen takia ja meioosi tapahtuu joskus paljon myöhemmässä elämänvaiheessa.

Monilla eliöillä elinkierto on liittynyt SUKUPOLVENVUOROTTELU. Sukupolvenvuorottelun määritelmän mukaan monisoluinen haploidi suvullinen ja monisoluinen diploidi suvuton elämänvaihe vuorottelevat säännöllisesti. Diploidi vaihe (SPOROFYYTTI) tuottaa meioosin jälkeen haploidisia itiöitä ja haploidi vaihe (GAMETOFYYTTI) mitoosin jälkeen sukusoluja (Raven ym. 1986). Sekä haploidi että diploidi elämänvaihe kykenevät mitoottisiin jakoihin. Tällainen sukupolvenvuorottelu on luonteenomainen kasvukunnalle mutta on harvinainen sienikunnassa, eikä sitä tavata kuin joillakin siimallisilla sienillä (itusienet). Sienitieteessä sukupolvenvuorottelu-käsitettä saataan soveltaa toisin, jolloin sillä tarkoitetaan yleensä suvullisen ja suvuttoman lisääntymiskierron elämänmuotojen ymmärtämistä eri sukupolviksi (Kirk ym. 2008). Monilla sienillä suvullisen ja suvuttoman lisääntymisen vaiheet ovat morfologisilta ominaisuuksiltaan niin erilaisia, ettei niitä ole aina pystytty yhdistämään samaan sieneen. Tällaisen kaksimuotoisen sienien suvullinen muoto on TELEOMORFI ja suvuton ANAMORFI.

Erilaisten sienten elinkiertojen kirjo on valtava (TIETOLAATIKKO 2). Ne onkin syytä ymmärtää sopeutumina ympäröiviin elinoloihin eli siihen, mikä on välttämätöntä hengissä säilymiselle ja jälkeläisten tuottamiselle. Eliöt, jotka pystyvät lisääntymään sekä suvullisesti että suvuttomasti, suuntaavat energiansa suureen jälkeläistuottoon suvuttoman lisääntymisen avulla silloin, kun kasvuolot ovat hyvät. Ympäristön olojen huonontuessa ne vaihtavat tehottomampaan suvulliseen lisääntymiseen varmistaakseen geneettisesti monimuotoisten jälkeläisten saamisen. Ihmisen näkökulmasta hyvällä sienien elinkierron tuntemuksella on paljon merkitystä, mikäli halutaan löytää tehokkaita keinoja torjua kasvitautien aiheuttajia. Patologit voivat tulkita elinkiertoja tautien kehityskiertoina, joissa kuvataan myös sienien aiheuttama tartunta eri vaiheineen (Valkonen ym. 2005; Agrios 2005).

TIETOLAATIKKO 2. ELINKIERROT

Elinkierrot voidaan luokitella seuraavasti pitäen silmällä suvullisen ja suvutoman lisääntymisen asemaa sekä haplo- ja diplofaasin kestoa ja vuorottelua (Raper 1966b; Carlile ym. 2001).

1. Suvuton kierto: sienillä haplofaasissa tapahtuva suvuton lisääntyminen.
2. Haploidi kierto: sieni on haplofaasissa, ja tumien yhtymistä seuraa välittömästi meioosi, joten diplofaasi on erittäin lyhyt, yhden solun mittainen.
3. Yksi-kaksitumainen kierto: sienikunnan tavallisin kierto. Siinä on huomattavia eroja sen perusteella, kuinka pitkä on haplofaasi (esim. kotelosienillä pitkä, useimmilla kantasienillä suhteellisen lyhyt) suhteessa kaksitumavaiheeseen (esim. kotelosienillä hyvin lyhyt, kantasienillä vallitseva).
4. Kaksitumainen kierto: sieni on koko ajan kaksitumavaiheessa hedelmöityshetkeä ja sitä seuraavaa meioosia lukuun ottamatta.
5. Haplo-diploidi kierto: haplo- ja diplofaasi vuorottelevat säännönmukaisesti. Tämä kierto on sienillä hyvin harvinainen.
6. Diploidi kierto: haplofaasi on rajoittunut sukusoluihin tai sukusolupesäkkeeseen, ja muuten sieni on koko ajan diplofaasissa. Kierto on varsin harvinainen.

5.2.2 SIIMALLISET SIENET

Siimallisiksi sieniksi kutsutaan sieniä, joilla on ainakin yksi siimallinen elämänvaihe. Näihin sieniin kuuluvat itusienet, pötsisienet ja piiskasiimasienet. Monet siimalliset sienet ovat kaikissa elämänvaiheissaan yksisoluisia, jotkut puolestaan muodostavat haarattomia tai symmetrisesti kahteen suuntaan haarautuvia monisoluisia rihmoja. Suvullisen lisääntymisen alkuvaiheessa haploideista koiras- ja naarassukusolupesäkkeistä vapautuu yksisiimaisia parveiluitiötä, jotka yhdyttyään muodostavat kaksisiimaisen diploidin solun. Jos parveiluitiöt ovat keskenään samannäköisiä, niitä sanotaan ISOGAAMISIKSI. Jos niillä on selvä ulkonäköero, joka yleensä liittyy kokoon, puhutaan ANISOGAAMISISTA sukusoluista. Liikkumatonta naarasparveiluitiötä kutsutaan OOGAAMISEKSI sukusoluksi. Hedelmöitynyt solu menettää kypsyyssään siimensa ja kasvatetaan ympärilleen paksun seinän muuttuen lepoasteiseksi diploidiksi itiöksi. Olosuhteiden muuttuessa paremmiksi itiö muodostaa PARVEILUITIÖPESÄKKEEN, jossa tapahtuu meioosi, tai itiö itse muuttuu suoraan sellaiseksi. Meioosin tuloksena syntyy haploideja parveiluitiötä, joista kehittyy kasvullisia soluja.

Suvuttomassa lisääntymisvaiheessa kasvullinen haploidi solu voi pysyä lepoasteena vaihtelevan pituisia aikoja ja muuttua sitten

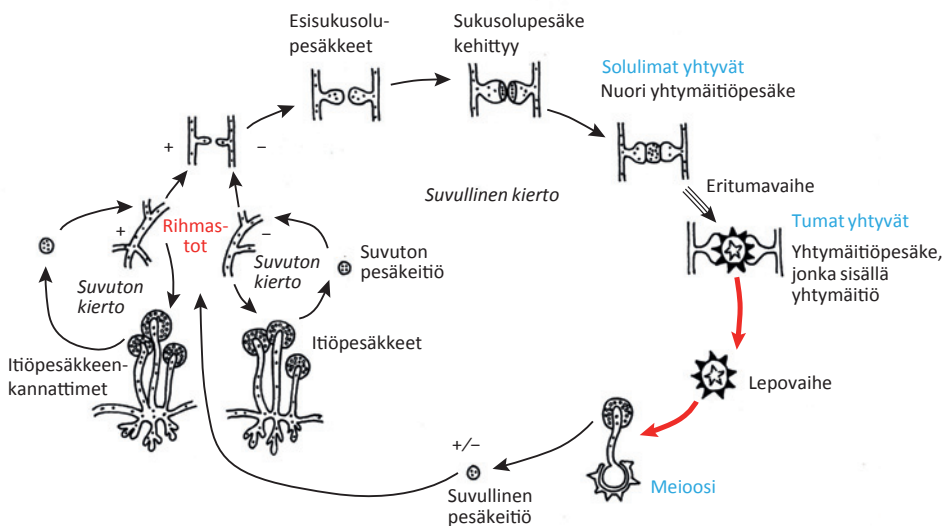
parveiluitiöpesäkkeeksi. Paisuva solu käy läpi useita peräkkäisiä mitooseja, ja niiden myötä solusta tulee monitumainen. Solulimaa kertyy kunkin tuman ympärille ja solukalvot eriyttävät tumat erillisiin soluihin. Soluihin kasvavat siimat, ja syntyneet yksisiimaiset parveiluitiöt vapautuvat parveiluitiöpesäkkeestä ja uivat pois. Uudessa ravinteikkaassa paikassa parveiluitiöistä irtoaa siima, minkä jälkeen ne kasvattavat soluseinän ja kehittyvät omiksi kasvullisiksi elämänmuodoikseen.

Elinkierrossa on huomionarvoista, että lepoaste voi syntyä sekä suvullisesti että suvuttomasti ja se voi olla joko diploidi tai haploidi. Monien siimallisten sienten suvullista lisääntymistä ei kuitenkaan tunneta.

5.2.3 SIIMATTOMAT EI-KAKSITUMAISET SIENET

Alakaariin Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina, Mortierellomycotina, Mucoromycotina ja Zoopagomycotina kuuluu monenlaisia sieniä. Näiden sienten yhdistävänä piirteenä pidetään sitä, että suvullisessa lisääntymisessä syntyy yhtymäitiöitä, vaikka kaikilta lajeilta niitä ei ole toistaiseksi löydetty. Suvuton lisääntyminen tapahtuu yleensä pesäkeitiöiden ja harvemmin kuromäitiöiden avulla.

Esimerkiksi mustarönsyhomeen (*Rhizopus stolonifer*, aiemmin mustaleipähome) haploidissa elinkierrossa näkyy heterotallisen sienen haplo- ja diplofaasin vuorottelu (kuva 2). Suvuton lisääntyminen on rönsyhomeen



KUVA 2. Mustarönsyhomeen (*Rhizopus stolonifer*) elinkierro. Tumien kromosomimäärän muutoskohdat on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidit punaisilla nuolilla ja eritumavaihe kolmin-kertaisella nuolella. Pisteet rihmastoissa ja itiöissä ovat tumia. Sienet viettävät suurimman osan elämästään haploideina monitumaisina rihmastoina (punainen teksti). + ja - kuvastavat eri parituumistyyppisiä. (VANAMO SALO.)

tavallisin lisääntymistapa. Haplofaasivaiheessa eri pariutumistyyppit elävät omina monitumaisina rihmastoinaan. Elinkierron siirtyessä suvuttomaan lisääntymisvaiheeseen rihmastoihin syntyy pystysuuntaisia ilmarihmoja, ITIÖPESÄKKEENKANNATTIMIA, joiden päät pullistuvat. Pullistumiin kertyy useita tumia, ja niistä muodostuu itiöpesäkkeitä, joissa mitoottisten jakojen tuloksena syntyy massoittain haploidisia monitumaisia pesäkeitiöitä. Itiöpesäkkeen seinän kuivuttua ja rikkouduttua pesäkeitiöt vapautuvat ilmaan, ja sopivalle kasvualustalle päästyään ne itävät ja kasvattavat haploidista monitumaista kasvullista rihmastoja.

Rönsyhomeen elinolojen heiketessä sieni vaihtaa suvuttoman lisääntymisen suvulliseen. Kun kahteen eri pariutumistyyppiin kuuluvat rihmastot kohtaavat toisensa, kahden eri ilmarihman kärkisolut pullistuvat ESISUKUSOLUPESÄKKEIKSI. Esisukusolupesäkkeet erottuvat väliseinillä muusta rihmastosta ja muuttuvat varsinaiseksi sukusolupesäkkeeksi sen jälkeen, kun kahden esisukusolupesäkkeen välinen seinä on hajonnut ja solulimat ovat yhtyneet. Kahta erilaista tumatyyppiä joutuu näin samaan soluun ja alkaa eritumainen vaihe. Tämän jälkeen tumat yhtyvät toisiinsa ja sieni siirtyy diplofaasiin. Monitumainen diploidi solu kasvattaa ympärilleen soluseinän ja muuttuu yhtymäitiöpesäkkeeksi, jonka sisällä kehittyy yksi yhtymäitiö, joka on sienen kesto- ja LEPOMUOTO. Kasvulle jälleen suotuisissa oloissa yhtymäitiö kasvattaa suvullisen itiöpesäkkeen. Meioosi tapahtuu jo yhtymäitiön itäessä, ja periaatteessa itiöpesäkkeestä syntyy kahta eri pariutumistyyppiä edustavia suvullisia itiöitä, minkä myötä sieni palaa normaaliin haplofaasiinsa. Rönsyhomeella meiosisin jälkeen käy usein kuitenkin niin, että toinen pariutumistyyppi abortoituu, jolloin itiöpesäkkeestä vapautuu vain toisen pariutumistyyppin itiöitä.

5.2.4 KERÄSIENET

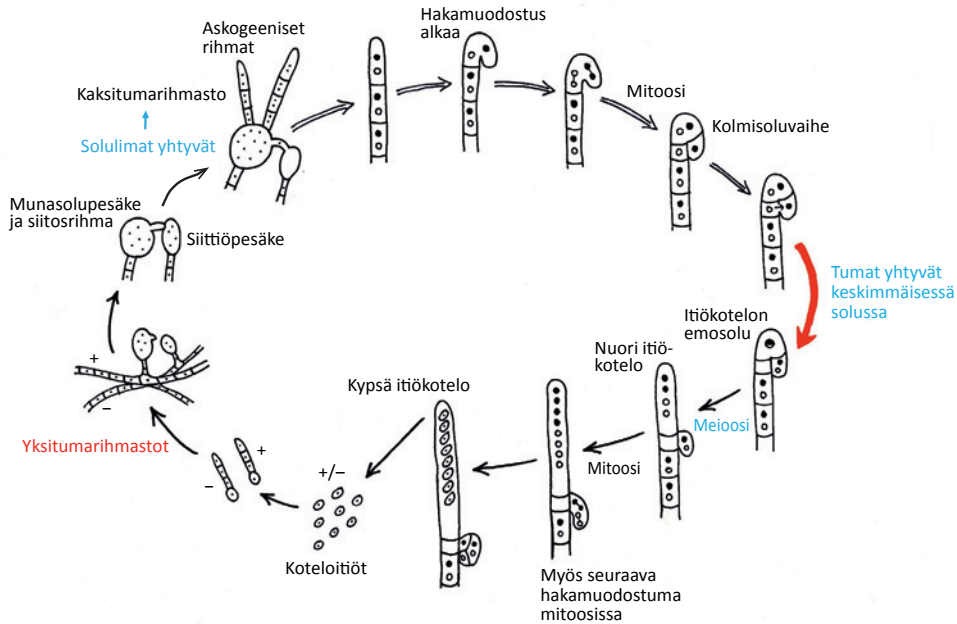
Keräsienien elinkierroista tiedetään toistaiseksi vain vähän. Ne viettävät elämänsä pääosin monitumaisina rihmastoina. Keräsienillä ei ole havaittu suvullista lisääntymistä, vaikka sienirihmojen soluissa on yleensä useita keskenään erilaisia tumia. Viimeaikaisten molekyylibiologisten tutkimusten mukaan tuman meioottiseen jakautumiseen liittyvät geenit ovat löydettyissä myös keräsienien genomissa (Halary ym. 2011). Tämä viittaa siihen, että jonkinlainen suvullisen lisääntymisen kaltainen prosessi geneettisen monimuotoisuuden säilyttämiseksi olisi todennäköinen.

Keräsienet ovat ehdottomia symbiontteja ja ne lisääntyvät suvuttomasti isäntäkasvilla. Suotuisissa ympäristöoloissa suurikokoiset monitumaiset itiöt itävät, muodostavat painerihman ja tunkeutuvat isäntänsä solukkaan. Uusia itiöitä syntyy rihmastosta joko isännän ulkopuolella tai sitten sen sisäpuolella. Sienet voivat myös lisääntyä rihmaston paloista.

5.2.5 KOTELOSIENET

Kotelosienten kasvullinen rihmasto on yksitumaista ja haploidia. Kotelosienet lisääntyvät suvuttomasti kuromaitiöiden avulla, ja niitä ehtii olla monilla sienillä useita sukupolvia lyhyessä ajassa. Ne eivät muodostu itiöpesäkkeisiin vaan erityisten rihmojen, kuromankanttien, päihin. Monista kotelosienistä tunnetaan vain suvuttomasti lisääntyvä elämänmuoto.

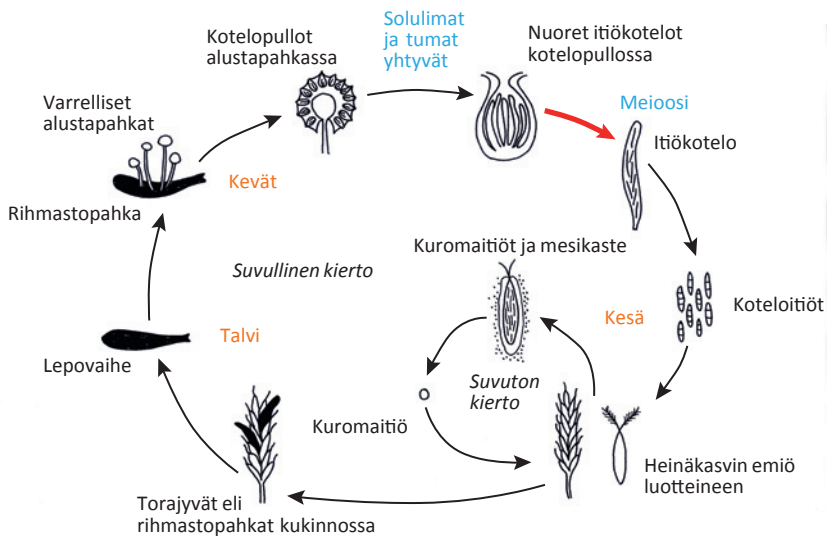
Suvullisessa lisääntymisessä kuhunkin rihmastoon kehittyy sekä MUNA-että SIITTIÖPESÄKKEITÄ, joihin kertyy useita tumia. Eri pariumistyyppiä edustavien rihmastojen pariumuessa tumia siirtyy siittiöpesäkkeestä munapesäkkeeseen jälkimmäisestä kasvanutta uloketta, SIITOSRIHMAA, pitkin ja munapesäke stimuloituu kasvattamaan ASKOGEENISIA rihmoja, joihin tumat vaeltavat pareittain (KUVA 3). Tämä munapesäkkeestä syntyvä rihmasto on kaksitumaista, ja kaksitumaisten rihmojen kärkisolut muodostuvat itiökoteloiiksi. Mikroskoopissa nähtävien rakenteiden perusteella ilmiötä



KUVA 3. Kotelosienen sukusolupesäkkeiden, hakamuodostuksen ja itiökoteloiden kehitys suvullisessa kierrossa. Hakamuodostus toistuu lukuisia kertoja aina uuden kehittyvän itiökotelon sivuhaarassa, joka on syntynyt askogeenisen rihman kärkisolusta. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidi vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Kotelosienet viettävät suurimman osan elämästään haploidina yksitumaisena rihmasto (punainen teksti). + ja - kuvastavat eri pariumistyyppiä. (VANAMO SALO.)

kutsutaan hakamuodostukseksi. Hakamuodostus askogeenisen rihman kärjessä varmistaa sen, että itiökotelon emosoluun tulee kaksi erilaista tumaa (LUKU 2.3.2). Kärkisolu pitenee taipuen koukuksi, ja kaksitumaisen solun molemmat tumat käyvät samanaikaisesti läpi mitoosin. Solunjaossa syntyy kaksi väliseinää ja kolme solua. Erilaiset tumat yhtyvät keskimmäisessä solussa, itiökotelon emosolussa, jolloin syntyy diploidi solu. Nuoren itiökotelon diploidi vaihe ei kestä kauan, ja meioosissa syntyy neljä kappaletta haploideja tumia. Kukin tuma käy välittömästi läpi vielä mitoosin, joten koteloiitiitä on kypsässä itiökotelossa lopulta kahdeksan. Vapauduttuaan kukin koteloiitiöstä itää kasvattaen kaltaistaan rihmastoa. Kotelosienet ovat suurimman osan elinkierrostaan haploideja, mutta itiöemä koostuu haploidista ja kaksitumaisesta rihmastosta (KUVA 3).

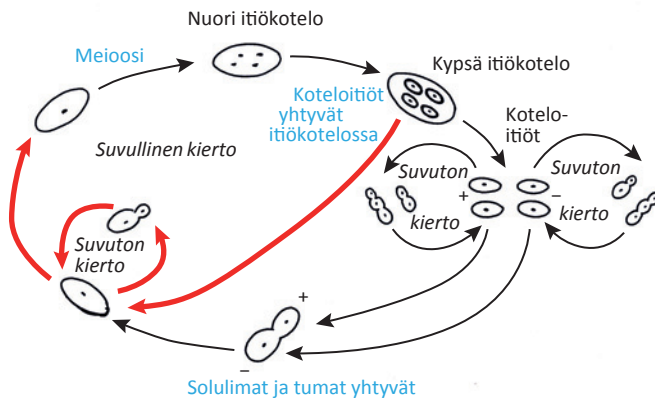
Torajyväsienellä (*Claviceps purpurea*) on kotelosienille tyypillinen yksikaksitumainen elinkierro (KUVA 4). Keväällä talvehtineisiin rihmastopahkoihin syntyy pitkäperäisiä alustapahkoja, joiden sisällä kehittyvät kotelopullot. Suvullisessa vaiheessa kotelopulloihin muodostuu itiökotelaita ja niihin puolestaan koteloiitiitä, jotka vapauduttuaan leviävät ilmavirtojen mukana kukkivien heinäkasvien luoteille. Koteloiitiöt itävät ja kasvattavat rihmastaan emin sikiäimeen saakka (primaarinen tartunta). Tähän rihmastoon



KUVA 4. Torajyväsien (*Claviceps purpurea*) elinkierro. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla ja diploidi vaihe punaisella nuolella. Lyhyt kaksitumavaihe (ASKOGEENISET RIHMAT) ei näy tässä kuvassa. Torajyväsien haploidit rihmasto kasvaa kasvissa, kun taas monien muiden kotelosientien haploidit rihmastot kasvavat maassa tai muussa aineksessä. Kotelosienet ovat suurimman osan elinkierrostaan haploideja. (VANAMO SALO.)

syntyy suvuttomasti pienikokoisia kuromaitiöitä, jotka kulkeutuvat ilma-
virtojen ja hyönteisten mukana uusiin heiniin (sekundaarinen tartunta).
Infektoituneista kukista erittyvä makea neste, mesikaste, saa hyönteiset vie-
railemaan kukissa. Sienen kasvu aiheuttaa jyvän muuttumisen tavallista suu-
remmaksi alkaloideja sisältäväksi rihmastopahkaksi eli torajyväksi, joka on
sienen talvehtimismuoto.

Kotelosienten ryhmän sisällä esiintyy hyvin erilaisia elinkiertoja, sillä
osa lajeista on monisoluisia rihmamaisia sieniä ja osa yksisoluisia hiivoja tai
muuta hiivamaisia sieniä. Pääosa hiivamaisten sienten lisääntymisestä tapah-
tuu suvuttomasti joko silmikoimalla tai jakautumalla kahtia. Useimmista hii-
voista tunnetaan kuitenkin myös niiden suvullisen lisääntymisen vaiheet.
Esimerkiksi leivinhoivalla on haplo–diploidi elinkierto, jossa sekä haploidit
että diploidit solut lisääntyvät suvuttomasti silmikoimalla ja kaksitumavaihe
puuttuu kokonaan (KUVA 5).



KUVA 5. Leivinhoivan (*Saccharomyces cerevisiae*) elinkierto. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla ja diploidit punaisilla nuolilla. + ja - kuvastavat eri pariutumistyyppiä. (VANAMO SALO.)

Leivinhoivan elinkierrossa suvuton diploidi vaihe on vallitseva. Sen suvul-
linen lisääntyminen käynnistyy, kun diploidin sienen elinolot heikkenevät.
Yksittäisestä hiivasolusta tulee itiökotelo, jossa tapahtuu meioosi. Sen tulok-
sena syntyy neljä paksuseinäistä haploidia koteloitiötä, kaksi kumpaakin
pariutumistyyppiä. Ne vapautuvat itiökotelon seinän repeytyessä auki. Näin
syntyneet haploidit solut ovat kooltaan pienempiä kuin diploidit solut. Ne
jakautuvat mitoottisesti monta kertaa silmikoimalla. Kun toisilleen sopivat,
eri pariutumistyyppiä edustavat haploidit itiöt pariutuvat keskenään, ne

muodostavat diploidin solun. Tämä diploidi solu ei käy läpi meiosisia heti, toisin kuin muissa sieniryhmissä on tavallista, vaan se jakautuu edelleen mitoottisesti silmikoimalla synnyttäen lisää kaltaisiaan diploideja soluja. Toisinaan diploidi solu voi syntyä myös nopeasti kahden koteloiiton yhtyessä jo itiökotelovaiheessa.

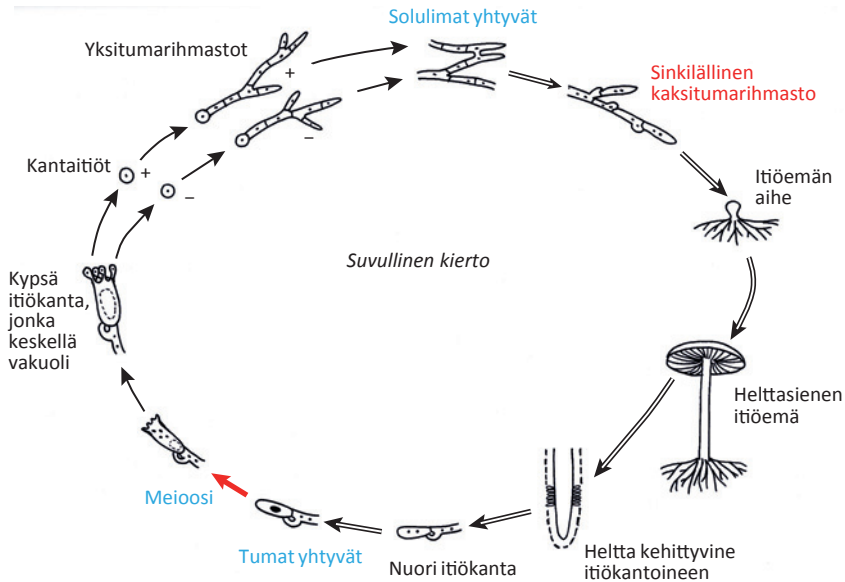
Suvuttomassa lisääntymisessä silmikoiminen tapahtuu leivinihivalle luonteenomaisesti solun päästä, josta pieni pullistuma alkaa kasvaa. Kasvun aikana tuma jakautuu mitoottisesti ja toinen tuma siirtyy pullistumaan. Kun pullistuma on lähes emosolun kokoinen, soluseinä alkaa muodostua niiden väliin ja lopulta uusi solu vapautuu. Usein jo ennen lopullista irtoamista uusikin solu on alkanut silmikoitua, joten leivinihiiva saattaa muodostaa lyhyitä soluketjuja, VALERIHMOJA.

Useimpien jäkälien sieniosakas on kotelosieni. Jäkälät lisääntyvät ja leviävät tehokkaalla tavalla suvuttomasti JÄKÄLÄMURUSTEN, tappimaisten, korallimaisten tai suomumaisten sekovarren haarojen tai SEKOVARREN palasten avulla (LUKU 6.3). Jäkälämuruset syntyvät selvärajaisilla alueilla sekovarren keskellä tai erällä lajeilla sen koko pinnalla. Suvuttomat leviäimet sisältävät sekä sieniosakkaan rihmoja että leväosakkaan soluja. Useat jäkäläsienet muodostavat myös suvuttomia kuromaitiöitä, joista leväosakas puuttuu. Suvullinen lisääntyminen koskee vain sieniosakasta, jonka itiökotelot syntyvät joko kotelomaljoissa tai kotelopulloissa. Koteloiitiöstä kasvava rihma kehittyy edelleen vain, jos se kohtaa sopivan leväosakkaan soluja. Leväosakas lisääntyy puolestaan vain suvuttomasti jakautumalla.

5.2.6 KANTASIEIENET

Haploidi kantaitiö kasvattaa itäessään haploidia pitkä ja monisoluista yksitumaista rihmastoja. Kahden eri pariutumistyyppiä edustavan rihmaston yhtyessä niiden solulimat yhdistyvät mutta tumat eivät, ja syntynyt rihmasto on kaksi- ja eritumaista. Kaksitumainen rihmasto on pitkäikäistä. Sopivissa oloissa rihmasto alkaa muodostaa itiöemiä. Sinkilämuodostus sienirihman kärkisolussa varmistaa sen, että itiökannan emosoluun tulee kaksi erilaista tumaa (KUVA 13 LUVUSSA 2). Rihmaston kärkisolussa syntyy pieni haara, johon kaksitumaisen solun toinen tuma vaeltaa. Molemmat tumat läpikäyvät lähes yhtä aikaa mitosiin, ja molempien tytärtumien välille kasvaa soluseinä. Haaran kärki yhtyy kärjen takana olevan uuden solun kanssa päästäen haaraan jääneen tuman vaeltamaan tähän soluun. Kärkisolusta muodostuu itiökanta heti sen jälkeen, kun aikaisemmin erillään pysyneet tumat yhtyvät. Itiökanta on siis nuorena diploidi ja tyypillisessä tapauksessa yksisoluinen. Meioottinen jako tapahtuu hyvin pian. Itiökannan kärkeen muodostuu neljä pullistumaa, joista kehittyvät itiöperät. Itiökannan tyveen syntyy vakuoli, joka kasvaa ja pakottaa meiosisissa syntyneet neljä tumaa vaeltamaan

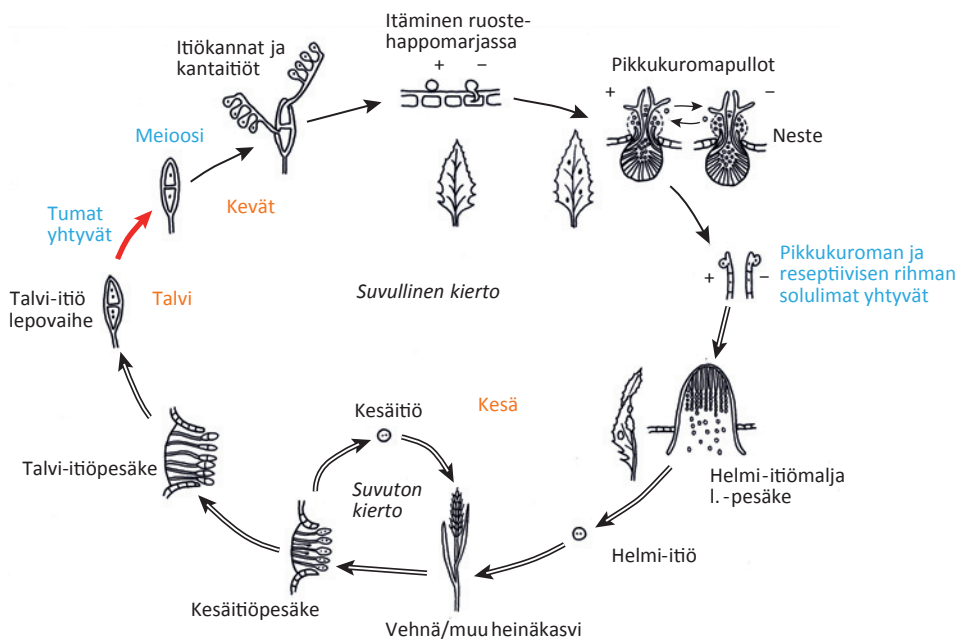
itiöperiiin, joiden pullistuneista päistä muodostuu neljä haploidia kantaitiota (TIETOLAATIKKO 3). Sinkilän ajatellaan usein vastaavan kotelosienten haka-
muodostusta. Läheskään kaikilla kantasienillä ei ole kuitenkaan sinkilöitä rihmoissaan. Kantasienten vallitseva elämänvaihe on kaksitumainen, ja itiö-
emät koostuvat tällaisesta rihmastosta (KUVA 6).



KUVA 6. Tavallisen kantasien elinkierto. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidi vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Kantasient viettävät suurimman osan elämästään kaksitumaisena rihmastona (punainen teksti). + ja - kuvastavat eri pariutumistyyppäjä. (VANAMO SALO.)

Kantasienillä suvuton lisääntyminen ei ole kovin yleistä. Niillä on paljon vaihtelua elinkierron muissa yksityiskohdissa, kuten itiökannan rakenteessa ja syntyvien kantaitiöiden määrissä. Erityisesti kasveissa loisivilla ruoste- ja nokisienillä on paljon omia ominaispiirteitä, kuten itiöistä syntyvä itiökanta. Esimerkiksi mustaruosteella (*Puccinia graminis*) on monivaiheinen yksi-kaksitumainen elinkierto, jossa on viisi erilaista itiötyyppiä ja kaksi isäntäkasvia (KUVA 7). Maissinnoella (*Ustilago maydis*) on puolestaan yksi-kaksitumainen elinkierto, jossa tautia aiheuttavan vaiheen alussa on morfo-
geneettinen muutos hiivamaisesta rihmamaiseksi (KUVA 8).

Mustaruoste lisääntyy suvullisesti keväällä, kun kaksisoluihin diploidi TALVI-ITIÖ itää (KUVA 7). Kummassakin solussa tapahtuu meioosi, ja kummastakin solusta kasvavat nelisoluiset pitkät itiökannat, joiden soluista



Kuva 7. Mustaruosteen (*Puccinia graminis*) elinkierto. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidi vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Mustaruosteen kaksitumaista rihmastoa kasvaa sekä ruoste-happomarjassa että heinäkävissä. Keväisin ruoste muodostaa hiukan haploidia rihmastoa happomarjassa. + ja - kuvastavat eri paritumistyyppiä. (VANAMO SALO.)

TIETOLAATIKKO 3. TETRAPOLAARINEN SUVULLINEN LISÄÄNTYMINEN

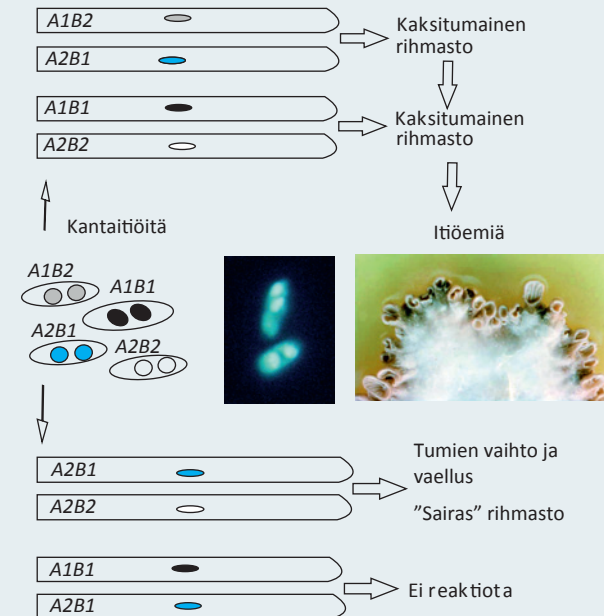
Halkiheltan (*Schizophyllum commune*) itiöemiä viljelmässä. Kaikki itiöemät ovat kehittyneet samasta kaksitumaisesta rihmastosta, jossa *MATA*- ja *MATB*-paritumistekijät ovat erilaiset, yksinkertaisesti kuvattuna $A_1B_1 \times A_2B_2$. Itiöemän heltoissa kehittyvissä itiökannoissa tapahtuu ensin kaksitumarihmastoston erimerkkisten tumien yhtyminen eli karyogamia ja tämän jälkeen välittömästi meioosi, jonka tuloksena syntyy neljä yksitumaista kantaitiota. Kussakin kantaitiössä tuma jakautuu välittömästi mitoottisesti. Kuvassa kaksitumaisten kantaitiöiden tumat on värjätty DNA:han sitoutuvalla värillä. Meiosissa syntyy neljä erilaista itiötyyppiä, jotka on kuvassa merkitty A_1B_1 , A_2B_2 (parentaaliset kombinaatiot), A_1B_2 ja A_2B_1 (uudet kombinaatiot). Kutakin itiötyyppiä syntyy yhtä paljon, sillä A- ja B-tekijöiden välillä ei ole kytkentää. Jokaisesta kantaitiöstä kasvaa haploidi samatunainen

rihmasto. Ainoastaan rihmastot, joissa sekä A- että B-tekijät ovat erilaiset, kehittyvät parituessaan kaksitumarihmastoksi (kuvan yläosa). Kuvan alaosa esittää sellaisten rihmastojen välistä vuorovaikutusta, joissa joko A- tai B-tekijät ovat samanlaiset. Jos A-tekijät ovat samanlaiset mutta B-tekijät erilaiset, *MATB*-lokuksen säätelemä viestintäreitti toimii ja haploidien rihmastojen välinen tumien vaellus ja vaihto toteutuu. Koska *MATA*-lokuksen geenien koodaamat transkriptitekijät ovat samanlaiset, A-reitti ei aktivoidu ja rihmasto muuttuu epäsäännöllisesti kasvavaksi. Päinvastaisessa tilanteessa, jossa B-tekijät ovat samanlaiset mutta A-tekijät erilaiset, tumien vaellusta ja vaihtoa ei tapahdu ja rihmastot pysyvät haploideina. Samoin käy, jos parituissa (paritetuissa) haploideissa rihmastoissa sekä A- että B-pariutumistekijät ovat samanlaisia. Noin neljännes paritetuista haploideista rihmastoista johtaa sinkilärihmaston kehitykseen, kun riittävä määrä itiöitä on kerätty halkihelthan samasta itiöemäkasvatuksesta ja kasvatettu erillisiksi haploideiksi rihmastoiksi. Suotuisissa ympäristöoloissa kaksitumarihmaston kehittyä itiöemiä ja elinkierto alkaa alusta.

Halkiheltha

Haploidit samatumaiset rihmastot yhteensopivia

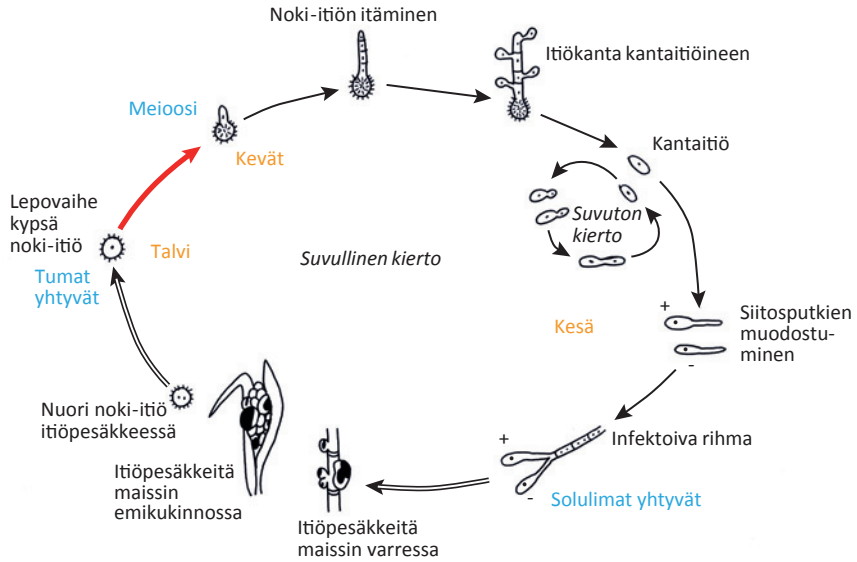
MATA- ja *MATB*-pariutumisalueiden geenit erilaiset



Haploidit rihmastot yhteensopimattomia

MATB- tai *MATA*-pariutumisalueiden geenit samanlaiset

(MARJATTA RAUDASKOSKI.)



Kuva 8. Maissinnoen (*Ustilago maydis*) elinkierto. Tumien kromosomimäärän ja solun tumamäärän muutokset on merkitty sinisellä. Haploidit elämänvaiheet on merkitty mustilla nuolilla, diploidi vaihe punaisella nuolella ja kaksitumavaiheet kaksinkertaisilla nuolilla. Maissinnoen kaksitumainen rihmasto kasvaa maississa. + ja - kuvastavat eri paritumistyyppisiä. (VANAMO SALO.)

muodostuu kaksi paria eri paritumistyyppiä edustavia kantaitiöitä. Nämä haploidit kantaitiöt itävät ensimmäisessä isännässä (väli-isäntä), ruostehappomarjassa tai mahoniassa, joiden lehtien yläpinnalle kehittyvät PIKKUKUROMAPULLOJA. Ne ovat hermafrodiitteja rakenteita, joissa kussakin on sekä koiraspuolisia PIKKUKUROMIA että naaraspuolisia reseptiivisiä rihmoja. Pikkukuromapullot tuottavat makeaa nestettä, joka houkuttelee hyönteisiä. Niiden mukana pikkukuromaitiöt pääsevät vastakkaisen paritumistyyppin pikkukuromapulloihin. Kaksitumainen rihmasto muodostuu joko kahden eri paritumistyyppiä edustavan pikkukuromaitiön, niistä kasvaneiden rihmojen tai pikkukuromaitiön ja rihman yhtyessä. Tämä rihmasto aiheuttaa lehtien alapinnalle HELMI-ITIÖMALJOJEN muodostumisen, ja niistä syntyy kaksitumaisina pysyviä suvuttomia HELMI-ITIÖITÄ. Helmiitiöt itävät päästyään tuulen mukana toiselle isäntäkasville, joka on heinäkasvi ja yleisimmin vehnä. Tätä isäntää sanotaan pääisännäksi. Korsiin ja lehtiin syntyy KESÄITIÖPESÄKKEITÄ, joista syntyy kaksitumaisia oranssinvärisiä suvuttomia KESÄITIÖITÄ. Ne infektoivat muita isäntäkasvilajin edustajia eli ympäristön terveitä vehniä. Tällaisia kesäitiösukupolvia voi yhden kesän aikana syntyä monta. Loppukesällä kehittyvä vehnän lehtiin TALVI-ITIÖPESÄKKEITÄ, joihin muodostuu mustia, perällisiä, paksuseinäisiä, kaksisoluisia suvuttomia talvi-itiöitä. Osa talvi-itiöistä syntyy kesäitiöpesäkkeistä,

varsinkin talvi-itiövaiheen alussa. Talvi-itiöt ovat kaksitumaisia, mutta talven edistyessä niiden tumat yhtyvät ja niistä tulee diploideja. Vapautuneet talvi-itiöt vaipuvat lepotilaan ja talvehtivat sänkipellossa. Talvi-itiöt ovat ainoa ruostesienen itiömuoto, joka ei ole loisiva.

Ruostesientien elinkiertoihin kuuluu monia itiötyyppiä (Kolmer ym. 2009). Mikrosyklisillä ruosteilla elinkierro on lyhyt, ja niillä on yhdestä kolmeen itiötyyppiä; makrosyklisillä itiötyyppiä on puolestaan kolmesta viiteen. Jos itiötyyppiä on vain yksi, sieni lisääntyy suvuttomasti. Tämä tilanne on todennäköisesti seurausta väli-isännän menettämisestä. Isäntälajeja vaihtavien ruosteiden isäntäkasvit ovat yleensä varsin kaukaista sukua keskenään. Lyhentyneet syklit edustavat evolutiivisesti kehittyneempää vaihetta. Eri tumavaiheet (haploidi ja kaksitumainen) ovat infektiokyvyltään erilaisia ja tartuttavat eri isäntäkasveja.

Maissinnoen suvullisessa lisääntymisessä talvehtinut diploidi *NOKI-ITIÖ* itää tuottaen lyhyen itiökannan, johon diploidi tuma vaeltaa ja jossa se läpikäy meioosin (KUVA 8). Meioosin tuotteina syntyy vaihteleva määrä kantaitiöitä (*SPORIDIOITA*). Koska maissinnoki on *TETRAPOLAARINEN*, on syntyviä kantaitiöitä neljää eri tyyppiä. Haploidit kantaitiöt voivat lisääntyä suvuttomasti silmikoiden hiivamaisesti. Tämä elämänmuoto elää hajottamalla kuollutta ainesta maassa. Kahden toisilleen sopivan paritutumistyyppin kohdatessa ne kasvattavat siitosputket toisiinsa päin, ja solujen yhtyessä tapahtuu sienien kasvussa muutos: hiivamainen kasvu muuttuu rihmamaiseksi. Sopivien paritutumistyyppien on erottava toisistaan sekä *MATA*- että *MATB*-geeneiltään (LUKU 5.3), jotta syntyvä kaksitumainen rihmasto olisi kyllin voimakas tartuttamaan isäntäkasvin, maissin. Tartunta tapahtuu hyvin monista eri kohdista; infektiokohdassa on aina kasvin kasvusolukkoa (meristemaaattista solukkoa). Tartunta on tyypiltään paikallinen, vaikkakin *NOKI-ITIÖPESÄKKEITÄ* voi löytyä mistä tahansa kasvin kohdasta, eniten kuitenkin emikukinnoista. Noki-itiöpesäkkeissä kaksitumainen rihmasto pilkkoutuu noki-itiöiksi, joissa tumat yhtyvät ennen itiöiden vapautumista. Ne säilyvät lepoasteina, kunnes ympäristöolot ovat taas suotuisat itämiselle.

Monilla nokisienillä on elinkierrossaan sekä rihmamainen suvullinen vaihe että hiivamainen suvuton vaihe. Suvuton lisääntyminen haplofaasissa voi tapahtua joko hiivamaisesti tai rihmastollisesti. Rihmastollisessa suvuttomassa lisääntymisessä nokisienet tuottavat rihmaston kärjistä *AMPUKU-ROMAITIÖITÄ*, jotka sieni sinkoa aktiivisesti ympäristöön. Kasvien loisilla infektoiva muoto on rihmamainen, ja eläinten loisilla se on hiivamainen (Morrow & Fraser 2009).

5.3 SUVULLISEN LISÄÄNTYMISEN MOLEKYYLIBIOLOGIA

Marjatta Raudaskoski

Sienten suvullista lisääntymistä säätelevät *MAT*-LOKUKSET, jotka ovat pariumista sääteleviä alueita sienien genomissa ja joiden rakenteen perusteella sienikannalla on tietty identiteetti. *MAT*-lokukset säätelevät suvullista lisääntymistä kaikissa sienissä, joskin niiden rakenne ja lukumäärä vaihtelevat eri sieniryhmissä (Ni ym. 2011).

5.3.1 FEROMONIT, VASTAANOTTAJAMOLEKYYLIT JA NIIDEN SYNTEESIN SÄÄTELY

Kaikilla sienillä suvullisen lisääntymisen ensiaskel perustuu FEROMONIViesteihin eli rihmaston erittämiin pienimolekyylisiin kemiallisiin yhdisteisiin, joita toisessa rihmastossa olevat vastaanottajamolekyylit tunnistavat (KUVA 9). Siimallisilla sienillä ja *Mucoromycotina*-alakaaren sienillä feromonien osuus suvullisen lisääntymisen säätelyssä on tunnettu 1900-luvun alusta lähtien, mutta vasta genomitiedon myötä feromonien ja *MAT*-geenien välinen yhteys on alkanut hahmottua. Homotallisen *Allomyces macrogynus* -sienen suvullisessa lisääntymisessä siimalliset naaras- ja koirassukusolut syntyvät saman haploidin rihmaston naaras- ja koirasitiöpesäkkeissä ja vapauduttuaan löytävät toisensa feromonien avulla. Naarassukusolut erittävät sireniini-nimistä yhdistettä ja koirassukusolut parisiinimolekyylejä. Nämä yhdisteet houkuttelevat hyvin pieninä pitoisuuksina naaras- ja koirassoluja toisiaan kohti. Jopa 10^{-6} M (mol/l) sireniiniä riittää viestiksi koirassoluille (KUVA 9). Näiden feromonien vastaanottomolekyylejä ja niiden säätelemää signaalireittiä ei vielä tunneta. Sen sijaan *Mucorales*-lahkoon kuuluvan heterotallisen *Phycomyces blakesleeanus* -sienen TRISPORIHAPON eli *MAT*-geeneiltään erilaisten kantojen suvulliseen lisääntymiseen liittyvän feromonin rakenne ja synteesireitti β -karoteenista tunnetaan. Feromonin tuoton seurauksena monitumaisten *MAT*-geeneiltään erilaisten rihmojen kärkiin muodostuvat väliseinän erottamat alueet, jotka yhtyvät (KUVA 9). Tämän jälkeen myös erimerkkiset haploidit tumat yhtyvät, jakautuvat meioottisesti ja erilaistuvat paksuseinäisiksi LEPOITIÖIKSI.

Perustan kotelosienten suvullisen lisääntymisen tutkimukselle muodostaa leivinhiiwan feromonien, vastaanottajamolekyyliden ja *MAT*-lokukseen tuntemus. Laboratoriossa viljeltävän hiiwan solut ovat heterotallisia ja pariumistyyppiltään joko a- tai α -soluja. a-solut erittävät a-feromonia, jonka α -solut tunnistavat Ste3-vastaanottajamolekyylin avulla. Vastaavasti α -solut erittävät α -feromonia, jonka a-solujen Ste2-vastaanottajamolekyyli tunnistaa.

Sienet, jotka eivät kuulu kaksitumaisiin

Esim. Mucoromycotina

Mucor sp.



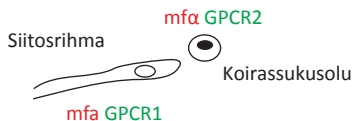
Esim. Blastocladiomycota

Allomyces sp.



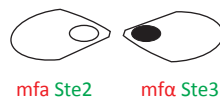
Kotelosienet

Rihmastolliset kotelosienet



Hiivamaiset kotelosienet

Leivinihiiva



Kantasienet

Rihmastolliset kantasienet

Halkihelmtta

Bap1(1) Bbp1(1)/Bar1/Bbr1

Bap3(1) Bbp3(1)/Bar3/Bbr3



Nokisienet

Maissinnoki

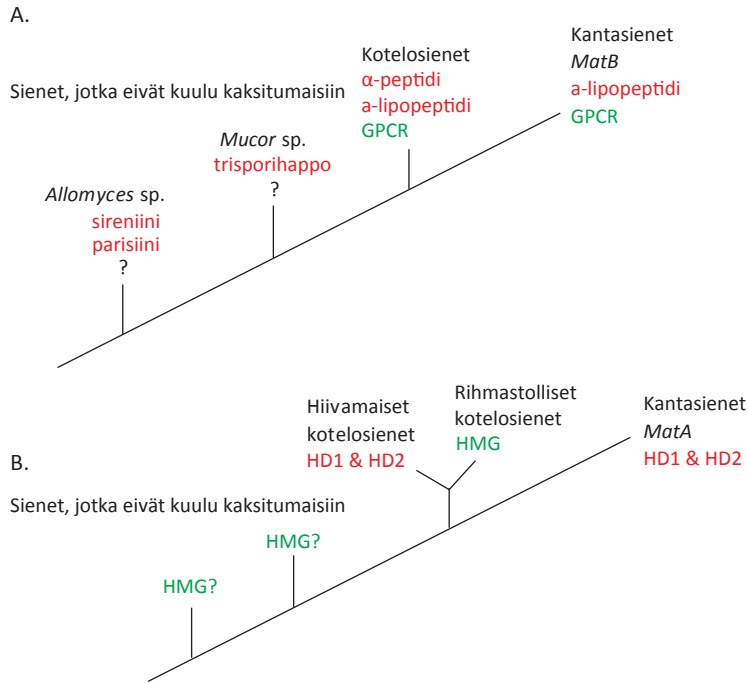
mfa1/pral

mfa2/pral



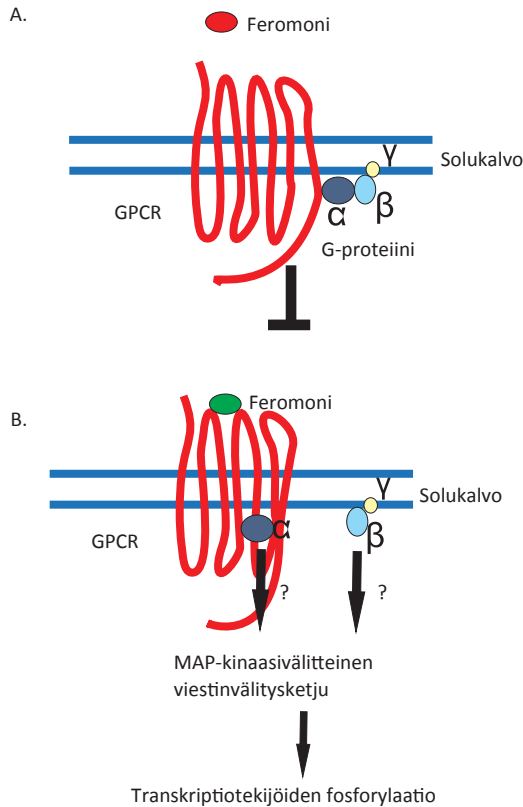
KUVA 9. Feromoni/hormoniviesteihin osallistuvat solut tai rihmat eri sieniryhmissä. Esimerkkisienien feromonit ja feromoniproteiinit (punainen teksti) ja vastaanottajamolekyylit/reseptoriproteiinit (vihreä teksti) on nimetty. Feromonin liittyminen vastaanottajaan muuttaa sienien kasvutapaa. Haploidit hiivasolut kasvavat toisiaan kohti, ja rihmastollisilla kotelosienillä munapesäkkeen ulokkeet, siitosrihmat, kasvavat polarisesti kohti koirassukusoluja. Maissinnoella (*Ustilago maydis*) haploideista yhteensopivista soluista kasvaa ulokkeita (*conjugation tubes*), jotka lopulta yhtyvät. Kantasienillä feromonien ja vastaanottajamolekyyliden vuorovaikutus säätelee haploidien rihmastojen välistä tumien vaihtoa ja vaellusta. Bap ja Bbp edustavat feromoneja, Bar ja Bbr puolestaan B-tekijän α - ja β -alalokuksien vastaanottajamolekyylejä. (MARJATTA RAUDASKOSKI.)

Feromonien ja vastaanottajamolekyyliden synteesi on *MAT*-lokuksen koodaamien TRANSKRIPTIOTEKIJÖIDEN säätlemää. Hiivan haploideissa soluissa *MAT*-lokuksessa on kaksi alleelia, *MATa* ja *MAT α* , jotka koodaavat kahta erilaista DNA:han sitoutuvaa transkriptiotekijää (HOMEODOMEENIT HD1 ja HD2). Nämä säätävät α - ja α -feromonien sekä feromonien vastaanottajamolekyyliden synteesiä ja aktiivisuutta sitoutumalla joko yksinään tai yhdessä kohdegeenien säätelyalueiden, PROMOOTTORIEN, DNA:han (KUVA 10).



Kuva 10. Suvulliseen lisääntymiseen liittyvät (A) feromonit/hormonit ja niiden vastaanottajamolekyylit sekä (B) transkriptiotekijät eri sieniryhmissä. A. Feromonit on kuvattu punaisella ja tunnetut vastaanottajamolekyylit vihreällä. Kaikki tunnistetut feromonivastaanottajamolekyylit ovat G-proteiinikytkentäisiä reseptoreja. Kantasienten feromonit ovat rakenteeltaan kotelosienten lipopeptidien kaltaisia. B. *MAT*-lokuksien transkriptiotekijöitä koodaavat geenit säätelevät joko HMG- (*high mobility group*, vihreä väri) tai HD- (*homeodomeeni*, punainen) proteiineja. Heterotallisilla lajeilla ainoastaan *MAT*-lokuksen eri alleelien koodaamat transkriptiotekijät reagoivat keskenään. Kantasienten transkriptiotekijöitä koodaavan *MAT*-lokuksen proteiinit ovat HD-tyyppiä kuten hiivankin. (MARJATTA RAUDASKOSKI.)

Leivinhiiwan molemmat feromonit ovat lopullisessa muodossaan 12 AMINOHAPOSTA koostuvia PEPTIDEJÄ. a-peptidin loppupäässä on lyhyt rasvahappohäntä, jonka vuoksi siitä käytetään nimitystä LIPOPEPTIDI. Vastaanottajamolekyylit sijaitsevat solukalvossa. Niiden sytoplasman puoleinen osa liittyy kolmiosaiseen G-proteiiniin (KUVA 11A; LUKU 3.3.3). Useilla rihmamaisilla kotelosienillä on leivinhiiwan α- ja a-feromonien kaltaisia signaalimolekyylejä ja G-proteiinikytkentäisiä reseptoreja (Jones & Bennett 2011; Ni ym. 2011). Rihmamaisien kotelosienten heterotallisilla sienikannoilla on myös *MAT*-lokus ja siinä ALLEELIT *MAT*₁ ja *MAT*₂, jotka koodaavat HMG-transkriptiotekijöihin kuuluvia proteiineja. Niiden rakenne poikkeaa hiivojen HD-proteiinien rakenteesta, mutta ne säätelevät feromonien ja



KUVA 11. Kotelo- ja kantasienten feromonien ja G-proteiinikytkentäisen reseptorin rakenne. A. Feromonit ovat pieniä peptidejä (soikio), joiden vastaanottaja on seitsemän kertaa solukalvon läpäisevä polypeptidiketju (punainen nauha). Vastaanottajaproteiini on solukalvon sisäpinnalla yhteydessä kolmiosaiseen G-proteiiniin (α -, β - ja γ -proteiinit, kuvattu erivärisillä soikioilla). Heterotalisilla lajeilla saman sienikannan feromoni ei voi liittyä saman sienikannan vastaanottajaproteiiniin.

B. Yhteensopivien sienikantojen feromonin ja vastaanottajaproteiinin vuorovaikutus muuttaa vastaanottajaproteiinin rakennetta, mikä puolestaan aktivoi G-proteiinikytkentäisen reseptorin siten, että $G\alpha$ -proteiini irtoaa $G\beta\gamma$:sta. Heterotrimeerisen G-proteiinin eri alayksiköt aktivoivat usean peräkkäisen proteiinin fosforylaation ja lopulta sieniryhmälle spesifiset transkriptiotekijät. (MARJATTA RAUDASKOSKI.)

vastaanottajamolekyylin synteesiä sekä ITIÖEMIEN muodostusta. Kotelosieniä kehityksellisesti varhaisempien sienilajien (*Phycomyces blakesleeanus*, *Mucor circinelloides* ja *Rhizopus arrhizus*) genomien emäsjärjestyksenluku on osoittanut, että näiden sienten ja kotelosienten *MAT*-lokuksen geenit koodaavat samanlaisia transkriptiotekijöitä (KUVA 10B).

On pitkään tiedetty, että kantasienten suvullista lisääntymistä säätelee useimmiten kaksi erillistä *MAT*-lokusta, *MATA* ja *MATB*. Niistä on käytössä hyvin erilaisia nimityksiä, mikä usein vaikeuttaa asioiden ymmärtämistä.

Esimerkiksi maissinnoen HAPLOIDIT solut kasvavat hiivamaisesti lehden pinnalla tai keinotekoisella kasvualustalla, mutta nokisienirihmaston leviämisen edellytyksenä on suvullinen lisääntyminen, jonka ensimmäinen vaihe on MATA-lokuksen säätelemä haploidien solujen yhtyminen (KUVA 9). MATA-lokuksen geenit koodaavat G-proteiinikytkentäisiä reseptoreja ja hiivan a-feromonin kaltaista LIPOPEPTIDIÄ (KUVA 10A). MATA-lokuksesta on kaksi vaihtoehtoista muotoa, a_1 ja a_2 . Suvullisen lisääntymisen edellytyksenä on, että yhtyvissä haploideissa solussa sekä MATA-lokuksen vastaanottajageenit että feromonigeenit ovat erilaiset.

MATB-lokuksen geenit koodaavat hiivan a-feromonin kaltaisia lipopeptidejä ja G-proteiinikytkentäisiä reseptoreja geneettisesti pitkään tutkituilla kantasienillä, sittamustesienellä (*Coprinopsis cinerea*) ja halkiheltalla (*Schizophyllum commune*) (KUVAT 9, 10A & 11B). B-lokus jakautuu kahteen ALALOKUKSEEN, Ba ja $B\beta$, joissa kummassakin on yksi vastaanottajamolekyyliä koodaava geeni mutta usein lukuisia feromonigeenejä (Raudaskoski & Kothe 2010). Suvullisen lisääntymisen edellytys on, että yhtyvissä rihmastoissa on erilaiset vastaanottajat ja feromonit ainakin yhdessä alalokuksessa, α :ssa tai β :ssa. Saman alalokuksen feromonit ja vastaanottajat eivät pysty keskinäiseen vuorovaikutukseen (KUVA 11A). Vaikka kantasienten vastaanottajat ja feromonit ovat samankaltaisia kuin hiivoilla, niiden lukumäärä on kahdentumisen myötä lisääntynyt. Alalokuksista tunnetaan useita alleleja. Esimerkiksi halkiheltalta tunnetaan yhdeksän $B\alpha$ - ja $B\beta$ -alleelia, mikä lisää rihmastojen välisiä feromoni-vastaanottaja-vuorovaikutusmahdollisuuksia. Kantasienillä feromoneja ja vastaanottajamolekyyliä koodaavat LOKUKSET (nokisienillä MATA ja rihmamaisilla kantasienillä MATB) ovat kehittyneet itsenäisiksi pariumistekijöiksi. Heterotallisilla hiivoilla ja kotelosienillä MAT-lokuksen geenien koodaamat transkriptiotekijät säätelevät puolestaan niiden geenien ilmenemistä, jotka koodaavat feromoneja ja vastaanottajia (Raudaskoski & Kothe 2010).

5.3.2 KANTASIENTEN MATA-LOKUKSEN RAKENNE JA TOIMINTA

Kantasienten suvulliseen lisääntymiseen tarvitaan MATB-lokuksen lisäksi myös MATA-lokus (KUVA 10B), jonka geenit koodaavat hiivan HD1- ja HD2-proteiinien kaltaisia transkriptiotekijöitä. Nämä eivät kuitenkaan säätele feromonien eivätkä vastaanottajamolekyylien synteesiä vaan myöhäisempiä vaiheita kantasienten pariumisreaktiossa (KUVA 12). Halkiheltalla MATA-lokus muodostuu kahdesta monialleelisestä alalokuksesta Aa ja $A\beta$. Geneettisten tutkimusten perusteella tunnetaan 21 Aa -alleelia ja 9 $A\beta$ -alleelia. Kummankin alalokuksen geenit koodaavat yksinkertaisimmassa muodossaan HD1-HD2-proteiiniparia. Suvullisen lisääntymisen edellytyksenä

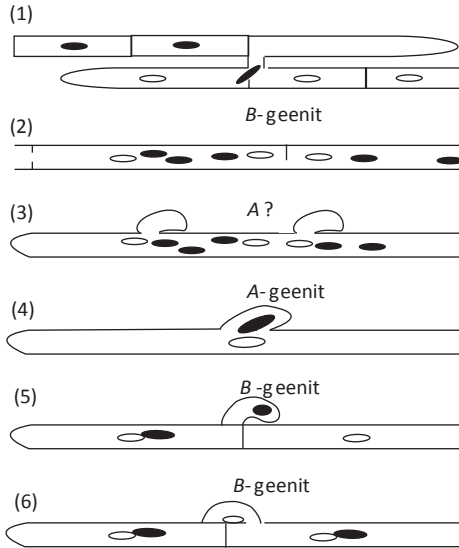
on, että yhtyvissä haploideissa rihmastokannoissa ainakin *MATA*:n α - tai β -alalokuksessa alleelit ovat erilaiset. Sittamustesienellä *MATA*-lokuksen rakenne on vielä monimutkaisempi ja käsittää kolme HD₁-HD₂-proteiini-*paria*, jotka ilmeisesti ovat syntyneet yhden geeniparin monistuksessa. Kummastakin HD-proteiinia koodaavasta geenistä on siten kehittynyt lukuisia alleeleja ja HD-proteiinin muotoja. Sen sijaan kantasieniin kuuluvan kangaslohisienen (*Laccaria bicolor*) *MATA*-lokus muodostuu vain yhdestä HD₁-HD₂-proteiiniparista, ja tätä paria koodaavista geeneistä on useita alleeleja. Nokisienellä HD₁- ja HD₂-proteiineja koodaavaa lokusta nimitetään *MATB*-lokkukseksi. HD-proteiineista käytetään nimikkeitä E ja W, joten lokuksen koodi on *bE/bW*. Siitä tunnetaan 19 alleelia.

5.3.3 PARIUTUMISEEN LIITTYVÄ VIESTINTÄ

Kun feromoni liittyy vastaanottajamolekyyliin solun ulkopuolella, solun sisällä vastaanottajaan liittyvä G-proteiini aktivoituu ja sen alayksiköt vapautuvat (KUVA 11B). Alayksiköiden vapautuminen johtaa sarjaan proteiinin aktivoitumisreaktioita (MAP-VIESTINVÄLITYSKETJU). Reaktiosarja tunnetaan yksityiskohtaisesti leivinhivasta. Kaikkien muidenkin sienten feromoni-vastaanottaja-vuorovaikutus näyttää toimivan samaan tapaan, sillä vastaavat proteiinit voidaan tunnistaa niiden genomeista. Rihmamaisilla kotelosienillä naaraspuolisen sukusolupesäkkeen ulokkeet, SIITOSRIHMAT, kasvavat polaaraisesti kohti koiraspuolista SUKUSOLUA tai koiraspuolista pesäkettä, johon ne yhtyvät. Tämän jälkeen hedelmöittävät koiraspuoliset tumat siirtyvät muodostunutta yhteyttä myöten MUNAPESÄKKEESEEN (KUVA 9). Kotelosienihivoista esimerkiksi leivinhivalla viestinvälitysketjun aktivoitumisen seurauksena solujen kuroutuminen lakkaa ja solut venyvät POLAARISESTI vastakkaisen pariutumistyyppin tuottamaa feromonihoukutetta kohti, kunnes kasvun seurauksena solut yhtyvät, kummankin solun solusykli pysähtyy ja tumien yhtymistä säätelevien geenien transkriptiotekijät aktivoituvat (KUVA 9). Rihmamaisilla kantasienillä sienirihmojen välille syntyy RIHMATOSILTOJA ilman feromoni-vastaanottaja-vuorovaikutusta. Tämän perusteella on ehdotettu, että kantasienillä vuorovaikutusta ei tarvita rihmojen yhtymiseen vaan aktivoimaan sitä signaalireittiä, joka säätelee väliseinien hajoamista ja tumien liikkumista rihmastosiltoja pitkin sienirihmojen osastosta toiseen (KUVAT 9 & 12). Kantasieniin kuuluvilla nokisienillä haploideista yhteensopivista soluista kehittyvät SIITOSPUTKET kasvavat polaaraisesti toisiaan kohti ja yhtyvät (KUVA 9) (Vollmeister ym. 2012).

Kantasienillä rihmastojen yhtymistä ei seuraa välittömästi tumien yhtymisen vaan pitkä kaksitumaisen rihmaston kasvuvaihe, joka voi olla sinkiläinen (KUVA 13 LUVUSSA 2). *MATA*-lokuksen geenien vuorovaikutus säätelee rihmastojen yhtymisessä syntyneen monitumaisen rihmaston järjestymistä

Kaksitumaisen sinkilärihmaston kehittyminen



KUVA 12. *MATB*- ja *MATA*-lokuksien geenien osuus kaksitumaisen sinkilärihmaston kehityksessä. *MATB*-lokuksen geenit säätelevät tumien vaihtoa yhteensopivien haploidien rihmastojen välillä, rihmaston väliseinien hajoamista, tumien liikkumista (kohdat 1 ja 2) ja todennäköisesti *MATA*-lokuksen transkriptiotekijöiden ilmenemistä. Tumien vaihto tapahtuu molempiin suuntiin, vaikka kuva esittää ainoastaan yhdensuuntaista tumien liikkumista. *MATA*-lokuksen transkriptiotekijät säätelevät geenitoimintaa, jonka seurauksena erimerkkiset tumat pariutuvat ja alkavat jakautua samanaikaisesti. Tämä huipentuu sinkilän kehityksen alkaessa (kohdat 3 ja 4). Sinkiläkehityksen loppuvaiheessa tarvitaan *MATB*-lokuksen geenejä säätelemään sinkiläsolun kärkialueen yhtymistä kärkisolun takaiseen soluun (kohdat 5 ja 6). Feromonin ja vastaanottajaproteiinin vuorovaikutuksesta aktivoituu signaalireitti, joka johtaa sinkilän kärjen sulautumiseen kärkisolun takaiseen rihmasto-soluun ja tumien siirtymiseen sinkilästä kärjen takaiseen soluun. (MARJATTA RAUDASKOSKI.)

kaksitumaiseksi rihmastoksi. Siinä väliseinät ovat ehjät. Rihmaston osastossa on kaksi tumaa ja niissä erilaiset mutta yhteensopivat *MATA*- ja *MATB*-PARIUTUMISALUEET. *MATA*-pariutumisalueen transkriptiotekijät säätelevät myös sinkilänmuodostusta (KUVA 12) (Raper 1966a), jonka viimeisessä vaiheessa tapahtuvaa sinkilän kärjen yhtymistä kärkisolun takaiseen soluun säätelevät *B*-tyypin pariutumisalueen geenit. Nokisienillä haploideista, yhteensopivista soluista muodostunut siitosputki kehittyy kaksitumaiseksi infektiorihmaksi vasta *MATB*-lokuksen erilaisten *E*- ja *W*-transkriptiotekijöiden vuorovaikutuksen myötä (Vollmeister ym. 2012).

5.3.4 ITIÖEMIEN KEHITTYMINEN JA MEIOOSI

Suvullisen lisääntymisen keskeinen tapahtuma on MEIOOSI (KUVA 1), johon liittyy rihmamaisilla kotelosienillä ja useimmilla kantasiemillä itiöemien muodostus. Kotelosienihivoilla ei kehity itiöemiä, vaan niillä haploidien solujen ja tumien yhtymisen seurauksena syntynyt diploidi tuma jakautuu meioottisesti eli syntyy ITIÖKOTELO, jossa on neljä haploidia itiötä. Myös tietyiltä kantasiemiltä, yleisimmin ruoste- ja nokisiemiltä, puuttuu itiöemä. Niiden itiökanta kehittyy joko erityisen lepoitiön itäessä tai kaksitumaisen SINKILÄrihman päähän, kuten esimerkiksi *Filobasidiella neoformansilla*. Tumien yhtymisen ja meioosin jälkeen haploideja KANTAITIÖITÄ syntyy vaihtelevia määriä itiökannan eri soluista (KUVAT 7 & 8) tai ketjuna neljästä ulokkeesta itiökannan päässä (Morrow & Fraser 2009).

Rihmamaisilla kotelosienillä itiöemän kehitys alkaa välittömästi pariumisesta. *MAT*-lokuksen geenit eivät ainoastaan säätele pariumiselle välttämättömien feromonien ja vastaanottajamolekyylien synteesiä vaan myös meioosia sekä itiökoteloiden, itiöiden ja näitä ympäröivän itiöemän kehitystä.

Kantasiemillä valo, hiilidioksidipitoisuus, painovoima, kasvualueen ravinteet ja kosteus säätelevät kaksitumaisen rihmaston erilaistumista itiöemiksi. Geenien ilmeneminen vaihtelee itiöemän eri kehitysvaiheissa (Ohm ym. 2010). Kantasiemien Agaricomycetes-luokalle ominaisen jalallisen ja lakillisen itiöemän kehitys alkaa yksinkertaisista rihmastokasaumista. Sittamustesienellä itiöemien kehitystä on pystytty seuraamaan samatumaaisessa rihmastossa siirtämällä rihmatoon toinen *MATA*-lokus, joka on yhteensopiva alkuperäisen kannan *MATA*-lokuksen kanssa. Tällaisessa rihmastossa toimii ainoastaan *MATA*-geenien säätelemä signaalireitti. Erilaiset *MATA*-tekijät aktivoivat rihmastokasauman synnyn, mutta varsinaisia itiöemiä ei muodostu. Vasta kun samaan rihmatoon siirretään yhteensopiva *MATB*-lokus, *MATB*-geenien signaalireitti aktivoituu, itiöemät erilaistuvat ja suvulliselle lisääntymiselle ominaiset itiökannat kehittyvät heltoihin (Kües ym. 2000). Siten myös kantasiemillä *MATA* ja *MATB* säätelevät yhdessä itiöemien muodostusta. Itiökannoissa kaksitumaisen rihmaston tumapari yhtyy ja tapahtuu meioosi. Itiökannan päähän kasvavien ulokkeiden kautta haploidit tumat siirtyvät tavallisesti neljään kantaitiöön, joissa ne jakautuvat meioottisesti (TIETOLAATIKKO 2).

SUOSITTELEMME

Erinomainen teos keskeisten patogeenisten sienten elin- ja tautikierroista: Agrios, G. N. (2005). *Plant Pathology*. 5. painos. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 922 s.

Perusteellinen ja laaja yleiskatsaus sienten suvullisesta lisääntymisestä: Heitman, J., S. Sun & T. Y. James (2013). Evolution of Fungal Sexual Reproduction. *Mycologia* 105, 1–27.



6. SYMBIONTTISET SIENET

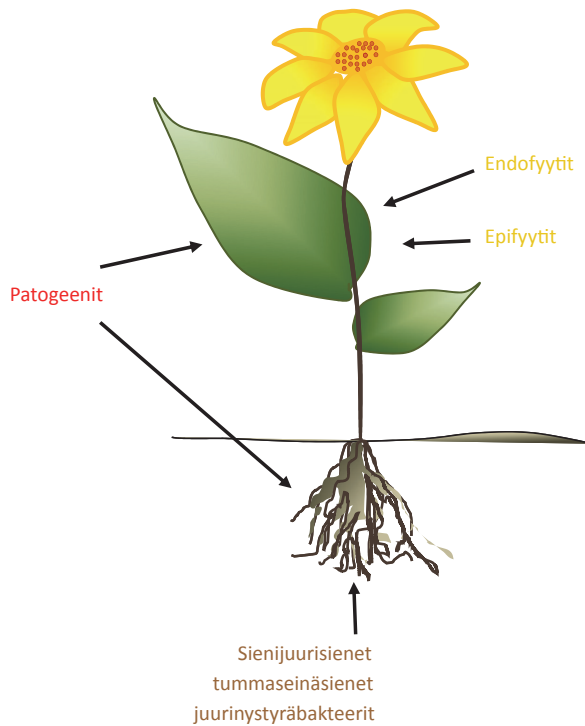
Sienet ovat erottamaton osa maakasveja, sillä on vaikea löytää kasvia, jolla ei kasvaisi sieniä joko versossa tai juuressa tai molemmissa. Jopa yksisoluiset levät ovat onnistuneet valloittamaan karuja maaympäristöjä elintilakseen lyöttäytymällä yhteen sienten kanssa ja muodostamalla jäkäläiä. Monisoluisen elämä siirtyi merestä maalle aikoinaan kasvien ja sienten yhteistyönä, sillä jäkälät ja sienijuurelliset kasvit olivat ensimmäisiä monisoluisia eliöitä, jotka kykenivät elämään itsenäisesti vesistöjen ulkopuolella. Tänäkin päivänä useimmat sienet ovat kasville hyödyllisiä, mutta hyödyn suuruudesta aina ei ole selvyyttä. Symbionttisen sienirihmaston määrä metsässä on huikea, sillä sienijuurisienten rihmasto löytyy grammasta metsämaata jopa 500 metriä. Jos tähän lasketaan mukaan vielä versojen ja jäkälien sisältämät rihmastot sekä hajottajasienet, on sienten muodostama kokonaisbiomassa huomattava. Ihminen tosin havaitsee yleensä vain jäkälät ja satunnaiset itiöemät.

6.1 KASVIEN EPIFYTTISET JA ENDOFYTTISET SIENET

Marjo Helander & Kari Saikkonen

Luonnossa elävä kasvivyksilö ylläpitää kokonaista eliöyhteisöä, johon kuuluu kasvin kanssa SYMBIOOSISSA elävä monimuotoinen mikrobiyhteisö (KUVA 1). Sekä kasvin maanpäällisissä että sen maanalaisissa osissa ja niiden pinnalla ja solukoissa on lajistoltaan ja toiminnaltaan erilaisia sieniä ja bakteereja. Osa niistä on kasville hyödyllisiä, osa haitallisia ja osa on kasvin kannalta yhden-tekeviä. Mikrobien ja kasvin suhde voi myös muuttua kasvin ja mikrobin elinkaaren aikana. Tauteja aiheuttavien sienten rihmasto, itiöt tai oireet kasveissa ovat usein havaittavissa, mutta muilta osin sienten monimuotoinen eliöyhteisö kasvien pinnoilla (EPIFYTTIT) ja kasvisolukoissa (ENDOFYTTIT) jää helposti huomaamatta.

Sienijuuret ja jäkälät ovat sienten ja yhteyttävien eliöiden muodostamia yhteisrakenteita. Kuvassa näkyy valkoporonjäkälää (*Cladonia arbuscula*) sekä vaaleanpunaisia ja vaaleita sienijuuria keltavahveron (*Cantharellus cibarius*) itiöemän alla. (SARI TIMONEN.)



Kuva 1. Kasvi eliöyhteisönä. Kasvin pinnalla kasvaa erilaisia mikrobeja (sieniä, bakteereja), joita kutsutaan epifyyttisiksi mikrobeiksi. Endofyyttiset sienet elävät kasvien soluväleissä aiheuttamatta näkyvää haittaa isännälleen. Tauteja aiheuttavia mikrobeja voi löytyä sekä kasvin maanpäällisistä osista että juuristosta. Sienijuurisienet, tummaväriset sienet ja juurinystyräbakteerit elävät kasvin kanssa symbioosissa sen juuristossa. (KARI SAIKKONEN.)

6.1.1 EPIFYTTISET SIENET KASVIEN PINNOILLA

Epifyttiset sienet elävät kasvien maanpäällisten osien pinnoilla. Erityisesti trooppisissa monivuotisilla lehdillä kasvaa runsaasti paljain silmin nähtäviä sieniä, kuten jäkäliä. Lähes kaikilta kasvin lehtipinnoilta eli FYLLOSFÄÄRISTÄ, varsilta, kukinnoista ja siementen pinnoilta löytyy lisäksi mikroskoopilla tarkasteltaessa runsaasti erilaisia epifyyttisiä bakteereita ja sieniä. Epifyttiset mikrobit kilpailevat ravinteista ja tilasta paitsi keskenään myös tauteja aiheuttavien mikrobien kanssa ja voivat siten suojata kasvia taudinaiheuttajilta. SAPROTROFISET eli kuollutta solukkoa ravinnokseen käyttävät sienet voivat elää ensin epifyytteinä kasvin pinnalla, jolloin ne saavat kasvin tai kasvosien kuoltua etulyöntiaseman muihin hajottajiin verrattuna.

6.1.1.1 Lehden pinta elinympäristönä

Kun kasvin siemen itää tai puun lehti puhkeaa silmusta, alkavat sienet välittömästi asuttaa muodostuvia kasvinosia. Sieni-itiöitä kulkeutuu asuttamattomille kasvipinnoille tuulen, sadeveden roiskeiden, kasvin pinnalla valuvan veden ja eläinten mukana. Kasvin kasvuympäristön tartuntalähteiden runsaus ja lajisto määrittää sienten lajirikkauden ja yksilömäärän uusilla kasvupinnoilla. Esimerkiksi koivun lehden pinta on keväällä lehden puhjetessa käytännössä asumaton, mutta jos itiöitä ja kosteutta on riittävästi, epifyytiset sienet valloittavat lehden pinnan hyvin nopeasti.

Sienien elinympäristönä kasvin pinta on varsin epäennustettava ja turvaton. Kasvin pinnalla eläessään epifyyttinen sieni joutuu kohtaamaan hyvin erilaisia ja nopeasti muuttuvia sääoloja, esimerkiksi suoraa auringonpaistetta, tuulta, kuivuutta ja rankkasateita. Niinpä epifyytteinä kasvavien sienten on täytynyt kehittää keinoja selviytyäkseen tällaisista nopeista muutoksista.

Hyvin yleinen lehtipinnoilla kasvava kotelosieni, *Discosphaerina pullulans*, kykenee sopeutumaan lehtipinnan ankariin ja vaihteleviin oloihin fysiologisen ja morfologisen muuntuvaisuutensa ansiosta. Esimerkiksi auringon ultraviolettisäteilyä vastaan *Discosphaerina pullulans* suojautuu muodostamalla solujensa pintaan melaniini-väriainetta sisältävän pigmenttikerroksen. Sieni myös tuottaa solujensa ympärille pullulaani-nimistä limamaista polysakkaridia, jonka avulla sienirihmaston on helppo tarttua lehden pintaan. Pitkien kuivien kausien yli tämä sieni voi säilyä paksuseinäisinä lepasteina. Kun ympäristöolot muuttuvat jälleen suotuisiksi kasvulle, sieni alkaa välittömästi lisääntyä tuottamalla hiivamaisia, nopeasti kuroutuvia soluja.

Epifyytiset sienet käyttävät ravinnokseen lehtipinnoille laskeutunutta kasvien siitepölyä, kirvojen tuottamaa mesikastetta ja sadeveden mukanaan tuomia orgaanisia aineita. Epifyytiset sienet ovat puolestaan monien pienten hyönteisten erinomaista, proteiinipitoista ravintoa.

6.1.1.2 Epifyyttisienten käyttösovelluksia

Ympäristöolojen muutokset vaikuttavat hyvin nopeasti epifyyttisienten määriin ja lajistoon. Epifyytiset sienet ovat erittäin herkkiä esimerkiksi ilmansaasteille. Hapan sade tai raskasmetallilaskeumat vaikuttavat niiden määrään ja lajistoon jopa muutamassa tunnissa. Epifyyttisienten herkkyyden ja nopean reagoinnin vuoksi niitä onkin ehdotettu bioindikaattoreiksi ilmalähtöisten epäpuhtauksien havainnointiin. Valitettavasti epifyytiset sienet reagoivat hyvin nopeasti muihinkin ympäristömuutoksiin, joten niiden avulla on hyvin vaikea saada luotettavia tuloksia ilman epäpuhtauksista.

Epifyyttisiä sieniä käytetään kuitenkin menestyksekkäästi tauteja aiheuttavien sienten biologisessa torjunnassa. Tällaisessa käsittelyssä epifyyttisienen itiöitä ruiskutetaan kasvin pinnalle, kun taudinaiheuttajan arvioidaan olevan

kolonisoimassa isäntäkasvia. Epifyyttisienen torjuntavaikutus perustuu sen kykyyn kilpailla tilasta tai ravinteista taudinaiheuttajan kanssa tai erittää sienimyrkkyjä eli MYKOTOKSIINEJA, joilla tautisienen kasvu estyy. On myös mahdollista, että biologisessa torjunnassa käytettävä epifyyttisieni saa isäntäkasvissaan aikaan kestävyysvasteen, joka auttaa kasvia puolustautumaan taudinaiheuttajaa vastaan (Andrews & Harris 2000).

6.1.2 ENDOFYTTISET SIENET

Endofyyttisellä sienellä tarkoitetaan sientä, joka kasvaa koko elinkiertoensa ajan tai osan elinkierrostaan kasvin soluväleissä aiheuttamatta näkyvää haittaa isäntäkasvilleen (Saikkonen ym. 1998). Endofyyttisen vaiheen osuus elinkierrosta vaihtelee hyvin paljon eri sienillä (Rodriguez ym. 2009). Useat endofyyttiset sienet ovat läheistä sukua tauteja aiheuttaville sienille, ja todennäköisesti monet endofyyttisinä kasvavat sienet ovatkin kehittyneet tautisienistä.

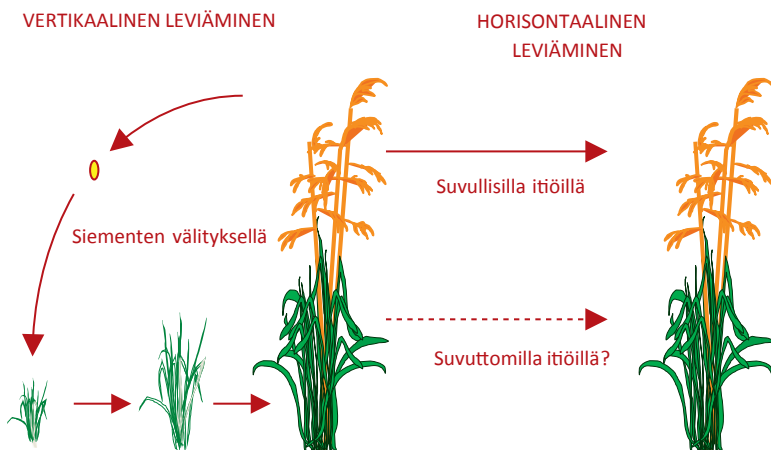
Tautisienellä voi olla hyvinkin pitkä endofyyttinen elinkierron vaihe, jonka se viettää oireettomana isäntäkasvinsa soluväleissä odottaen olojen muuttumista suotuisiksi taudinaiheuttamiselle. Tämä voi toteutua esimerkiksi silloin, kun kasvin fysiologinen tila muuttuu ympäristömuutosten takia. Siten sieni voi olla sekä tautia aiheuttava että endofyyttinen. Endofyyttiset sienet eivät ole kehityshistorialtaan yhtenäinen ryhmä, vaan niitä yhdistävät lähinnä elinkierto ja ekologiaan liittyvät tekijät.

Endofyyttisiä sieniä kasvaa kaikkien tutkittujen kasvilajien soluväleissä kaikenlaisissa ympäristöissä. Sienten lajisto ja määrä kasviyksilössä vaihtelevat hyvin paljon ympäristön, kasvilajin ja kasvutavan (esimerkiksi aina-vihannat *vs.* lehtensä pudottavat, yksivuotiset *vs.* monivuotiset klonaalisesti kasvavat) mukaan.

6.1.2.1 Itiöillä kasvista toiseen leviävät endofyytit

Monet endofyyttisienenet leviävät kasviyksilöstä toiseen itiöiden välityksellä (Arnold 2007). Tällaisia horisontaalisesti leviäviä endofyyttisieniä (KUVA 2) on todennäköisesti kaikissa luonnon kasviyksilöissä. Sieni-itiöt leviävät ympäristöstä kasvin pinnalle tuulen, sadeveden, pisaroiden aiheuttamien roiskeiden tai hyönteisten välityksellä, ja rihmat tunkeutuvat kasvin soluväleihin. Endofyyttisienellä voi olla epifyyttinen elinkierron vaihe kasvin pinnalla ennen kasviin tunkeutumista.

Tunkeuduttuaan kasviin endofyyttisieni saattaa asuttaa vain pienen alueen isäntäkasvin solukosta leviämättä muihin kasvinosiin. Yksittäinen tartunta-alue voi olla vain muutaman solun laajuinen, mutta esimerkiksi yhdessä koivunlehdessä voi olla kymmeniä erillisiä, saman tai usean eri endofyyttisienilajin aiheuttamia tartuntakohtia. Silmusta puhjenneessa lehdessä



KUVA 2. Endofyyttiset sienet voivat levitä horisontaalisesti kasvista toiseen suvullisten tai suvuttomien itiöiden avulla. Vertikaalisessa leviämisessä systeeminen sieni siirtyy siemen mukana isäntäkasvista seuraavaan kasvisukupolveen. (KARI SAIKKONEN & PÄIVI LEHTONEN.)

tai muussa vastikään muodostuneessa kasvinosassa ei aluksi ole horisontaalisesti leviäviä endofyyttejä, mutta jos itiöitä ja kosteutta on riittävästi, endofyyttiset sienet valloittavat lehden nopeasti. Ympäristöolot, kuten sää sekä kasvillisuuden lajikoostumus ja tiheys, vaikuttavat sienten itiöiden muodostumiseen, leviämiseen sekä niiden itämiseen ja rihmaston tunkeutumiseen isäntäkasviin. Loppukesällä lehdistä on yleensä runsas ja monimuotoinen endofyyttisieniyhteisö. Monivuotisissa kasvinosissa, esimerkiksi männyn neulasissa, endofyyttitartuntojen määrä lisääntyy vuodesta toiseen, kunnes se saavuttaa kyllästyspisteen, jossa neulaseen ei mahdu enempää endofyyttejä. Männyllä neulasvuosikertoja on Etelä-Suomessa keskimäärin kolme ja Lapissa jopa seitsemän. Kaikissa kasvin maanpäällisissä osissa, kuten varissa, oksissa, puunrungossa, kukinnoissa ja siemenissä, on omanlaisensa endofyyttiyhteisö. Lisäksi jokaisella kasvilajilla oletetaan olevan siihen erikoistuneita endofyyttejä, joita ei ole muissa kasveissa. Suurin osa endofyyttilajistosta asuttaa kuitenkin useita kasvilajeja (Saikkonen 2007).

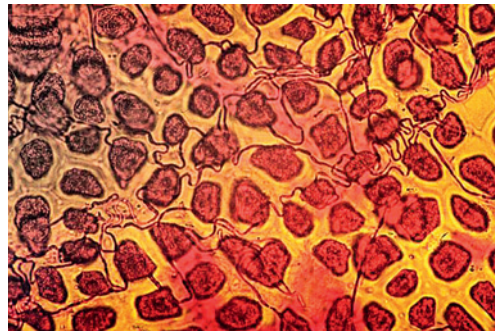
6.1.2.2. Siementen välityksellä levittäytyvät systeemiset endofyyttis sienet

Osa endofyyttisienistä kasvaa kasvissa haploidisena rihmastona **SYSTEEMISESTI** levittäytyen laajalti kasvin solukoihin. Ne pystyvät yleensä siirtymään siementen mukana seuraavaan kasvisukupolveen (KUVA 2). Tällaista kasvisukupolvesta toiseen tapahtuvaa siirtymistä kutsutaan **VERTIKAALISEKSI LEVIÄMISEKSI**. Systeemisen endofyyttisienen päämääränä on siis kasvaa

kehittyvään siemeneen, jonka alkion solukossa se matkustaa siemenestä itävään kasviin. Jos kasviyksilö on systeemisen endofyytin kolonisoima, sieni löytyy yleensä lähes kaikista sen siemenistä (Saikkonen ym. 2010). Siementen lisäksi vertikaalista leviämistä voi tapahtua myös kasvin kasvullisten osien välityksellä, esimerkiksi mukuloiden ja maavarsien avulla.

Systeemisiä, vertikaalisesti leviäviä endofyyttisieniä (kuva 3) tavataan lähinnä heinäkasvien alaheimossa Pooidae, jossa ne kolonisoivat ainakin 80:tä sukua ja 300:aa lajia (Clay 1993, Cheplick & Faeth 2009). Sienet ovat yleensä kotelosieniä, esimerkiksi käämiköitä (*Epichloë*) sekä sukuihin *Curvularia* ja *Lophodermium* kuuluvia. Systeeminen endofyytti elää SYMBIOSISSA isäntäkasvinsa kanssa. Usein tämä suhde on MUTUALISTINEN eli molempia osapuolia hyödyttävä. Sieni saa ravinteita sekä asuinpaikan kasvissa ja leviää siemenissä. Sieni puolestaan tuottaa heinässä sienimyrkkyjä kasvinsyöjiä ja tauteja aiheuttavia sieniä vastaan. On myös havaittu, että endofyyttisienten asuttamat heinät kestävät paremmin muun muassa kuivuutta ja tulvaa. Siten endofyytti tuo kasville kilpailuetua luonnonpopulaatioissa ja kasviyhteisöissä. Vuorovaikutussuhde voi kuitenkin vaihdella mutualismista isäntäkasville haitalliseen suhteeseen ympäristöolojen ja valintapaineiden mukaan, sillä sieni käyttää kasvin tuottamaa energiaa (Saikkonen ym. 2004). Resursseja on luonnossa usein niukasti, ja etenkin vähäravinteisessa ympäristössä endofyytin ylläpito voi aiheuttaa enemmän kustannuksia kuin hyötyä.

Kuva 3. Heinien systeeminen endofyyttisieni leviää isäntäkasvin alkion solukon mukana seuraavaan kasvisukupolveen. Värjättyssä mikroskooppikuvassa sieni näkyy lankamaisena rihmana alkion solujen välissä. (KARI SAIKKONEN.)



Eniten tutkittuja systeemisiä endofyyttisieniä ovat nadoissa (*Festuca*, *Schenodorus*) tavattavat käämiköihin kuuluvat lajit (suku *Epichloë*, suvuton muoto *Neotyphodium*). Ne havaittiin ensimmäisen kerran Yhdysvalloissa 1940-luvulla, kun eräillä ruokonataa (*Schenodorus arundinaceus*) kasvavilla laitumilla naudat ja lampaat kärsivät kuumimpana kesäaikana ähkystä, kuumesta, keskenmenoista ja raajojen halvaantumisista. Ongelmien aiheuttaja saatiin selville vasta 1970-luvulla, jolloin varmistui, että myrkytysoireiden syynä oli heinässä kasvava systeeminen endofyyttisieni. Se puolustaa isäntäkasviaan tuottamalla alkaloideja, jotka ovat myrkyllisiä erityisesti nisäkkäille.

Toisaalta kaikki endofyyttien tuottamat alkaloidit eivät ole myrkyllisiä selkärangkaisille kasvinryöjille mutta voivat olla haitallisia kasveja syöville hyönteisille.

Käämiköihin kuuluvat lajit ovat mielenkiintoinen joukko endofyyttisieniä. Suvullinen *Epichloë*-sieni voi muodostaa alustapahkoja eli itiöitä tuottavia rakenteita heinä kukintovarten ja yleensä samalla estää heinä kukinnan muodostumisen ja siementuotannon. Suvullista muotoa pidetäänkin tästä syystä kasvitaudinaiheuttajana. Käämikät leviävät horisontaalisesti suvullisten itiöiden välityksellä, mutta vertikaalinen levintä siemenissä perustuu suvuttomaan kasvuun. Ilmeisesti vallitsevat ympäristöolot vaikuttavat kulloiseenkin lisääntymistapaan.

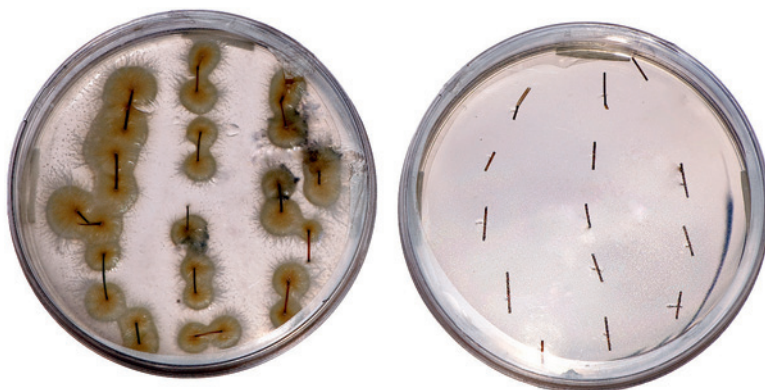
6.1.2.3 Tummasenäiset sienet juurissa

Hiljattain on havaittu, että juurissa elää endofyyteiksi luokiteltavia, väliseiniltään tummia kotelosieniä (*dark septate endophytes* = DSE). Näiden sienien uskotaan olevan yhtä yleisiä kuin sienijuurisienten, ja niitä on havaittu hyvin erilaisissa ekosysteemeissä tropiikista arktiseen vyöhykkeeseen. Tummasenäisten sienien ekologisesta merkityksestä on vähän tietoa, mutta oletetaan, että niillä voisi olla samanlaisia tehtäviä kuin sienijuurisienillä (Mandyam & Jumpponen 2005). Useiden sienijuurettomien kasvien juuristossa onkin havaittu kasvavan runsaasti väliseiniltään tummia sieniä.

6.1.3 EPI- JA ENDOFYTTISIENET TUTKIMUKSEN KOHTEENA

Sienet ovat oivallisia tutkimuskohteita etsittäessä vastauksia monenlaisiin biologisiin kysymyksiin. Ne ovat hyviä mallieliöitä, koska ne ovat laajalle levinneitä, esiintyvät runsaina, niiden elinkierrot ovat nopeita ja monimuotoisia, ne tuottavat monenlaisia sekundääriyhdisteitä ja niiden tiedetään voivan vaikuttaa monenlaisiin biologisiin vuorovaikutussuhteisiin eliöyhteisöissä.

Menetelmällisesti sieniä voidaan helposti tutkia sekä luonnossa että kokeellisesti kasvihuoneessa tai laboratoriossa (Woody ym. 2007). Epifyttisienten määrää ja lajistoa kasvien pinnoilla voidaan tutkia pesemällä (ravistelemalla) epifyttisienet tietyn kokoisista kasvinosista, esimerkiksi lehtikiekoista, ennalta määritettyyn nestemäärään. Kun tämä neste viljellään petrimaljalla sopivalla kasvualustalla (esim. mallasuuteagar), voidaan syntyvät sienikoloniat laskea ja niiden määrä suhteuttaa näytteenä olleen kasvinosan pinta-alaan. Toinen mahdollinen menetelmä epifyttisienten tutkimiseen on painaa tutkittavan näytteen pinta kasvatusalustalle ja tutkia näin syntyvien mikrobikolonioiden määrää ja lajistoa.



KUVA 4. Endofyytti-infektoidun heinän systeeminen *Epichloë*-sieni kasvaa ulos jokaisesta pintasteriloidusta lehdenpalasta. Oikealla olevalla petrimaljalla endofyytti-infektoitumattoman heinän lehdistä ei kasva sientä kasvatusalustalle. (KARI SAIKKONEN.)

Endofyyttisiä sieniä voidaan eristää alkoholin ja natriumhypokloriitin avulla pintasteriloimalla näytteet epifyyttisten mikrobien poistamiseksi ja sen jälkeen kasvattamalla näytteistä sienet sopivalle kasvatusalustalle (KUVA 4). Syntyvien sienikolonioiden lajistoa voidaan tarkastella mikroskoipimalla tai käyttämällä molekyyliomenetelmiä. Tällöin havaitaan myös ne lajit, jotka eivät kasva keinotekoisilla kasvualustoilla. Heinien systeemisten endofyyttisten havainnointi on mahdollista suoraan siemenen alkion solukoista joko mikroskoopilla tai käyttämällä immunokemiallisia tai molekyylibiologisia menetelmiä.

6.1.3.1. Endofyyttiset sienet ovat aarreaitta lääkekehitykselle

Monet käytössä olevat lääkkeet pohjautuvat endofyyttisten sienien tuottamiin kemiallisiin yhdisteisiin. Esimerkiksi rintasyöpälääkkeenä käytetty solunsalpaaja paklitakseli (Taksol) on peräisin marjakuusen (*Taxus brevifolia*) endofyyttisestä kotelosienestä (*Taxomyces andreanae*) eikä itse marjakuusesta.

Endofyyttiset sienet ovat vielä monin tavoin hyödyntämätön luonnonvara, mutta niille on ennustettu paljon käyttöä tulevaisuudessa, erityisesti lääketieteellisyydessä. Tälläkin hetkellä useat tutkijat etsivät ja eristävät tieteelle uusia mikrobilajeja sademetsien monipuolisesta kasvillisuudesta. Monet sienet tuottavat osin vielä tuntemattomia kemiallisia yhdisteitä.

6.1.4. ENDOFYTTISTEN SIENEN MERKITYS MAATALOUDESSA JA VIHERRAKENTAMISESSA

Monet suomalaiset luonnonheinät ja maataloudessa yleisesti käytettävät natalajikkeet ovat endofyyttisten asuttamia (kuva 5). Esimerkiksi nurmikkoseoksissa yleisesti käytettävän punanadan (*Festuca rubra*) luonnonpopulaatioista suuri osa on vahvasti endofyyttisten asuttamia, varsinkin Pohjois-Suomessa. Kolonisoitujen kasvien osuus näyttää olevan yhteydessä siihen, minkälaisessa ympäristössä kasvit kasvavat. Esimerkiksi vanhoilla kesantoniityillä osuus on korkeampi kuin jokivarsien hiekkadyneillä. Myös monet Suomessa käytettävät nurminatalajikkeet ovat endofyyttisten asuttamia, mutta niiden ei ole todettu aiheuttavan karjalle oireita. Tähän lienee syynä, että Suomessa käytetään laitumilla useiden heinälajien seoksia ja sääolot eivät ole meillä yhtä ääreviä kuin USA:n keskilännessä.

USA:ssa ja Uudessa-Seelannissa ollaan kehittelemässä endofyyttien asuttamia heinälajikkeita, jotka olisivat kilpailukykyisiä rikkakasveja vastaan sekä myrkyllisiä kasveja syöville hyönteisille mutta eivät karjalle ja jotka kasvaisivat hyvin kuivillakin alueilla.



Kuva 5. Ruokonadan (*Schenodorus arundinaceus*) ja sen endofyyttisen sien (*Epichloë* sp.) suhdetta on tutkittu jo usean vuosikymmenen ajan. Heiniin systeeminen endofyytti-infektio ei näy paljain silmin, vaan sen tutkimiseen tarvitaan mikroskooppia tai muita laboratoriovälineitä. Systeemisellä sienellä infektioituja heiniä voidaan käyttää maataloudessa esimerkiksi biologisessa torjunnassa, jos sieni tuottaa sienimyrkkyjä kasvinsyöjiä tai kasvi-tauteja vastaan. (KARI SAIKKONEN.)

6.2 SIENIJUURET

Jussi Heinonsalo & Tarja Lehto

Sienijuuret eli mykorrhisat ovat isäntäkasvin ja sienen yhdessä muodostamia toiminnallisia yksiköitä juuristossa. Sienijuurisymbioosin käsite luotiin jo 1800-luvulla (Frank 1885), ja tavallisimpien sienijuurityyppien ravinteidenottoa ja isäntäkasvin kasvua edistävä vaikutus on sen jälkeen osoitettu lukuisissa tutkimuksissa. Tosin uusimman tutkimustiedon mukaan liiton hyödyt ja haitat kasville ja sienelle voivat vaihdella suurestikin esimerkiksi kasvin tai juurien iän mukaan. Tiukan hyödyllinen/haitallinen-jaottelun sijaan lieneekin varmempaa puhua jonkinlaisesta hyödyllisen ja loismaisen liiton jatkumosta, jossa hyödyt ja haitat vaihtelevat symbioosin osapuolten ja tilanteen mukaan (Smith & Read 2008).

6.2.1 SIENIJUURISYMBIOOSI

Sienijuurisymbioosissa sieniosakas saa isäntäkasviltaan hiilihydraatteja, jotka yleensä kulkevat sakkaroosina juurien solunväliseen tilaan. Siellä INVERTAASIENTSYYMI hajottaa sakkaroosin glukoosiksi ja fruktoosiksi, jotka siirtyvät sienien solukkoon. Ainakin osa yksinkertaisista sokereista muuntuu sienissä niille tyyppillisiksi yhdisteiksi, kuten mannitoliksi ja trehaloosiksi. Vastavuoroisesti sienet auttavat kasveja erityisesti ravinteiden- ja vedenotossa sekä suojaamalla niitä taudinaiheuttajamikrobeja vastaan (kuva 6). Sienijuurisienten rihmat edistävät kasvien ravinteidenottoa laajentamalla olennaisesti

Kuva 6. Pulkkosieni (*Paxillus involutus*) on pysäyttänyt kuusenjuurikäävän (*Heterobasidion parviporum*) kasvun ravintoalustalla sekä aiheuttanut pahoja soluvaurioita (puolikuun muotoinen alue on kärsivää juurikääpää). (TAINA PENNANEN.)



ravinteita ottavaa pinta-alaa. Sienirihmat pystyvät myös kasvamaan pienemmissä maahuokosissa kuin juuret (KUVA 12). Sienet voivat erittää erilaisia orgaanisia yhdisteitä pilkkovia entsyymejä, kuten fosfataaseja, joiden avulla orgaanisten yhdisteiden fosfori vapautuu käyttökelpoiksi muodoiksi, tai proteaaseja, joiden avulla proteiineja hajotetaan aminohapoiksi. Sienijuurisienet siis tiivistävät ravinteiden kiertoa, joten ravinteiden vapautuminen kasveille käyttökelpoiseen muotoon maan orgaanisesta aineesta ei ole yksinomaan hajottajamikrobien varassa. Osa sienijuurisienistä saattaa selvitä maassa myös ilman symbioosia, mutta täysipainoiseen elämään ja lisääntymiseen nämä sienet tarvitsevat kasvia.

6.2.2 SIENIJUURITYYPIT JA NIIDEN RAKENNE JA TOIMINTA

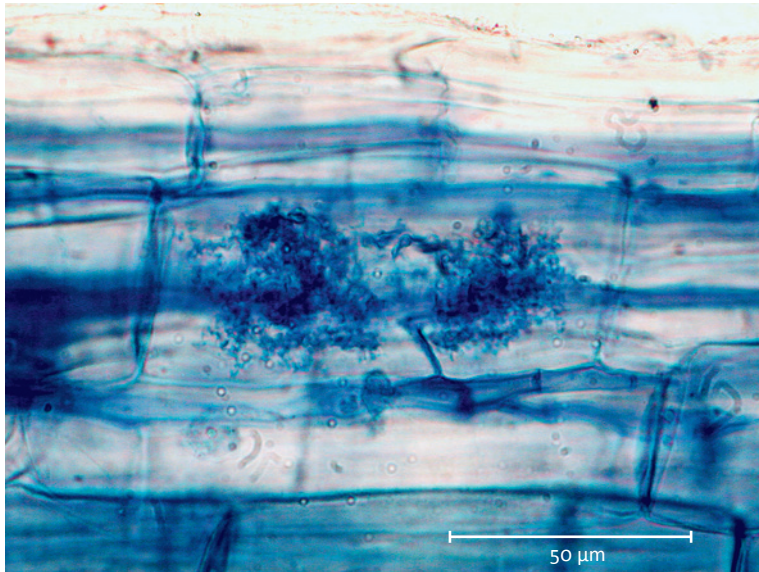
Sienijuuret voidaan jakaa karkeasti kolmeen päätyyppiin sienirihmaston sijainnin mukaan. SISÄSIENIJUURIEN (ENDOMYKORRITSA) sienirihmasto läpäisee soluseinän ja sieni muodostaa rakenteita kasvin soluseinän ja solukalvon väliin. PINTASIENIJUURISSA (EKTOMYKORRITSA) rihmastorakenteita on kasvien soluväleissä ja juurien pinnalla. SEKATYYPIN SIENIJUURISTA (EKTENDOMYKORRITSA) voi löytää sekä sisä- että pintasienijuurien rakenteita. Kasvit ja sienet ovat usein erikoistuneet tiettyjen sienijuurityyppien muodostamiseen (TAULUKKO 1).

TAULUKKO 1. Tärkeimmät sienijuurityypit, niiden jako perusrakenteiden mukaan, tärkeimmät isäntäkasviryhät sekä eri tyyppisiä muodostavien sienten kaaret (Smith & Read 2008).

Sienijuurityyppi	Rakenne	Isäntäkasviryhä	Sieniryhmä
Keräsienuuri	Sisä	Sammalet, sanikkaiset, paljassiemeniset ja koppisiemeniset (useimmat ruohovartiset, osa puuvartisista)	Keräsienet
Kanervasienuuri	Sisä	Kanervakasvit, sammalet	Kotelosienet (jotkin kantasienuet)
Kämmekkäsienijuuri	Sisä	Kämmekkäkasvit	Kantasienuet
Pintasienuuri	Pinta	Paljassiemeniset ja koppisiemeniset puut	Kantasienuet, kotelosienet
Sekatyyppin sienijuuri	Sekatyyppinen	Monet puut ja kanervakasvit	Kotelosienet, kantasienuet
Talvikkäsienijuuri	Sekatyyppinen	Kanervakasveista esim. sianpuolukka, talvikit	Kantasienuet
Mäntykukkäsienijuuri	Sekatyyppinen	Mäntykukat (kuuluvat kanervakasveihin)	Kantasienuet

6.2.2.1 Sisäsienijuuret

KERÄSIENIJUURI (ARBUSKELIMYKORRITSA) on yleisin sienijuurityyppi, ja kaikista kasvien pääluokista löytyy keräsienijuurta muodostavia kasvilajeja. Keräsienijuurisymbioosin arvellaan olleen keskeisessä roolissa, kun ensimmäiset kasvit alkoivat vallata mantereita noin 400 miljoonaa vuotta sitten. Kaikki nykyiset maakasvit polveutuvat alun perin keräsienijuurta muodostavista kasveista. Yli kahdeksankymmentä prosenttia maalla elävistä ruohoja heinäkasveista on keräsienijuurellisia. Tähän joukkoon kuuluvat myös useimmat yksivuotiset viljelykasvit, tärkeänä poikkeuksena sienijuureton ristikkukaiskasvien heimo. Myös suuri osa puuvartisista kasveista muodostaa keräsienijuurta, esimerkkinä Rosaceae-heimo, johon kuuluvat muun muassa pihlajat, tuomet ja omenapuut. Lisäksi vaahterat, lepät, saarnet ja kataja sekä useimmat trooppiset puut voivat olla keräsienijuurellisia (kuva 7). Sieniosakkaana keräsienijuuressa voivat toimia vain keräsienet.



Kuva 7. Lepän keräsienijuurta. Sienen muodostama pensasmaisen keränen kasvisolun soluseinän sisäpuolella. (SARI TIMONEN.)

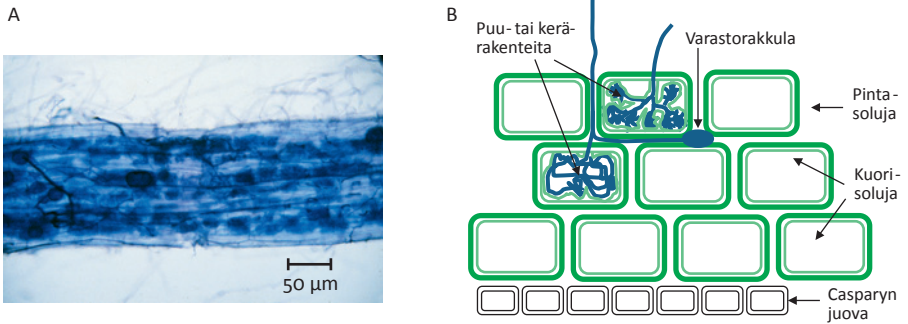
Keräsienijuuri-termi viittaa kerämäisiin rakenteisiin, joita sienet ovat tehneet kasvien soluseinien sisäpuolelle ja joiden mukaan keräsienien kaari on saanut nimensä. Keräsienet voivat lisäksi muodostaa varastorakkuloita (kuva 8). Osa keräsienistä tekee kasvisolukoihin myös pensasmaisia rakenteita tai kerien ja pensaiden välimuotoja (kuva 8A). Vaikka sieni kasvaa kasvisolujen soluseinien sisäpuolella, sienen ja kasvin soluja erottavat aina molempien solukalvot sekä ohut kerros soluseinäainesta, ja siirtyvien

aineiden on läpäistävä nämä kaikki. Keräsienet muodostavat rihmasto kasvin juuren ulkopuoliseen maahan. Tämä ulkoinen rihmasto toimii ravinteidenotossa juurien jatkeena. Rihmat ovat yksittäisten solujonojen muodostamia ja hentoja.

Keräsienet eivät pysty kasvamaan ilman isäntäkasvia, ja isäntäkasvien puuttuessa niitä löydetään maasta ainoastaan itiöinä. Sieniosakas ei siis pysty kasvamaan ilman symbioosissa isäntäkasviltaan saamiaan sokereita. Kasviosakkaiden riippuvaisuus sienijuurisienistä vaihtelee suuresti. Keräsienet ovat erityisen tehokkaita fosforin otossa maasta, ja ne lisäävät isäntäkasvien kasvua eniten sellaisissa olosuhteissa, joissa fosforia on vähän. Jos fosforia on runsaasti ja kasvi saa sitä ilman sienenkin apua, keräsienisymbioosi voi jopa vähentää kasvin kasvua sienen suuren energiantarpeen vuoksi. Keräsienisymbioosi lisää myös sinkin ja kuparin ottoa ja saattaa parantaa kasvin typpitilannetta. Keräsienisymbioosi voi parantaa kasvien vedensaantia laajalle ulottuvien ulkoisten rihmastojen avulla ja epäsuorasti parantuneen fosforinsaannin kautta. Joissakin tapauksissa keräsienet vaikuttavat kasvien solukalvojen vedenkuljetusproteiinien, AKVAPORIINIEN, säätelyyn.

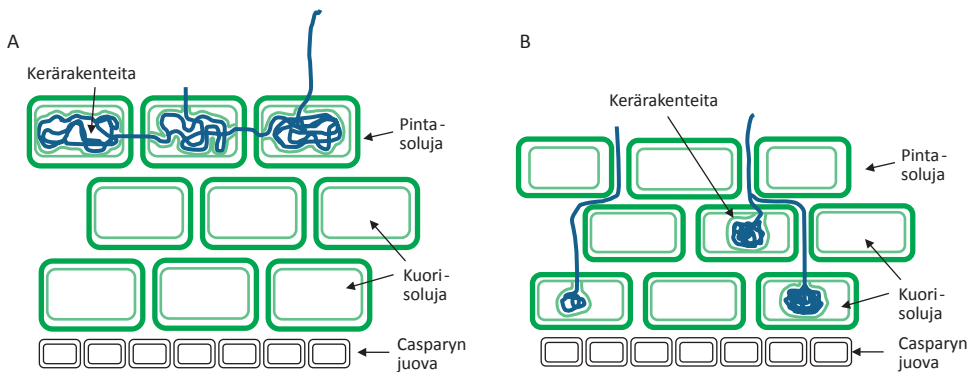
KANERVASIENIJUURISYMBIOOSI on tyypillinen kanervakasvien heimoon (Ericaceae) kuuluvilla kasveilla. Suomessa tämän kasviryhmän edustajia ovat monet varpukasvit, kuten puolukka, mustikka ja kanerva. Kanervasienuurta (ERIKOIDIMYKORRITSAA) muodostavat kotelosienet työntyvät näiden kasvien hienorakenteisten juurien pintakerrokseen kuuluvien soluseinien läpi (KUVA 9A). Ulkoinen rihmasto on vaatimatonta eikä ulotu pitkälle juuren ulkopuolelle. Kanervakasvit ja siten myös kanervasienuuret ovat yleisiä happamilla ja niukkaravinteisilla mailla, joissa fosforin ja erityisesti typen saanti on vaikeaa. Kanervasienuurta muodostavien sienien on osoitettu tuottavan runsaasti sellaisia entsyymejä, joiden avulla sieni ja kasvi pystyvät hajottamaan orgaanista ainesta ja irrottamaan siitä muun muassa ravinteeksi kelpaavia typpiyhdisteitä. Kanervasienuurisienet saavat irrotettua typpiyhdisteitä esimerkiksi kitiinistä paremmin kuin mitkään muut sienijuuria muodostavat sienet.

Kämmekkäkasvit (Orchidaceae) on runsaslajisin yksisirkkaisten kasviheimosta. Kämmeköistä suurin osa on vihreitä, eli ne yhteyttävät itse ainakin jossakin elämänvaiheessa. Tämä kasviryhmä muodostaa oman sienijuuri-tyyppinsä, KÄMMEKKÄSIENIJUUREN (ORKIDEAMYKORRITSAN, KUVA 9B). Sieniosakkaana kämmekkäsienijuurissa esiintyy monenlaisia kantasieniä. Jotkut näistä sienistä kuuluvat muille kasveille tauteja aiheuttaviin sukuihin, kuten *Thanatephorus* (tunnetaan paremmin suvuttomassa muodossa *Rhizoctonia*), toiset taas ovat saprotrofeja, kuten liivakat (*Tulasnella*). Luonnossa kämmeköiden elinkierrossa sienijuurisienten merkitys on suuri, sillä kämmeköiden siemenissä on hyvin pienet ravintovarastot ja siemen tarvitsee



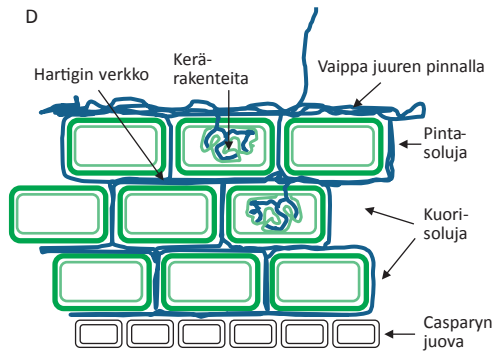
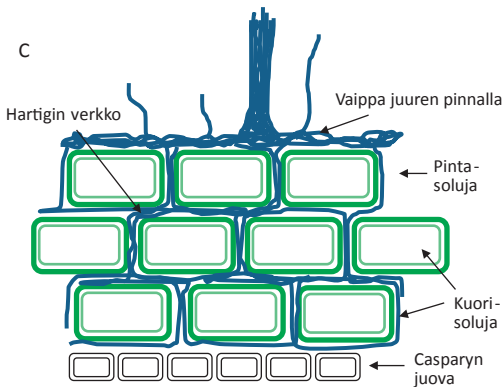
Kuva 8. A. Keräsiä ja varastorakkuloita tomaatin juuressa. (SARI TIMONEN.)

B. Keräsienijuuri. Sienirihmat (sininen) tunkeutuvat kasvin pinta- ja kuorisolujen soluseinien (tummanvihreä) läpi ja solujen väleihin mutta eivät läpäise johtosolukkoa ympäröivää Casparyn juovaa (musta). Vaikka mikroskooppisessa tarkastelussa näyttää siltä, että sienirihmat ovat kasvin solujen sisällä, niitä ympäröi joka puolelta kasvin solukalvo (vaaleanvihreä) ja ohut soluseinäkerros. (JUSSI HEINONSALO.)



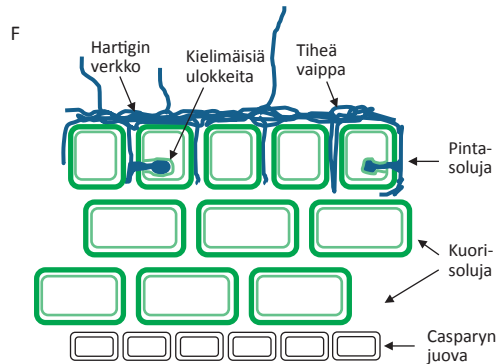
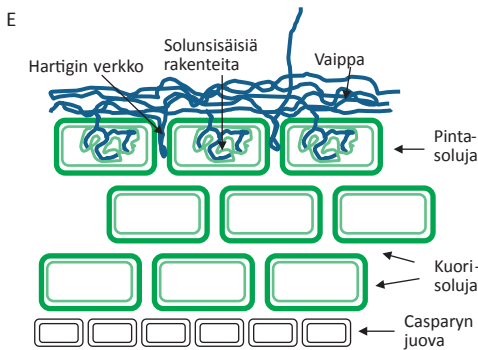
Kuva 9. A. Kanerväsienijuuri. Sienirihmat (sininen) tunkeutuvat vain kasvin pintasoluksoon. Pintasolujen solukalvo (vaaleanvihreä) ympäröi soluseinien (tummanvihreä) läpi työntyneitä sienikeräsiä. Sienirihmat eivät kasva kasvin kuorisoluksoon.

B. Kämmekkäsienijuuri. Sienirihmat (sininen) tunkeutuvat kasvin pinta- ja kuorisoluksoon. Pinta- ja kuorisolujen solukalvo (vaaleanvihreä) ympäröi soluseinien (tummanvihreä) läpi työntyneitä sienikeräsiä. Sienirihmat eivät kasva kasvin johtosoluksoon. (JUSSI HEINONSALO.)



C. Pintasienujuuri. Sienirihmat (sininen) tunkeutuvat kasvin pinta- ja kuorisolukkaan mutta eivät läpäise soluseiniä (tummanvihreä). Kasvin pinta- ja kuorisolujen väleihin kasvaa paljon sienisolukkoa (Hartigin verkko). Juuren pinnan päälle muodostuu yleensä tiivis sienivaippa. Sienirihmat eivät läpäise Casparyn juovaa eivätkä kasva kasvin johtosolukkaan.

D. Sekatyypin sienijuuri. Sienirihmat (sininen) tunkeutuvat kasvin pinta- ja kuorisolukkaan muodostaen Hartigin verkkoa. Jotkut sienirihmat kasvavat myös soluseinien (tummanvihreä) läpi ja muodostavat kerärakenteita. Juuren pinnan päälle muodostuu sienivaippa. Sienirihmat eivät läpäise johtosolukkoa ympäröivää Casparyn juovaa (musta).
(JUSSI HEINONSALO.)



E. Talvikkisienijuuri. Sienirihmat (sininen) tunkeutuvat kasvin pintasolukkaan muodostaen hiukan Hartigin verkkoa. Jotkut sienirihmat kasvavat myös soluseinien (tummanvihreä) läpi ja muodostavat kerärakenteita. Juuren pinnan päälle muodostuu löyhä sienivaippa. Sienirihmat eivät läpäise johtosolukkoa ympäröivää Casparyn juovaa (musta).

F. Mäntykukkasienujuuri. Sienirihmat (sininen) tunkeutuvat kasvin pintasolukkaan muodostaen hiukan Hartigin verkkoa. Jotkut sienirihmat kasvavat myös soluseinien (tummanvihreä) läpi ja muodostavat kielimäisiä ulokkeita. Juuren pinnan päälle muodostuu selkeä sienivaippa. Sienirihmat eivät läpäise johtosolukkoa ympäröivää Casparyn juovaa (musta).
(JUSSI HEINONSALO.)

TIETOLAATIKKO 1. SIENIJUURISIENET METSÄTALOUESSA

Pääosa metsänistutuksiin tarvittavasta taimimateriaalista tuotetaan taimitarhoilla. Jos taimitarhatuotannossa käytetään runsaasti lannoitteita tai kasvinsuojeluaineita taudinaiheuttajasieniä vastaan, myöskään taimille hyödylliset sienijuurisienet eivät viihdy kasvatusalustassa. Tällöin taimien juuriston mikrobisto voi olla hyvinkin erilainen kuin se lajisto, joka taimea odottaa hakkuaalalla istutuksen jälkeen. Sienijuurisienten merkitys taimitarhataimien juuristossa korostuu äärioloissa. Sienijuurisienesiirrostuksella voidaan lisätä juuristoon sopivia sieniä taimitarhakasvatuksen aikana ja parantaa taimien kasvua ja kykyä kestää maastoon siirtäminen. Viime vuosina sienijuuriin ja siirrostukseen on myös Suomessa kiinnitetty huomiota niin tutkimuksessa kuin taimitarhojen käytännöissäkkin (Rikala 2012). Istutuksen jälkeisen stressin välttäminen on erityisen tärkeää kuusella, jonka istutuksessa on toisinaan ollut suuria ongelmia.

itääkseen sienen apua. Kaupallisilla viljelmillä orkideoja voidaan kasvattaa myös ilman sienijuurisymbioosia antamalla siemenille ja taimille riittävä määrä sokereita. Kasvi ei kämmekkäsienijuurisymbioosissa juuri luovuta sienelle hiiliyhdisteitä edes itämisen jälkeen, joten kasvin suhde sieneen voi olla hyvinkin loismainen.

6.2.2.2 Pintasienuuri

Pintasienuurityyppi on ainoastaan yksi, ja sitä kutsutaan PINTASIENIJUUREKSI (EKTOMYKORRITSA). Se on pohjoisten havumetsien puiden merkittävien sienisymbioosityyppi. Useimmat metsäpuumme muodostavat kanta- ja kotelosienten kanssa sienijuuria jopa niin paljon, että sienijuurettomien juurenkärkien löytäminen metsämaasta voi olla vaikeaa (KUVA 10A). Pintasienuurisymbioosia tavataan esimerkiksi männyn, kuusen, koivun, tammen ja lehmuksen juuristossa. Sieniosakkaita ovat muun muassa tatit, haperot, rouskut, vahverot, kärpässienet, seitikit ja tryffelit. Joillakin kotimaisilla puilla, kuten pajuilla ja lepillä, voi olla kerä- ja pintasienuuria samanaikaisesti tai kasvin eri kehitysvaiheissa.

Pintasienuudessa sienet muodostavat juuren ympärille useiden solukerroksien paksuisen vaipan (KUVA 9C; KUVA 10B). Pintasienuurta muodostavat sienet eivät läpäise soluseiniä vaan pysyttelevät kuorikerroksen soluväleissä täyttäen sen runsaalla sienirihmastolla, jota kutsutaan nimellä HARTIGIN VERKKO. Hartigin verkon alueella ei voida erottaa sienin soluseiniä kasvin soluseinästä, vaan kasvi ja sieni muodostavat yhtenäisen

A.



B.



KUVA 10. A. Luonnollisessa koossa olevia erityyppisiä pintasienuuria männyn juuristossa. B. Noin 2,5-kertainen lähikuva koivun ja pulkkosienen (*Paxillus involutus*) muodostamasta pintasienuuresta. (SARI TIMONEN.)

soluseinän. Pintasienuurisienet kasvattavat rihmastoja juurta ympäröivään maahan. Toisilla sienilajeilla rihmasto on vähäistä, ja ne ovat yhteydessä maahan lähinnä vaipan pinnan tai yksittäisten ulkoisten sienirihmojen kautta (Agerer 2001). Toisilla lajeilla taas rihmasto voi ulottua jopa kymmenien senttien päähän juuresta muodostaen juuriston toiminnallisen jatkeen. Pisimmälle ulottuvat rihmastot ovat usein vettähyllkiviä eli pinnaltaan hydrofobisia, ja ainoastaan pieni osa rihmastosta on kosketuksissa maaveden

kanssa. Toisaalta rihmastot muodostavat myös yhteyksiä eri kasviyksilöiden ja -lajien välillä, ja hiilihydraatteja kulkeutuu yksilöstä toiseen (Simard ym. 1997). Tämän ilmiön merkitys metsämaan hiilen kierrossa on vielä selvittämättä.

Pintasienijuuret ja niiden ulkorihmasto ottavat maasta myös vettä, ja on osoitettu, että kosteammassa kohdassa sijaitseva ulkoinen rihmasto voi pitää hengissä erittäin kuivissa oloissa kasvavan puuntaimen (Lehto & Zwiazek 2011). Pintasienijuurien rakenne voi kuitenkin heikentää veden kulkeutumista juuriin, ja joissain tutkimuksissa juurien vedenjohtokyvyn on todettu pienentyneen pintasienijuurien muodostumisen vuoksi.

6.2.2.3 Sekatyypin sienijuuret

SEKATYYPIN SIENIJUURISSA (EKTENDOMYKORRITSAT) ohutta rihmasto-vaippaa muodostuu juuren päälle ja rihmasto kasvaa kuorikerroksen solujen väliin (Hartigin verkko). Pintasienijuurista poiketen sekatyypin sienijuurissa on myös soluseinien sisäpuolisia rakenteita (KUVA 9D). Sekatyypin sienijuuria tavataan erityisesti nuorilla männyillä (*Pinus*) ja lehtikuusilla (*Larix*), ja niitä muodostavat eräät kanta- ja kotelosienilajit. Sekatyypin sienijuurista erotetaan vielä kaksi erillistä sienijuurityyppiä vain niille tyypillisten rakenteiden mukaan. Nämä ovat talvikkisienijuuret ja mäntykukkasienijuuret.

TALVIKKISIENIJUURISSA (ARBUTOIDIMYKORRITSA) sienirakenteita on sekä juurisolujen väleissä että soluseinien sisäpuolella, etenkin juuren pintakerroksissa (KUVA 9E). Talvikkisienijuurien pinnalla on lisäksi hyvin kehittynyt sienivaippa. Talvikkisienijuuria on lähinnä talvikeilla (*Pyrola* ja lähisuvut) ja joillakin muilla kanervakasveilla (*Ericaceae*), kuten sianpuolukoilla (*Arctostaphylos*) ja mansikkapuilla (*Arbutus*). Monet talvikkisienijuuria muodostavat sienilajit ovat samoja kantasieniä, jotka muodostavat pintasienijuuria puiden kanssa.

Lehtivihreättömien kasvien, kuten mäntykukkien (*Monotropa*; *Ericaceae*), on saatava kuluttamansa energia muiden eliöiden avulla, sillä ne eivät itse pysty sitomaan valoenergiaa ja muodostamaan energiapitoisia hiiliyhdisteitä. Tällaisilla kasveilla on kaksi mahdollista strategiaa: ne voivat loisia joko kasveilla tai kasvien kanssa symbioosissa olevilla sienillä. Mäntykukan tapauksessa MÄNTYKUKKASIENIJUURTA (MONOTROPOIDIMYKORRITSAA) muodostavat kantasienet muodostavat samanaikaisesti pintasienijuurta vieristen puiden kanssa ja välittävät siten puiden yhteyttämiä hiiliyhdisteitä mäntykukalle (KUVA 9F). Mäntykukkasienijuurien kohdalla ei voikaan puhua molempia osapuolia hyödyttävästä symbioosista, sillä on vaikeaa nähdä, mitä hyötyä sienelle tästä yhteiselosta on.

TIETOLAATIKKO 2. KERÄSIENIJUURET JA KASVINVILJELY

Useimmat puutarha- ja peltokasvit muodostavat symbiooseja keräsienien kanssa. Sienet ovat erityisen tärkeitä fosforin otossa. Perinteisesti kasvinjalostuksessa ei ole huomioitu lajikkeiden sienijuurien muodostukseen liittyviä ominaisuuksia, mutta tulevaisuudessa tämä näkökulma tulee entistä tärkeämmäksi, kun kestävä kehityksen mukaisia kasvatusmenetelmiä kehitetään. Runsas lannoitteiden ja kasvinsuojeluaineiden käyttö vähentää sienijuurisien merkitystä kasvintuotannossa. Pyrittäessä vähentämään maan lannoitusta, optimoimaan maan ravinnevarastojen tehokasta käyttöä ja tasapainottamaan kasvin ravinteidenottoa on keräsienisymbioosien vaikutus otettava huomioon. Sienijuurisien merkitys korostuu myös luomuviljelyssä. Sienijuurien määrää voidaan lisätä kahdella tavalla: muuttamalla kasvatus tapoja sienijuuria suosiviksi tai siirrostamalla suoraan sopivia sieniä. Suomalaisetutkijat ovat kehittäneet keräsienituotteen (Myko-ymppi, Vestberg 2007), jota voi lisätä kasvatusalustaan niin koti- kuin ammattiviljelmiläkin. Sienijuurelliset taimet ottavat paremmin ravinteita, kestävät paremmin siirtoistutukset ja kuivuudet sekä suojaavat juuria sukkulamatoihin kuuluvilta loisankeroisilta ja maalevintäisiltä kasvitaudeilta.

6.2.3 SIENIJUURISIENET METSÄEKOSYSTEEMISSÄ

Sienijuurisien merkitys on kasvi- ja maaperäekologiassa suuri. Esimerkiksi kangasmetsässä (KUVA 11) puut, varvut, heinät, ruohot, sammallet ja jäkälät kasvattavat maahan juuria, sekovarsia, erilaisia symbionttisia sienirihmastoja ja juurtumahapsia. Kaikki nämä kasvustot vaikuttavat maaekosysteemin toimintaan ja kasvien ravinteidenottoon. Maaperän eliöt ovat suurimmaksi osaksi toisenvaraisia energiataloudessaan, ja yleensä hiihdyhdisteet ja energia ovat niiden kasvua rajoittavia tekijöitä. Sienijuuria muodostaviin sieniin siirtyy suuria määriä helposti käytettävissä olevia hiihdyhdisteitä kasvien maanpäällisistä osista, ja osa näistä päättyy ennemmin tai myöhemmin myös muiden maaperäeliöiden käyttöön. Monet maaperäeläimet käyttävät sienirihmastoja ravintonaan, ja sienijuurien ja sienirihmastojen pinnoilla asuu näihin elinympäristöihin sopeutuneita bakteereita ja arkeoneja. Kaikilla näillä eliöillä on oma merkityksensä sekä maaperän ravinteiden kierrossa että kasvien hyvinvoinnissa (LUKU 10.2).

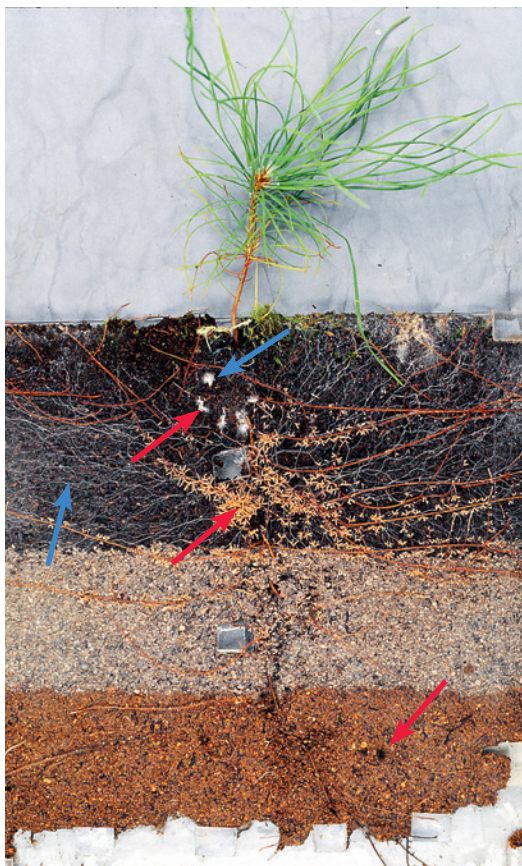
Perinteinen ajatus, että kasvilla on juuret, joilla se ottaa maasta epäorgaanisessa muodossa olevia ravinteita, on nykytiedon valossa liian yksinkertaistettu. Käytännössä kaikki puun lyhytjuuret ovat sienijuurellisia eli juuri itse ei ota maasta ravinteita vaan ravinteidenotto tapahtuu sienirihmastojen kautta (KUVA 12). Juurien kanssa symbioosia on muodostamassa suuri



KUVA 11. Suomalainen kuivahko kangasmetsä. Pintasienijuurelliset mänty, kuusi ja koivu muodostavat puukerroksen. Metsän pensaskerroksessa näkyy keräsienuurellinen pihlaja. Kenttäkerroksen kuuluvat keräsienuurelliset kielo ja hietakastikka sekä kanervasienuurelliset mustikka ja puolukka. Monissa pohjakerroksen sammalissa on tavattu keräsienuuren tunnusmerkkejä (Zhang & Guo, 2007). (HANNU NOUSIAINEN.)

joukko erilaisia sienilajeja, joista kullakin on omat erikoisominaisuutensa ja -kykynsä. Esimerkiksi pohjoisessa havumetsävyöhykkeellä arvioidaan elävän noin viisituhatta pintasienuurta muodostavaa sienilajia (Molina ym. 1992), ja vaihtelu lajien toiminnassa ja elintavoissa on suuri. Yhden männyn juuristo

KUVA 12. Luonnollisessa metsämaassa laboratorio-oloissa kasvava männyn-taimi. Eri sienilajien muodostamia männyn pintasienuuria (punaiset nuolet) ja pintasienuurisienen maahan kasvavaa rihmastoa (siniset nuolet). (JUSSI HEINONSALO.)



TIETOLAATIKKO 3. SIENIJUURISIENTEN VILJELY

Suurin osa kauppasienistä ja koko kansan tuntemista ja poimimista ruoka-sienilajeista muodostaa pintasienuurisymbioosin metsän puiden kanssa. Kaupan hyllyltä löytyvät viljellyt siitakkeet ja herkkusienet sen sijaan eivät ole sienijuurisieniä vaan lahottajasieniä. Halutuimpia sienijuurisieniä, kuten kantarelleja, herkkutatteja tai japanilaisten rakastamaa matsutake-sientä (männynuoksuvalmuska), ei ole saatu tuottamaan viljelmissä merkittäviä määriä itiöemiä kaupalliseen käyttöön, vaikka aihetta on tutkittu eri maissa melko paljon. Pisimmälle sienijuurisienten itiöemätuotannon tehostamisessa on päästy tryffelien kanssa. Viljelmien perustamiseksi taimiin voidaan siirrostaa tryffelisieniä, ja sienisatoa on saatu lisättyä kastelemalla hallitusti tryffeliviljelmiä. Suomessa paras tapa päästä nauttimaan metsäsienten sadosta on siis edelleen poimia niitä itse tai ostaa niitä torilta.

voi samanaikaisesti muodostaa sienijuuria kymmenien eri sienilajien kanssa. Lisäksi eri sienilajien rihmastot ovat vuorovaikutuksessa maaperän muiden organismien kanssa. Suuri lajimäärä usein takaa sen, että ainakin joku lajeista saa aikaiseksi tärkeät maaperän reaktiot ja ekosysteemin toiminta on turvattu. Keräsienijuuritutkimuksissa on osoitettu, että suurempi keräsienten lajimäärä lisää myös koko ekosysteemin tuottavuutta (van der Heijden ym. 1998), toisin sanoen suurempi lajimäärä pystyy käyttämään maaperän resursseja pienempää lajistoa tehokkaammin.

Maaperä on elinympäristönä hyvin vaihteleva, ja mikroskooppisen mitta-kaavan vuorovaikutukset valtaisan mikrobimäärän välillä ovat vaikeasti tutkittavia. Niinpä monet maaperän prosessit ja niihin vaikuttavat tekijät ovat edelleen selvittämättä. Yksi asia kuitenkin tiedetään: yhteyttävien kasvien maanpäällisissä osissa on runsaasti hiiliyhdisteisiin sidottua energiaa, mutta kasvit saattavat silti kärsiä ravinteiden puutteesta. Maaperässä puolestaan on ravinteita eri muodoissa mutta energiaa on vähän. Sienijuurisyymbioosi toimittaa kumppaankin suuntaan puuttuvia aineksia ja toimii näin yhtenä ekosysteemin avaintekijänä.

6.3 JÄKÄLÄT

Ilona Oksanen, Leena Mylly & Soili Stenroos

Noin viidennes tunnetuista sienistä eli noin 20 000 lajia muodostaa symbioosin joko viherlevän tai syanobakteerin tai molempien kanssa (Lutzoni ym. 2001). Tätä symbioottista elämänmuotoa kutsutaan jäkäläksi. Levä- tai syanobakteeriosakas eli FOTOBIONTTI tuottaa auringon säteilyenergian avulla hiilihydraatteja, kun taas sieniosakas eli MYKOBIONTTI antaa kumppanilleen suotuisat olosuhteet yhteyttämiseen. Syanobakteerilta sieniosakas saa myös tyypeä.

6.3.1 KEHITYSHISTORIA JA OSAKKAAT

Jäkälälajien nimeäminen ja luokittelu määräytyy sieniosakkaan mukaan. Noin 99 prosenttia jäkälästä on kotelosieniä. Jäkäläsymbioosin menestyksestä kertoo se, että jopa noin 40 prosenttia tunnetuista kotelosienistä on jäkälöityneitä. Jäkälät eivät muodosta kotelosienten kaarella yhtä ryhmää, vaan jäkälöityneitä sieniä esiintyy monessa luokassa. Suurin osa kuuluu maljajäkälisiin (Lecanoromycetes-luokka), mutta jäkäläiä tavataan myös Arthoniomycetes-, Candelariales-, Eurotiomycetes- ja Lichinomycetes-luokissa. Alle yksi prosentti jäkälästä eli noin 50 lajia kuuluu kantasieniin. Jäkäläiä tavataan

Agaricomycetes-luokan Atheliales-, Cantharellales-, Corticiales- ja Agaricales-lahkoissa (LIITETAULUKKO).

Geenisekvenssianalyysien mukaan jäkälöityminen on tapahtunut useita kertoja sienten kehityshistorian aikana, mutta tarkkaa määrää ei vielä tiedetä (Lutzoni 2001; Schoch ym. 2009). Kotelosienten evoluutiohistoriassa jäkälöityminen on tapahtunut melko aikaisin, joskaan jäkälä ei ole tavattu kotelosienten kaikkein varhaisimmista kehityslinjoista, kuten Taphrinomycotina- ja Saccharomycotina-alakaarista. Sen sijaan monet ei-jäkälöityneet kehityslinjat, kuten Eurotiomycetidae, johon kuuluvat esimerkiksi ihmiselle tutut nuija- ja pensselihomeiden suvut, ovat kehittyneet jäkälöityneistä muodoista (Lutzoni ym. 2001). Kantasienissä ei vastaavaa jäkäläsymbioosin menetystä ole nykytietämyksen mukaan tapahtunut (Lawrey ym. 2009).

Jäkälöityneen sienen leväosakkaana on useimmiten viherlevä, harvoin rusko- tai kultalevä. *Trebouxia* ja *Asterochloris* ovat yleisimmät jäkälillä tavattavat viherleväsuvut. Niitä esiintyy noin 35 prosentilla jäkälälajeista. *Trentepohlia*-suvun viherlevät ovat tyypillisesti punaisia tuottamiensa karotenoidien vuoksi. Ne ovat yleisiä erityisesti trooppisilla rupijäkälillä. *Coccomyxa*-suvun lajeja tavataan vihreiden nahkajäkälkien (*Peltigera*) ja kuppijäkälkien (*Solorina*) fotobiontteina. *Phycopeltis*-suvun viherlevät ovat puolestaan yleisiä trooppisten lehdillä kasvavien jäkälkien symbiontteja. Viherlevistä *Trebouxia*- ja *Asterochloris*-sukujen lajit ovat harvoin vapaana eläviä, sen sijaan sekä *Coccomyxa*- että *Trentepohlia*-sukuihin kuuluu myös vapaina eläviä lajeja.

Noin 1600 jäkälälajilla on symbionttina syanobakteeri. Kaikki jäkälillä tavattavat syanobakteerit voivat elää myös ilman sieniosakastaan. Suurin osa niistä kuuluu sukuun *Nostoc*, jota tavataan esimerkiksi hyytelö- ja kesijäkälillä (*Collema* ja *Leptogium*) sekä monilla nahkajäkälillä. Muita jäkäläsymbioosissa yleisiä syanobakteerisukuja ovat *Scytonema*, *Stigonema* ja *Gloeocapsa*. Kun syanobakteeri on jäkäläsekovarren ainoa fotobiontti, se huolehtii sekä yhteyttämisestä että typen sitomisesta. Toisinaan viherlevä on suurimmassa osassa jäkälän sekovartta fotobionttina ja syanobakteeri sijaitsee vain sieniosakkaan muodostamissa erilaistuneissa rakenteissa, KEFALODIOISSA, kuten tinajäkälillä (*Stereocaulon*) ja pohjankorvajäkälällä (*Nephroma arcticum*) (KUVA 13). Sieniosakas voi myös muodostaa symbioosin joko viherlevän tai syanobakteerin kanssa, ja molemmissa on kysymys samasta jäkälälajista, vaikka ulkonäkö voi fotobiontin erilaisuuden vuoksi olla täysin erilainen.

Fotobiontit tunnetaan melko huonosti: vain noin 2–3 prosenttia lajistosta on määritetty lajitasolle (Brodo ym. 2001). Fotobiontin kasvu on usein rajoittunut symbioosissa, ja sukutasollekin määrittäminen vaatii yleensä levän tai syanobakteerin eristämistä ja viljelemistä ilman sieniosakastaan. Nykyisin fotobiontin tunnistamiseen käytetään DNA-sekvenssejä, tosin tätäkin menetelmää vaikeuttaa vertailumateriaalin puuttuminen. DNA-sekvenssien avulla



KUVA 13. Sieniosakas voi muodostaa symbioosin joko viherlevän tai syanobakteerin kanssa. Syanobakteerit voivat sijaita myös sekovarren erilaistuneissa rakenteissa, kefalodioissa, kuten kuvan pohjankorvajäkälällä (*Nephroma arcticum*). Ensisijaisena fotobiontina on viherlevä. (MIKKO KUUSINEN.)

on myös selvitetty mykobiontin ja fotobiontin suhdetta sekä osakkaiden mahdollista yhteisevoluutiota. Monet sienet näyttävät olevan melko tarkkoja fotobiontin valinnassaan (Lohtander ym. 2003; Stenroos ym. 2006; Myllys ym. 2007). Toisaalta joskus yhdessä jäkäläsekoarressa voi esiintyä geneettisesti erilaisia viherlevä- tai syanobakteerikantoja (esim. Paulsrud ym. 2000; Casano ym. 2011). Jäkälissä voi myös elää joukko erilaisia yhteyttämiskyvyttömiä bakteereja, mutta niiden merkitys jäkälälle on vielä epäselvä. Jäkälän kuorikerroksessa voi myös elää kantasieniin kuuluvia hiivamaisia sieniä. Harmaalupon (*Bryoria capillaris*) hiivasymbiontin tiedetään tuottavan keltaista väriainetta, mutta muutoin hiivojen rooli jäkäläsymbiooseissa on vielä selvittämättä.

6.3.2 SEKOVARREN RAKENNE

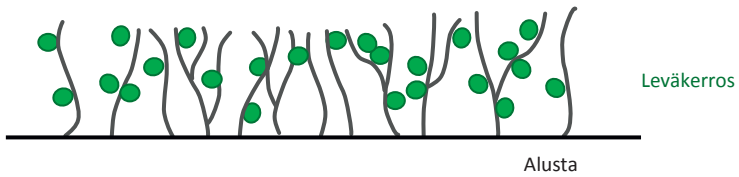
Jäkälän ulkoasu kehittyi sienien ja yhteyttävän osakkaan symbioosissa, sillä erikseen kasvatettuina osakkaat eivät muodosta vastaavanlaisia rakenteita. Jäkälillä ei ole juuria, vartta tai lehtiä vaan ainoastaan sekovarsi, jonka alapinnalla voi kasvaa JUURTUMAHAPSIA. Monien jäkäliden ylä- tai alapinnalla on murtumakohtia (SORAALEJA), joissa sienirihmat kietoutuvat fotobiontisolujen ympärille ja erottautuvat irrallisiksi jäkälämuruiksi (esim. sormipaisukarpeella, *Hypogymnia physodes*). Useat lajit kasvattavat myös pieniä tyvestään katkeavia, ulkomuodoltaan tappimaisia, korallimaisia tai suomumaisia ulokkeita eli ISIDIOITA, jotka sisältävät molemmat osakkaat (mm. hankakarve, *Pseudevernia furfuracea*). Jäkälä käyttää jäkälämuruja ja isidioita levittäytymiseen eli suvuttomaan lisääntymiseen. Sellaisella jäkälällä, jolla on osakkaina sienien lisäksi sekä viherlevä että syanobakteeri, sekovarren sisä- tai ulkopinnalla voi olla sienien ympäröimiä pieniä kapsleita, joihin syanobakteerit ovat pakkautuneina.

Jäkälät voidaan jakaa sekovarren rakenteen perusteella kolmeen pääryhmään: rupi-, lehti- ja pensasjäkäliin. Poikkeuksellisia ovat muun muassa torvijäkälät (*Cladonia*), joiden kasvullinen sekovarsi on lehtimäinen tai rupimainen ja joiden sekovarresta kasvaa pensasmaisia pystyjä osia. Jäkälän sekovarren rakenteellinen ryhmäjako ei vastaa jäkäliden taksonomista luokittelua, koska myös toisilleen etäisille jäkäläsuvuille on kehittynyt samanlainen kasvumuoto. Suomen jäkälälajeista kaksi kolmasosaa on rupimaisia, mutta maamme metsien yleisin jäkälälaji, sormipaisukarve (*Hypogymnia physodes*), on lehtimäinen (KUVA 14).

Yksinkertaisimmillaan rupimainen kasvumuoto on kasvualustan myötäistä erilaistumatonta ”jauhetta”, kuten Suomessakin yleisillä jauhejäkälillä (*Lepraria*, KUVA 15A-B). Suurimmalla osalla rupijäkälistä sekovarsi on kuitenkin erilaistunut kerroksiksi sienien muodostamaan kuori- ja alakerrokseen sekä niiden väliin jäävään löyhempään ydinkerrokseen, maltoon, jossa on myös kerros yhteyttävää osakasta. Monimutkaisimmillaan tällainen rakenne on sellaisilla jäkäläsuvuilla (esim. *Peltula* ja *Psora*), jotka koostuvat osin alustastaan irti olevista ”suomuista” (KUVA 16A-B). Tietyillä syanobakteerillisillä rupijäkälillä on hyytelömäinen sekovarsi (esim. hyytelöjäkälät), jossa syanobakteerit ovat jakautuneet tasaisesti koko sekovarten ja solujen välissä on vettä tehokkaasti varastoivaa hyytelöä. Suurin osa rupijäkälistä kasvaa niin tiukasti alustassaan, kuten kivillä, puilla ja synteettisillä materiaaleilla, että niitä ei saa irrotettua kasvualustaa vahingoittamatta. Eräät lajit kasvavat jopa kiven tai maan sisässä pitäen vain joitain sekovarren osia kiven ulkopuolella (esim. eräät *Verrucaria*-suvun lajit kivissä ja *Peltula radicata* maassa kuumilla aavikoilla).



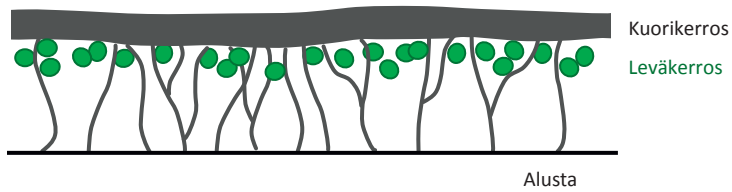
KUVA 14. Sormipaisukarve (*Hypogymnia physodes*) on Suomen yleisimpiä jäkäliä. Se kestää hyvin ilmansaasteita ja muodostaa peittäviä kasvustoja puiden rungoille ja oksille. (MIKKO KUUSINEN.)



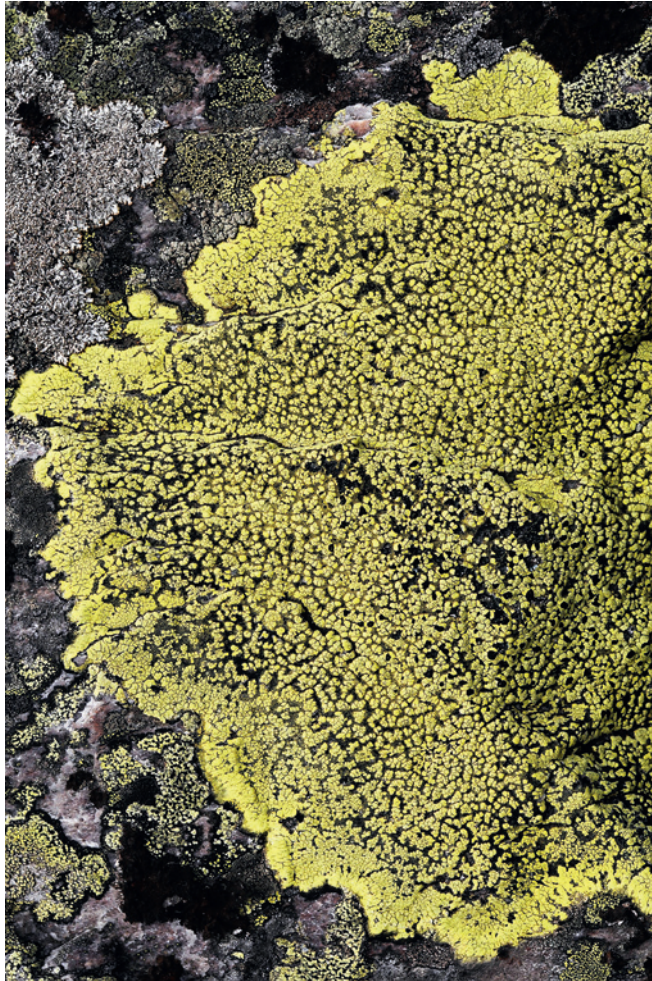
KUVA 15. A. Jauhemaisen rupijäkälän erilaistumaton rakenne. Sieniosakas (harmaa) tarttuu alustaan ja toimii puolestaan yhteyttävän osakkaan (vihreä) tarttumapintana. (SARI TIMONEN.)



B. Liuskajauhejäkäle (*Lepraria membranacea*) on yleinen laji kallioilla Suomessa. Vaaleat jauhejäkälet (*Lepraria*-suvun lajit), joilla on erilaistumaton jauhemainen rakenne, kasvavat sekä puiden rungoilla että kivien pinnoilla. (LEENA MYLLYS & MIKKO KUUSINEN.)



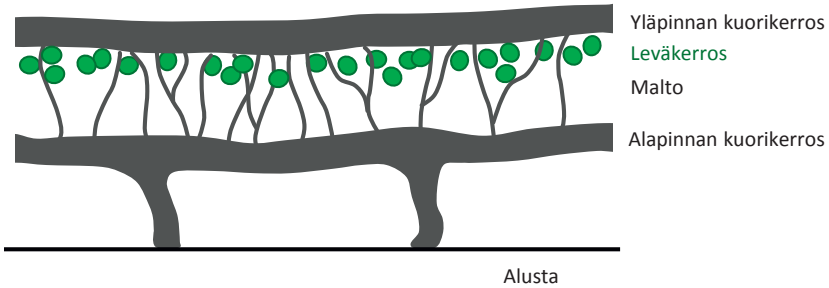
KUVA 16. A. Suomumaisen rupijäkälän sekovarren kerroksiksi erilaistunut rakenne. Sieniosakas (harmaa) tarttuu alustaan ja toimii yhteyttävän osakkaan (vihreä) tarttumapintana ja suojana. (SARI TIMONEN.)



B. Sekä saaristossa että Pohjois-Suomessa yleinen rupijäkälä, keltakarttajäkälä (*Rhizocarpon geographicum* ala- ja lähilajeineen), muodostaa kivien pinnoille laajojakin neonkeltaisia kasvustoja. Mustat alueet sekovarressa ovat jäkälän levätöntä esisekovartta. (MIKKO KUUSINEN.)

Lehtimäisten jäkälien sekovarsi on useimmiten erilaistunut kerroksiksi, ja yleensä niiden liuskemaisella sekovarrella on selkeä ylä- ja alakuorikerros (KUVA 17A). Lehtijäkälät, kuten sormipaisukarve ja haavankeltajäkälä (*Xanthoria parietina*), kasvavat vain osittain ja löyhästi alustassa kiinni (KUVA 17B).

Pensasjäkälien sekovarsi on kerroksittainen (KUVA 18A) ja joko pysty, kuten hirvenjäkälillä (*Cetraria*, KUVA 18B) ja tinajäkälillä (*Stereocaulon*), tai riippuva putkimainen, kuten naavoilla (*Usnea*) ja lupoilla (*Bryoria*, KUVA 18C), tai riippuva, kuten hankajäkälillä (*Pseudevernia*, KUVA 19). Naavat voi erottaa lupoista siitä, että niillä on putkimaisen sekovartensa sisällä valkea, sitkeä säie.

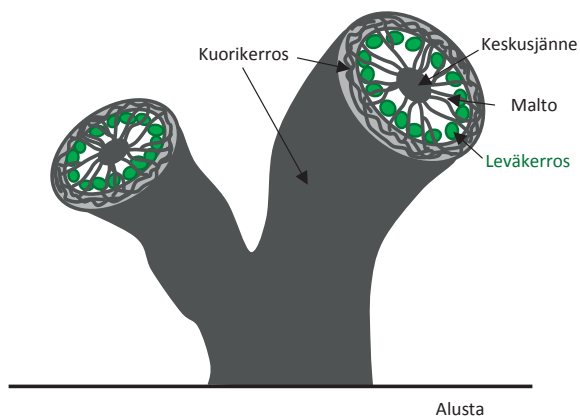


KUVA 17. A. Lehtijäkälän kaavakuva. Sieniosakas (harmaa) tarttuu alustaan ja toimii yhteyttävän osakkaan (vihreä) tarttumapintana ja suojana. (SARI TIMONEN.)



B. Lehtimäinen haavankeltajäkälä (*Xanthoria parietina*) viihtyy ravinteikkailla kasvupaikoilla. Antrakinonipigmentti fyškioni (parietiini) aiheuttaa jäkälälle voimakkaan oranssin-keltaisen värin. (PERTTI SALO.)

KUVA 18. A. Pensasjäkä-
län kaavakuva. Sieniosakas
(harmaa) tarttuu alustaan
ja toimii yhteyttävän
osakkaan (vihreä) tart-
tumapintana ja suojana.
Naavoilla (*Usnea*) on
muista pensasjäkälistä
poiketen mallon keski-
osassa tiukasti yhteen
kasvaneiden sienirihmo-
jen muodostama keskus-
jänne. (SARI TIMONEN.)



B. Isohirvenjäkälä (*Cetraria islandica*) on erittäin yleinen metsiemme pohjakerroksen laji.
(MIKKO KUUSINEN.)



C. Tummaluppo (*Bryoria fuscescens*) ja harmaaluppo (*Bryoria capillaris*) ovat yleisiä puilla Etelä-Suomea myöten. Ne ovat erityisen runsaita alueilla, joilla ilma on puhdasta. Poronhoitoalueella lupot ovat tärkeitä porojen talviravintoa. (LEENA MYLLYS & MIKKO KUUSINEN.)

6.3.3 LISÄÄNTYMINEN JA LEVIÄMINEN

Jäkälät lisääntyvät joko suvullisesti sieniosakkaansa itiöiden avulla tai kasvullisesti pelkästä sieniosakkaasta koostuvien kuromapullojen avulla sekä molemmat osakkaat sisältävien kuorellisten isidioiden ja kuorettomien jäkälämurujen avulla (KUVA 19). Sekalaiset, rutikuivista jäkälistä irronneet seko-varren kappaleet eivät yleensä jatka kasvuaan, poikkeuksena ainakin naavat ja lupot sekä hirven- ja poronjäkälät. Suvullisen itiön avulla levitessään jäkäläsienen on löydettävä sopiva yhteyttävä osakas uudessa kasvupaikassa, kun taas molemmat osakkaat sisältävä kasvullinen leviäin pääsee heti kasvuun suotuisissa olosuhteissa. Jäkälät voivat levitä uusille kasvupaikoille veden, tuulen ja eläinten välityksellä.



KUVA 19. Pensasmaisella hankakarpeella (*Pseudevernia furfuracea*) on runsaasti tappimaisia isidioita vanhan sekovartensa yläpinnalla. (MIKKO KUUSINEN.)

6.3.4 ERITYISAINENVAIHDUNTA

Monet jäkälät tuottavat erilaisia erityisaineita, joita kutsutaan jäkäläaineiksi niiden esiintyessä jäkälissä. Näistä yhdisteistä useimmat ovat fenoleja, ja niistä useimmat esiintyvät vain jäkälissä. Jäkäläaineet ovat tärkeitä ainakin suojatessaan jäkälää UV-valolta. Ne ovat usein myös myrkyllisiä eläimille ja näin suojaavat jäkälää syömiseltä. Jäkäläaineita tunnetaan satoja, ja ne ovat usein tärkeitä tuntomerkkejä jäkälää määritettäessä. Yhdessä lajissa tavataan yleensä vain yhtä tai enimmillään muutamaa yhdistettä. Osa yhdisteistä on värillisiä ja siten helposti silminkin havaittavissa. Useimpien yhdisteiden määrittämiseen tarvitaan kuitenkin kemiallisia erityismenetelmiä.

Sienilaji vaikuttaa olennaisesti siihen, mitä yhdisteitä jäkälä tuottaa, mutta jäkäläainetuotantoon vaikuttavat myös sienien kasvuvaihe, yhteyttävä osakas, käytettävissä olevat ravinteet sekä ympäristökijät, kuten lämpötila, osmoottinen stressi ja UV-säteily. Jäkäläaineiden biokemiallisia syntytapoja ei tarkoin tunneta. Todennäköisen biosynteesinsä perusteella ne syntyvät kolmea eri reaktiotietä (esim. Elix & Stocker-Wörgötter 2008). Suurin osa yhdisteistä syntyy niin sanottua asetaatti-polymalonaattitietä, mutta jotkut sikimihappo- tai mevalonihappotietä (LUKU 3.1).

Asetaatti-polymalonaattitien biogeneesiin arvellaan lähtevän ase-tyyli-koentsyymi A:n ja malonyyli-koentsyymi A:n reaktiosta (luku 3.1). Tuloksena syntyy tälle biogeneettiselle ryhmälle luonteenomaisia pitkiä hiiliketjuja (ns. POLYKETIDIKetjuja). Rengasmuodostuksessa syntyy aro-maattisia DEPSIDEJÄ ja niistä edelleen hapettumisen kautta DEPSIDONEJA, jotka ovat molemmat erittäin yleisiä jäkälissä. Yleisimpiä ja jäkälille spesi-fejä depsidejä ovat esimerkiksi atranoriini, gyroforahappo, lekanorahappo, skvamaattihappo ja tamnoli-happo. Depsidoneista voidaan mainita alekto-ro-nihappo, fumaariprotoketraari-happo, fysodihappo, norstiktahappo ja stik-tahappo. Asetaatti-polymalonaattitien yhdisteisiin kuuluvat myös monet pigmentit, esimerkiksi DIBENTSO-FURAANIT, usniinihapot, antrakininonit, naftokinonit ja ksantonit. Usniinihappo on varsin yleinen ja helposti silmin havaittava kellertävän värinsä vuoksi. Sitä tavataan muun muassa naavoilla (*Usnea*) ja monilla torvijäkälillä (*Cladonia*). Keltajäkälillä (*Xanthoria*) val-litseva antrakininonipigmentti fyskioni (parietiini) antaa jäkälälle voimakkaan oranssinkeltaisen värin (KUVA 17B), ja eräiden torvijäkäliden kotelomaljojen kirkkaanpunainen väri johtuu rodokladonihaposta.

Sikimihappotien yhdisteitä tunnetaan jäkäliden lisäksi myös kää-väkkäistä. Tällaisista yhdisteistä voidaan mainita polyporiinihappo ja teleforahappo, jotka esiintyvät jäkäliden juurtumahapsissa. Myös eräät voi-makkaan keltaiset pigmentit, kuten vulpiinihappo (*Letharia vulpina*) sekä voijäkäliden (*Candelaria*) ja keltuaisjäkäliden (*Candelariella*) pigmentit ovat sikimihappotien kautta syntyneitä yhdisteitä. Monet näistä yhdisteistä ovat pulviniihappojohdannaisia.

Mevalonihappotien yhdisteitä tunnetaan lukuisista kasveista ja sienistä, mutta jäkälissä niitä on melko vähän. Yhdisteistä useimmat ovat triterpenoi-deja; esimerkiksi nahkajäkälille tyypillistä zeoriiniä käytetään tuon suvun tuntomerkinä.

Jäkäläaineet ovat jakautuneet sekovarressa epätasaisesti. Esimerkiksi värikkäät antrakininonit, usniinihapot ja vulpiinihappo sijaitsevat sekovar-ren kuorikerroksessa, kun taas monet värittömät depsidit ja depsidonit ovat sekovarren mallossa.

6.3.5 KASVU JA KASVATUS

Jäkälät ovat erittäin hidaskasvuisia. Rupijäkälät kasvavat jäkälistä hitaimmin, tavallisesti enintään millimetrin vuodessa. Ne ovat myös pitkäikäisiä, sillä esimerkiksi karttajäkälät elävät yli satavuotiaiksi. Muiden kasvumuotojen vuotuinen kasvunopeus vaihtelee yleensä alle millimetristä lähes puoleen senttimetriin, mutta poronjäkälät voivat kasvaa vuodessa parhaimmillaan kokonaisen senttimetrin. Pelkän sieniosakkaan kasvattaminen laboratorio-oloissa on vielä hitaampaa kuin kokonaisen jäkälän kasvattaminen ja lisäksi hyvin epävarmaa. Yksi parhaista kasvatustuloksista koskaan on 80–110 mg:n kuivapainolisäys kymmenessä viikossa (ks. Oksanen 2006). Yhteyttävät osakkaat sen sijaan kasvavat tavallisesti erillisviljelmissä sieniosakasta huomattavasti nopeammin. Jäkälä voidaan syntetisoida yhdistämällä osakasviljelmät. Erillisviljelminä eläviä jäkäläosakkaita kasvatetaan tutkimuslaboratorioissa ja julkisissa kantakokoelmissa.

6.3.6 ÄÄRILOLOSUHTEIDEN EKOLOGIAA

Jäkälä kasvaa kaikilla mantereilla ja lähes kaikissa elinympäristöissä – jopa metallin, lasin ja maalin pinnalla. Jäkäläsymbioosi on kiinnostava keino selviytyä ääriolosuhteissa, koska jäkälä tyytyy vähäisiin ravinteisiin sekä kestää kuivuutta, kuumuutta, kylmyyttä ja UV-säteilyä. Jäkälän on osoitettu kestävän ääriolosuhteita paremmin kuin sen erikseen kasvatetut osakkaat ja olevan kuivana kestävämpi kuin kosteana. Jäkälälajien stressinsietokyvyn vaihtelu johtuu sekovarren anatomian ja aineenvaihdunnan eroista. Esimerkiksi sekovarsista rakenteeltaan runsaat ja onteloiset pidättävät vettä paremmin kuin ohuet ja liuskemaiset. Jäkälän sekovarren kosteuspiitoisuus seuraa ilmankosteutta. Kuivuutta jäkälä kestää kuukausia, ja kostuessaan sen elintoiminnot käynnistyvät minuuteissa. Jäkälän viherlevät pystyvät käyttämään yhteyttämiseen vesihöyryä, kun taas syanobakteerit tarvitsevat vesipisaroita. Tämä näkyy syanobakteerillisten jäkäliden esiintymisenä erityisesti kosteissa kasvuympäristöissä. Kuivana jäkälä kestää jopa nestetyypijäädytyksen (-196 °C) ja +60:n °C-asteen lämpötilan, mutta kosteana elintoiminnoiltaan aktiivinen jäkälä voi kuolla jo +35–43 °C-asteessa. Joidenkin jäkäliden viherlevät kykenevät yhteyttämään myös pakkasella, jos vain valoa on tarjolla. Jäkälän pinnan sienisolujen ja yhteyttävien osakkaitten pigmentit vastaanottavat UV-säteilyä ja suojaavat jäkälää säteilyn haitoilta. Jäkälä kykenee selviytymään yksinään kasvavia mikrobeja paremmin jopa avaruuslennon aiheuttamasta valtavasta UV- ja kosmisen säteilyn altistuksesta.

Vaikka jäkälät kestävät hyvin monenlaista stressiä, useimmat ovat herkkiä ilmansaasteille, erityisesti nestemäiselle rikkihapolle. Länsi- ja Keski-Euroopan yleisimmällä puunrunkojen jäkälällä (*Lecanora conizaeoides*) on monista muista jäkälistä poiketen äärimmäisen vettähyllkivä yläpinta epäsäännöllisen

rakenteensa ja fumaariprotoketraarihappokiteiden takia. Tämä on auttanut lajia suojautumaan rikkihapposateilta. Jäkälien suurin heikkous on hidaskasvuisuus, sillä hidaskasvuisina ne ovat huonoja kilpailemaan valosta. Siksi jäkälää löytyy parhaiten kasvupaikoilta, joilla ei ole lainkaan tai on vain vähän ruohomaisia kasveja. Jäkälä onkin usein pioneerilaji, ja ääriolosuhteissa elässään se luo uusia kasvumahdollisuuksia muille eliöille: pioneerilajina jäkälä voi toimia maan ja kosteuden sitojana sekä lannoittajana. Jäkälä vapauttaa ravinteita kasvuympäristöönsä muun muassa rapauttamalla kiveä mekaanisesti sienirihmoillaan sekä erittämällä orgaanisia happeja (Oksanen 2006). Lisäksi syanobakteerillinen jäkälä vapauttaa sitomaansa typpeä kasveille sopivassa muodossa.

6.3.7 JÄKÄLÄT TALOUDESSA JA TUTKIMUKSESSA

Ihmiset ovat hyödyntäneet jäkälää pitkään (Oksanen 2006). Niitä on käytetty lääkkeinä, ravintona, alkoholijuomien valmistuksessa, tekstiilivärjäyksessä, hajuvesiteollisuudessa, arkkitehtien pienoismalleissa, koristeissa ja eristeenä. Jäkälistä on löytynyt yhdisteitä, joilla on vastustuskykyä lisääviä, antimikrobisia, eläinsolun kasvua estäviä, eläinsolumyrkyllisiä, mutageenisia tai PRIONEJA tuhoavia ominaisuuksia. Jäkälien kykyä suojautua UV-säteilyltä ja jäätymiseltä on hyödynnetty tunnistamalla jäkälän suoja-aineita ja patentoimalla niitä. Patentoituihin tuotteisiin kuuluu esimerkiksi jäänestoproteiini, jolla parannetaan jäätelön rakennetta. Jäkälien kuntoa ja niiden sisältämiä ilmansaasteita analysoimalla monitoroidaan ilmanlaatua. Esimerkiksi vanhojen metsien luonnonsuojeluarvoja arvioidaan tiettyjen jäkälälajien esiintyvyyden perusteella, koska tämä ominaisuus korreloi alueen muun arvokkaan mutta vaikeasti havaittavan eliölajiston kanssa. Jäkälät ovat myös tärkeää porojen talviravintoa.

Jäkälien ja jäkäläsienen teollista hyödyntämistä haittaavat hidaskasvuisuus, puutteellisesti tunnettu sekundäärimetabolian säätely, polyketidien vaikea tuotettavuus sekä se, että jäkälien soveltumista ihmisravinnoksi ei ole riittävästi tutkittu. Usniinihappoa sisältävät laihdutusvalmisteet ovat varoittava esimerkki jälkimmäisestä, sillä maksalle myrkylliseksi osoittautunut usniinihappo aiheutti joillekin käyttäjilleen vakavia vaurioita. Jotkut myös saavat allergisia iho-oireita atranoriinipitoisista jäkälistä, kuten hajuvesiteollisuuden käyttämästä valkohankajäkälästä (*Evernia prunastri*) tai sen uutteista.

Luonnontieteellisten museoiden kokoelmat ovat kaikkien eliönäytteiden, myös jäkälien, soveliaain säilytyspaikka. Kokoelmien näyteaineistot ovat tärkeää tutkimus- ja vertailumateriaalia esimerkiksi taksonomiassa ja elinympäristöjen muutosten seuraamisessa. Näytteet ovat myös keskeisiä dokumentteja lajien levinneisyyskarttoja tehtäessä. Jotta näyte olisi tieteellisesti

käyttökelpoinen, tulee siihen kirjata ainakin seuraavat tiedot: maa, eliömaakunta, paikkakunta, kasvupaikka ja kasvualusta, koordinaatit, keruupäivämäärä, kerääjä ja mielellään myös keruunumero (katso tarkemmin Stenroos ym. 2011).

Helsingin yliopiston kasvimuseossa sijaitsevat jäkäläkokoelmat ovat Suomen merkittävimmät. Lähes 0,5 miljoonaa näytettä käsittäviin kokoelmiin kuuluu muun muassa ”Suomen jäkälätieteen isän” Erik Achariuksen (1757–1819) noin 2000 näytteen ja maailmankuulun suomalaisen jäkälätieteilijän William Nylanderin (1822–1899) yli 51 000 näytteen kokoelmat. Niihin sisältyy huomattavan paljon tyyppinäytteitä, jotka ovat sienten nimeämisen ja nimien käytön perustana. Turun yliopiston kasvimuseon opettajan, dosentti Edvard Vainion (1853–1929) yli 35 000 näytettä sisältävät erilliset jäkäläkokoelmat ovat myös kansainvälisesti erittäin merkittävät.

SUOSITTELEMME

Ensimmäinen kokoomateos endofyyttisistä sienistä: Cheplick, G. P. & S. H. Faeth (2009). *The Ecology and Evolution of the Grass-Endophyte Symbiosis*. New York: Oxford University Press. 256 s.

Sienijuuria käsittelevä mahtava yleisteos, joka löytyy jokaisen sienijuuritutkijan kirjahyllystä: Smith, S. E. & D. Read (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. 3. painos. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 787 s.

Stenroos, S., S. Velmala, J. Pykälä & T. Ahti (toim.) (2016). *Lichens of Finland*. Norrlinna 30. Helsinki: Luonnontieteellisen keskuksen kasvimuseo. 896 s.



7. TAUTEJA AIHEUTTAVAT SIENET

Osa sienistä loisii muissa eliöissä, kuten eläimissä, toisissa sienissä tai kasveissa. Sienet voivat pyydystää ja tappa maaperäeläimiä sekä aiheuttaa terveysongelmia ihmisille. Sienten rihmamainen rakenne sopii kuitenkin parhaiten kasviraakenteiden valtaamiseen ja hyödyntämiseen. Kasvitauteja aiheuttavat sienet tuottavat suuria ongelmia maanviljelijöille ja puutarhureille tuhoamalla kasvustoa ja pilaamalla sadon laatua ja säilyvyyttä. Kasvien sienitaudit ovat vaikuttaneet huomionarvoisesti jopa ihmiskunnan historiaan ja kulttuuriin. Sienten syytä oli esimerkiksi brittien siirtyminen kahvinjuonnista teenjuontiin, kun kahvinruoste hävitti Ceylonin kahvipensaat 1800-luvulla.

Taudinaiheuttaja (PATOGEENI) on isäntäeliönsä loinen, joka käyttää isäntäeliötä ravinnonlähteenään ja aiheuttaa siinä oireita eli taudin. Taudinaiheuttajan käsite on biologiassa suhteellinen, koska isäntäriippuvuus, tartuntateho ja oireiden vakavuus vaihtelevat suuresti. Taudinaiheuttajasieni voi vaatia eläviä isäntäsoluja ravinnonlähteekseen, tappa solut toksiineilla ennen ravinnon ottamista tai kyetä hyödyntämään isäntänsä vasta sen heikennyttyä vanhuuttaan tai jonkin vaurion vuoksi.

7.1 SIENET ELÄINTEN JA SIENTEN TAUTIEN AIHEUTTAJINA

Jouni Issakainen

Tautia aiheuttavan sienin määrittäminen on liukuvaa siinä mielessä, että useimmat eliöt kelpaavat sienten ruuaksi puolustuskykynsä heiketessä, viimeistään kuoltuaan. Heikentynyt yksilö, esimerkiksi heikosta immuunipuolustuksesta kärsivä ihminen, tai eliön osa, kuten hautunut varpaanväli, voi olla altis tietyille sienitaudille. Perinteinen eri elämäntapojen rajanveto on hankalaa myös maaperäeläimiä pyydystävien sienten kohdalla. Pitäisikö niitä kutsua pikemminkin pedoiksi kuin loisiksi tai taudeiksi?

Botryotinia fabae aiheuttaa säännöllisiä ruskeita kuoliolaikkuja kasvin eri osissa. Tautia kutsutaan suklaalaikuksi (aikaisemmin myös härkäpavunharmaahomeeksi). (ASKO HANNUKKALA.)

Sienet, eläimet ja eräät amebamaiset eliöt muodostavat koko eliökunnan sukupuussa yhteisen, varsin selvärajaisen SUKUHAARAN. Niiden esi-isillä ei ilmeisesti ole koskaan ollut endosymbionttista syanobakteeria huolehtimassa energiataloudesta. Niillä tämän sukuhaaran jäsenillä, joilla on säilynyt uiva siittiövaihe, on yleensä vain yksi uintisiima solun peräosassa. Sukuhaaran nimi PERÄSIIMAISET (Opisthokonta, LUKU 1.1) on annettu tämän piirteen mukaan. Kirjan tässä luvussa käsitelläänkin tauteja, joita sienet aiheuttavat oman sukuhaaransa, peräsiimaisten, keskuudessa.

Mikroskooppisten rihmasto- ja itiövaiheidensa vuoksi sienet ovat jo satojen miljoonien vuosien ajan olleet jatkuvasti kosketuksissa muihin peräsiimaisiin. Tämä on antanut tilaisuuksia yhteiseen evoluutioon. Sienten toimintaa taudinaiheuttajina rajoittaa jäykkä soluseinä ja melko hidas, rihmamainen kasvutapa. Sienten siimattomat itiöt liikkuvat lähinnä ulkoisten voimien, kuten tuulen, veden tai isäntäeliön kudostesteiden, vaikutuksesta. Sienten vahvuuksia ovat puolestaan monet solunulkoiset entsyymit sekä vaioton lisääntyminen kuroutumalla tai rihmaston katkeillessa.

Nykyinen tietämys taudinaiheuttajasienistä painottuu vahvasti ihmisen ja joidenkin kaupallisesti merkittävien kotieläinten sekä muutamien viljelykasvien tauteihin. Nämä antavat viitteitä myös muiden nisäkkäiden sienitaudeista. Selkärangattomien eläinten ja sienten sienitaudinaiheuttajat tunnetaan parhaiten niiltä osin kuin ne muodostavat näkyviä itiöemiä tai ovat taloudellisesti merkittäviä joko haitta- tai hyötyeliönä. Esimerkiksi miljoonien niveljalkais- ja mikrosienilajien suhteista tiedetään vasta vähän.

7.1.1 SIENET TAUDINAIHEUTTAJASIENTEN KOHTEINA

Taudinaiheuttajan kohteena sienten muodostamat rakenteet voidaan jakaa kahteen päätyyppiin: rihmastoon ja itiöemään. Rihmastoon erikoistuvan taudinaiheuttajan haasteena on löytää maahan hajautunut, katkonainen, ehkä myös väliseinien jakama rihmasto ja seurata sitä. Yksittäinen rihma antaa taudinaiheuttajalle vain niukasti ravintoa eikä riitä suuren itiöemän tekoon. Moni sienillä loisiva sieni kykenee tarvittaessa tunkeutumaan uhrinsa rihman sisään ja luikertelemaan jonkin matkaa sen soluontelossa, mutta harvoin tämä keino yksinään riittää pitämään loista hengissä.

Itiöemä on taudinaiheuttajalle houkuttelevampi kohde, koska toinen sieni on koonnut siihen runsaasti ravintoa. Hyödyntämistä hankaloittaa itiöemän lyhyt ikä, joka voidaan nähdä myös saalissienen puolustuskeinona. On oletettavissa, että moni taudinaiheuttajasieni majoittuu maahan kohdesienensä monivuotiselle kasvupaikalle ja pystyy aktivoitumaan, kun tämän itiöemät alkavat kasvaa. Myös rihmastopahkat (LUKU 2.3) ovat ravintokertyminä joidenkin taudinaiheuttajasienten ruokalistalla.



Kuva 1. Silohaperonvieras (*Asterophora parasitica*) mätänevän itiöemän lakin päällä.
(WIKIMEDIA COMMONS.)

Itiöemiin erikoistuneita loisia ja lahottajia on syntynyt evoluutiossa monta kertaa. Osa niistä on kantasieniä, joilla on oma näkyvä itiöemä. Eräät poimuhuhytykät (*Tremella*) ja pahkajalat (*Squamanita*) kaappaavat saalisienensä itiöemän jo sen alkiovaiheessa ja jatkavat oman itiöemänsä rakentamista sen päälle. Tällöin loisitun sienen oma itiöinti kärsii. Jos hyökkäys tapahtuu vasta myöhemmin, isäntä ehtii itiöidä myös itse. Tällainen SAPROTROFIAA lähenevä kasvutapa on haperonvierailta (*Asterophora*, kuva 1) ja joillakin juurekkailla (*Collybia*).

Kotelosienten Hypocreales-lahkoon tai sitä vastaavaan sukuhaaraan kuuluu useita sienten ja hyönteisten loisia (Neelapu ym. 2009). Tämä suuri



KUVA 2. Sienenriesat (*Hypomyces*) loisivat muun muassa tattien itiöemissä. Kuvassa *Hypomyces completus* pohjoisamerikkalaisen *Suillus spraguei* -tatin kimpussa. Oikeanpuoleinen itiöemä on loisittu. (WIKIMEDIA COMMONS / DAMON BRUNETTE.)

ja biologisesti merkittävä sieniryhmä on vilkkaan tutkimuksen kohteena, ja koko ajan kertyvän DNA-tiedon vuoksi myös ryhmän nimistö hakee vielä muotoaan. Lahkon sienillä, esimerkiksi sienenriesoilla (*Hypomyces*), piste-
pieluksilla (*Hypocrea*) ja loisikoilla (*Cordyceps*), itiöemät ovat noin millimet-
rin pituisia kotelopulloja, joita syntyy suuri määrä yhteiseen, paljain silmin
näkyvään alustapahkaan.

Hypocreales-lahkon suvuttomien kuromavaiheiden mikroskooppinen rakenne vaihtelee suuresti. Niitä on luokiteltu ulkomuotonsa perusteella eri sienisukuihin, esimerkkeinä *Hypocrea*, *Verticillium*, *Beauveria* ja *Metarhizium*.

Nämä suvut sisältävät useita lajeja, joiden patogeenisuutta voidaan soveltaa biologiseen kasvinsuojeluun (Verma ym. 2007). Esimerkiksi *Clonostachys rosea* f. *catenulata* -sientä käytetään yleisesti mansikoiden suojelussa harmaahometta vastaan. Suomen metsissä lahkoon sienistä havaitsee helpoimmin rouskuja ja tatteja vaivaavat sienienriesat, jotka peittävät saalissienensä omalla rihmastollaan (KUVA 2).

Sienten aiheuttamista sienitaudeista on myös saatu karvaita opetuk-
sia suursienten teollisessa viljelyssä. Esimerkiksi herkkusienillä (*Agaricus*)
on monien samasta viljelypenkistä kilpailevien sienilajien ohella vaivanaan
myös suoranaisia loissieniä, kuten Hypocreales-lahkoon kuuluva *Lecanicil-
lium fungicola* (Berendsen ym. 2010). Juuri erilaiset haittasienet ja muut sie-
nirihman suuruusluokkaa olevat maamikrobit ovat tärkeitä syitä siihen, että
tehdasmittakaavan sieniviljelmien olosuhteet pitää tuntea ja niitä täytyy sää-
dellä tarkoin.

7.1.2 ELÄIMET TAUDINAIHEUTTAJASIENTEN KOHTEINA

Eläin on taudinaiheuttajalle toisenlainen kohde kuin sieni. Eläinsolussa ei
ole seinää, joten se olisi helpompi hajottaa. Monisoluisessa eläimessä olisi
myös paljon syötävää, mutta se liikkuu pakoon nopeammin kuin sienirihma
kasvaa. Myös eläimen sisusta on jatkuvassa liikkeessä, mikä hankaloittaa
jäykän rihmaston kasvua. Tämä on johtanut taudinaiheuttajasienillä yksi-
soluisiin ratkaisuihin. Monilla eläimillä on lisäksi kitiinistä tai sarveisaineesta
koostuvia suojakerroksia, ja eläin voi hyökätä sienien kimppuun. Esimerkiksi
ihmisen elimistössä olevat amebamaiset osat, valkosolut, ympäröivät hengi-
tysteihin tunkeutuneita sienirihmoja aktiivisesti ja tuhoavat ne.

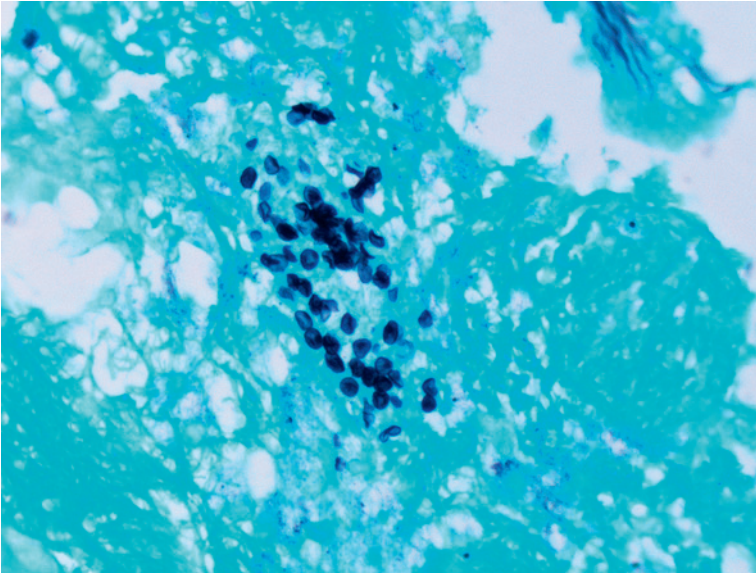
Sienet ovat läpäisseet eläinten puolustuksen useaan otteeseen evoluu-
tion aikana, ja patogeenisuuden kehitysvaiheita on nähtävissä nykyäänkin.
Merkittäviä läpimurtoja on toisinaan seurannut kyseisen sieniryhmän voi-
makas erikoistuminen eläinten kehoon. Eräissä vanhoissa taudinaiheuttaja-
ryhmissä, kuten harppuunasienet ja *Pneumocystis*, sienet ovat muuntuneet
yksisoluisiksi palleroksi. Nuoremmista mutta jo erikoistuneissa taudin-
aiheuttajaryhmissä on sekä rihmamaisia että kehon sisäosiin sopeutuneita
hiivamaisia muotoja (kotelosientien Onygenales-lahko sekä jotkin hiivat).
Evoluutiivisesti nuorimmat taudinaiheuttajasienet ovat yleensä rihmamaisia
kasvien lahottajia, jotka aiheuttavat eläintauteja vain satunnaisesti (*Neosar-
torya* tai *Pseudallescheria*). Jokin taudinaiheuttajalle edullinen sopeutuma on
voinut alun perin syntyä muualla luonnossa, kuten korkean lämpötilan sieto
paahteisilla paikoilla.

Sienet ja eläimet ovat ilmeisesti nahistelleet keskenään jo yksisoluisesta
vaiheesta lähtien, jolloin peräsiimaisten eri sukuhaarat elivät vielä rinnakkain
meressä. Osa uintisiimallisista sienistä (etenkin itusienet) käyttää ravintonaan

muita sieniä ja selkärangattomia eläimiä (James ym. 2006). Jotkut piiskasii-
masienet loisivat puolestaan selkärangattomissa, kuten *Batrachochytrium dendro-
batidis*, joka on ilmeisesti osallinen sammakkoeläinten maailmanlaajuiseen
vähenemiseen. Nisäkkäillä ei ole tiettävästi uimasiimallisia sienipatogeeneja,
mutta eläinten taudinaiheuttajia on muissa evoluutiivisesti hyvin vanhoissa
sieniryhmissä. Yksi näistä on kärpäshome (*Entomophthora muscae*, ala-
kaari Entomophthoromycotina), jonka rihmaston voi havaita harsomaisena
kehänä ikkunan pintaan kuolleen kärpäsen ympärillä (KUVA 5 LUVUSSA 1). Eräät
kärpäshomeen sukulaiset (*Basidiobolus*, *Conidiobolus*) aiheuttavat joskus
nisäkkäille, kuten ihmiselle, infektiota. Myös toisen vanhan sieniryhmän,
rönsyhomeiden (*Rhizopus*) edustajia tavataan eläinten patogeeneina. Rönsy-
homeet, jotka voivat täyttää laatikon perälle unohtuneen leipäpussin har-
maalla villamaisella rihmastolla, voivat kasvaa altistavan perustaudin salliessa
yhtä tehokkaasti myös ihmisen aivoissa.

Harppuunasienet ovat yksisoluisia, pitkälle erikoistuneita eläinten tau-
dinaiheuttajia. Harppuunasienten solurakenne ja perimä ovat niin oma-
laatuisia, että niiden sukulaisuus muihin eliöihin on ollut pitkään mysteeri
(KUVA 4 LUVUSSA 1). Tämänhetkisen käsityksen mukaan ne ovat jo hyvin
varhain omaan suuntaansa kehittyneitä sieniä (Vossbrinck & Debrunner-
Vossbrinck 2005). Nämä munamaiset, vain joidenkin mikrometrien pituiset
eliöt läpäisevät uhrinsa puolustuksen ampumalla perimäaineksensa väki-
valloin saalissolun sisuksiin (Franzen 2005). Ne aiheuttavat tauteja useissa
eläinryhmissä merten selkärangattomista alkaen, eikä niitä osata kasvattaa
isäntäeliönsä ulkopuolella. Ihmisiä kiusaavat esimerkiksi kesymehiläisten
nosema-tauti sekä ihmisen ja muiden nisäkkäiden mikrosporidioosit. Infek-
tio voi sijaita suolen tai muiden elinten limakalvoilla tai syvemmissä kudok-
sissa. Osalla mikrosporidioosista kärsivistä potilaista on jo ennestään jokin
immuunipuutos.

Evoluution edetessä seuraavat eläinpatogeeniset sienet tekivät läpimur-
tonsa ilmeisesti siinä vaiheessa, kun kotelo- ja kantasienten sukuhaarat alkoi-
vat erkaantua toisistaan. DNA-tuntomerkit nimittäin viittaavat siihen, että
patogeeninen *Pneumocystis*-suku olisi syntynyt aivan kotelosienten sukuhaa-
ran syntyvaiheissa. Näitä salaperäisiä, värittömiä, mikroskooppisia palleroita
löydettiin aluksi sairaiden keskosvauvojen keuhkoista (KUVA 3). *Pneumocystis*-
suvun sienten ei ole havaittu kasvavan rihmamaisesti, eivätkä ne suostu kasva-
maan laboratorioviljelminä. Pehmeäseinäisen yksisoluvaiheensa vuoksi niitä
luultiin aluksi ameboiksi. Niiden toisen elämänvaiheen solurakenne, jossa
isomman solun sisälle muodostuu pieniä, pyöreitä soluja, osoittautui sitem-
min DNA-tuntomerkkien avulla itiökotelon vastineeksi. Ryhmästä ei toistai-
seksi tunneta kasveilla eläviä elämänvaiheita, mutta useita lajeja on löydetty eri
eläimiin erikoistuneina loisina (Dei-Cas ym. 2006).

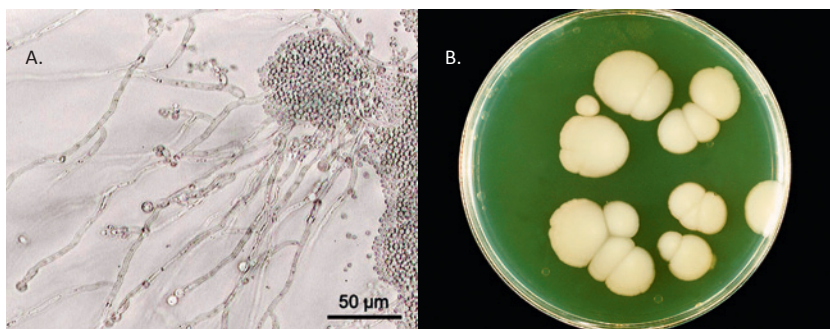


KUVA 3. *Pneumocystis*-sienen soluja keuhkokudoksessa, värjätty mikroskooppikuva. Sienen soluseinät näkyvät värjäyksessä mustina ja keuhkosolukko vihreänä. (WIKIMEDIA COMMONS / YALE ROSEN.)

Seuraavat, evolutiivisesti myöhäisemmät patogeeniryhmät ovat jo selvästi joko kotelo- tai kantasieniä. Niitä voidaan tutkia varsin helposti viljelemällä.

Yksisoluisella hiivamaisella rakenteella (LUKU 9.1) sienet ovat sopeutuneet moniin nestemäisiin alustoihin, kuten pilaantuviin hedelmiin. Lisäksi rakenne toimii sopeutumana eläimen kehoon. Sadoista tunnetuista hiivalajeista joitakin kymmeniä on tavattu ihmisten tai muiden eläinten kehosta. Useimmat tauteja aiheuttavat hiivat ovat kotelosieniä. Osa lajeista, kuten lähinnä taudinaiheuttajana tunnettu sammashiiva (*Candida albicans*), tiedetään DNA:n perusteella kotelosieneksi, vaikka vasta suvuton itiövaihe on löydetty (KUVA 4) (Diezmann ym. 2004). Muutamat patogeenihiivoista taas ovat suvullisia kantasieniä (limahiivat = *Filobasidiella*) tai kantasienten suvuttomia vaihteita (*Trichosporon* ja rasvahiivat = *Malassezia*).

Hiivojen keinot taudinaiheuttajina vaihtelevat. Useimmat ovat runsainkin normaaleja vierailijoita ulosteessa tai limakalvoilla ja aiheuttavat taudin vain muun perussyyn salliessa, esimerkiksi antibioottikuurin jälkeen. Rasvahiivat (*Malassezia*) käyttävät ravintonaan rasvoja, joita erittyy ihon pinnalle. Niiden läsnäolo voi näkyä vaikkapa kaulan ihon kirjavuutena tai tulehtuneina ihohuokosina. Alttiissa potilaissa hiivat aiheuttavat kuitenkin vakavia infektioita. Sammashiiva voi tällöin levitä verenkierrassa ja aiheuttaa verenmyrkytyksen. Limahiivat taas muodostavat solunsa ympärille limakapselin. Kapselin



KUVA 4. A. Sammashiiva (*Candida albicans*) on yleinen taudinaiheuttaja. Se ei ole surkastunut koko kasvuyksiklittään yksisoluiseksi vaan kykenee muodostamaan myös sienirihmaa. (WIKIMEDIA COMMONS / Y TAMBE.)
 B. Sammashiivapäsäkkeitä ravintoalustalla. (WIKIMEDIA COMMONS / WILLIAM KAPLAN, CENTERS FOR DISEASE CONTROL AND PREVENTION.)

suojaamina ne pystyvät livahtamaan syvälle keuhkoihin ja kulkeutumaan aivoihin (de Hoog ym. 2000; Dismukes ym. 2003).

Loput eläinten taudinaiheuttajasienistä kasvavat pääosin rihmamaisesti. Jotkin näistäkin lajeista saattavat tosin kehon sisällä ottaa tilapäisesti hiivamaisen tai muun pyöreän solumuodon. Ne ovat lähes kaikki kotelosieniä.

Hypocreales-lahko, joka mainittiin sienillä loisimisen yhteydessä, sisältää myös lukuisia hyönteisten taudinaiheuttajia. Loisikoiden suku (*Cordyceps*) on hyvä esimerkki siitä, miten loinen voi evoluutiossa vaihtaa isäntäelionsä aivan toiseksi. Samannäköisiä ja DNA-perustein myös keskenään lähisukuisia loisikkalajeja kasvaa sekä loisituissa hyönteisissä (KUVA 5A) että tiettyjen mukulamaisten sienten (maahikkaat, *Elaphomyces*) itiöemissä (KUVA 5B) (Nikoh & Fukatsu 2000). Tämän lahkon sienten käyttömahdollisuuksia haitallisten hyönteisten torjunnassa tutkitaan paljon.

Huomattava edistysaskel taudinaiheuttajasienten evoluutiossa on ollut kyky ihon ja karvojen sarveisaineen eli keratiinin hajottamiseen. Tämä ominaisuus on johtanut useiden laajalle levinneiden taudinaiheuttajien kehittymiseen kotelosienten Onygenales-lahkossa. Kehityksen alkuvaiheina ovat olleet ilmeisesti lintujen tai nisäkkäiden pesissä eläneet sienet, jotka ovat käyttäneet ravintonaan maassa olleita sulkia ja karvoja. Tässä ryhmässä ovat kehittyneet varpaiden välistä tai kissan ihottumasta tutut silsasienet (KUVA 6). Ulkomaille ryhmään kuuluu lisäksi niin sanottuja kaksimuotoisia patogeeneja, joilla on rihmavaiheen lisäksi hiivamaisia vaiheita sisäelimissä. Yksi näistä patogeeneista on kottaraishome (*Ajellomyces capsulatus*), joka on tunnettu myös kuromavaiheensa (*Histoplasma*) nimellä (de Hoog ym. 2000; Dismukes ym. 2003).

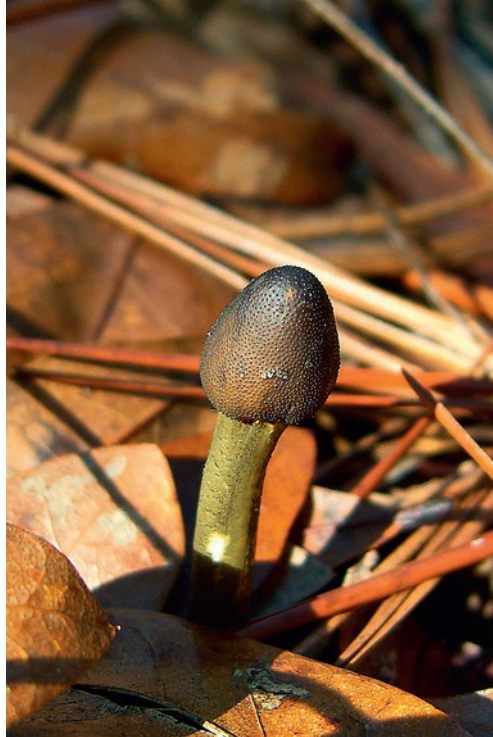


A.

KUVA 5. A. Loisikan (*Cordyceps* sp.) itiömät työntyvät ulos muurahaisesta. (WIKIMEDIA COMMONS / ERICH VALLERY.)

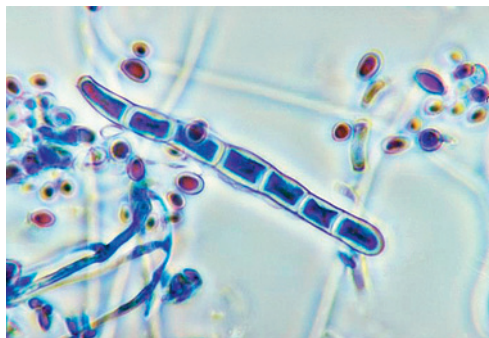
B. Himmeäloisikan (*Cordyceps capitata*) itiöemä nousee maanalaisen maahikkaan (*Elaphomyces*) itiöemästä, jolla se loisii. (WIKIMEDIA COMMONS / JASON HOLLINGER.)

B.



Suuren itiöemän muodostavia kantasieniä kasvaa nisäkkäiden kudoksissa hyvin harvoin, eivätkä ne voi liikkuvalla alustalla muodostaa itiöemää. Yksittäisinä tapauksina immuunikadosta kärsivässä ihmisessä on kasvanut muun muassa halkiheltan (*Schizophyllum commune*), mustesienten (*Coprinus*) ja

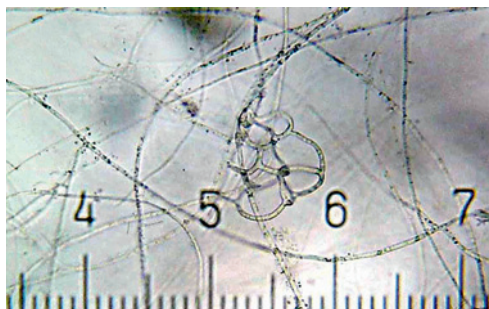
KUVA 6. *Arthroderma*-silsasienen suvuton kuromavaihe (*Trichophyton*). Kuromia on tällä lajilla kahta tyyppiä: yksi- ja monisoluisia. Sieni saadaan kasvamaan varvasvälin ihottumasta sairaalan laboratoriossa. (WIKIMEDIA COMMONS / LIBERO AJELLO, CENTERS FOR DISEASE CONTROL AND PREVENTION.)



joidenkin kääpien (*Inonotus*, *Phellinus*) rihmastoja (Williamson ym. 2011). Rihmamaisten hajottajasienten kasvu nisäkässolukoissa on yleensä vakava tautitila, joka johtaa nopeasti leviäviin kudonvaurioihin.

Sukkulamadot ovat hyvin pieniä, soukkia, vaaleita matoja, joita elää valtavia määriä maaperässä ja muualla sienten rihmaverkostojen lomassa. Useat eri sienet ovat oppineet pyydystämään niitä ravinnokseen ja kehittäneet tähän tarkoitukseen erityisiä menetelmiä. Sukkulamatoja jahtaavat monenlaiset sienet eri sieniryhmistä. Esimerkiksi viljellyt osterivinokkaat (*Pleurotus ostreatus*) hankkivat lahottamansa puun lisukkeeksi liharavintoa erittämällä kasvualustansa sukkulamatoihin tehoavia myrkkypisaroita. Niille lähisukuiset hytyvinokkaat (*Hohenbuehelia*) ovat kehittäneet taitoa pitemmälle, ja ne vangitsevat sukkulamadot tahmealla eritteellä samaan tapaan kuin kihokki pyydystää hyttysen. Vielä pidemmälle menevät *Arthrobotrys*-suvun sienet, jotka pyydystävät sukkulamatoja tahmeilla verkoilla (KUVA 7), tai *Arthrobotrys*-suvun suvulliset muodot, kuultomaljakkaat (*Orbilia*), joiden rihmastoon muodostuu lassomaisia silmukoita. Kun sukkulamato luikertelee niiden läpi, silmukan solut pullistuvat nopeasti ja kuristavat madon. Tämä petona toimiva maljakas käyttää siis mikrotasolla samantapaista menetelmää kuin

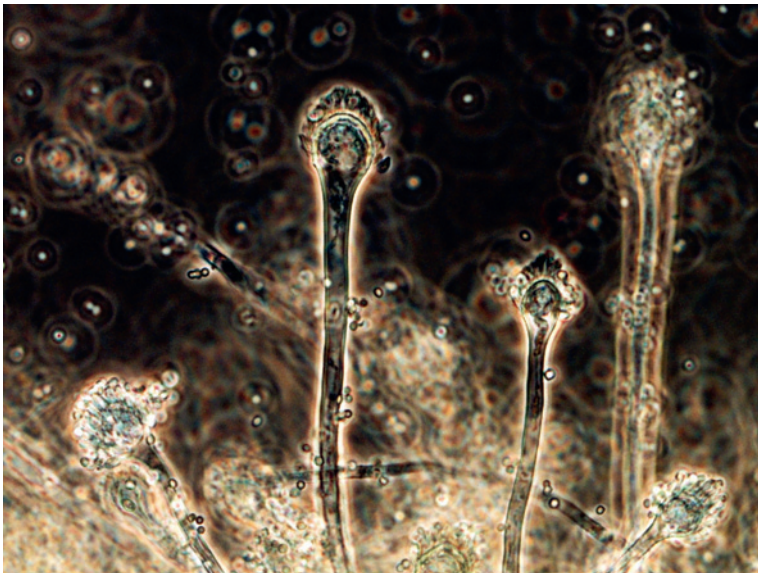
KUVA 7. *Arthrobotrys*-sienen sukkulamatojen pyydystämiseen käyttämiä tahmeita verkkorakenteita. (WIKIMEDIA COMMONS / BOB BLAYLOCK.)



kuristajakäärme saaliiseensa. Lopuksi sieni syö madon kasvattamalla rihmojaan sen sisuksiin (Yang ym. 2007).

Sienten evoluutiossa eläinravinnon käyttäminen yleistyneenä vähitellen. Useissa eri sieniryhmissä on ulkonäöltään tavanomaisia, rihmamaisia lajeja, jotka kykenevät muun ravinnon ohella käyttämään myös keratiinia ihmisen iholta mutta eivät ole erikoistuneet sitä pidemmälle eläinravinnon hyödyntämisessä. Näitä lajeja on esimerkiksi suvuissa *Arachnomyces* ja *Microascus*. Nisäkkäiden tartunnoissa tavataan etenkin kotelopulloisten (*Pyrenomyces*) luokkaan kuuluvia opportunistisia taudinaiheuttajia, joille altistumiseen voi riittää pelkkä naarmu ja siihen joutunut lika. Nykyaikainen sairaanhoito, jossa syövästä kärsivä ihminen voidaan pelastaa kantasolusiirron avulla, sisältää hoitovaiheita, joissa potilaan omien valkosolujen toiminta tilapäisesti estetään. Tällöin monet ympäristössä tavalliset sienilajit, vaikkapa suvuista *Neosartorya*, *Eurotium* tai niiden suvuttomasta muodosta *Aspergillus*, saattavat aiheuttaa potilaan henkeä uhkaavan, vaikeasti hoidettavan yleisinfektion. Väärään paikkaan joutunut sieni-itiö voi tällöin kumota kuukausia kestäneen raskaan hoidon (KUVA 8) (de Hoog ym. 2000; Dismukes ym. 2003).

Ajoissa tunnistettuina osa ihmisen sieni-infektioista voidaan hoitaa esimerkiksi sieniin kohdistetuilla ANTIBIOOTEILLA. Monen taudinaiheuttajasieneen



KUVA 8. Savunuijahome (*Aspergillus fumigatus*) on tärkeä opportunistinen taudinaiheuttaja. Altistavien tekijöiden myötävaikuttaessa se voi aiheuttaa ihmiselle tai vaikkapa kanalan linnuille vakavan infektion, aspergilloosin. Sienen suvullista itiövaihetta ei ole vielä löydetty, mutta DNA-tuntomerkkien perusteella se kuulunee kotelosientien *Neosartorya*-sukuun. (PIRKKO KOUKILA-KÄHKÖLÄ.)

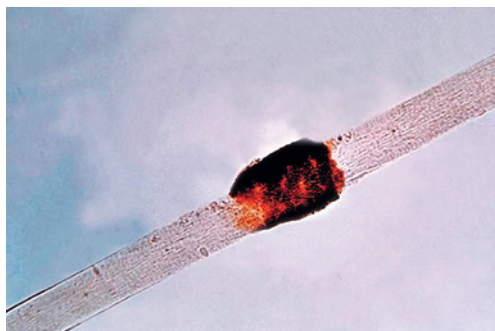
tehoavan lääkkeen raaka-aine on löydetty alun perin maaperän mikrobeista, kuten sädebakteereista tai toisista sienilajeista. Esimerkiksi ekinokandiini-ryhmän sienilääkkeet on keksitty *Glarea lozoyensis*-sienestä, joka on ilmeisesti jonkin *Crociceras*-suvun pikkuriikkisen maljasienen suvuton itiövaihe (Peláez ym. 2011). Monet antibioottiset yhdisteet ovat ilmeisesti kehittyneet evoluutiossa aseiksi muita mikrobeja vastaan.

Sienten keskellä eläminen tai edes niiden kasvaminen kehossa ei ole aina kielteinen asia. Ihon ja limakalvojemme pinnoille tulee ja niiltä poistuu koko ajan täysin huomaamattamme tuhansia hiivoja ja muita mikroskooppisia sieniä. Joitakin lajeja, kuten vappusiman leivinhiivaa tai maitotuotteiden *Galactomyces*-suvun lajeja, syömme osana normaalia ruokavaliota.

Etenkin tehokkaiden hoitojen puuttuessa jotkin lievät sienitaudit on luokiteltu normaaleiksi ilmiöiksi. Joillakin Polynesian saarilla paikallisen silsaa aiheuttavan sienien (*Arthroderma* sp.) ihottumakehät (*tinea imbricata*) ovat jopa kuuluneet kulttuuriin (KUVA 9). Arvostettuna ilmiönä on pidetty myös ainoaa sienitautia, jossa sieni muodostaa monisoluiset suvulliset itiöemänsä ihmisen pinnalle. Trooppisessa Malesiassa on nimittäin paikoin jopa nukuttu pää maakuopassa, jotta muuten oireita aiheuttamaton *Piedraia hortae*-sieni tekisi hiuksiin tyylikkäitä kotelopulloja (KUVA 10).



KUVA 9. Silsaksi kutsutaan ihottumaa, jota aiheuttavat tietyt sarveisainetta ravintonaan käyttävät kotelosienet, esim. *Arthroderma*-suvun sienet. Ihottumakehä osoittaa etenevän sienirihmaston reunan. Kuvan tauti on *tinea imbricata*. (WIKIMEDIA COMMONS / TROPENMUSEUM OF THE ROYAL TROPICAL INSTITUTE.)



KUVA 10. *Piedraia hortae* -sienen itiöemä muodostumassa hiukseen. Tätä trooppista, varsin harmitonta sienikasvua karvassa kutsutaan lääketieteessä nimellä musta piedra (*black piedra*). Euroopassa muut mikrobit voivat aiheuttaa ulkonäöltään samantapaisia pahkuroita hiostuvien taivealueiden karvoihin. (WIKIMEDIA COMMONS / LUCILLE GEORG, CENTERS FOR DISEASE CONTROL AND PREVENTION.)

7.2 SIENET KASVITAUTIEN AIHEUTTAJINA

Asko Hannukkala & Jari Valkonen

Sienten aiheuttamat taudit ilmenevät kasvinosissa usein kuoliolaikkuina, jotka laajetessaan voivat nopeastikin tappaa koko kasvin. Eräät sienet elävät kasvien pinnalla ja ottavat tarvitsemansa ravinnon imurihmoilla isäntäkasvin elävistä solukoista, jolloin kasvi riutuu vähitellen. Sienitaudit voivat tukkia ja tuhota kasvin johtosolukoita, jolloin näkyvänä oireena on kasvin lakastuminen kesken parhaan kasvun. Metsätaloudessa puuainesta lahottavat sienet voivat aiheuttaa suuria tappioita. Maa- ja puutarhataloudessa sienet voivat puolestaan mädättää satotuotteita kuljetusten ja varastoinnin aikana. Joillakin sienillä on myös kyky tuottaa kemikaaleja, joiden vaikutuksesta kasvit tai tietyt kasvinosat muuttuvat epämuotoisiksi. Kasvitaudeiksi luokitellaan lisäksi sieniä, jotka eivät häiritse pahasti kasvien kasvua mutta tuottavat ihmisille ja eläimille vaarallisia myrkyjä.

Pääosa tuhansista kasvitauteja aiheuttavista sienilajeista kuuluu kanta- tai kotelosieniin. Muissa sieniryhmissä kasvitaudinaiheuttajia on vähän. Alun perin rakenteellisten ominaisuuksien perusteella sienten eliökuntaan luokiteltuja merkittäviä kasvitautiin aiheuttajia on fylogeneettisten tutkimusten myötä siirretty muihin eliökuntiin. Siten maailmanlaajuisesti tuhoisimpiin kasvitauteihin kuuluvaa perunaruttoa aiheuttava *Phytophthora infestans* ei enää kuulu sieniin vaan sukasiimaisten ryhmään. Vastaavasti kaalikasvien möhöjuuren aiheuttaja *Plasmodiophora brassicae* sukulaislajeineen kuuluu nykyisin juurijalkaisten taksoniin.

Kasvitauteja aiheuttaville sienille on tyypillistä, että niiden suvuton elinkierron vaihe saa aikaan tautioireet ja epidemian puhkeamisen. Suvullinen vaihe puolestaan on monille lajeille keino selvitä hengissä ilman sopivaa isäntäkasvia. Monet kasvitauteja aiheuttavat sienet onkin alun perin tunnistettu ja nimetty suvuttoman kehitysvaiheen perusteella, eikä kaikilla lajeilla suvullista kehitystä tunneta lainkaan. Aikanaan tämä johti ongelmiin taudinaiheuttajien rakenneominaisuuksiin perustuvissa luokitteluja nimistökäytännöissä, mutta nykyinen perinnöllisiin sukulaissuhteisiin ja DNA-tutkimukseen perustuva järjestelmä on selkiyttänyt luokittelua ja nimistöä.

TIETOLAATIKKO 1. MIKÄ TEKEE SIENESTÄ KASVITAUDINAIHEUTTAJAN?

Suurin osa sienistä ei pysty vioittamaan tervettä kasvia. Sienitartunta edellyttääkin kasvin passiivisen ja aktiivisen puolustuksen murtamista, johon patogeeniset sienet erikoistuneet. Seuraavassa luetellaan kasvien puolustuskeinoja ja sienten keinoja kiertää nämä esteet:

- Lehdenpinnan vahakerros muodostaa passiivisen tartuntaesteen mikrobeille. Kasvisolukoiden pinnalla kasvavat taudinaiheuttajat puhkaisevat vahakerroksen ja lehden pinnan (kutikulan) painerihman ja tartuntapiikin avulla.
- Kasvisolujen rakkuloihin (vakuoleihin) varastoituneet myrkylliset yhdisteet vapautuvat vioittuneisiin soluihin, mikä estää useimpien mikrobien kasvun. Passiivisen kemiallisen puolustuksen murtaminen vaatii sieneltä myrkyllisten yhdisteiden sieto- tai neutralointikykyä.
- Kasvisolut tunnistavat kitiiniin – sienten soluseinäaineen – ja vapauttavat peroksidaasia (Lehtonen ym. 2012a). Sen aiheuttama happiradikaaliyhököäys tuhoaa mikrobeja. Taudinaiheuttajasienet eivät ole sille erityisen herkkiä.
- Happiradikaaliyhököäyksen yhteydessä aktivoituu myös laaja joukko kasvin puolustusgeenejä ja viestinvälitysketjuja, joiden avulla kasvi siirtyy aktiivisen puolustuksen vaiheeseen. Vasteet ovat kuitenkin liian hitaita pysäyttääkseen kasville erikoistuneen sienitaudinaiheuttajan rihmaston kasvun.
- Taudinaiheuttajasienet välttelevät paljastumista tartunnan alkuvaiheessa, jotta ne ehtisivät tunkeutua kasvisolukkoon ja soluihin, ennen kuin puolustus käynnistyy toden teolla. Ne käyttävät hyväkseen kasvin epärintiä puolustuksen käynnistämisessä; kasvin on varottava tuhoamasta vahingossa hyödyllisiä sieniseuralaisiaan, kuten sienijuurisieniä (Adomas ym. 2008).

- Kestävillä isäntäkasvin yksilöillä on erityisiä R-GEENEJÄ, joiden tuottamat proteiinit partioivat solukalvon ulkopuolista tilaa valmiina tunnistamaan tartuntaa enteileviä proteiineja. Tunnistus laukaisee nopean yliherkkyysovasteen, joka eristää tartuntakohdan terveestä solukosta ja tuhoaa sienen. Vaste on tehokas ehdottomien loisten torjunnassa. Merkkeinä vasteesta ovat kuoliolaikut, joiden laajentuminen ei etene. R-geenit tosin ohjaavat sienitaudinaiheuttajan populaatiossa valintapainetta niille jälkeläisille, jotka eivät tuota R-geenin tunnistamaa proteiinia ja jotka siten välttävät puolustusvasteen.
- Nekrotrofiset sienitaudinaiheuttajat erittävät myrkkyjä ja entsyymejä, joilla on tarkat kohteensa kasvisoluissa solun tappamiseksi ja puolustus-koneiston tuhoamiseksi.
- Kasvin puolustautumiskyvyn lamauttamistarkoitukseen tuotetuista taudinaiheuttajan molekyyleistä käytetään nimitystä efektori. Efektoreja tuottavat niin ehdottomat sieniloiset kuin nekrotrofiset sienitaudinaiheuttajatkin.

7.2.1 KASVIEN EHDOTTOMAT LOISET

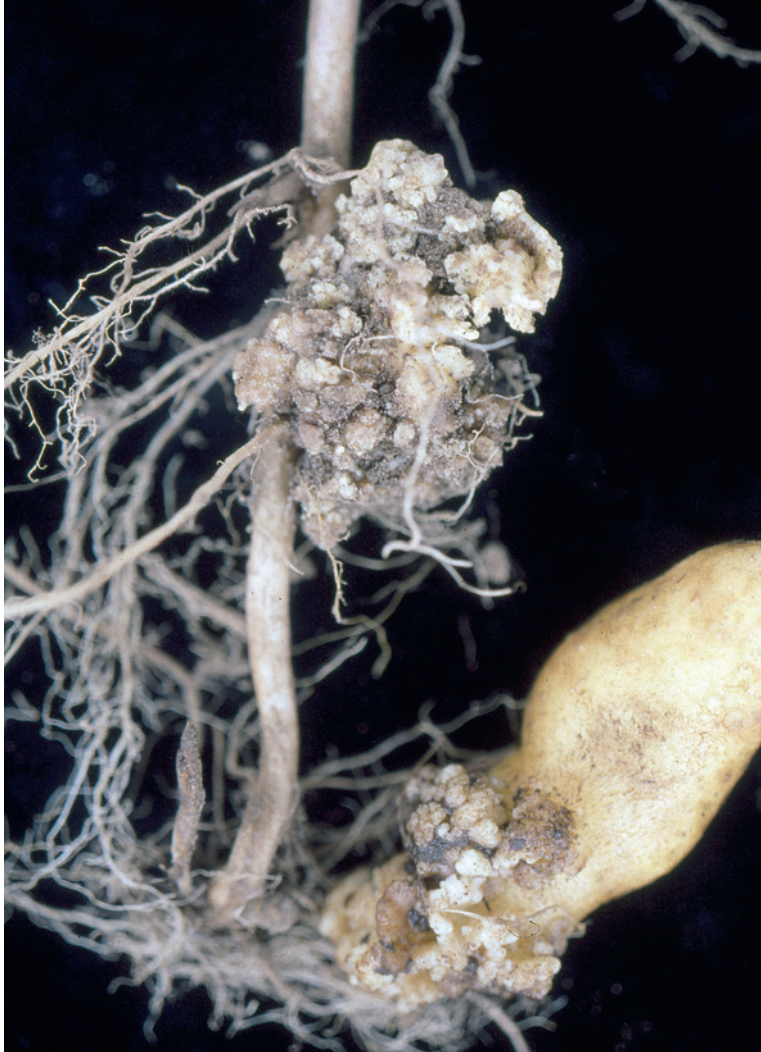
Kasvien EHDOTTOMAT LOISET (OBLIGATORISET parasiitit) pystyvät kasvamaan ja lisääntymään vain elävän kasvisolukon turvin. Kasvin ehdottomat sieniloiset kykenevät tuottamaan valtaamissaan kasveissa itiömuotoja, jotka auttavat sientä selviytymään isäntäkasvittomien kausien, kuten talven, yli. Valtaosa ehdottomista loisista ottaa ravintonsa IMURIHMOILLA isäntäkasvien solukoista ja tuottaa suvuttomasti syntyviä, tautia levittäviä itiöitä kasvien pinnalla tai aivan pintasolukon alla. Muutamat kasvitauteja aiheuttavat sienet kykenevät lisääntymään vain kasvisolujen sisällä.

7.2.1.1 Kasvisolujen sisällä lisääntyvät ehdottomat loissienet

Perunasyövän aiheuttaja eli piiskasiimasieniin kuuluva perunasyöpä (*Synchytrium endobioticum*) on ainoa kasvisolujen sisällä lisääntyvä loissieni, joka voi aiheuttaa huomattavia taloudellisia tappioita. Se säilyy maassa kestoitiöinä, jotka voivat säilyttää tartutuskykynsä kymmeniä vuosia ilman isäntäkasvia eli perunaa. Määrässä maassa perunan juurieritteet saavat kestoitiöt aktivoitumaan. Yhdestä kestoitiöstä erilaistuu satoja yksisiimaisia parveiluitiöitä, jotka pystyvät uintisiimojensa avulla hakeutumaan kohti perunan maanalaisia solukoita. Löydettyään sopivan isäntäsolun parveiluitiö pudottaa uintisiimansa ja tunkeutuu soluun. Tartunnan saanut solu alkaa turvota itiön erittämien hormonien vaikutuksesta, jolloin taudinaiheuttaja saa tilaa ja lisääntyy hyvin nopeasti solun tarjoaman ravinnon turvin. Isäntäsolun sisään kehittynyt kesäpesäkeitiö tuottaa suuren joukon uusia parveiluitiöitä,

jotka vapautuvat maahan ja tartuttavat viereisiä perunan soluja. Tämä sykli toistuu kiihtyvällä vauhdilla sulassa maassa niin kauan kuin kosteutta riittää.

Stressitilanteissa, esimerkiksi kuivuuden uhatessa, kaksi parveilutiötä voi yhtyä ja tunkeutua perunan soluun. Solussa alkaa muodostua suvullisten kehitysvaiheiden kautta kestopesäkeitiötä. Tällöin isäntäkasvin solu ei turpoa, vaan sen soluseinästä kehittyy suojaava ulkokerros perunasäyön kestoitiölle. Perunan solukkojen lahotessa kestoitiöt leviävät maahan. Ne voivat levitä edelleen uusille kasvupaikoille tartuntaa kantavissa siemenperunoissa tai jalokineiden, työvälaineiden tai koneiden mukana kulkeutuvassa maassa.



Kuva 11. Perunasäyön (*Synchytrium endobioticum*) aiheuttamia kasvaimia perunan mukuloissa ja varren maanalaisissa osissa. (ASKO HANNUKALA.)

Solujen turpoamisen oireita ovat kukkakaalimaiset kasvaimet perunan mukuloissa tai varren maanalaisissa osissa (kuva 11). Perunan juuria perunasöyvä aiheuttaja ei tartuta.

Suomen oloissa peruna on ainoa *Synchytrium endobioticum* -sienen isäntäkasvi. Perunasöyvä on EU:ssa niin sanottu karanteenitauti. Tiukkojen karanteenimääräysten ja perunasöypää kestävien perunalajikkeiden ansiosta tauti on saatu lähes kokonaan hävitetyksi Suomesta. Taudinaiheuttajasta tunnetaan kuitenkin Keski-Euroopassa useita uusia muotoja, joille nykyiset perunalajikkeet ovat alttiita. Siten tauti voi levitä uudelleen, jos perunaa tuodaan Suomeen perunasöyvä riskimaista.

7.2.1.2 Kasvisolukoiden pinnalla lisääntyvät ehdottomat loissienet

Kylmää ja kuivuutta sietävät itiörakenteet tai rihmasto edesauttavat monien ehdottomien sieniloisten talvehtimistä isäntäkasveissaan. Talven yli säilyneet tai talvehtimiskasveissa syntyneet itiöt leviävät keväällä ilmavirtausten mukana. Sopivalla isäntäkasvilla itiöt itävät muodostaen iturihman. Iturihman kärkeen erilaistuu PAINERIHMA, jonka avulla taudinaiheuttaja kiinnittyy kasviin. Painerihma kasvattaa TARTUNTAPIIKIN, joka tunkeutuu kasvin pintasolukon läpi osin mekaanisesti, osin kasvisolukoita liuottavien entsyymien avulla. Kasvisolujen sisälle sieni muodostaa imurihmoja, joilla se ryöstää kasvin yhteyttämistuotteita. Samalla taudinaiheuttaja levittäytyy rihmastona kasvin pinnalla tai pintasolukon alla ja alkaa tuottaa runsaasti suvutomia itiöitä.

Nopean lisääntymiskykynsä ansiosta tauteja aiheuttavat ehdottomat sieniloiset pystyvät suotuisissa oloissa saamaan aikaan vakavia epidemioita. Kun kasvin tarjoamat voimavarat alkavat ehtyä, taudinaiheuttaja alkaa muodostaa talvehtivia itiöitä. Yleisimpiä tämäntyyppisiä sieniä ovat härmä-, noki- ja ruostetautien aiheuttajat.

Härmätaudit ovat hyvin yleisiä loppukesällä puu- ja ruohovartisilla luonnon-, koriste- ja viljelykasveilla. Kaikilla kasvilajeilla härmäoireet ovat hyvin samankaltaiset: kasvien pinnalla näkyy vaaleaa, puuterimaista tai huopamaista kasvustoa (kuva 12), joka muuttuu ruskeaksi ja johon ilmestyy mustia tai ruskeita, pistemäisiä kotelopusseja. Vaikka eri härmätautien oireet ovat samankaltaisia, härmää aiheuttavia kotelosienilajeja on useita satoja (Glawe 2008). Valtaosa härmäsienistä on erikoistunut tartuttamaan tietyn kasvilajin tai lajiryhmän edustajia. Myös saman lajin yksilöiden härmäsietokyvyssä on suuria eroja. Tätä on tehokkaasti hyödynnetty härmää kestävien viljelykasvien jalostuksessa.

Myös ruostetauteja tavataan yleisesti luonnonkasveissa ja viljelykasveilla. Monet ruostesienilajit tarvitsevat talvehtimiseensa eri isäntäkasvin



KUVA 12. Apilanhärmä (*Erysiphe trifoliorum*). Kasvien pinnalla näkyy vaaleaa, puuterimaista tai huopamaista kasvustoa. (ASKO HANNUKALA.)

kuin millä ne lisääntyvät kesällä, ja ruostesienten täydellinen elinkierto on kuvattu luvussa 5. Pihlajankatajaruoste (*Gymnosporangium cornutum*) lienee yksi yleisimmistä ruostetaudeista Suomessa. Pihlajan lehdissä näkyy ruostesienen oranssinkeltaisia, sarvimaisia kesä- ja talvi-itiöpesäkkeitä loppukesällä miltei aina. Katajassa muodostuva kirkkaankeltainen helmi-itiöaste on puolestaan vaikeampi havaita. Kuusen-suopursunruoste (*Chrysomyxa ledi*) tuottaa epidemiovuotina runsaasti itiöitä, jotka voivat muodostaa leväkasvustoja muistuttavia ruskeita lauttoja vesistöihin. Ruostesienen (*Cronartium flaccidum*, jonka suvuton muoto on *Peridermium pini*) aiheuttama tervasroso on männyn tauti, joka on päätynyt jopa Akseli Gallen-Kallelan ikuistamana maalaukseen *Palokärki*.

Viljakasveja vioittavat ruskearuoste (*Puccinia recondita*, KUVA 13), keltaruoste (*Puccinia striiformis*) ja mustaruoste (*Puccinia graminis*) ovat maailmanlaajuisesti suuri vitsaus viljantuotannolle. Suomessakin viljojen ruostetaudit ovat yleisiä, mutta kesät ovat yleensä liian viileitä vakavien epidemioiden syntymiselle. Kaikki viljojen ruosteet eivät tarvitse puuvarista väli-isäntää, vaan ne voivat talvehtia syysviljoissa ja monivuotisissa heinäkasveissa.



KUVA 13. Vasemmalla ruskearuosteen (*Puccinia recondita*) kanelinruskeita kesäitiöpesäkeitä vehnän lehdessä ja oikealla ruskearuosteen talvi-itiöitä mikroskoopilla tarkasteltuina. (ASKO HANNUKALA.)

7.2.2 NEKROTROFISET KASVITAUDINAIHEUTTAJAT

NEKROTROFISET kasvitaudinaiheuttajat ottavat ravintonsa kuolleesta kasviaineksesta, jonka ne ovat tappaneet tuottamallaan solumyrkyillä. Ne ovat VALINNAISIA LOISIA ja pystyvät käyttämään ravinnokseen elävien kasvien ohella muitakin eloperäistä ainesta.

Nekrotrofiset patogeenisienet säilyvät talven yli kuolleessa kasviaineksessä, kuten edelliskesän lehdissä, viljansängessä ja oljissa. Keväällä säiden lämmettyä ne alkavat tuottaa kasvijätteissä suvullisia tai suvuttomia itiöitä, jotka leviävät ilmateitse ympäristöön. Sopivaan isäntäkasviin päätenyt itiö muodostaa iturihman, joka kasvaa kasvin ilmaraoista solukkoon. Taudinaiheuttaja kasvattaa rihmastoja soluväleissä ja alkaa tuottaa solumyrkkyjä. Kasvisolujen tuhoutuminen näkyy laajenevina kuoliolaikkuna, joissa sieni muodostaa suvuttomia kuromaitiöitä. Nämä itiöt leviävät ilmavirtausten tai sadepisaroiden tuottamien roiskeiden mukana nuoriin kasvinosiin ja lähiympäristön kasveihin, jopa kymmenien kilometrien päähän.

Varsinkin yksivuotisia kasveja vioittavat lajit voivat säilyä itiöinä siemenen pinnalla tai rihmastona siemenen sisällä. Siemenen itäessä taudin aiheuttaja alkaa tuottaa suvuttomia kuromaitiöitä, jotka levittävät taudin kehittyvään kasviin. Monet lajit pystyvät kasvamaan kehittyvän kasvin soluissa rihmastona. Siemenestä alkanut tartunta ilmenee tavallisesti kasvin alimmissa lehdistä. Kasvin yläosiin sieni leviää kuoliolaukuissa syntyneiden kuromaitiöiden avulla.

Valtaosa nekrotrofisista lajeista on erikoistunut kapeaan valikoimaan isäntäkasveja, mutta joukossa on myös moni-isäntäisiä lajeja. Niistä kasvintuotannossa taloudellisesti vahingollisimpia ovat viljakasveja vaurioittavat lajit. Niiden tuhoisuus on 2000-luvulla kasvanut suuresti, koska maanmuokkaustapoja on energian ja työmäärän säästämiseksi kevennetty. Kyntämättömän maan pinnalle jäävä sänki ja olkijäte ovat erityisen otollisia ravintolähteitä näiden patogeenien lisääntymiselle. Tuhoisimpia lajeja ovat enimmäkseen ohraa vioittava verkkolaikkusieni (*Pyrenophora teres*) ja vehnään erikoistunut ruskolaikkusieni (*Phaeosphaeria nodorum*, kuva 14). Muuttuneet viljelykäytännöt ovat johtaneet viljoilla aikaisemmin harvinaisten tautien, kuten pistelaikkusienen (*Pyrenophora tritici-repentis*) aiheuttaman pistelaikun,



KUVA 14. Laikkusienten aiheuttamia oireita. Vasemmalla verkkolaikkusieni (*Pyrenophora teres*), keskellä ruskolaikkusieni (*Phaeosphaeria nodorum*) ja oikealla Pistelaikkusieni (*Pyrenophora tritici-repentis*). (ASKO HANNUKKALA.)



KUVA 15. Omenarupi, jota aiheuttaa *Venturia inaequalis*. (ASKO HANNUKALA.)

räjähdysmäiseen yleistymiseen. Viljakasveilta näitä tauteja voidaan torjua kylvösiemenen PEITTAUKSELLE ja kasvinsuojeluinertuksin.

Yksi tavallisimmista kotipuutarhojen taudeista on omenarupi, jota aiheuttaa kotelosieni *Venturia inaequalis*. Lehtien kuoliolaikut ovat yksi taudin tuntomerkeistä. Eniten haittaa on kuitenkin rupimaisista, rumista halkeamista ja kasvaimista, joita syntyy kypsyvien omenoiden kuoreen taudinaiheuttajan ärsytyksestä (KUVA 15). Vaikka rupinen omena on luutaan-työntävän näköinen, se on täysin syömäkelpoinen.

7.2.3 HAAVALOISET JA ENTSYymiEN AVULLA KASVEIHIN TUNKEUTUVAT VALINNAISET LOISET

Useimmat sienitaudinaiheuttajat pystyvät tunkeutumaan kasveihin haavojen ja kolhujen kautta, esimerkkeinä harmaahome (*Botrytis cinerea*, KUVA 16) ja homepahkasieni (*Sclerotinia sclerotiorum*, KUVA 17). Ne ovat hyvin läheistä sukua toisilleen ja kuuluvat kotelosieniin. Varsikuoliota aiheuttava homepahkasieni (entinen nimi pahkahome) ei tuota suvuttomia itiöitä, ja harmaahomeen suvullista vaihetta ei tunneta.

Harmaahome on ensisijaisesti haavaloinen, kun taas homepahkasien rihmasto tuottaa kasvin soluseiniä liuottavia entsyymejä, jos se saa riittävästi alkuravintoa kuolleesta kasviaineksesta. Ravintolähteenä voivat olla



KUVA 16. Harmaahomeen (*Botrytis cinerea*) pilaamia kasveja. Vasemmalla basilika, keskellä porkkana ja oikealla rypsin litu. (ASKO HANNUKALA.)



KUVA 17. Vasemmalla homepakkasienen (*Sclerotinia sclerotiorum*) tuhoama rypsikasvusto ja oikealla homepakkasienen pahkoja rypsin varressa. (ASKO HANNUKALA.)

esimerkiksi kukkien varisseet terälehdet, jotka ovat tarttuneet sopivan isäntäkasvin lehtihankoihin ja varsien haarakohtiin.

Molemmat lajit säilyvät kasvulle ja lisääntymiselle epäsuotuisten kausien yli rihmastopahkoina, joiden läpimitta on muutamasta millimetristä jopa muutamaan senttimetriin. Sopivan isäntäkasvin läheisyydessä pahkat itävät

kosteissa oloissa ja kasvattavat rihmastoa, joka tunkeutuu kasveihin yleensä erilaisten kasvuhalkeamien tai mekaanisten vioitusten kautta. Harmaahome ja varsikuolio ovat erityisesti sateisten kesien tauteja, joita on miltei kaikilla pelto-, puutarha- ja koristekasveilla lukuun ottamatta heinäkasveja. Homepahkasieni ei tartuta varpu- tai puumaisia kasveja, joissa voi kuitenkin joskus esiintyä harmaahometta, esimerkiksi marjapensaasien kolhiutuneiden oksien lahottajana.

Sekä harmaahome että homepahkasieni pilaavat tuoreena varastoitua satotuotteita, esimerkiksi kaalia ja porkkanaa. Etenkin homepahkasieni on ongelmallinen, koska se kasvaa vielä kellarin lämpötilaakin viileämmässä, lähes 0 °C:n lämpötilassa. Homepahkasieni leviää rihmastona varastolaatikoissa erittäin nopeasti kasvusta toiseen pian sadonkorjuun jälkeen. Se hajottaa kasvien solukot niin täydellisesti, että esimerkiksi salaatinlehtien tilalla on lopulta vain homepahkasienen rihmastopakkoja. Harmaahome alkaa yleensä pilata varastoitavia satotuotteita vasta kevättalvella. Pilaantuminen etenee ensin melko hitaasti, joten jos ongelma huomataan ajoissa, osa sadosta voidaan pelastaa lajittelemalla.

Harmaahome on mansikanviljelyn pahimpia ongelmia. Harmaahomeitiöt tartuttavat mansikan jo kukintavaiheessa. Ruskehtavaa mätää voi näkyä kehittyvissä raakileissa, joissa muodostuu runsaasti harmaanruskeaa rihmastoa ja kuromaitiöitä. Ne tartuttavat kostealla säällä satovaiheessa olevia marjoja. Marjoihin voi myös tulla ummehtunut ”homeenmaku”, ennen kuin niissä näkyy pilaantumista. Harmaahomeen pilaamat marjat eivät sinänsä ole ihmiselle vaarallisia. Harmaahome lisääntyy nopeasti poimituissa marjoisakin, joten mansikka pitää säilöä mahdollisimman pian poiminnan jälkeen.

7.2.4. MYKOTOKSIINEJA TUOTTAVAT KASVIPATOGEENIT

Muutamat kasveja pahasti vioittavat patogeenit pystyvät sopivissa oloissa tuottamaan satotuotteisiin ihmisille ja kotieläimille haitallisia myrkyjä, MYKOTOKSIINEJA. Tällaisia lajeja ovat torajyväsieni (*Claviceps purpurea*, LUKU 3.2.2) ja punahomeet (*Fusarium*-lajit).

Claviceps purpurea tuottaa viljojen tähkissä rihmastopakkoja, torajyviä, jotka säilyvät maassa tai jyvien seassa (kylvösiemenessä) talven yli (KUVA 18). Pahkat aktivoituvat maassa vähän ennen viljakasvien kukintaa ja tuottavat koteloitiöitä nuppimaisissa, muutaman millimetrin korkuisissa alustapakkoissa. Osa viljojen kukinnan aikaan vapautuvista koteloitiöistä päätyy avoimna olevien kukintojen emiosaan, jossa ne itävät ja valtaavat kehittyvän siemenaiheen. Kasvien alkaessa tuleentua tartunnan saanut siemenaihe alkaa erilaistua torajyvän rihmastopakoksi. Torajyvät eivät sinänsä ole erityisen haitallisia kasveille, sillä niitä esiintyy harvakseltaan yksittäisissä



Kuva 18. Torajyväsiemen (*Claviceps purpurea*) aiheuttamia torajyviä rukiissa. (ASKO HANNUKALA.)

kasveissa. Osa torajyvien sisältämistä kymmenistä erilaisista alkaloidista on kuitenkin hyvin haitallisia ihmisten ja eläinten terveydelle.

Punahomelajit säilyvät tartunnan saaneissa siemenissä ja satojätteissä ja voivat heikentää merkittävästi siementen itävyyttä. Rihmasto tai itiöt tartuttavat alkukesällä kasvin tyviosan solukoita ja aiheuttavat kuoliolaikkuja. Kukinnan aikaan sairaisissa kasveissa tai satojätteissä muodostuvat kuromaitiöt tartuttavat kukinnon, jolloin kehittyvät siemenaiheet ja siementen kasvu hidastuu tai siemenaiheet surkastuvat. Tähtkässä yksittäin tai rykelminä sijaitsevat ruskettuneet tai surkastuneet jyvät ovat tyypillisiä punahomeen

aiheuttamia oireita. Sateinen loppukesä edistää punertavan tai oranssin rihmaston kasvua tähkissä, ja tästä punahomeet ovat myös saaneet nimensä. Pilaantuneisiin tähkiin voi muodostua monia myrkkyyjä, mutta tämä mekanismi tunnetaan huonosti. Joskus nimittäin hyvinkin paljon sienirihmaa sisältävät viljaerät voivat olla miltei myrkyttömiä.

7.2.5 KASVIEN JOHTOSOLUKOISSA ELÄVÄT PATOGEENIT

Kasvien johtosolukoissa elävät ja niitä vaurioittavat sienet pystyvät isäntäkasvin kuollessa useimmiten elämään ja säilymään myös hajottajina kasvijätteissä. *Verticillium*-lajien tauteja kutsutaan lakasteiksi ja punahomelajien aiheuttamia tauteja näivetteiksi.

Kasvin johtosolukkoa vioittavien taudinaiheuttajien aiheuttamat oireet näkyvät aluksi kasvien nuutumisenä lämpimissä oloissa ja virkoamisena sään viilentyessä, sillä lämpimässä nestejännityksen ylläpitämiseen välttämätöntä vettä ei pääse kulkeutumaan haihdutusta korvaavaa määrää puuosan vaurioituneiden putkilosolujen läpi. Kasveissa voi ilmetä myös ravinteiden saannin epätasapainoon liittyviä puutosoireita. Taudin edetessä kasvit lakastuvat vedenpuutteeseen (KUVA 19).



KUVA 19. *Verticillium*-sienen aiheuttamaa lakastetta auringonkukissa. (ASKO HANNUKALA.)

TIETOLAATIKKO 2. SIENITAUDEISTA KOITUVIEN HAITTOJEN VÄHENTÄMINEN – INTEGROITU KASVINSUOJELU

Sienitautien aiheuttamia tuhoja viljelykasveille pyritään nykyisin vähentämään monin erilaisin keinoin. Suomessa 31.12.2011 voimaan astunut kasvinsuojelulainelainsäädäntö velvoittaa käyttämään eri kasvinsuojelumenetelmiä taloudellisesti ja ympäristö huomioiden niin, että vähennetään ihmisten terveydelle ja ympäristölle aiheutuvia riskejä. Tätä kutsutaan integroiduksi kasvinsuojeluksi.

Sienitautien ennaltaehkäiseminen

Lainsäädännöllä, kansainvälisillä sopimuksilla ja niiden valvonnalla pyritään estämään uusien taudinaiheuttajien leviämistä Suomeen ja Suomessa taimien ja siementen mukana. Elintarviketurvallisuusvirasto (Evira) vastaa sekä Suomeen tuotavien että kotimaisten kasvien lisäysaineistojen terveydentilan valvonnasta.

Taudinkestäviä lajikkeita jalostamalla ja viljelemällä on vähennetty huomattavasti sienituhojen riskejä. Sienet tosin pystyvät usein murtamaan saatutun taudinkestävyuden, joten uusia lajikkeita tarvitaan jatkuvasti.

Viljelyteknisillä ratkaisuilla ja hyvällä hygienialla voidaan tehokkaasti heikentää sienitautien säilymis- ja lisääntymismahdollisuuksia. Monien sienitautien tuhoisuus riippuu ensisijaisesti kunkin kesän sääoloista, joihin ei pystytä vaikuttamaan. Sääoloja tarkkailemalla monien sienitautien riskiä pystytään kuitenkin ennustamaan, jolloin vältetään tarpeettomat torjuntatoimet.

Suorat torjuntatoimet

Tartuntalähteiden poistaminen vähentää tautien leviämismahdollisuuksia. Tämä tarkoittaa useimmiten sairastuneiden kasvien keräämistä ja hävittämistä niin, etteivät ne pysty tuottamaan tautia levittäviä itiöitä. Pienimuotoisessa viljelyssä toimenpide onnistuu helposti. Ammattiviljelyssä voidaan lähinnä huolehtia edellisen vuoden satojätteiden hävittämisestä niin, että taudinaiheuttajan säilyminen vaikeutuu.

Biologiset kasvinsuojeluaineet ovat enimmäkseen pieneliöitä, jotka loisivat tautisienissä tai estävät niiden kasvua tuottamallaan antibiooteilla. Suomessa on kehitetty useita kaupallisia biotorjuntavalmisteita. Niitä käytetään muun muassa juurikäävän estämiseen metsätaloudessa, viljakasvien siemenen peittaukseen ja erityisesti kasvihuonetuotannossa kasvualustassa pesivien sienitautien ehkäisemiseen.

Kemialliset kasvinsuojeluaineet ovat nopeasti epidemioina leviävien kasvitautien ainoa tehokas hallintakeino. Suomessa sienten torjuntavalmisteita, FUNGISIDEJA, käytetään eniten viljoja vioittavien sienitautien ja mansikkaa turmelevan harmaahomeen (*Botrytis cinerea*) torjuntaan. Fungisidien

käyttö Suomessa on tiukasti valvottua ja hyvin suunnitelmallista. Väärillä toimintamalleilla sienistä voi nopeasti kehittyä kasvinsuojeluaineita kestäviä tai sietäviä muotoja.

Nykyiset kasvitautilien torjunta-aineet on suunniteltu hyvin määrätietoisesti estämään jokin sienipatogeenin aineenvaihdunnalle elintärkeä biologinen reaktioketju, kuten soluhengitys tai solukalvoille välttämättömien lipidien rakentuminen. Uusien aineiden riskit ihmiselle, muille eliöille ja ympäristölle tutkitaan hyvin huolellisesti ennen käyttöönottoa. Elin-
tarvikkeiden mahdollisia jäämiä valvotaan tarkasti, ja on äärimmäisen harvinaista, että Suomessa tuotetuista elintarvikkeista löytyisi jälkiä kasvinsuojeluaineista. Kaikille sienille ja sienimäisille eliöille vahingollisia valikoimattomia valmisteita käytetään maailmanlaajuisesti vielä melko paljon, mutta teollistuneissa maissa niistä ollaan luopumassa. Ihmiselle ja ympäristölle vaaralliset rikki-, kupari- ja elohopeayhdisteet ja kaikki maan desinfiointiin tarkoitetut valmisteet on kielletty Euroopassa. Kehittyvissä maissa näitä valitettavasti vielä käytetään.

Johtosolukoita vaurioittavat kasvipatogeenit säilyvät maassa ja satojätteissä rihmastoon tai kuromaitiöihin muodostuvien paksuseinäisten KÄTKÖITIÖIDEN tai pienten rihmastopakkojen avulla. Sopivan isäntäkasvin juurieritteet herättävät lepoasteet jälleen toimintaan.

7.3 KASVITAUTIEN EPIDEMIOLOGIA

Risto Kasanen, Anna-Liisa Laine & Paula Wilson

Mutta taas minä näin unta:

seitsemän täyteläistä ja kaunista tähkäpäätä
kasvoi samassa oljessa.

Ja katso, niiden jälkeen kasvoi vielä seitsemän tähkäpäätä,
kuivunutta, ohutta ja itätuulen polttamaa.

Ja nämä ohuet tähkäpääät nielivät ne seitsemän kaunista tähkäpäätä.

Minä kerroin tämän tietäjille,

mutta ei kukaan kyennyt sanomaan minulle, mitä se merkitsee.

(Mooseksen kirja 41:22–24; KUVA 20)



Kuva 20. Mustaruoste (*Puccinia graminis*) kaurassa. (ASKO HANNUKALA.)

7.3.1 KASVITAUTIEPIDEMIA MAAILMANHISTORIAN MUOKKAJINA

Varhaisimmat kirjatut havainnot tuhoisasta kasvitautiepidemiasta – kellastuneesta viljasta, perättäisistä katovuosista ja niitä seuranneesta nälänhädästä – löytyvät Vanhasta testamentista. Nykytietämyksen valossa on helppo ymmärtää, ettei Mooseksen kirjassa kuvatussa faaraon painajaisunessa itätuuli polttanut viljaa eivätkä ”palaneet” tähkäpää omatoimisesti ryhtyneet nielemään satoa. Todennäköisempää on, että matalapaineiden aikaansaamat itätuulet toivat nykyisen Lähi-idän alueelle Vähän-Aasian vuoristoista kostea ilmaa ja sateita, jotka johtivat vehnän ruoste-epidemioiden voimistumiseen (Carefoot & Sprott 1969).

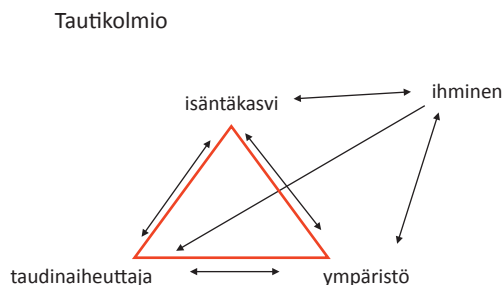
Selittämättömiä, pelottavia, nälänhätää ja kuolemaa aiheuttavia epidemioita pidettiin alkuperältään ylikuonnollisina. Torajyväsiemen (*Claviceps purpurea*) myrkyttämän rukiin käyttäminen ruoaksi aiheutti 800-luvulla Reinin laaksossa historiaan kirjatun epidemian, jota kutsuttiin polttavien tuntemusten takia Pyhän Antoniuksen tuleksi. Hallusinaatioita, tuskallisia kouristuksia, pakkoliikkeitä sekä sormien ja varpaiden kuoliota aiheuttanut pyhä tuli rankaisi uhriaan yllättäen, tekemättä eroa ranskalaisten talonpoikien tai lähes tuhat vuotta myöhemmin Pietari Suuren kasakka-armeijan välillä. Tätäkin pelottavaa tautia pidettiin jumalallisena satojen vuosien ajan, kunnes ranskalainen lääkäri Thuillier ymmärsi vuonna 1670 yhteyden torajyvän ja myrkytysoireiden välillä (Carefoot & Sprott 1969).

Huolet siitä, ettei ruokaa riitä kaikille kasvitautien aiheuttaman kadon vuoksi, eivät ole uusia. Kreikkalainen luonnontieteilijä Theofrastos (n. 371–287 eaa) ja roomalainen Plinius (23–79 jaa) tekivät pari tuhatta vuotta sitten havaintoja ruosteiden esiintymisen vaihtelusta ja erilaisten viljakasvien taudinkestävyydestä niitä vastaan. Tietäjät ja filosofit eivät kuitenkaan pystyneet selittämään tai ennustamaan satotappioiden voimakasta vaihtelua. Yhteiskuntien kehittyessä tämä johti varautumiseen eli viljan varastointiin. Kasvitautiepidemiat ovat siten vaikuttaneet voimakkaasti myös yhteiskunnalliseen kehitykseen. Vaikka nykyään tiedämmekin paljon isäntäkasvin, taudinaiheuttajan ja ympäristön vuorovaikutuksesta, epidemioiden ja niiden aiheuttamien tuhojen ennustaminen ja torjuminen on yhä vaikeaa.

7.3.2 MITÄ ON EPIDEMIOLOGIA?

Epidemiologia tutkii isäntäeliön, ympäristön ja taudinaiheuttajan vuorovaikutuksia (kuva 21). Ihmiset voivat joissakin tapauksissa toiminnallaan vaikuttaa näihin vuorovaikutussuhteisiin ja siten joko edesauttaa tai hidastaa epidemian kehitystä. Tärkein epidemiologian tutkimuskohde on taudin määrä ja sen kehittyminen isäntäpopulaatiossa. Termien *epidemiologia* ja *epidemia* käyttöön liittyy joitakin yleisiä väärinkäsityksiä. Tieteenalan nimi, epidemiologia, on johdettu kreikan kielen sanoista *epi* (pinnalla),

Kuva 21. Epidemiologia tutkii ja kuvaa isäntäkasvin, ympäristön ja taudinaiheuttajan vuorovaikutusta. Mikäli tarkastellaan myös ihmisen vuorovaikutusta, tautikolmiota kutsutaan usein tautipyramidiksi. (RISTO KASANEN.)



demio (ihminen) ja *logi* (oppi). Sananmukaisesti kasvitautien epidemiologiaa tulisi siis kutsua *epifytologiaksi* (*phyta* = kasvi), mutta epidemiologia on kuitenkin niin vakiintunut termi, ettei sen käytölle ole enää vaihtoehtoja. Sana ”epidemia” ei puolestaan ole adjektiivi, eikä se kuvaa taudin vakavuutta, leviämisenopeutta tai esiintymistajuutta. Aina kun taudinaiheuttajan määrä isäntäkasvipopulaatioissa lisääntyy, kyseessä on epidemia. Maailmanlaajuisia (tai laajaa) epidemiaa nimitetään *pandemiaksi*, paikallista epidemiaa taas *endemiaksi*.

Taudin määrää voidaan mitata sen esiintymisen tai vakavuuden perusteella. Yleensä nämä ilmoitetaan prosenttilukuina, esimerkiksi sairaiden kasvien tai kasvinosien, tai vaihtoehtoisesti oireiden esiintymispinta-alan suhteellisena osuutena tutkittavassa populaatioissa tai alueella. Epidemia ei kuitenkaan ole staattinen tila, vaan yleensä epidemia voimistuu ajan kuluessa, kunnes jokin tekijä, kuten isäntäkasvin saatavuus, kasvukauden loppu tai sadonkorjuu lopettaa sen. Yksittäiset havainnot tautitilanteesta eivät siten kerro paljoakaan tilanteesta tulevaisuudessa.

7.3.3 EPIDEMIOIDEN MALLINTAMINEN

Epidemioiden mallinnuksen tavoitteena on tiivistää ja yksinkertaistaa epidemian kulku. Matemaattinen malli mahdollistaa epidemiaan vaikuttavien tekijöiden muuttamisen numeeriseen muotoon, jolloin niiden keskinäinen vertaileminen, taudin kulun ennustaminen torjunnan ajoittamiseksi oikein sekä eri torjuntastrategioiden vaikutusten arvioiminen helpottuvat. Varhaisimmat kasvitautitutkimukset keskittyivät mittaamaan taudin määrää kasvipopulaatioissa yhtenä mielivaltaisena ajankohtana. Tutkijoiden huomion kohteena ei ollut, kuinka epidemia oli kehittynyt tähän pisteeseen tai kuinka se on mahdollisesti levinnyt mittauksen jälkeen. Kvantitatiivisen eli matemaattisen epidemiologian kehitykseen ja muotoutumiseen on vaikuttanut oleellisesti James Edward van der Plankin (1908–1997) vuonna 1963 ilmestynyt teos *Plant diseases: Epidemiology and control*. Hän kehitti matemaattisia yhtälöitä kuvaamaan epidemian kehittymiseen vaikuttavien tekijöiden suoraa vaikutusta taudin määrään.

Epidemian kehitystä kuvaava yksinkertainen malli rakentuu vioittuneen tai sairastuneen kasvimateriaalin, kuten varsien, lehtien tai juurien, määrästä tai infektoituneiden kasvien määrästä suhteessa aikaan. Koska taudinaiheuttajan määrä lisääntyy epidemian edetessä, taudin leviäminen yleensä nopeutuu, kunnes suurin osa taudille alttiista isäntäkasveista on saanut taudin. Tartuntojen (infektioiden) määrä ei välttämättä vähene, koska osa infektoista on autoinfektioita eli taudinaiheuttaja tartuttaa uudelleen jo tartunnan

saaneen kasvin. Tässä vaiheessa taudin määrän lisääntyminen hidastuu. Siten epidemia ei ole lineaarinen, vaan siinä voidaan nähdä useita eri vaiheita.

Taudinkehityskäyrä (*disease progress curve*) kuvaa epidemiaa ajan funktiona. Käyrästä käy hyvin ilmi, kuinka epidemia-termin käyttö vain vakavien tuhojen yhteydessä on harhaanjohtavaa. Vaikka epidemian alkuvaiheessa taudin määrä on vähäinen, kyseessä on silti sama epidemia, joka sitten loppuvaiheissaan voi olla laajalle levinnyt ja tuhoisa.

Van der Plank jakoi kasvitaudit kahteen ryhmään ja kehitti molemmille omat taudinkehityskäyriä kuvaavat matemaattiset yhtälöt. Ensimmäiseksi ryhmäksi hän määrittä taudit, jotka tuottavat kasvukauden aikana useita patogeenisukupolvia ja leviävät nopeasti (polysykliset taudit). Näiden tautien lisääntymistä van der Plank vertasi pankkimaaailmassa käytettyyn korkoa korolle -laskentaan. Taudinkehityskäyrä voidaan tyypillisesti esittää logistisilla malleilla, jotka kuvaavat sigmoidaalista (S-kirjaimen muotoista) käyrää. Epidemian leviäminen on alussa eksponentiaalisen nopeaa mutta hidastuu lopulta, kunnes maksimitaso on saavutettu. Logistinen malli on muotoa:

$$Y = \kappa / (1 + \exp(-\beta(t - \delta))),$$

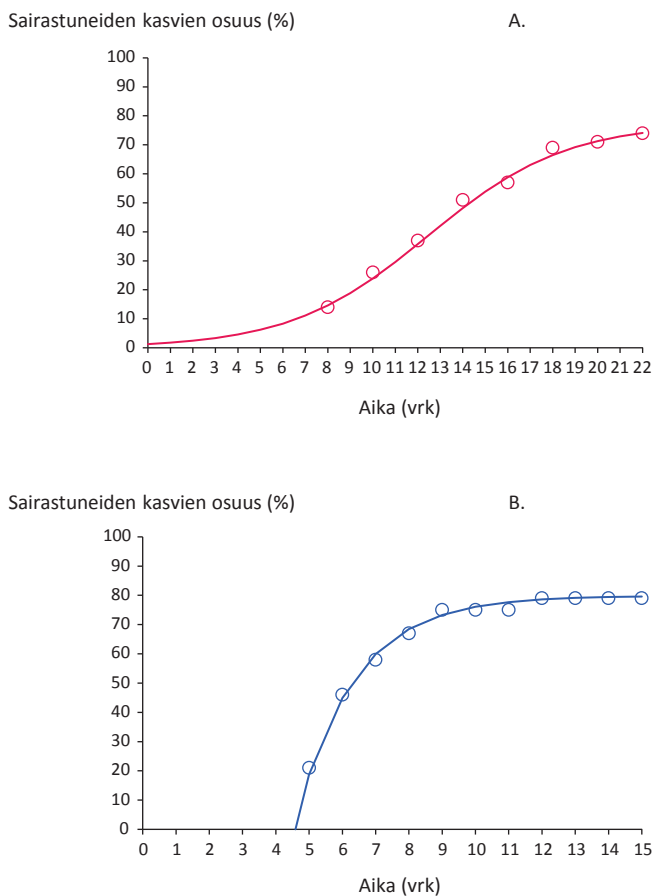
missä t on aika ja Y on sairastuneiden yksilöiden määrä. Parametri κ on käyrän ylempi asymptootti, eli κ kertoo sairastuneiden kasviyksilöiden lopullisen määrän. \exp on eksponenttifunktio, jonka kantaluku on Neperin luku e . Parametri β on käyrän kulmakerroin, eli β kertoo taudin kehityksen kasvunopeuden. Parametri δ on taudin hidastumisen piste eli ajankohta, jolloin taudin kasvunopeus kääntyy laskuun (KUVA 22A).

Toiseen van der Plankin määrittämään ryhmään kuuluivat taudit, jotka tuottavat vain yhden patogeenisukupolven kasvukauden aikana (monosykliset taudit). Näiden tautien kehittymistä voidaan verrata yksinkertaiseen koronlaskuun. Taudinkehityskäyrää kuvaa nopeasti ja monotonisesti maksimiin nouseva monomolekulaarinen malli (KUVA 22B):

$$Y = \kappa(1 - \exp(-\beta(t - \delta))).$$

Yhtälössä parametri κ on käyrän ylempi asymptootti. Parametri β on kulmakerroin, ja δ kertoo, millä ajan t arvolla käyrä leikkaa x -akselin.

Taudinkehityskäyrien muodosta ei kuitenkaan voi päätellä taudinaiheuttajien leviämistapoja, vaikka näin on toisinaan tehty. Useat polysykliset taudit ovat kyllä ilmaväntäisiä, mutta myös monet maalevintäiset taudit, kuten taimipoltteet, voivat levitä erittäin nopeasti kasvukauden aikana ja tuottaa sigmoidaalisen taudinkehityskäyrän.



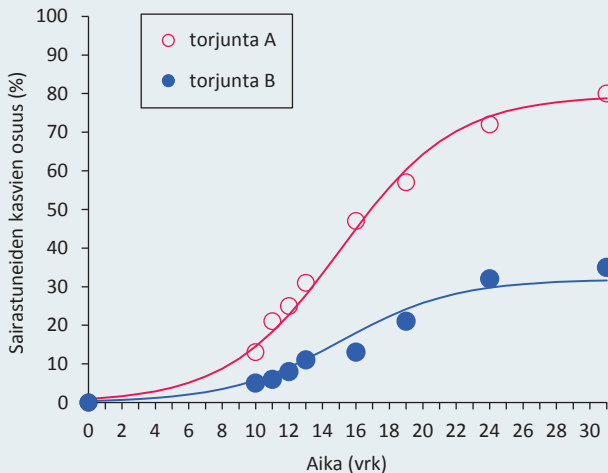
KUVA 22. A. Polysykliset taudit. B. Monosykliset taudit. (PAULA WILSON.)

Taudinkehityskäyriä käytetään apuna tutkittaessa esimerkiksi eri torjuntamenetelmien vaikutusta epidemian kulkuun. Vertailun helpottamiseksi taudinkehityskäyrät voidaan muuttaa lineaariseen muotoon logaritmuunnoksella, jolloin saadun suoran kulmakerroin on infektioste eli uusien tartuntojen määrä aikayksikköä kohti. Toinen usein käytetty menetelmä on taudinkehityskäyrien alle jäävien pinta-alojen (AUDPC, *area under disease progress curve*) vertailu käyttämällä perinteisiä tilastomenetelmiä, kuten varianssianalyysiä. Näitä menetelmiä on kritisoitu liian yksinkertaistavasta epidemioiden esitystavasta. Esimerkiksi tieto ajankohdasta, jolloin epidemian leviäminen alkaa hidastua tai se saavuttaa maksimitasonsa, katoaa. Tämän vuoksi nykyään suositaankin taudinkehityskäyrien epälineaarisuuden säilyttäviä vertailumenetelmiä, kuten epidemiologi Chris Gilliganin (1990) kehittämä rinnakkaisten käyrien analyysi (*parallel curve analysis*, TIETOLAATIKKO 3).

TIETOLAATIKKO 3. RINNAKKAISTEN KÄYRIEN ANALYYSI

Rinnakkaisten käyrien analyysin avulla taudinkehityskäyriä voidaan tarkastella niiden alkuperäisessä epälinearisessa muodossa sen sijaan, että käyrät pelkistettäisiin matemaattisesti yksinkertaisempaan ja siten vähemmän informatiiviseen muotoon (Gilligan 1990). Menetelmää käytetään esimerkiksi vertailtaessa eri torjuntamenetelmien vaikutusta epidemian eri vaiheisiin. Tällöin on mahdollista selvittää, vaikuttaako torjuntamenetelmä hidastamalla epidemian kehittymisnopeutta vai vähentämällä taudin lopullista määrää isäntäkasvipopulaatiossa.

Analyysi toteutetaan sovittamalla empiiriseen havaintoaineistoon esimerkiksi logistinen malli, $Y = \kappa / (1 + \exp(-\beta(t - \delta)))$, niin kutsuttuun pienimmän neliösumman menetelmään perustuvalla epälinearisella regressiolla.



Tämä menetelmä minimoi kunkin havaintopisteen etäisyyden mallia kuvaavasta käyrästä. Kullekin torjuntamenetelmälle sovitetaan oma käyrä. Käyriä kuvaavat parametrit (κ , β , δ) saavat erilaisia numeerisia arvoja eri käsittelyjen mukaan. Tämän jälkeen tarkastellaan tilastollisen F -testin avulla, mitkä käyriä kuvaavat parametrit mahdollisesti eroavat merkitsevästi toisistaan. Koska käyrää kuvaavilla parametreilla on biologinen merkitys, on F -testin tuloksilla biologinen tulkinta. F -testi voi osoittaa esimerkiksi parametrin κ eroavan torjuntamenetelmien välillä. Tällöin voidaan todeta, että torjuntamenetelmät vaikuttavat eri tavalla sairastuneiden kasviyksilöiden lopulliseen määrään (jota siis parametri κ kuvaa) mutta niiden vaikutus taudin kehitysnopeuteen (parametri β) ja edelleen taudin hidastumiseen (parametri δ) on samanlainen.

Taudinkehityskäyrän ohella tärkeä epidemiologinen käsite on tartuntaketju, jonka avulla voidaan havainnollistaa taudin etenemistä kasviyksilöstä toiseen. Sienitaudinaiheuttajilla levintää seuraa infektio eli tartunta. Tätä seuraavaa vaihetta, jossa näkyviä oireita ei vielä ilmene, nimitetään inkubaatiovaiheeksi. Näkyvän oireen ilmestyttyä alkaa latenttivaihe, joka jatkuu, kunnes itiöinti ja samalla infektiovaihe alkavat. Viimein sairas kasvinosa kuolee ja infektioketju toistuu muualla. On tärkeää ymmärtää, että infektioketjuja syntyy polysyklisen (korkoa korolle) taudin kehityksen aikana eksponentiaalisesti. Tämä johtuu siitä, että itiöinti on runsasta ja uusia tartuntoja syntyy tehokkaasti, varsinkin mikäli taudinalttiin isäntäkasvin kasvusto on tiheä. Sekä ruostesienet että lehti- ja versotaudit ovat usein polysyklisiä. Tartuntaketjun mittaaminen ja mallintaminen on huomattavasti helpompaa ilmaveintäisille taudeille, sillä itiöintiä ja oireiden kehittymistä voidaan seurata paljaalla silmällä. Myös maaveintäisillä taudeilla tartuntaketju koostuu samoista vaiheista, vaikka niitä ei voida havainnoida suoraan. Tartuntaketjun kuvaus onkin pelkistetty taudinaiheuttajan **TARTUKKEEN** aiheuttamaan isäntäkasvin ensisijaiseen eli primääri-infektioon ja sitä seuraaviin toissijaisiin eli sekundääri-infektioihin, jotka leviävät joko saman kasviyksilön osien välillä tai kasviyksilöstä toiseen. Tartuke varastoituu helposti maahan, sillä useimmat maaveintäiset taudinaiheuttajat pystyvät saprotrofiseen toimintaan eli käyttämään kuollutta orgaanista ainesta ravintonaan, jos isäntäkasveja ei ole saatavilla.

Edellä esitetyt van der Plankin taudinkehityskäyriä kuvaavat mallit kuuluvat empiiristen eli tilastollisten mallien ryhmään. Taudinkehityskäyriä voidaan esittää myös muilla empiirisillä malleilla, jotka sisältävät useampia käyrän muotoa kuvaavia parametrejä (Cambell & Madden 1990). Empiirisille malleille on tyypillistä, että ne sovitetaan havaintoaineistoon tilastollisin keinoin esimerkiksi pienimmän neliösumman menetelmää käyttäen. Empiiriset mallit tiivistävät epidemian kulun numeeriseen muotoon, mutta ne eivät sisällä tietoa epidemian kehitykseen vaikuttavista tekijöistä.

Analyttiset eli mekanistiset epidemiologiset mallit sen sijaan kuvaavat varsin tarkasti epidemian kehitykseen vaikuttavia biologisia tekijöitä, kuten isäntäkasvin kasvunopeutta, patogeenin isäntäkasvista riippumatonta kuolemiss nopeutta, tartukkeen määrää, latenttivaiheen kestoa ja patogeenin aiheuttaman oireen (lehtilaikku, tyvilaho) kasvamisnopeutta. Näiden tekijöiden muutos ajan suhteen esitetään yksinkertaisin matemaattisin yhtälöin. Usein isäntäkasvipopulaatio jaetaan eri luokkiin: *S* (taudinalttiit, terveet yksilöt, *susceptible*), *E* (tartunnan saaneet muttei vielä tartuntakykyiset yksilöt, *exposed*), *I* (tartuntakykyiset yksilöt, *infectious*) ja *R* (toipuneet tai kuolleet yksilöt, *removed*). Epidemian kulku isäntäkasvipopulaatioissa (isäntäkasvin siirtyminen luokasta toiseen, $S \rightarrow E \rightarrow I \rightarrow R$) esitetään niin kutsuttuina

linkitettyinä differentiaaliyhtälöinä. Analyttisillä malleilla on yksiselitteinen matemaattinen ratkaisu, eli epidemian kulkuun vaikuttavia tekijöitä voidaan tarkastella yksiselitteisesti. Analyttisten mallien käyttökohde on lähinnä epidemiologisten teorioiden kehittämisessä.

Kolmas epidemiologisten mallien ryhmä on simulaatiomallit. Nämä mallit jäljittelevät mahdollisimman tarkasti epidemiaan vaikuttavia tekijöitä, kuten ympäristötekijöitä (lämpötila, ilmankosteus, tuuli), isäntäkasvin fysiologiaa, patogeenin tartuntamekanismia ja erilaisia torjuntamenetelmiä. Simulaatiomallit sisältävät useita monimutkaisia yhtälöitä, joihin ei löydy yksiselitteistä matemaattista ratkaisua. Eri tekijöiden vaikutusta epidemian kulkuun tutkitaankin numeerisesti erilaisten tietokoneohjelmien avulla. Simulaatiomallien parametrien arvot tulisi johtaa aidosta havaintoaineistosta. Erilaiset tauti- ja satoennusteet ovat tyypillisiä simulaatiomalleja, joiden avulla ennustetaan esimerkiksi lajikkeen, viljelyajankohdan, kastelun tai torjunnan ajoituksen vaikutuksia taudin ja sadon määrään.

Taudin ajallista kehitystä tiivistävien taudinkehityskäyrien lisäksi epidemian etenemistä ja edetyn matkan mittaa kuvataan taudin leviämisen tai gradienttikäyrillä (*dispersal/disease gradient curve*). Gradienttikäyriä käytetään lähinnä ilmaveintäisille taudeille. Taudin ankaruus on yleensä voimakkain lähellä tartuketta ja vähenee tyypillisesti eksponentiaalisen jyrkästi etäisyyden kasvaessa. Ilmaveintäinen tauti pystyy aiheuttamaan nopeasti kehittyvän, laajalle leviävän epidemian, sillä itiöiden leviäminen tuulen ja sateen mukana ei vaadi patogeeniltä energiaa. Maaveintäisten kasvitautien leviäminen on huomattavasti rajoittuneempaa, sillä maaveintäinen sienitaudinaiheuttaja joutuu maassa rihmaa kasvattaessaan uhraamaan resursseja infektoinnista kasvuun kohti uusia isäntäkasveja.

Patovyöhykkeen avulla voidaan määrittää isäntäkasvin maanalaisia osia ympäröivä tilavuus, jossa sijaitessaan taudinaiheuttajan on mahdollista tartuttaa isäntäkasvi. Vyöhykkeen koko voi vaihdella taudinaiheuttajan mukaan muutamasta millimetristä useisiin kymmeneen sentteihin. Patovyöhykettä kuvataan matemaattisella mallilla, joka toimii perustana rakennettaessa laajempaa, koko viljelyalaa käsittävää mallia. Laajemman mallin avulla voidaan esimerkiksi ennustaa taudin leviämistä tai torjunnan tehoa pellolla. Malli voi tällöin korvata laaja-alaiset ja usein työläät ja kalliit kenttäkokeet. Patovyöhykettä voidaan käyttää hyväksi myös annettaessa suosituksia istutustiheydestä esimerkiksi kasvihuoneiden ja taimitarhojen taimistoissa, joissa istutustiheys on suuri ja taudin leviämisen riski huomattava.

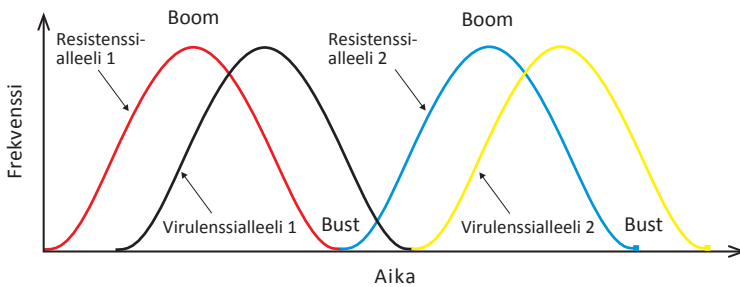
7.3.4 EPIDEMIAIT JA EVOLUUTIO

Evolutiivinen ja epidemiologinen dynamiikka ovat toisistaan erottamattomia, sillä taudinaiheuttajat esiintyvät vain siellä, mistä löytyy niille alttiita isäntiä. Luonnossa taudinaiheuttajat ja niiden isännät käyvät evolutiivista kilpajuoksua (ks. punaisen kuningattaren hypoteesi, *red queen dynamics*, TIETOLAATIKKO 4) isäntien kehittäessä uusia vastustusstrategioita tauteja vastaan ja taudinaiheuttajien sopeutuessa näihin uusin puolustusmekanismeihin. Maataloudessa tämä kilpailujuoksu on siirtynyt taudinaiheuttajien ja ihmisten välille, ja tauteja torjutaan jalostamalla vastuskykyisiä lajikkeita ja turvautumalla torjunta-aineisiin. Taudinaiheuttajien kyky sopeutua näihin torjuntatoimenpiteisiin on kuitenkin osoittautunut huomattavaksi. Tätä kilpajuoksua kuvaa niin kutsuttu *boom-and-bust*-dynamiikka, jossa uuden vastuskykyisen lajikkeen käyttöönotto romahduttaa tautimäärät, mutta taudinaiheuttajan sopeuduttua tähän seuraa jälleen nopea ja tuhoisa epidemia. Vastaavanlaisen ilmiön aiheutti esimerkiksi viljan ruostesieni Yhdysvalloissa 1900-luvun alkupuoliskolla (KUVA 23). Taudinaiheuttajat voivat myös sopeutua niitä vastaan käytettyihin torjunta-aineisiin, ja tällöin torjunta-aineita täytyy käyttää yhä suurempia määriä ja riittävän sadon turvaamiseksi on kehiteltävä jatkuvasti uusia kemikaaleja.

TIETOLAATIKKO 4. YHTEISEVOLUUTIO JA PUNAISEN KUNINGATTAREN HYPOTEESI

Taudinaiheuttajat heikentävät isäntiensä kelpoisuutta ja lisäävät valintapainetta, joka suosii isäntien vastustuskyvyn kehittymistä. Isäntien vastustuskyky puolestaan aiheuttaa taudinaiheuttajiin kohdistuvaa valintaa, sillä ne voivat toimia vain niille alttiilla isännillä. Näiden vastakkaisten valintapaineiden katsotaan johtavan yhteisevoluutioon, jossa yhden lajin muutos aiheuttaa evolutiivista muutosta toisessa lajissa. Kehityksen taustalla ovat genotyyppien frekvenssit, jotka muuttuvat ajan myötä. Yhteisevoluution edellytyksenä on, että taudinaiheuttajan ja sen isännän kelpoisuuden tulee olla tiiviisti linkittyneinä toisiinsa (haitta isännälle ja hyöty taudinaiheuttajalle). Lisäksi taudinaiheutuskyvyssä ja vastustuskyvyssä tulee olla vaihtelua populaatiotasolla sekä ominaisuuksien tulee olla geneettisesti määrättyviä ja periytyä seuraavalle sukupolvelle. Nämä kehitysteoriat kiteytyvät Punaisen kuningattaren periaatteessa: Lewis Carrollin kirjassa *Liisan seikkailut peilimaassa* Punainen kuningatar toteaa, että Peilimaassa on juostava kaikin voimin edes pysyäkseen paikallaan. Myös taudinaiheuttajien ja isäntien on jatkuvasti kehityttävä säilyttääkseen jo saavutetun asemansa.

Yleisesti tautipopulaatioilla on suuri evolutiivinen potentiaali, eli siihen kuuluvien yksilöiden perimässä on vaihtelua, jonka avulla ne voivat sopeutua muutoksiin ympäristössään. Evolutiivisesti tehokkaimpia ovat



KUVA 23. *Boom-and-bust*-dynamiikka eli vastustuskyvyn löytäminen, käyttöönotto ja romahdus. Dynamiikka pätee esimerkiksi kun taudintorjunnassa otetaan käyttöön uusi vastustuskykyinen lajike, jonka vastustuskyvyn takaa yksi resistenssigeeni. Dynamiikka alkaa *boom*-vaiheesta, jolloin uuden lajikkeen kylvöala kasvaa. Sitä seuraa *bust*-vaihe, jolloin taudinaiheuttajan mutaatio taudinaiheutuskyvyttömästä muodosta taudinaiheutuskykyiseen muotoon johtaa epidemiaan. Tämän seurauksena aikaisemmin vastustuskykyinen lajike poistuu käytöstä. (ANNA-LIISA LAINE.)

TIETOLAATIKKO 5. ILMA- JA MAALEVINTÄISET TAUDINAIHEUTTAJAT

Sienten itiöt ovat mikroskooppisen pieniä, ja ilmavirtaukset kuljettavat niitä helposti. Useat kasvien taudinaiheuttajat ovatkin jossain elinkiertonsa vaiheessa ilmalevintäisiä. Käsitteellä ilmalevintäinen (*airborne*) tarkoitetaan niitä sieniä, joille ilmateitse leviäminen on ainoa mahdollisuus levitä isäntäkasvista toiseen. Havaittavan tuulen lisäksi esimerkiksi lämpimän ilman kohoaminen voi aiheuttaa riittävästi ilmavirtauksia itiöiden leviämiseen. Itiöiden suhteellinen osuus pienenee, kun etäisyys itiölähteestä kasvaa, joten myös tartuntoja on eniten itiöemien läheisyydessä.

Maalevintäiset taudinaiheuttajat

Maalevintäiset taudinaiheuttajat (*soilborne pathogens*) leviävät pääasiassa maaperän kautta. Maataloudessa nämä taudinaiheuttajat ovat pelättyjä ongelmia, koska niiden epidemiat ovat pitkäaikaisia ja pahimmillaan pellossa ei pystytä kasvattamaan altista viljelykasvia vuosikymmeniin. Maalevintäisten taudinaiheuttajien tuhoaminen on vaikeaa: vaikka taudinaiheuttajaa vastaan olisikin käytössä tehokas torjunta-aine, maa suojaa patogeenin rihmastoa ja itiöitä. Lisäksi tällaiset torjunta-aineet ovat riski muille ympäristön eliöille.

taudinaiheuttajat, jotka pystyvät lisääntymään sekä suvullisesti että suvuttomasti. Nopean sopeutumisen takaavat suuri populaation koko, nopea mutaatiotaajuus ja kyky suvulliseen lisääntymiseen. Nämä yhdistettynä lyhyeen sukupolviaikaan ja suvuttomaan lisääntymiseen takaavat sen, että uudet sopeutumapääsevät leviämään nopeasti ja laajalle voimakkaiden valintapaineiden vallitessa. Yksi tehokas tapa hidastaa epidemian etenemistä ja välttää *boom-and-bust*-dynamiikalle tyypilliseltä erittäin voimakkaasti suuntaavalta valintapaineelta on viljellä samanaikaisesti lajikkeita, joiden vastustuskyvyt eroavat toisistaan.

SUOSITTELEMME

Perusteellinen kuvaus kasvitautien biologiasta: Agrios, G. N. (2005). *Plant Pathology*. 5. painos. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 922 s.

Epidemiologista ymmärrystä syventävä yleisteos: Cambell, C. L. & L. V. Madden (1990). *Introduction to Plant Disease Epidemiology*. New York: John Wiley & Sons. 532 s.

Lisätietoa ihmistä vaivaavista sienitaudeista: de Hoog, G. S., J. Guarro, J. Gené & M. J. Figueras (2000). *Atlas of Clinical Fungi*. 2. laitos. Utrecht: Centraalbureau voor Schimmelcultures. 1126 s.

Kasvien sienitautien suomenkieliset nimet ja nimeämisperusteet löytyvät julkaisusta: Kasvinsuojeluseuran sanastojaosto (2011). Kasvien sieni- ja bakteeritautien nimistö – uudet tai uusitut nimisuositukset. *Kasvinsuojelu-lehti* 1. 16 s.

Erityisesti suomalaisista kasvitaudeista kertova napakka tietopaketti: Valkonen, J., K. Bremer & E. Tapio (2005). *Kasvi sairastaa – oppi kasvitaudeista*. 3. painos. Helsinki: Yliopistopaino. 179 s.



8. HAJOTTAJASIENET

Sienet ovat kaikista eliöistä erikoistuneimpia ja tehokkaimpia seluloosan ja ligniinin hajottajia. Maapallon fossiiliset polttoaineet syntyivätkin kivihiihikauden aikana siksi, että tehokkaita ligniininhajottajia ei vielä ollut kehittynyt. Myös soiden turpeenmuodostus perustuu siihen, että tehokkaat kasviaineksen hajotussienet eivät kykene toimimaan hapettomissa oloissa. Ilman sienia kuollutta puuainesta ja kariketta syntyisi siis jatkuvasti enemmän kuin sitä hajoaa, jolloin aineiden kierto hidastuisi huomattavasti. Kaikki sienet kykenevät yksinkertaisten molekyylien hajottamiseen, mutta puun- ja karikkeenlahotukseen pystyvät sienet voivat hajottaa tehokkaasti myös erittäin vaikeasti katkottavia kasvipolymeerejä, kuten ligniiniä.

8.1 PUUNLAHOTTAJAT

Taina Lundell & Miia Mäkelä

Uusimman teorian mukaan puuainesta lahottaviin kantasieniin on syntynyt ensin valkolahotuskyky ja vasta myöhemmin ruskolahotuskyky (LUVUT 8.1.3.1 JA 8.1.3.2) (Floudas ym. 2012). Lähinnä kemialliseen puuaineksen polysakkaridien hajotukseen kykenevät ruskolahottajasienet ovat kehittyneet, kun jotkut esivalkolahottajat ovat menettäneet peroksidaaseja koodaavia geenejään (TIETOLAATIKKO 1). Jotkut peroksidaasinsa menettäneet sienet ovat etsineet myös muita elintapoja, kuten symbioosin kasvien juuristojen kanssa. Näistä sienistä ovat kehittyneet esimerkiksi puiden pintasienijuuret ja talvikkisienijuuret.

Useampaan otteeseen tapahtunutta lahotusgeenien katoamista tukee se, että ruskolahoa aiheuttavat taksonomisesti toisistaan hyvinkin kaukaiset sienilajit; useat ruskolahottajat ovat lähisukulaisia Polyporales-lahkon valkolahottajille, kun taas monet tuhoisimmista ruskolahottajista, kuten *Boletales*-lahkoon luokitellut kellarikesikkä ja lattiasieni, ovat lähisukulaisia pintasienijuurisieniin kuuluville tateille (LUKU 8.1.3.2). On ilmeistä, että puiden lahottajat ja sienijuurisienet voivat muuttaa elintapojaan hyvinkin liukuvasti.

Valkolahottajasieni on jo hajottanut kuvan alaosassa näkyvän puuaineksen ligniiniä jättäen jäljelle lähinnä vaaleita selluloosakuituja. (KARI STEFFEN.)

TIETOLAATIKKO 1. FOSSIILISTEN POLTTOAINEIDEN SYNTY MAAPALLOLLA

Maapallolla kivihiihikauden aikana 360–300 miljoonaa vuotta sitten maankuoreen hautautuivat valtavat orgaanisen hiilen varastot eli nykyiset fossiiliset hiili-, öljy- ja kaasuesiintymät. Hiili ja öljy ovat pääosin peräisin kasvien ligniinistä. Nykytutkimuksen mukaan maapallon kivihiihi- ja öljyesiintymät syntyivät, koska sienille ei ollut vielä tällöin kehittynyt tehokasta lahotuskykyä, jolla ne olisivat voineet hajottaa kivihiihikaudella runsaina esiintyneiden korte- ja liekopuumetsien puuaineksen ligniinin. Puumainen solukko kehittyi siemenettömiin kasveihin devonikaudella noin 360–400 miljoonaa vuotta sitten. Puutumisen ja kasvisolujen seinämien paksuuntuminen mahdollistivat kivihiihikaudella suurten kortekasvien ja sanikkaisten kasvun ja pystyssä pysymisen. Lahottajasienten kyky pilkkoa lujaa ja tiivistä puusolukkoa vaati kuitenkin kehittyäkseen kymmeniä miljoonia vuosia. Kotelota kantasienet erosivat kehityslinjoina toisistaan noin 500 miljoonaa vuotta sitten, ja Agaricomycotina-alakaari eriytyi noin 430 miljoonaa vuotta sitten (Floudas ym. 2012). Ligniiniä hapettavien peroksidaasien geenien ilmestyminen varhaisiin lakkisieniin tapahtui tämän jälkeen. Sienten ligniininhajotuskyvyn kehittyminen kuitenkin ajoittuu juuri hiihpatjojen kaventumiseen maapallolla kivihiihikauden lopussa ja permikauden alkaessa, noin 290 miljoonaa vuotta sitten.

8.1.1 PUUTA LAHOTTAVIEN SIENTEN MONIMUOTOISUUS

Tehokkaimmat lahottajasienet ovat kantasieniä, mutta eniten lahottajasienilajeja löytyy kotelosienistä. Puuta lahottavista kantasienilajeista enemmistö luokitellaan nykyisin Agaricomycotina-alakaareen, Agaricomycetes-luokkaan (LITETAULUKKO). Lahottavia kotelosieniä on monissa kaaren luokissa, mutta tutuimmat löytyvät Leotiomycetes- ja Sordariomycetes-luokista.

Puun lahottamiseen kykeneviä sienilajeja tunnetaan tuhansia. Suomesta on tunnistettu pelkästään KÄÄPIÄ noin 230 lajia (KUVA 1) (Niemelä 2005). Puuhun vaatimattomampia itiöemiä muodostavia ORVAKOITA (KUVA 2) on löydetty Suomesta yli 400 lajia, joista useat ovat harvinaisia tai uhanalaisia sienilajeja (Kotiranta ym. 2009). Myös useita uusia, orvakkamaisia lahottajasienilajeja on hiljattain löydetty ja uudelleenluokiteltu (Miettinen 2011). Uhanalaisia ja harvinaistuneita kääpiä ja orvakoita onkin käytetty indikaattorilajeina kuvaamaan metsiemme eliöstön monimuotoisuutta ja luonnonmukaisuutta.



KUVA 1. Kantokäävän (*Fomitopsis pinicola*) itiöemä koivun rungossa. (MIIA MÄKELÄ.)



Kuva 2. Orvakan itiöemä kaatuneella kuusen rungolla. (MIIA MÄKELÄ.)

8.1.2 LAHOTTAJASIENTEN EKOLOGIAA

Valtaosa puunlahottajista on kuollutta puuainesta pilkkovia hajottajia, jotka eivät valloita terveitä puita. Vain VALKO- tai RUSKOLAHOA aiheuttavat kantasienet kykenevät tehokkaasti pilkkomaan ja hyödyntämään puuaineksen valtapolymeerejä eli selluloosaa, HEMISELLULOOSAA ja ligniiniä (Eriksson ym. 1990). Jotkin lahottajasienet, kuten männynjuurikäpää (*Heterobasidion annosum*), kantokääpä (*Fomitopsis pinicola*, Kuva 1) ja pohjanmesisieni (*Armillaria borealis*), voivat olla aggressiivisia. Nämä sienilajit saattavat myös tappa heikentyneitä tai vahingoittuneita puita. Jotkut puunlahottajista ovat erikoistuneet tuoreiden hakkuupintojen ja kantojen asuttamiseen. Näistä esimerkkilajeina voi mainita juurikäävät (*Heterobasidion*-suku), pohjanmesisienen, koivunkantosienen (*Kuehneromyces mutabilis*) ja harmaaorvakan (*Phlebiopsis gigantea*) (Sun 2011).

Lahottajasienet kasvavat rihmastona kaatuneisiin puihin tai puiden juuristosta runkoihin tai leviävät itiöinä puiden kuoren ja kaarnan vioittumiin (Rayner & Boddy 1988). Erillisissä lahonneissa rungoissa tai kannoissa olevat itiöemät ja rihmastot voivat olla samaa alkuperää ja useiden tuhansien vuosien ikäisiä (TIETOLAATIKKO 2). Lahottajasienten itiöt voivat olla suvullisia tai suvuttomia, ja ne leviävät pääosin ilman välityksellä. Puunlahottajista

sinistäjät ja monet valkolahottajat siirtyvät uusiin runkoihin yleisesti kaarna-kuoriaisten kuljettamina itiöinä (Schigel 2009).

Lahoavassa puunrungossa ja etenkin kaatuneissa puissa on tyypillisesti useita sienilajeja. Kun yksi laji aloittaa hajotuksen, toinen jatkaa sitä. Tällöin myöhäisempi laji saa kasvuetua esihajotuksesta ja valtaa lopulta hajoavan puuaineksen kokonaan jatkaen lahotusta päätelahottajana. Esimerkiksi lahoavassa kuusenrungossa voi tavata samaan aikaan sekä ruskolahoa muodostavaa kantokääpää (*Fomitopsis pinicola*) että kuusenkynsikkää (*Trichaptum abietinum*), joka on valkolahottaja.

TIETOLAATIKKO 2. PUUNLAHOTTAJASIENTEN IKÄ

Puunlahottajat voivat yksilöinä olla erittäin pitkäikäisiä. Metsämaassa puiden juuristojen kautta rihmastoina ja rihmastojänteinä etenevät kantasienet, kuten mesisienet (*Armillaria*), kykenevät vuosituhansien aikana levittäytymään satojen hehtaarien laajuisille alueille. Tällöin yksittäinen rihmasto saattaa olla massaltaan yli 10 tonnia (Smith ym. 1992). KÄÄPÄMÄISTEN lahottajasienten itiöemät voivat olla joko yksivuotisia tai monivuotisia, ja monivuotiset käävät voivat kasvaa hyvinkin kookkaiksi. Suurin toistaiseksi tunnettu yksittäinen kääpä ja kantasienen itiöemä – painoltaan 400–500 kg ja läpimitaltaan yli metrin pituinen – kuvattiin vuonna 2011 lajilta *Phellinus ellipsoideus*. Tämä jättiläiskääpä on arviolta 20-vuotias, ja se löydettiin Hainanin saarelta Etelä-Kiinasta (Dai & Cui 2011).



Jättiläiskokoisen *Phellinus ellipsoideus* -kääpäsienen puun rungon myötäinen, noin 20 vuoden ikäinen itiöemä Hainanin saarelta Kiinan kansantasavallasta. (BAO-KAI CUI.)

TAULUKKO 1. Lahotyypit.

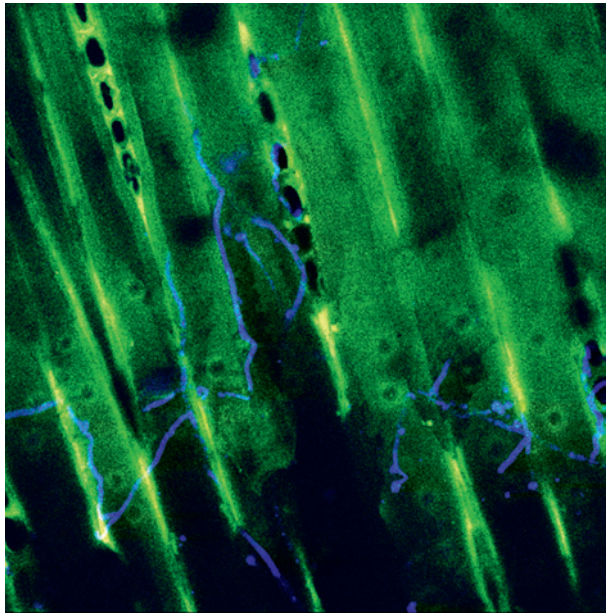
Lahotyyppi	Sienilaji	Systematiikka	Kasvualusta ja elinpuulaji	Erityistä
Valkolaho	rusorypykkä (<i>Phlebia radiata</i>)	Meruliaceae, Polyporales, Agaricomycetes, Basidiomycota	puiden oksat ja kannot, pihlaja, koivu, harmaaleppä, kuusi	erinomainen ligniinin hajottaja, pehmentää puuta, yleinen Etelä-Suomessa
	talikääpä (<i>Obba rivulosa</i>)	Polyporales, Agaricomycetes, Basidiomycota	mänty, haapa; hiiltyneessä puussa	selektiivinen ligniininhajottaja, biopulppaus-sieni, harvinainen, aarniometsissä
	männynjuurikääpä (<i>Heterobasidion annosum sensu lato</i>), kuusenjuurikääpä (<i>H. parviporum</i>)	Bondarzewiaceae, Russulales, Agaricomycotina, Basidiomycota	mänty, kuusi, myös lehtipuissa	männyn tyvitervastaudin aiheuttaja ja tappaja, kuusen tyvitautia ja maannousematautia aiheuttava, yleinen, useita lajeja
Ruskolaho	kantokääpä (<i>Fomitopsis pinicola</i>)	Fomitopsidaceae, Polyporales, Agaricomycetes, Basidiomycota	kuusi, mänty, koivu	aiheuttaa lohkeavaa ruskolahoa, voi myös tappa heikentyneitä puuta, hyvin yleinen
	lattiasieni (<i>Serpula lacrymans</i>)	Serpulaceae, Boletales, Agaricomycetes, Basidiomycota	kosteusvaurioituneet talojen puurakenteet, puutavara	aiheuttaa kuivaa, jauhomaista ruskolahoa puurakenteisiin, luonnossa harvinainen, ilmeisen harmiton puiden juuristossa
	kellarikesikkä (<i>Coniophora puteana</i>)	Boletaceae, Boletales, Agaricomycetes, Basidiomycota	havu- ja lehtipuiden kannot, tukit, puutavara ja -rakenteet	kylmänkestävä, kasvaa kosteissa kellareissa ja voi tuhota puurakennuksia
Katkolaho	jotkut kotelosienet (<i>Phialophora</i> sp., <i>Scytalidium</i> sp., <i>Paecilomyces</i> sp.)	Dothideomycetes; Leotiomycetes; Eurotiomycetes; Ascomycota	käsittämätön puutavara ja lautaverhoilu, kosteusvaurioituneet puurakenteet	pehmentävät puutavaran pintaosia, osa sienistä voi heikentää puusolukkoa mikrorihmoillaan
	haarasarvisieni (<i>Xylaria hypoxylon</i>), nuijasarvisieni (<i>Xylaria polymorpha</i>)	Xylariaceae, Xylariales, Sordariomycetes, Ascomycota	kannoissa, maassa olevalla puuhakkeella ja karikkeella	aiheuttaa valkolahon tyyppistä kuolehon puuaineksen pehmentymistä, osittaista ligniinin muokkausta
Sinistyminen	sinistymistä aiheuttavat lajit (<i>Ophiostoma</i> sp., <i>Grosmannia clavicera</i>)	Ophiostomataceae, Ophiostomatales, Sordariomycetes, Ascomycota	puutavara, kaadetut rungot ja oksat; elävien puiden nilaosa, ydinsäteet ja pihkatiehyet	puuaineksen osittainen sinistyminen ja mustuminen, ei varsinaista lahoa, jotkut lajit tappavat eläviä puuta, kaarnakuoriaiset toimivat siirtäjinä

8.1.3 PUUNLAHOTYYPIT JA LAHOTTAJASIENET

Metsäpuuiden ja puuaineksen lahotyyppejä on useita, ja lahotuksen etene- mistä on kuvattu näkyvillä lahoasteilla (1–5). Lahoasteiden ongelmana on kuitenkin se, että lahotyypit, puuaines ja siinä kasvavat lahottajasienilajit tekevät lahon etenemisestä erilaista (TAULUKKO 1). Silmämääräinen tarkas- telu on yleensä riittämätöntä puuaineksessa tapahtuneiden biokemiallisten ilmiöiden kuvaamiseen.

Molekyylibiologian ja biokemian menetelmillä voidaan tarkemmin seurata sienilajiston muutoksia. Esimerkiksi kemiallisesti ja mikroskooppi- sesti on mahdollista tarkastella puuaineksen eri komponenttien hajoamista ja muuntumista. Lahoavissa puunrungoissa ja kasviaineksessa on sienten lisäksi aina läsnä myös muita eliöitä, kuten hyönteisiä, ja mikrobeista etenkin bakteereja ja arkeoneja (Dix & Webster 1995).

Lahottajasienillä on merkittävä tehtävä puunrunkojen hiilipitoisten poly- meerien pilkkojina, HUMUSAINOIDEN muokkaajina ja orgaanisen hiilen kierrättäjinä muiden mikrobien käyttöön (LUKU 8.2.2). Suurin osa puussa kas- vavista lahottajasienistä etenee rihmoillaan puusolujen onttojen sisäosien kautta rungoissa ylöspäin (Eriksson ym. 1990). Vaakatasossa rihmat haarau- tuvat ja hakeutuvat PUUKUITUJA yhdistävien huokosten kautta sydänpuu- hun (KUVA 3). Edetessään sienirihmat erittävät aktiivisesti lahotusentsyymejä,



KUVA 3. Valkolahottajasienen kasvu puusolukossa. Konfokaalimikroskooppikuva. Talikäävän (*Obba rivulosa*) rihmaa (sininen) kuusen puusolujen sisällä. Sienirihman leveys on noin 5 mikrometriä. Vihreä väri on autofluoresoivaa ligniiniä. (VANAMO SALO.)

fenolisia ja aromaattisia aineenvaihduntatuotteita sekä orgaanisia happoja, ja tämä hapan ja entsyymipitoinen ”ruoansulatusneste” pilkkoo, liuottaa ja pehmentää kuivaa sydänpuuta.

Kaikki sienien tekemä puun ja kasvimateriaalin lahotus on solunulkoista toimintaa, sillä puun ja kasviaineksen makromolekyylit (selluloosa, hemiselluloosa, ligniini, proteiinit ja rasvat) ovat liian suuria sienirihmojen solujen sisään kuljettaviksi (TIETOLAATIKKO 3).

TIETOLAATIKKO 3. MITÄ ON PUU?

Puuaines on tiivistä, putkilokasvien varsien ja runkojen sekä juurien solukkoa, joka koostuu pääosin putkimaisista, paksuseinäisistä puusoluista. Tiivisseinäiset puukuidut takaavat puiden runkojen lujuuden ja kestävyys. Puusolukon rakenne vaihtelee kasvilajeittain, mutta puusolujen seinämät rakentuvat pääosin kolmesta polymeerisestä yhdisteestä: selluloosasta, hemiselluloosasta ja ligniinistä. Selluloosa ja hemiselluloosa ovat polysakkarideja ja koostuvat pääosin sokერიyksiköistä, kun taas aromaattinen ligniini koostuu haaroittuneista bentseenirenkaista. Puun kuivapainosta on puulajin mukaan 40–50 prosenttia selluloosaa, noin 30 prosenttia hemiselluloosaa ja 20–30 prosenttia ligniiniä. Lisäksi puuaineksessa on rasvoja ja uuteaineita sisältävää pihkaa, fenoleja, aromiaineita ja sokereita sekä puukuitujen väleissä ja rungon pintaosan nilassa olevaa tahmeaa pektiiniä.

8.1.3.1 Valkolaho

Valkolahonnut puu on pehmeää, vaaleaa, säikeistä ja kuiduttuu helposti käsiteltäessä (KUVA 4A). Valkolahon edetessä puukuitujen seinämien kaikki ainesosat pilkkoutuvat tai muokkautuvat. Valkolaho voi olla rynnimäistä tai alueittaista taskulahoa sekä mustien mangaanisaostumien kirjomaa. Sienirihmaston pehmentämää valkolahopuuta onkin hyödynnetty myös eläinten rehuna Etelä-Amerikassa.

Valkolahoaminen on puuaineksen ja sydänpuun entsyymaattista hapestusta ja pilkkomista, mitä tekevät pääosin KÄÄPÄSIENTEN ja orvakoiden (TAULUKKO 1) erittämät voimakkaat hapetus-pelkistysentsyymit (TAULUKKO 2) sekä puun polymeerejä katkovat hydrolyyttiset entsyymit (TAULUKKO 3). Lahottajasienistä ja kaikista puuaineksessa elävistä mikrobeista vain valkolahottajat kykenevät tehokkaasti hajottamaan ja muokkaamaan puuaineksen ligniiniä.



Kuva 4. A. Valkolahonnutta puuta. B. Ruskolahonnutta puuta. (MHA MÄKELÄ.)

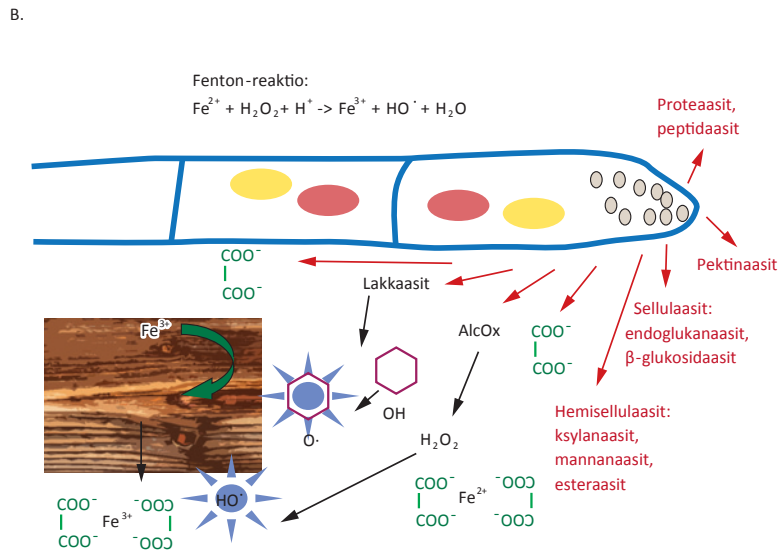
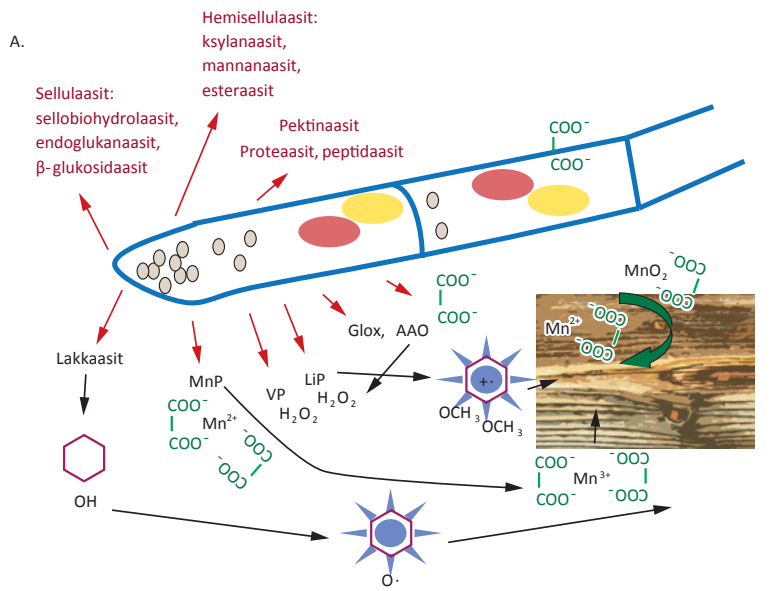
Valkolahottajilla on tehokkaita peroksidaasientsyymejä sekä LAKKAASEJA ligniinin hajottamiseen. Toistaiseksi ligniini- (LiP), mangaani- (MnP) ja VERSATIILIPEROKSIDAASIENTSYMEJÄ (VP) sekä niitä koodaavia geenejä on löydetty vain puuta valkolahottavilta kantasienilajeilta (Lundell ym. 2010) (TAULUKKO 2). Viime aikoina onkin uusimman genomitutkimuksen avulla vahvistunut teoria siitä, että juuri näiden ligniiniin vaikuttavien peroksidaasien kehittyminen on antanut valkolahottajille ainutlaatuisen kyvyn puun kaikkien ainesosien – myös ligniinin – pilkkomiseen ja hajottamiseen (Floudas ym. 2012). Peroksidaasientsyymit muodostavat valkolahottajissa geeniperheitä. Useiden peroksidaasientsyymigeenien ilmentäminen antaa kääpäsienelle kilpailuetua lajikumppaneihin verrattuna ja mahdollistaa puukuitujen lujien seinämien ligniiniyksiköihin vaikuttamisen sekä ennen kaikkea välilamellin ligniinin hajottamisen (TAULUKKO 2). Toimiakseen tehokkaasti peroksidaasit tarvitsevat avukseen muita erityisaineita. Sienirihmastot erittävät OKSIDAASientsyymejä, jotka tuottavat peroksidaasien reaktioihinsa tarvitseman VETYPEROKSIDIN. Sienet erittävät OKSAALIHAPPOA pehmentämään puukuitujen pintoja ja happamoittamaan lahoppuuta peroksidaasi- ja lakkaasientsyymien toiminnalle edullisemmaksi (KUVA 5A). Lisäksi sienirihmojen erittämät lakkaasientsyymit ja lahotusreaktioissa muodostuneita kinoneja pelkistävät kinonIREDUKTAASIT avustavat puun ja kasvimateriaalin lahotusta.

TAULUKKO 2. Puunlahotuksessa toimivat sienten hapetus-pelkistysentsyymit.

Entsyymi	Kohde	Vaikutustapa	Tuottaa	Tarvitsee	Esiintymisen sienissä
Ligniini-peroksidaasi (LiP)	Puun ligniinit, veratryyli-alkoholi, väriaineet	Hapettaa aromaattisia renkaita (poistaa elektroneja)	Kationi-radikaaleja, ligniini pilkkoutuu ja aukeaa	Vetyperoksidia tai peroksideja, happamat olosuhteet	Vain joissakin valkolahottajissa
Mangaani-peroksidaasi (MnP)	Puun fenolit ja ligniinit, väriaineet	Hapettaa mangaani-ioneja	Mn ³⁺ -kelaatteja, fenoksi-radikaaleja	Vetyperoksidia, Mn ²⁺ -ioneja, orgaanisia happoja	Yleisiä valkolahottajissa, myös joissain karikkeenhajottajissa
Versatiili-peroksidaasi (VP)	Puun fenolit ja ligniinit, aromaattiset alkoholit, väriaineet	Hapettaa mangaani-ioneja ja fenoleja	Mn ³⁺ -kelaatteja, fenoksi-radikaaleja, kationi-radikaaleja	Vetyperoksidia, (Mn ²⁺ -ioneja), orgaanisia happoja	Vain joissakin valkolahottajissa
Lakkaasi (Lacc, Lcc)	Puun fenolit ja ligniinit, polyfenolit, väriaineet	Hapettaa fenoleja	Fenoksiradikaaleja, kationi-radikaaleja	Happea (O ₂), happamat olosuhteet	Puunlahottajissa
Glyoksaali-oksidaasi (GlyOx, Glox)	Ligniinin sivuketjujen pilkkoutumistuotteet	Pelkistää happea	Vetyperoksidia ja orgaanisia happoja	Happea	Valko- ja ruskolahottajissa
Aryylialkoholioksidaasi (AAO)	Ligniinin alayksiköt, vanilliiniyhdisteet	Pelkistää happea	Vetyperoksidia, aromaattisia aldehydejä ja happoja	Happea, flaviinadeniini-dinukleotideja (FAD)	Valkolahottajissa ja karikkeenhajottajissa
Sellobioosidehydrogenaasi (CDH)	Fenolien hapetustuotteet, Fe ³⁺ -ionit	Pelkistää semikinoneja ja Fe ³⁺ -ioneja	Fenoleja, sellobionolaktonia, Fe ²⁺ -ioneja	Sellobioosia tai sello-oligosakkarideja, FAD	Valko- ja ruskolahottajissa
Kinonireduktaasit (QR)	Fenolien hapetustuotteet	Pelkistää kinoneja	Hydrokinoneja, fenoleja	Flaviinimononukleotideja (FMN)	Puunlahottajissa

TAULUKKO 3. Lahottajasienten erittämiä, puun ja kasvimateriaalin polysakkaridien hajotukseen osallistuvia entsyymejä.

Entsyymi	Kohde	Vaikutustapa	Tuottaa	Esiintyminen sienissä
Endoglukanaasit (EG)	Puun ja kasvimateriaalin selluloosa	Katkaisevat selluloosaketjuja amorfisilla alueilla	Avautuneita selluloosaketjuja	Puunlahottajissa
Sellobiohydrolaasit (CBH)	Puun ja kasvimateriaalin selluloosa	Pilkkovat selluloosaketjujen päitä	Sellobioosia (disakkaridi)	Valko- ja katkolahottajissa
Beta-glukanaasi	Sellobioosi (glukoosi- β -1,4-disakkaridi)	Pilkkovat sellobioosin kahtia	Glukoosia	Hyvin yleinen, myös kasveissa
Endoksylanaasit	Puun ja kasvimateriaalin hemiselluloosa	Pilkkovat ksylaaniketjuja	Pyranoosi-alayksiköitä	Hyvin yleisiä hajottajasienissä
Endomannanaasit	Puun hemiselluloosa	Pilkkovat glukomannosiketjuja	Pyranoosi-alayksiköitä	Yleisiä puunlahottajissa
Beta-ksylosidaasi	Hemiselluloosa	Pilkkoo hemiselluloosan haarojen päitä	Ksyloosia	Hyvin yleisiä hajottajasienissä
Alfa-glukuronidaasi	Hemiselluloosa	Pilkkoo hemiselluloosan haarojen päitä	Glukuronihappoa	Yleisiä hajottajasienissä
Asetyyliksylaani-esteraasi	Hemiselluloosaketjun pinta, esterisidos	Irrottaa asetyyliyryhmiä	Vapaita hydroksyyliyryhmiä	Puunlahottajissa ja karikkeenhajottajissa
Ferulihappo-esteraasi	Hemiselluloosaligniini-ristisidokset	Irrottaa ferulihapon ksylaanihaaran päästä	Vapaita ferulihappoja	Yleisiä ruohokasveja hajottavissa sienissä
Polygalakturo-naasi	Pektiiniketjut	Pilkkovat pektiiniketjuja keskeltä ja päistä	Galakturoni-happoja	Puunlahottajissa, karikkeenhajottajissa ja joissakin kotelosienissä
Pektiinilyaasi	Galakturonaani-pektiiniketjut	Pilkkovat pektiiniketjuja keskeltä	Avautuneita pektiiniketjuja	Puunlahottajissa, karikkeenhajottajissa ja joissakin kotelosienissä
Pektaattilyaasi	Pektiiniketjujen päät	Irrottavat digalakturoni-happoja	Lyhentyneitä pektiiniketjuja	Puunlahottajissa, karikkeenhajottajissa ja joissakin kotelosienissä
Ramnogalakturo-naani-hydrolaasi	Ramnoosigalakturonaani-pektiiniketjut	Katkaisee galakturoni-ramnoosisidoksia	Avautuneita pektiiniketjuja	Etenkin joissakin kotelosienissä
Ramnogalakturo-naani-lyaasi	Ramnoosigalakturonaani-pektiini-ketjut	Irrottaa galakturoni-happopäitä	Lyhentyneitä ja avautuneita pektiiniketjuja	Etenkin joissakin kotelosienissä
Pektiinimetyyli-esteraasi	Pektiiniketjujen pinta	Irrottaa metyyliyryhmän galakturonihaposta	Vapaita hydroksyylejä	Etenkin joissakin kotelosienissä
Pektiiniasetyyli-esteraasi	Pektiiniketjujen pinta	Irrottaa asetyyliyryhmän galakturonihaposta	Vapaita hydroksyylejä	Etenkin joissakin kotelosienissä



KUVA 5. A. Valkolahotus. B. Ruskolahotus. (TAINA LUNDELL.)

Vaikka valkolahottajat hajottavat ligniiniä, ne eivät voi käyttää sitä energian- ja hiilenlähteenään. Sienet hajottavat ligniiniä, jotta ne pääsisivät hyödyntämään puun polysakkarideja, selluloosaa ja hemiselluloosaa. Näistä syistä valkolahottajat erittävät aktiivisesti sekä ligniiniin vaikuttavia hapetuspelkistysentsyymejä että puun muita polysakkarideja avaavia ja niitä sokeiksi pilkkovia entsyymejä.

Tehokkaimmat valkolahottajat kasvavat etenkin kuolleessa lehtipuuaineksessa (TAULUKKO 1). Lehtipuiden kantojen, oksien ja kaatuneiden runkojen valkolahottajia ovat Etelä-Suomen metsissä yleinen kantasieni rusorypykkä (*Phlebia radiata*) sekä käävistä karvavyökääpä (*Trametes hirsuta*), pörrökääpä (*Cerrena unicolor*) ja koivunrunkoja lahottava taulakääpä (*Fomes fomentarius*). Valkolahottajissa on myös lakkeja muodostavia syötäviä sieniä, kuten osterivinokas (*Pleurotus ostreatus*) ja siitake (*Lentinula edodes*), sekä karikkeenhajottajiin kuuluvia herkkusieniä (*Agaricus*-suku). Myös juurikäävät ovat tehokkaita havupuunaineksen valkolahottajia (Olson ym. 2012).

8.1.3.2 Ruskolaho

Ruskolahossa puusolut ja puun rakenne lohkeilevat, ja jäljelle jää värjäätynyttä ja osittain muokkautunutta puun ligniiniä (KUVA 4B). Ruskea väri juontuu muuntuneesta ligniinistä ja lahopuuainekseen kertyneestä raudasta. Havumetsissämme ruskolahottajilla on suuri ekologinen merkitys paitsi puun selluloosan pilkkomisessa myös ligniiniperäisen ja fenoleita sisältävän HUMUKSEN muodostamisessa metsämaan pintakerroksiin. Humuskerros takaa metsämaihimme sienirihmoille ja hajottajaeliöille suotuisan, hapan, vettä pidättävän ja ilmavan ympäristön, johon monet ravintoaineet pidättyvät. Ligniininperäinen humusaines toimii myös tehokkaana orgaanisia ja epäorgaanisia ympäristömyrkköjä sitovana kerroksena.

Ruskolahottajat (TAULUKKO 1) pilkkovat puusoluseinien selluloosaa ja hemiselluloosaa hydrolyyttisten entsyymien avulla (TAULUKKO 3). Sienet myös muokkaavat voimakkaasti selluloosaa ja ligniiniä FENTON-KEMIAN (LUKU 8.1.4.4) sekä lakkaasi- ja kinonireduktaasientsyymien avulla (KUVA 5B, TAULUKKO 2). Ruskolahottajia on useita eri ryhmiä, sillä sama elämäntapa on syntynyt evoluution kuluessa moneen kertaan. Kaikki ruskolahottajat kuuluvat kuitenkin kantasieniin, ja monet näistä sienistä muodostavat näyttäviä itiöemiä. Suomessa yleisiä ja näkyviä ruskolahottajia ovat esimerkiksi kantokääpä (*Fomitopsis pinicola*), pötkelökääpä (*Piptoporus betulinus*), rikkikääpä (*Laetiporus sulphureus*) ja rivikääpä (*Antrodia serialis*).

8.1.3.3 Katkolahoa

Katkolahonnutta puuta kutsutaan myös pehmytlahoksi. Katkolahonnut puu näyttää harmaalta, pehmeältä ja sienimäiseltä. Kotelosieniin kuuluvat katkolahottajat kykenevät hajottamaan puumateriaalin ja kasvisoluseinän polysakkarideja, etenkin selluloosaa ja hemiselluloosaa (TAULUKKO 1). Nämä lahottajat kasvavat enimmäkseen maalittomilla tai käsittelemättömillä puupinnoilla, kuten rakennusten lautapinnoilla, aidantolpissa ja puisissa ikkunanpielissä. Yleisesti puutavarassa kasvavia katkolahottajia ovat muun muassa *Scytalidium*-, *Paecilomyces*- ja *Phialophora*-sukuihin luokitellut lajit (Kirk ym. 2008). Tyypillisesti katkolahottajat ovat puurakennusten ja puutavaran ensimmäisiä lahottajia. Tällainen lahotus on kuitenkin huomattavasti valko- ja ruskolahotusta hitaampaa, ja se rajoittuu alussa puuaineksen pintaosiin. Katkolahottajat voivat kuitenkin edetä kuolleeseen puuainekseen kaivautuen paksujen kasvisoluseinien sisään erityisillä ohutrihmoilla. Katkolahottajat kasvavat kosteissa olosuhteissa, ja ne pystyvät lahottamaan puuainesta jopa veden alla (Dix & Webster 1995).

Osa katkolahottajista, kuten *Chaetomium*-suvun lajit, kasvavat värikkäänä tai tummina kasvustoina kosteissa asuintiloissa ja voivat aiheuttaa allergiaa sekä vakavia terveyshaittoja. Sarvisieniin (*Xylaria*) ja syyliin (*Hypoxylon*) kuuluvat lajit sen sijaan kasvavat maassa olevaan kuolleeseen puuainekseen ja muodostavat näkyviä itiöemiä. Nämä lahottajat tarvitsevat kasvaakseen ilmeisesti melko korkean typpipitoisuuden, samoin kuin maassa kasvavat kantasiiniin luettavat karikkeenhajottajat (LUKU 8.2).

Katkolahoa puun oksiin ja puuainekseen, sahatavaraan ja puurakenteisiin voivat aiheuttaa myös pistepielukset (suku *Hypocrea*, suvuton muoto *Trichoderma*). Vaikka nämä sienet ovat tehokkaita kasvimateriaalin ja selluloosan pilkkokijia, ne eivät lahota runkopuuta. Viherhomeiden kasvu rajoittuu usein esimerkiksi kuorittujen puunrunkojen ja sahatavaran pintaosiin.

8.1.3.4 Sinistäjä sienet

Puutavaran ja runkopuiden osittaista sinistymistä ja mustumista aiheuttavat kotelosieniin kuuluvat sinistäjä sienet, joista tunnetuimpia ovat *Ophiostoma*-suvun lajit (TAULUKKO 1). Sinistäjä sienet kasvavat rihmastona säteittäisesti puun pinnalta sydänpuuta kohti, pääosin puun elävissä soluissa, ja voivat edetä myös pihkatiehyissä. Sinistäjä sienet eivät varsinaisesti lahota puuta, mutta puuainesta tummentaessaan ne aiheuttavat tappioita metsänomistajille, sahoille ja puunjalostusteollisuudelle. Sinistäjä sienet ovat erinomaisia puun rasva-aineiden pilkkokijia. Useat sinistäjä lajit ovat kuitenkin vaarallisia puun nilaa ja eläviä soluja tuhoavia puiden patogeenejä. Tumma väri on sienirihmojen omaksi suojakseen muodostamaa melaniinipigmenttiä (KUVA 6).

KUVA 6. *Grosmannia clavigera* -sienen sinistämä puunrunko. (WIKIMEDIA COMMONS / US FORESTRY SERVICE OF THE UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE.)



8.1.4 LAHOTUKSEN BIOKEMIA JA SIENTEN LAHOTUSENTSYYMIT

Lahottajasienet tarvitsevat puusoluseinien ligniinin ja selluloosan biokemialliseen pilkkomiseen hapekkaat ja happamat olosuhteet puussa kasvavien rihmojensa ulkopuolelle. Puun eri ainesosiin tehoavat hapetus-pelkistysentsyymit muodostavat radikaaliyhdisteitä. Entsyymien muodostamat liukoiset happiradikaalit (hydroksyyli-ionit, PEROKSYYLIT, superoksidit), hiilikeskeiset radikaalit sekä hapettuneet ja KELATOIDUT metalli-ionit reagoivat kasvien biopolymeerien ja muiden orgaanisten yhdisteiden kanssa horjuttaen puusolukon ja kasviaineksen rakennetta. Valko- ja ruskolahotuksen perusedellytyksiä onkin puunlahottajien poikkeuksellinen kyky näiden reaktiivisten aineiden hallittuun tuottoon ja vapauttamiseen. Rihmojen elävien solujen sisällä tai solukalvoissa samat radikaalit olisivat tappavia tai sienen elinkykyä heikentäviä. Hapetus-pelkistysentsyymien lisäksi lahottajasienet tuottavat monenlaisia hydrolyyttisiä entsyymejä, joiden avulla ne voivat hajottaa kasvien sokereista muodostuvia polymeerejä. Hydrolyyttisiä sellulaaseja erittävät sekä valko-, rusko- että katkolahottajat, mutta entsyymien määrä ja laatu vaihtelevat eri sienissä.

8.1.4.1 Peroksidaasit

Peroksidaasit ovat hapetus-pelkistysentsyymejä, jotka pelkistävät vetyperoksidia vedeksi ja ottavat elektroneja enimmäkseen orgaanisilta yhdisteiltä (TAULUKKO 2). Kaikissa peroksidaaseissa on tiiviin, glykosyloituneen ja noin 4 nm:n kokoisen proteiinipaketin keskellä hemiryhmä (protoporfyyriini-IX), joka toimii elektroninsiirtokeskuksena. Lisäksi rakennetta lujittaa kaksi kalsiumatomia. Peroksidaasientsyymit tarvitsevat aktivoituakseen

vetyperoksidia tai PEROKSYYLEJÄ. Puuta lahottavista peroksidaaseista ensimmäisenä kuvattiin 1980-luvulla LIGNIINIPEROKSIDAASI ja seuraavana MANGAANIPEROKSIDAASI, molemmat peräisin valkolahoa aiheuttavasta *Phanerochaete chrysosporium* -sienestä. Osterivinokkailta (*Pleurotus*) ja tuhkakääviltä (*Bjerkandera*) kuvattiin myöhemmin aktiivisuudeltaan monipuolinen versatiiliperoksidaasi.

Ligniini-peroksidaasin pinnalla on erityinen radikaalikeskus, tryptofaaniaminohappo, joka riistää elektroneja ligniini-renkailta ja liukoisilta aromaattisilta yhdisteiltä (Lundell ym. 2010). Ligniini-peroksidaasi hapettaa ja muuntaa ligniiniyhdisteiden lisäksi monia haitallisia ympäristömyrkyjä, kuten DIOKSIINIA, FURAANEJA, KLOORIFENOLEITA ja POLYAROMAATTISIA HIILIVETYJÄ sekä kasvisuojeluaineita (LUKU 11.4). Valkolahottajissa ligniini-peroksidaaseja on löydetty toistaiseksi vain muutamilta tehokkaasti ligniiniä hajottavilta lajeilta (TAULUKKO 2). Jos entsyymiä pystyttäisiin tuottamaan laboratorioissa nykyistä enemmän, olisi sille valoisat sovellusnäkömät myrkyaineiden muuntajana.

Mangaaniperoksidaasilla ei ole radikaalikeskusta, mutta entsyymi sisältää ylimääräisen metallikeskuksen, jossa on yksi mangaaniatomi. Mangaani toimii nopeana elektronien siirtäjänä entsyymin aktiiviseen hemikeskukseen. Sienten erittämät orgaaniset hapot, joista tärkein on OKSAALIHAPPO, kelatoivat nopeasti entsyymin tuottamat hapettuneet Mn^{3+} -ionit. Näin syntyvät Mn^{3+} -kelaatit ovat helposti kulkeutuvia molekyylejä. Mangaaniperoksidaasi toimiiikin etähapetustekniikalla: liikkuvat ja pienikokoiset Mn^{3+} -kelaatit hapettavat eli riistävät elektroneja fenoleilta, väriaineilta ja puuaineksen ligniinin alayksiköitä. Hyvin todennäköisesti mangaaniperoksidaasi aloittaa valkolahon muodostumisen, sillä pienikokoiset Mn^{3+} -kelaatit mahtuvat tunkeutumaan puukuitujen seinämiin ja välilamelliin.

Versatiiliperoksidaasi on rakenteeltaan ja toiminnaltaan ligniini- ja mangaaniperoksidaasien välimuoto. Versatiiliperoksidaasissa on Mn-atomin lisäksi proteiinin pinnalla oleva radikaalikeskus samaan tapaan kuin ligniini-peroksidaasilla. Versatiiliperoksidaasi voi hapettaa hankalia ja suurimolekyyllisiä väriaineita, joten tällekin entsyymille on mahdollista kehittää lukuisia käyttötapoja ympäristölle haitallisten aineiden muuntamiseksi.

Kantasienistä on kuvattu hiljattain uudenlaisia erityyviä peroksidaaseja, joissa myös on rautaa sisältävä hemiryhmä aktiivisena keskuksena. Värejä vaalentavat peroksidaasit (*dye-decolorizing peroxidases*, DyP) ovat yllättäen yleisiä myös kotelosienissä, bakteereissa ja planktonleivissä. Tosin proteiineina värinvaalennusentsyymit voivat olla hyvinkin erilaisia eri eliöryhmissä. Yhteistä vaalennusperoksidaaseille ja ligniiniin vaikuttaville peroksidaaseille on luja kolmiulotteinen proteiinirakenne, jonka sisällä hemiryhmä on hyvin suojattuna. Toinen uusi sieniperoksidaasiryhmä on erityisesti

Agaricomycetes-luokan sienillä esiintyvä hemi-tiolaattiperoksidaasi (HTP). Hemi-tiolaattiperoksidaaseista klooriperoksidaasin (CPO) ja piennarsienten (*Agrocybe*-suku) peroksygenaasin (APO) toiminnat on hyvin kuvattu. Hemi-tiolaattiperoksidaasit ovat entsyymeinä monimuotoisia, aromaattisia yhdisteitä hapettavia ja niihin vetyä lisääviä, ja ne ovatkin lupaavia biokATALYYTTEJÄ kemian ja farmasian teollisuuteen (LUKU 11.4) (Hofrichter ym. 2010).

8.1.4.2 Oksidaasit

Oksidaasit ovat entsyymejä, jotka pelkistävät happea vetyperoksidiksi. Siinä on monentyyppisiä oksidaaseja, jotka toimivat muun muassa itiöiden, itiöemien ja pigmenttien muodostuksessa, hiilihydraattien ja aminohappojen hapettavassa muokkauksessa, fenolien aktivoinnissa sekä LIGNOSELLULOOSAN hajotuksessa.

Monikuparioksidaaseihin kuuluvia lakkaaseja esiintyy kaikissa eliöryhmissä bakteereista ja arkeoneista kasveihin ja eläimiin saakka. Lakkaasi-nimi tulee japanilaisesta lakkapuusta (*Gluta laccifera*), josta entsyymi kuvattiin jo 1800-luvun lopulla. Lakkaasit ovat fenolioksidaaseja, jotka toimivat hapellisissa ympäristöissä (TAULUKKO 2). Kääpäsiementen erittämät lakkaasit ovat yleensä väriltään sinisiä glykoproteiineja, joiden kahdessa aktiivisessa hapeutus-pelkistyskeskuksessa on yhteensä neljä kupariatomia.

Lakkaasientsyymit hapettavat erityisesti puusolukon ja kasviaineksen fenoleita ja ligniiniyksiköitä, jolloin muodostuu FENOKSIRADIKAALEJA. Sienten lakkaasit horjuttavat suurimolekyylisten fenolien ja ligniinin rakennetta – mitä ilmeisimmin epäsuorasti välittäjäyhdisteiden hapettamisen ja liukoisten radikaalien avulla. Osa kääpälakkaaseista toimii vain hyvin happamissa olosuhteissa, toiset puolestaan kestävät korkeita lämpötiloja (Hildén ym. 2009). Sienet tuottavat joitakin lakkaaseja vain lignoselluloosaa sisältävällä kasvualustalla. Genomitutkimus on osoittanut, että puuta ja kasvimateriaalia lahottavalla kantasienellä voi olla yli 10 erilaista lakkaasigeeniä.

Puunlahotuksen lisäksi lakkaasientsyymit toimivat sienissä monenlaisissa fysiologisissa ja biokemiallisissa tehtävissä. Lakkaasit vaikuttavat esimerkiksi kantasienten itiöemien muodostumisessa, sienirihmojen yhdistymisessä ja itiöiden kypsymisessä. Sienilakkaasit ovat myös pysyviä ja aktiivisia maaperän entsyymejä. Rihmojen ulkopuolelle erittyneet lakkaasientsyymit mitä ilmeisimmin suojaavat sieniyksilöä myrkkyaineilta ja antavat maassa tai lahoppuussa kasvavalle rihmastolle kilpailuetua muihin mikrobeihin nähden.

Aryylialkoholioksidaasit (AAO) ovat sienten erittämiä entsyymejä, jotka vaativat happea ja hapettavat ja muuntavat aromaattisia yhdisteitä (TAULUKKO 2). Tärkeimmät kohdeyhdisteet ovat puun ligniinin kaltaisia, liukoisia aryylialkoholeja, jotka voivat olla joko fenoleja tai metyloituja

aromaattisia yhdisteitä. Aryylialkoholioksidaasit ovat FLAVOENTSYMEJÄ, ja ne pelkistävät happea vetyperoksidiksi, joten entsyymeillä on tärkeä tehtävä happiradikaalien muodostajina. Aryylialkoholioksidaasien, lakkaasien ja HEMIPEROKSIDAASIEN aktiivisuudet ovat osittain päällekkäisiä. Aryylialkoholioksidaaseja on löydetty monista lahottajasieniryhmistä.

Vetyperoksidia tuottavat myös sokereita hapettavat ja hapestä riippuvaiset glukoosi- ja pyranoosioksidaasit, alkoholeja hapettavat oksidaasit, kuten metanolioksidaasi, sekä erityisesti valkolahottajilta löydetty glyksaalioksidaasi. Glyksaalioksidaasin lähtösubstraatteina ovat kaksi- ja kolmihiiliset aldehydit, joita voi muodostua ligniiniperoksidaasin ja mangaaniperoksidaasin vaikutuksesta ligniinien hajoamistuotteina. Glyksaalioksidaasi onkin yksi esimerkki hyvin erilaisten sienientsyymien yhteisvaikutuksesta, kun tavoitteena on lujan puuaineksen pilkkominen ja hajottaminen. Ruskolahottajien metanolioksidaasit tuottavat puolestaan mitä todennäköisimmin vetyperoksidia Fenton-reaktioihin (LUKU 8.1.4.4).

8.1.4.3 Kinonireduktaasit

Kinonireduktaasit ovat pelkistäviä flavoentsyymejä. Ne ovat yleensä solunsäisiä tai solukalvoihin kiinnittyviä, mutta esimerkiksi SELLOBIOOSIDEHYDROGENAASIT erittyvät solun ulkopuolelle. Kinonireduktaaseilla on erilainen merkitys valko- ja ruskolahottajien aineenvaihdunnassa (TAULUKKO 2). Valkolahottajien kinonireduktaasit pelkistävät kinoneita tai radikaaleja, jotka ovat syntyneet ligniinin hajotuksessa ja puun fenolien hapetuksessa. Ruskolahottajien kinonireduktaasit puolestaan uudistavat ja kierrättävät sienten tuottamia fenolisia yhdisteitä, jotka voivat toimia lakkaasientsyymien välittäjäaineina ja rautaionien pelkistäjinä. Tämä mahdollistaa rihmojen ulkopuolisen hapetuskemian. Lattiasienestä on löydetty myös aivan uudentyyppinen selluloosaan kiinnittyvä rautareduktaasiproteiini, joka voi myös toimia Fenton-reaktioiden ylläpitäjänä (Eastwood ym. 2011).

8.1.4.4 Fenton-reaktiot

Ruskolahottajat käyttävät Fenton-reaktioita selluloosan hajotukseen ja ligniinin muokkaukseen. Fenton-reaktiot haurastuttavat puukuitujen paksut soluseinät hydroksyyli-radikaalien (HO[•]) avulla. Reaktiotuotteina (KAAVA 1) muodostuvat hydroksyyli-radikaalit ovat reaktiivisimpia luonnossa esiintyviä hapettimia. Sienten erittämät alkoholioksidaasit tuottavat reaktioihin tarvittavan vetyperoksidin. Vetyperoksidia voi muodostua myös oksaalihaposta ja peroksyyleistä.

KAAVA 1. Fenton-reaktio.

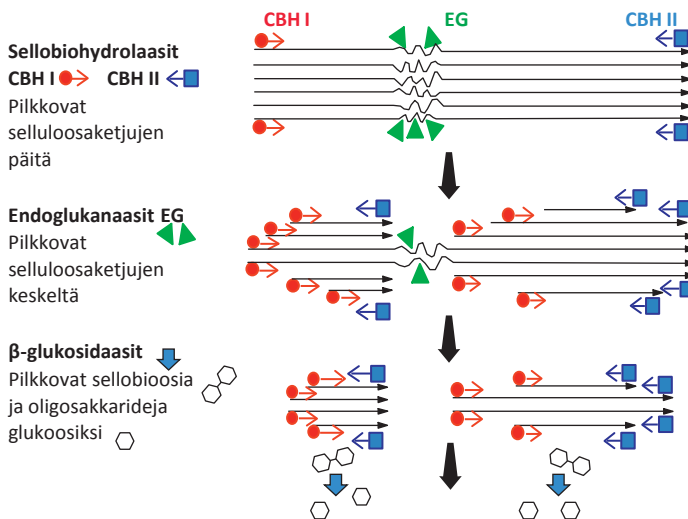


Fenton-kemia vaatii vetyperoksidin ja Fe^{2+} -ionien lisäksi happamat olosuhteet, joita lahottajasienet pitävät yllä erittämällä rihmastoistaan protoneja ja orgaanisia happoja. Hapoista eniten erittyy erittäin hapanta oksaalihappoa $(\text{COOH})_2$ (Mäkelä 2009). Oksaalihappoa muodostuu sienisoluisissa MITOKONDRIOSSA sitruunahappokierron jäteaineena ja solujen glyoksisomeissa (KUVA 7 LUVUSSA 3). Oksaalihapon oksalaattidianioni $(\text{COO})_2^{2-}$ on merkittävä metallien liuottaja ja kelatoija, joten oksaalihapon erityksen avulla sienirihmasto kykenee tavoittamaan ja kuljettamaan ympäristöstään kationisia hivenaineita, kuten kalsium-, rauta-, mangaani- ja magnesiumioneja. Rautai-
onien kierrättäminen Fenton-reaktioissa onnistuu juuri oksalaatin sekä sienirihmojen erittämien fenolien, lakkaasien ja kinonireduktaasien avulla.

8.1.4.5 Hydrolyyttiset sellulaasit

Selluloosaketjuihin ja -kimppuihin suoraan tarttuvia ja niitä pilkkovia sellulaaseja on tavanomaisesti jaoteltu kolmeen ryhmään entsyymien aktiivisuuden mukaan (TAULUKKO 3). SELLOBIOHYDROLAASIT (CBH) irrottavat selluloosaketjujen päistä kaksisokerisen SELLOBIOOSIN, jonka β -glukosidaasit pilkkovat edelleen glukoosi-alayksiköiksi (KUVA 7). Sellobiohydraaseja on kahta päätyyppiä, ja näitä entsyymejä avustavat selluloosaketjuja keskeltä avaavat ja katkaisevat endoglukanaasit, jotka muodostavat lisää vapaita selluloosaketjujen päitä sellobiohydraasientsyymeille pilkottaviksi.

Sellulaasit luokitellaan nykyään hiilihydraatteihin vaikuttavien entsyymien CAZy-suurperheeseen, johon kuuluu satoja eri proteiinityyppejä ja



KUVA 7. Sellulaasien toiminta. (NINA ARO.)

laaja kirjo entsyymiaktiivisuuksia (Cantarel ym. 2008). CAZy-entsyymeille, kuten sellulaaseille, on tyypillistä moduulimainen proteiinirakenne. Entsyymi voi koostua pelkästä aktiivisesta, hiilihydraattien sidoksia katkaisevasta tai muodostavasta proteiiniosiosta, tai siinä voi olla lisäksi esimerkiksi entsyymin kiinnittymistä ja toimintaa tehostava osio, niin kutsuttu hiilihydraatteihin sitoutuva moduuli (CBM). Lisäksi sellullaasientsyymien toimintaa voivat edistää aivan erityyppiset sienten erittämät apuproteiinit, kuten selluloosakimppuja avaavat ja niitä ”paisuttavat” SWOI-proteiinit (Aro ym. 2005).

8.1.4.6 Hemiselluloosaan vaikuttavat entsyymit

Koska hemiselluloosa on rakenteeltaan monimuotoisempaa kuin gluukoosiyksiköistä koostuva selluloosa, niin tämän HETEROPOLYSAKKARIDIN hajotukseen tarvitaan liuta erilaisia sienientsyymejä. Hemiselluloosa on haaroittunut polysakkaridiketju, jonka koostumus vaihtelee eri puu- ja kasvilajeissa. Puiden hemiselluloosat ovat joko lehtipuiden ksylaaneja tai havupuiden glukomannaaneja, joten lahottajasienen tietynlainen entsyymikoostumus voi tuoda kasvuetua ja hajotuksen erikoistumista eri kasvi- ja puulajeihin.

Hemiselluloosan eri sokereiden, happojen ja sivuryhmien irrottamisessa toimivat kullekin sidostyypille erikoistuneet HEMISELLULAASIT (TAULUKKO 3), jotka kuuluvat CAZy-entsyymeihin. Asetyyliksylaaniesteraasit voivat poistaa hemiselluloosien asetyylisivuryhmiä. Ferulihappoesteraasien avulla sienet voivat myös katkaista hemiselluloosan ja ligniinin välisiä ritisidoksia, joita on varsinkin ruohovartisissa kasveissa.

8.1.4.7 Pektiniin vaikuttavat entsyymit

Pektiiniä on puissa sekä kuoren alla nilassa että sydänpuun puukuitujen välilamellissa ja puusolujen pinnassa, niin sanotussa primääriseinässä. Puukuitujen irrottamiseksi toisistaan on ensin vaikutettava tahmeaan pektiiniin ja välilamellissa olevaan ligniiniin ja hemiselluloosaan. Kuten hemiselluloosan, myös monimuotoisen pektiiniaineksen hajottamiseenkin tarvitaan useita erilaisia CAZy-entsyymejä (TAULUKKO 3).

On yhä arvoitus, miten puukuitujen sisällä kasvavat sienirihmat kykenevät heikentämään puusolukon välilamellien rakennetta ja irrottamaan puukuidut toisistaan niin, etteivät soluseinämän selluloosaketjut pilkkoudu. Näin kuitenkin tapahtuu selektiivisessä valkolahotuksessa ja ligniinin hajotuksessa. Sienten erittämät PEKTINAASIT, hemisellulaasit ja esteraasit saattavat toimia erityisesti valkolahotuksen alkuvaiheessa yhdessä mangaaniperoksidiaasien kanssa. Sekä puuta lahottavat käävät että muut tehokkaasti kasvimaateriaalia hajottavat sienet erittävät pektiiniä pilkkovia entsyymejä.

8.1.4.8 Lipaasit ja proteaasit

Sienten ja muiden mikrobien ravintoaineina käyttämiä puuaineksen biopolymeerejä ovat lisäksi rasva-aineet ja elävissä soluissa ja puukuitujen seinämissä olevat proteiinit. CAZy-entsyymeihin kuuluvia LIPAASEJA ja esteraaseja sienirihmat tarvitsevat muun muassa puun rasvapitoisten pihka-aineiden pilkkomiseen. Lahottajasienten lipaasien tuottoa hyödynnetäänkin biologisessa pihkanpoistossa, joka toimii esikäsittelynä puuhakkeille samaan tapaan kuin biopulppaus toimii esikäsittelynä paperinvalmistukselle (LUKU 11.4). Puuta lahottavat ja siinä menestyksekkäästi kasvavat sienilajit tuottavat erilaisia proteaaseja varmistaakseen typpiyhdisteiden saannin mutta myös kiertättääkseen omia, soluseiniä ja kuolleiden solujen proteiinien sisältämiä AMINOHAPPOJAAN.

8.2 KARIKKEENHAJOTTAJAT

Kari Steffen & Marja Tuomela

Karikkeenhajottajat elävät metsissä, ruohikoissa ja laidunmailla käyttäen maan pintakerroksen kariketta energian ja ravinnon lähteenä. Karikkeella tarkoitetaan eloperäistä mutta ”kuollutta” orgaanista ainesta, joka koostuu lähinnä kasvien osista, kuten puiden lehdistä, havuista, siemenistä, pienistä oksista, kaarnasta, kuolleista juurista, sekä kuolleiden eläinten osista ja jätöksistä. Karike on orgaanista materiaalia, joka on hajonnut osittain mutta jonka alkuperä on vielä nähtävissä. Maan humuskerroksessa oleva orgaaninen materiaali on jo muuntunut osaksi humusta. Karike koostuu suhteellisen pienistä kappaleista, eikä kiinteää puuta lasketa siihen kuuluvaksi; kantoja, puunrunkoja ja muuta kiinteää puuta hajottaa toinen puunlahottajiksi kutsuttu sieniryhmä (LUKU 8.1). Puukappaleen koko vaikuttaa ratkaisevasti siihen, mikä sieniryhmä alkaa kasvaa puulla ja käyttää sitä ravinnokseen. Karikkeenhajottajat eivät pysty tunkeutumaan syvälle puuhun, mutta ne kykenevät käyttämään hyväkseen pieniä puunkappaleita, kuten maahan pudonneita oksia tai sahanpurua. Merkittävimmät puuta lahottavat sienet ovat kääpiä, kun taas karikkeenhajottajien itiöemissä on tyypillisesti jalka ja lakki (KUVA 8A,B).

Kun sienien ravintona on elävä kasvi, kyseessä on kasvitauteja aiheuttava sieni. Kasvitauteja aiheuttavia sieniä käsitellään omana ryhmänään, vaikka niiden hajotustoiminta usein aloittaakin karikkeen muodostumisen (LUKU 7.2). Ryhmänä lähellä karikkeenhajottajia ovat myös ENDOFYTYIT, jotka elävät kasvien sisällä niitä juurikaan haittaamatta (LUKU 6.1). Kasvin kuollessa endofyytit jäävät kuolleisiin lehtiin, ja koska ne aloittavat ensimmäisenä

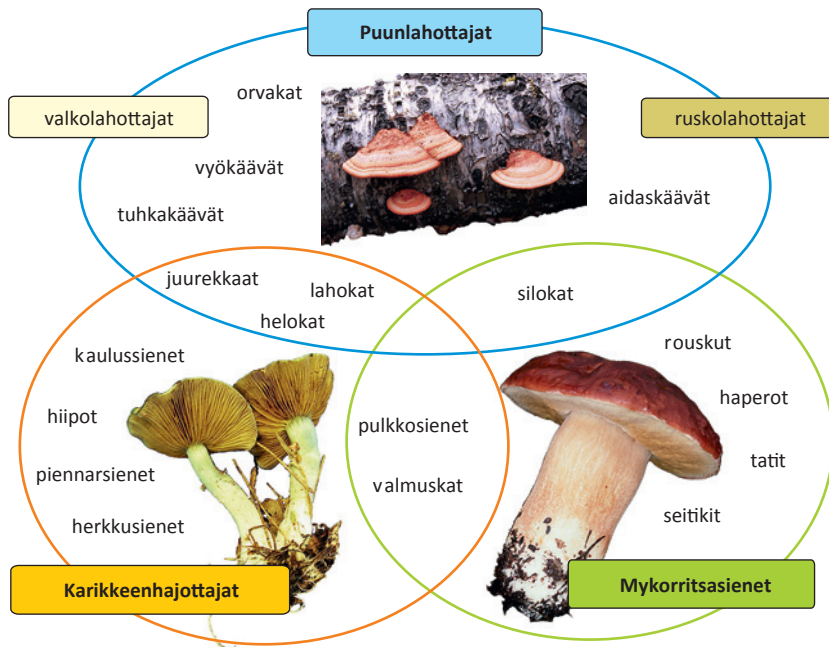


KUVA 8. A. Kesäpiennarsieni (*Agrocybe praecox*) on tyypillinen karikkeenhajottaja, ja sitä löytää usein puistoista ja pihoilta.



B. Isokaulussieni (*Stropharia hornemannii*) kasvaa tyypillisesti havumetsissä. (KARI STEFFEN.)

hajotusprosessin, ne toimivat karikkeenhajottamisen pioneerieliöinä. Sieni-juurisienet puolestaan elävät metsämaassa karikkeen seassa hajottaen maaperän orgaanista materiaalia ja tuottaen hyvin samankaltaisia makroskooppisia itiöemiä kuin karikkeenhajottajat. Elintoinnoiltaan ne poikkeavat kuitenkin radikaalisti karikkeenhajottajista, sillä ne elävät symbioosissa kasvien kanssa ja saavat isäntäkasviltaan suurimman osan tarvitsemastaan energiasta (LUKU 6.2). Makroskooppisia ITIÖEMIÄ tuottavat sienet voidaan jakaa kolmeen ekofysiologiseen ryhmään: 1) puuta lahottavat sienet, 2) karikkeenhajottajat ja 3) sienijuurisienet (KUVA 9). Ryhmät eivät kuitenkaan ole täysin erillisiä, sillä useat sienilajit voidaan luokitella useampaan kuin yhteen ekofysiologiseen ryhmään.



Kuva 9. Makroskooppisia itiöemiä tuottavien sienien jako kolmeen ekofysiologiseen ryhmään. (KARI STEFFEN.)

8.2.1 KARIKETTA HAJOTTAVIEN SIENEN KYKY HAJOTTAA KASVIEN OSIA

Karikkeenhajottajasienet tuottavat hapettavia solunulkoisia entsyymejä, joiden avulla sieni pilkkoo kasvimateriaalia. Tärkeimmät karikkeen ligniiniä hajottavat ja humuksen muodostukseen osallistuvat entsyymiryhmät ovat OKSIDAASIT, kuten lakkaasi sekä PEROKSIDAASIT (LUKU 8.1). Pääasiallisina

energianlähteinä karikkeenhajottajat käyttävät kasvien sisältämää selluloosaa ja HEMISELLULOOSAA, joiden pilkkomiseen sienet tuottavat HYDROLAASEIHIN kuuluvia SELLULAASEJA ja HEMISELLULAASEJA (LUKU 8.1). Lisäksi karikkeenhajottajasienet tuottavat PEKTINAASEJA, KITINAASEJA, PROTEAASEJA sekä monia muita entsyymejä.

Karikkeenhajottajasienet ovat VALKOLAHOA tuottavien puunlahottajien ohella ainoita organismeja, jotka pystyvät hajottamaan ligniiniä tehokkaasti (LUKU 8.1). Sienet eivät pysty hyödyntämään ligniiniä energiakseen, mutta niiden ligniinihajotuskyky on kehittynyt, jotta ne pääsisivät mahdollisimman lähelle puun ja karikkeen hemiselluloosaa ja selluloosaa. Selluloosa ja hemiselluloosat ovat polymeerejä, joiden rakenneyksiköinä on sokereita. Selluloosa on suoraketjuinen glukoosisokerista muodostunut polymeeri, ja hemiselluloosat ovat haarautuneita, useammasta eri sokerista muodostuneita polymeerejä. Kun karikkeenhajottajasienet hajottavat luonnossa ligniiniä maahan pudonneista lehdistä, ne tyypillisesti valkaisevat tummentuneet lehdet. Tällaisia valkaistuneita puun lehtiä tai neulasia voi löytää metsästä tuoreimman lehtikerroksen alta (KUVA 10).

Näistä lehdistä ligniini on suurimmaksi osaksi hajonnut, joten jäljellä on lähinnä vaaleaa selluloosaa, jota sieni voi vielä käyttää ravinnokseen. Kasvimateriaalin ligniini muuntuu hajotuksen edetessä väriltään ruskeaksi tai kellertäväksi. Ilmiö näkyy selkeimmin ligniiniä sisältävän paperin kellertyessä auringonvalossa. Valkaistunut karike vastaa puun valkolahoa, ja tästä syystä karikkeenhajottajasieniä voi kutsua metsämaan valkolahottajiksi (LUKU 8.1.3.1.) – etenkin kun maassa elävien karikkeenhajottajasienten joukosta ei ole löydetty ruskolahoa tuottavia lajeja. Karikkeenhajottajasienten ligniinihajotuskyky ei yllä aivan puunlahottajien tasolle, mutta koska maan ja karikkeen muodostama monimuotoinen ympäristö vaatii monipuolisen entsyymikokoelman, maaympäristössä toimivat sienet käyttävät hajottamiseen useampia yhdisteitä kuin puussa elävät lajit. Ligniiniä jää maahan runsaasti myös hajoamattomana, vaikkakin usein muuntuneessa muodossa. Tämä jae on tärkeä lähtöaine humuksen muodostumisessa.

8.2.2. HUMUKSEN MUODOSTUMINEN

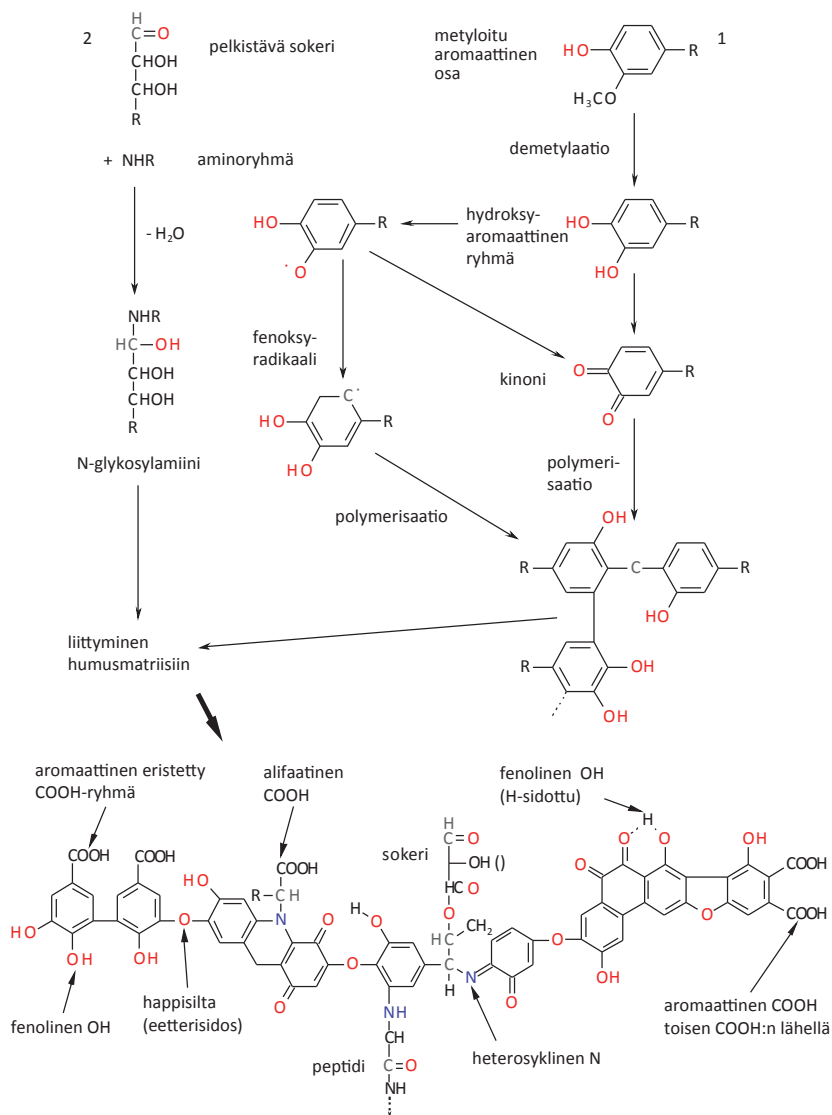
Humuksen tärkein lähtöaine on ligniini. Muita lähtöaineita ovat TANNIINI, KITIINI ja SUBERIINI sekä kasvien hiilihydraattirakenteet (selluloosa ja hemiselluloosa), jotka ovat kaikkein tiukimmin sidoksissa ligniiniin eivätkä siten hajoa täydellisesti. Kasvimateriaalin hajotusprosessissa nämä kaikkein vaikeimmin hajoavat yhdisteet muodostavat humusta eli humusyhdisteitä, jotka ovat erittäin stabiileja. Orgaaniset humusyhdisteet jaotellaan tavallisesti HUMUSHAPPOIHIN, FULVOHAPPOIHIN ja HUMIINIIN, mutta jako perustuu yhdisteiden liukoisuuteen. Ryhmien kemialliset erot eivät siis ole



KUVA 10. Valkoviirujuurekkaan (*Rhodocollybia butyracea*) valkaisemaa lehtikariketta. Laji on karikkeenlahottaja. (KARI STEFFEN.)

yksiselitteisiä, vaan ryhmät ovat osittain päällekkäisiä. Keskimäärin noin 30 prosenttia humuksen sisältämästä hiilestä on aromaattista (KUVA 11).

Luonnossa esiintyvän humuksen rakenne vaihtelee erityisesti maan happipitoisuuden mukaan. Koska humusyhdisteiden kaltaisia rakenteita syntyy myös ligniinin hapettua kemiallisesti, voidaan epäsuorasti päätellä, että karikkeenhajottajasienet aerobisina organismeina osallistuvat olennaisesti humuksen muodostumisprosessiin tuottaessaan ligniiniä hajottavia entsyymejä. Kasvimateriaalin humustumista edistävät myös maan metallikompleksit ja saven katalysoiva vaikutus. Luonnossa onkin ligniini-humus-savi-komplekseja, joissa on koko ajan käynnissä dynaaminen humuksen muodostumisprosessi. Toisin sanoen humuksen molekyyli rakenne muuttuu iän myötä ja uuden kasvimateriaalin lisäyksen myötä. Vaikka humusyhdisteet hajoavat luonnossa, on hajoaminen hidasta: yhdisteiden keskimääräinen puoliintumisaika on noin tuhat vuotta. Karikkeenhajottajasienet pystyvät hajottamaan humusyhdisteitä samoilla entsyymeillä, millä ne hajottavat ligniiniä.



KUVA 11. Humuksen muodostumisen kaavakuva. Lähtöaineena 1) ligniinin rakenneosa ja 2) sokeri. Karike sisältää HYDROKSIFENOLEJA, kuten SALISYYLI- ja GALLUSHAPPOA, jotka hapettuvat myrkyllisiksi KINONEIKSI ligniinin hajotuksen yhteydessä. Kinonit polyme-
roituvat helposti spontaaneissa reaktioissa, joihin myös POLYFENOLIOKSIDAASIT (kuten
lakkaasi) osallistuu. Polymeroituneiden yhdisteiden molekyylikoko on niin suuri, etteivät
ne mahdu sienisolun sisään. Näin kookas molekyyli on siis sienille haitaton. (KARI STEFFEN &
MARJA TUOMELA.)

8.2.3. TYYPILLISEN KARIKKEENHAJOTTAJASIENEN ELINYMPÄRISTÖT JA STRATEGIAT

Karikkeenhajottajasienten ryhmä on hyvin laaja, ja jotkut lajit ovat erikoistuneet tiettyihin kariketyyppeihin. Tyypillisimmät kasvuympäristöt ovat lehti-, havu- tai sekametsät, ruohikot sekä niityt ja nurmikot. Suomessa tärkeimmät kantasieniin kuuluvat karikkeenhajottajasuvut ovat malikat (*Clitocybe*), juurekkaat (*Gymnopus*, aikaisemmin *Collybia*), hiipot (*Mycena*), nahikkaat (*Marasmius*), orakkaat (*Hydnum*), herkkusienet (*Agaricus*) ja valmuskat (*Tricholoma*) (TAULUKKO 4). On kuitenkin huomattava, että ainakin malikoihin, orakkaisiin ja valmuskoihin kuuluu myös sienijuurisieniä (LUKU 6.2). Tunnetuimmat Suomessa elävät kotelosieniin kuuluvat karikkeenhajottajat ovat korvasienet (*Gyromitra*), mörskyt (*Helvella*) ja huhtasienet (*Morchella*) (TIETOLAATIKKO 4).

Eri karikkeenhajottajasienet ovat kehittäneet laajan kirjon toisistaan poikkeavia elintapoja. Sienet kykenevät käyttämään ravintonaan monenlaisista orgaanista materiaalia saatavuuden mukaan, ja ne ovat myös sopeutuneet hyvin erilaisiin ympäristöihin. Ne elävät maassa karikkeen joukossa ja hajottavat siellä orgaanista materiaalia, sitä mukaa kuin uutta kariketta on saatavilla, esimerkiksi lehtien pudotessa maahan. Vaikka erikoistuneilla sienillä on tehokas karikkeen hajotuskyky, mikään laji ei pysty yksin tuottamaan kaikkia kasvin hajottamiseen tarvittavia entsyymejä. Luonnossa karikkeen hajottamiseen osallistuvatkin monet mikrobit yksi toisensa jälkeen. Tätä ilmiötä kutsutaan SUKKESSIOKSI.

Sienten sukcesso karikkeen hajotuksessa etenee seuraavasti. Kasvissa jo valmiiksi olevat endofyyttiset lajit häviävät, ja tilalle tulee ensimmäisessä vaiheessa lähinnä kotelosieniin kuuluvia, nopeasti kasvavia sienilajeja (esimerkiksi pensseli- tai punahomesukujen sieniä). Ne eivät pysty hajottamaan ligniiniä, ja niiden selluloosan ja hemiselluloosan hajotuskyky on myös yleensä vähäinen. Nämä sienet hyödyntävätkin helpommin hajoavia ja pienimolekyyllisempiä yhdisteitä, kuten sokereita tai FENOLEITA. Ne ovat maaperän opportunisteja, jotka kasvavat ja lisääntyvät vain helpon ravintokohteen sattuessa kohdalle, ja karikkeen massahäviö jää tässä vaiheessa vielä pieneksi.

Seuraavassa vaiheessa kariketta hajottavat varsinaiset karikkeenhajottajat, joista opportunistimmat lajit, kuten muste- (*Coprinus*) ja piennarsienet (*Agrocybe*) ilmestyvät ensin. Nämä sienet esiintyvät runsaimmillaan, kun maata on muokattu mekaanisesti tai kun maahan tulee yhdellä kertaa paljon orgaanista ainesta. Tällainen tilanne syntyy esimerkiksi silloin, kun puuhaketta tai kaarnaa lisätään istutettujen puiden ja pensaiden juurille. Jos taas ravintoa on vähän tai ympäristössä on muuten epäsuotuisat olosuhteet, monet karikkeenhajottajasienet saattavat pysyä pitkiäkin aikoja näkymättömissä – toisin sanoen sienet eivät muodosta itiöemiä. Jotta karikkeenhajottajat

TAULUKKO 4. Suomen yleisimpiä karikkeenhajottajasieniä. B = kantasieni (Basidomycetes), A = kotelosieni (Ascomycetes) (Salo ym. 2006).

Suku	Esimerkkilaji	Kaari (B/A)	Ympäristö	Muuta
<i>Agaricus</i> herkkusienet	<i>A. bisporus</i> viljelyherkkusieni	B	komposti, laitumet	herkkusieni on maailman eniten viljelty sieni
<i>Agrocybe</i> piennarsienet	<i>A. praecox</i> kesäpiennarsieni	B	pensaikot, komposti, hakekasat	suvun sienet tuottavat epätyypillisiä peroksidaaseja
<i>Clitocybe</i> malikat	<i>C. clavipes</i> nuijamalikka	B	kangasmetsät, lehdot, niityt	yleinen suku
<i>Collybia</i> pahkajuurekkaat	<i>C. tuberosa</i> ruskopahkaj.	B	kuolleiden kantasienten pinnalla	
<i>Coprinus</i> mustesienet	<i>C. comatus</i> suomumustes.	B	puutarhat, lehdot komposti	
<i>Gymnopus</i> juurekkaat	<i>G. confluens</i> tupasjuurekas	B	lehti- ja sekametsät	tuottavat ”valkaistua kariketta” (kuva 10)
<i>Gyromitra</i> korvasienet	<i>G. esculenta</i> korvasieni	A	hiekkaiset paikat	korvasieni on kauppasieni
<i>Helvella</i> mörskyt	<i>H. elastica</i> silojalkamörsky	A	lehdot ja hiekkaiset paikat	
<i>Hygrocybe</i> helovahakkaat	<i>H. coccinea</i> punavahakas	B	lehdot, niityt	usean suvun ryhmä, yleinen
<i>Hygrophoropsis</i> valevahverot	<i>H. aurantiaca</i> valevahvero	B	havu- ja sekametsät	Suomessa vain kaksi lajia
<i>Lepista</i> rusomalikat	<i>L. nuda</i> sinivalmuska	B	lehdot, puistot	muodostaa noidankehiä
<i>Lycoperdon</i> tuhkelot	<i>L. perlatum</i> käsätuhkelo	B	puistot	kupusieni
<i>Aleuria</i> oranssimaljakkaat	<i>A. aurantia</i> oranssimaljakas	A	usein hiekalla kaarnan pinnalla	usean suvun ryhmä
<i>Marasmius</i> nahikkaat	<i>M. oreades</i> nurminahikas	B	havu- ja seka- metsät, ruohikot	vaihteleva ulkonäkö
<i>Micromphale</i> haisunahikkaat	<i>M. perforans</i> kuusenneulasn.	B	havunneulasen pinnalla	yksi sieniyksilö elää yhdellä neulasella
<i>Morchella</i> huhtasienet	<i>M. elata</i> kartiohuhtasieni	A	pihat, puistot	ruokasieniä
<i>Mycena</i> hiipot	<i>M. epipterygia</i> keltajalkahiippo	B	havu- ja sekametsät	suvun sienet tuottavat epätyypillisiä peroksidaaseja
<i>Panaeolus</i> kirjoheltat	<i>P. foeniseii</i> nurmikirjoheltta	B	nurmikot, lanta jätökset	
<i>Psilocybe</i> madonlakit	<i>P. semilanceata</i> suippumadonl.	B	nurmikot	madonlakit tuottavat psilosiibiiniä ja psilosiinia, jotka ovat lain mukaan huumausaineita
<i>Stropharia</i> kaulussienet	<i>S. hornemannii</i> isokaulussieni	B	sekametsät	viljelty laji <i>S. rugosoannulata</i>

TIETOLAATIKKO 4. RUOKASIENET

Monet ruokasienet ovat karikkeenhajottajasieniä. Luonnossa kasvavista ruokasienistä muun muassa korvasieni, huhtasieni, kaulussienet ja mustesienet ovat karikkeenhajottajia. Maailman eniten viljelty sieni, vieljelyherkusieni (*Agaricus bisporus*), sekä Saksassa yleisesti viljelty viljelykaulussieni (*Stropharia rugosoannulata*, kuvassa) ovat karikkeenhajottajia (ruokasienistä tarkemmin ks. LUVUT 11.1 JA 11.3).



(KARI STEFFEN.)

pystyisivät käyttämään puunlehtiä ja -kappaleita, kariketta sekä karikkeen sisältämää kaarna ravintona, niiden on tuotettava sellulaaseja ja LIGNINOLYTTISIÄ entsyymejä. Opportunistilajeilla on kuitenkin usein heikompi kilpailukyky kuin erikoistuneemmillä karikkeenhajottajasienillä. Tähän vaikuttavat monet tekijät, jotka voivat olla sekä ABIOOTTISIA että BIOOTTISIA. Esimerkkinä abioottisista tekijöistä on opportunistilajien heikompi GALLUSHAPON sietokyky. GALLUSHAPPOA syntyy karikkeen hajotuksessa, ja se on yksi tärkeimmistä humuksen lähtöaineista. Esimerkkejä bioottisista tekijöistä ovat sienirihmaa ravinnokseen käyttävät pieneliöt, jotka syödessään valikoivat, mitä sienilajeja syövät: lajit, joita syödään vähemmän kuin toisia, saavat kilpailuedun ekosysteemissä. Yksi pienpetojen valikoinnista hyötyvä sieni on hyvin yleinen karikkeenhajottajasieni maitohiippo (*Mycena galopus*).

Opportunistisia karikkeenhajottajia seuraavat erikoistuneemmat lajit, ja viimeisessä vaiheessa paikalle saapuu spesialisteja, jotka ovat erikoistuneet pitkälle hajonneen karikkeen hyötykäyttöön. Koska ekosysteemiin virtaa koko ajan uutta kariketta, opportunisti- ja spesialistilajit toimivat käytännössä yhtä aikaa opportunistin käyttäessä ravintonaan osin spesialistin hajotustuotteita, kuten selluloosan hajotuksessa syntyviä SELLOBIOOSIA ja glukoosia. Kun opportunistilajit pystyvät erikoistuneita lajeja paremmin irrottamaan tyypeä ja muita ravinteita ja spesialistilajit voivat hyötyä vapaista ravinteista, on sienten rinnakkaiselo synergistinen.

Suurin osa karikkeenhajottajasienistä on ravintovalinnoiltaan pikemminkin erikoistuneita kuin opportunisteja, eli nämä lajit ovat erikoistuneita jonkin kariketyypin, kuten kuusenkäpyjen tai männynneulasten, hajottamiseen. Erikoistuneiden sienilajien laaja-alainen biokemiallinen aktiivisuus mahdollistaa tämän yhden kariketyypin hajottamisen hyvin pitkälle, joskaan ei aivan kokonaan. Nämä sienet ovat karikkeenhajottajista tehokkaimpia ligniinihajotuskyvyltään, mutta ne kasvavat hitaammin ja sietävät vähemmän ulkopuolista stressiä kuin opportunistiset sienet. Omassa ympäristössään ne ovat yleensä hyvin kilpailukykyisiä. Karikkeenhajottajat voivat taantua, jos ne altistuvat mekaaniselle tai fysikaaliselle stressille, kuten kuivuu-delle, mutta ne sietävät erittäin hyvin kemiallista stressiä, kuten lehtikarikkeen sisältämiä fenolisia yhdisteitä. Kemiallisen stressin sietokyky perustuu osittain näiden sienilajien ominaisuuteen tuottaa monenlaisia solunulkoisia entsyymejä, joista muun muassa OKSIDOREDUKTAASIT osallistuvat sekä fenolisten yhdisteiden hajotukseen että niiden polymeroimiseen.

Yksittäisen karikkeenhajottajasienen rihmasto saattaa kasvaa hyvin pitkiä matkoja (TIETOLAATIKKO 5; VRT. MYÖS TIETOLAATIKKO 2). Tällöin sen useat sienirihmat liittyvät yhteen muodostaen kimppuja. Kun rihmakimppu saavuttaa sopivan kariketyypin, kasvutapa muuttuu: rihmat erkanevat toisistaan ja muodostavat viuhkoja (KS. LUVUN 8 ALOITUSKUVA), joilla ne peittävät kokonaan lehden tai muun ravintolähteen pinnan.

SUOSITTELEMME

Sieniekologian perusteos ja yksi harvoista kirjoista, jotka käsittelevät karikkeenhajottajia: Dix, N. J. & J. Webster (1995). *Fungal Ecology*. London: Chapman & Hall. 549 s.

Suomen kääpäisienilajit kuvaileva, kääpien lahotustavoista, ekologisesta merkityksestä ja levinneisyydestä kertova perusteos puunlahottajista: Niemelä, T. (2005). *Käävät, puiden sienet*. Norrlinia 13. Helsinki: Luonnon-tieteellisen keskusmuseon kasvimuseo. 319 s.

TIETOLAATIKKO 5. NOIDANKEHÄT

Noin 60 karikkeenhajottajasienilajia voi muodostaa metsässä tai ruohikoilla kasvaessaan noidankehiä eli suuria itiöemistä koostuvia renkaita. Tällaisia sieniä ovat esimerkiksi herkkusienet, malikat, juurekkaat ja nahikkaat. Noidankehät syntyvät, kun sienirihma kasvaa alkupisteestä säteittäisesti joka suuntaan ja levittäytyy yhä suuremmalle alueelle. Itiömät esiintyvät vain kehän uloimmalla reunalla, jossa kasvu suuntautuu kohti tuoretta kariketta. Ruohikossa ja laidunmailla sieni kariketta hajottamalla stimuloi ruohon kasvua kehän ulkolaidalla, mutta kehän sisäpuolella lähellä itiömiä voi olla paljas alue, jossa ruoho näyttää elottomalta. On arveltu, että paljas alue syntyy sienien loiskasvun, kuivuuden ja sienten tuottamien myrkyllisten yhdisteiden yhteisvaikutuksesta. Lähempänä kehän keskustaa voi olla toinen vyöhyke, jossa sieni stimuloi kasvien kasvua. Tällä vyöhykkeellä sienirihma tarjoaa hajotessaan ravintoa kasveille ja bakteereille, eikä myrkyllisiä yhdisteitä enää esiinny. Härmämalikan (*Clitocybe nebularis*) noidankehien on todettu kasvavan jopa yli puoli metriä vuodessa, ja kehän tyypillinen halkaisija on 30–40 m. Suurimmat noidankehät voivat olla halkaisijaltaan jopa 200 metriä, ja niiden iäksi on arvioitu noin 420 vuotta.



(LASSE KOSONEN.)



9. HIIVAT JA HOMEET

Hiiva tuo monelle mieleen kaupan kylmähyllyllä olevan vahapaperiin käärityn harmahtavan kuution. Paketti sisältää panimo-, polttimo- ja viinihiivanakin tunnetun leivinhiiivan eläviä soluja, joita käytetään leivontaan ja alkoholijuomien valmistukseen. Tämä ihmisten tuhansia vuosia käyttämä hiiva oli ensimmäinen tumallinen eliö, jonka koko genomin DNA:n emäsjärjestys saatiin määritettyä. Tämä tapahtui vuonna 1996, ja kysymyksessä oli maailmanlaajuinen hanke (Goffeau ym. 1996; Mewes ym. 1997). Leivinhiiva (*Saccharomyces cerevisiae*) on kuitenkin vain yksi monista hiivalajeista. Homeesta puolestaan puhutaan, kun epämääräistä rihmasto kasvaa elintarvikkeissa tai haisee nurkissa. Tavallisessa puheessa hiivat ja homeet ovat yleisesti käytettyjä käsitteitä, joilla viitataan sienisolujen tai -kasvustojen ulkonäköön. Hiivoilla tarkoitetaan tällöin yksisoluisina kasavia sieniä ja homeilla lähes mitä tahansa rihmasto. Kumpikaan näistä määritelmistä ei yksityiskohtaisemmassa tarkastelussa kuvaa sieniryhmiä kovin selkeästi. Molemmissa ryhmissä on hyvin monenlaisia sieniä eri sienikaarista ja niiden elintavat vaihtelevat suuresti.

9.1 HIIVAT

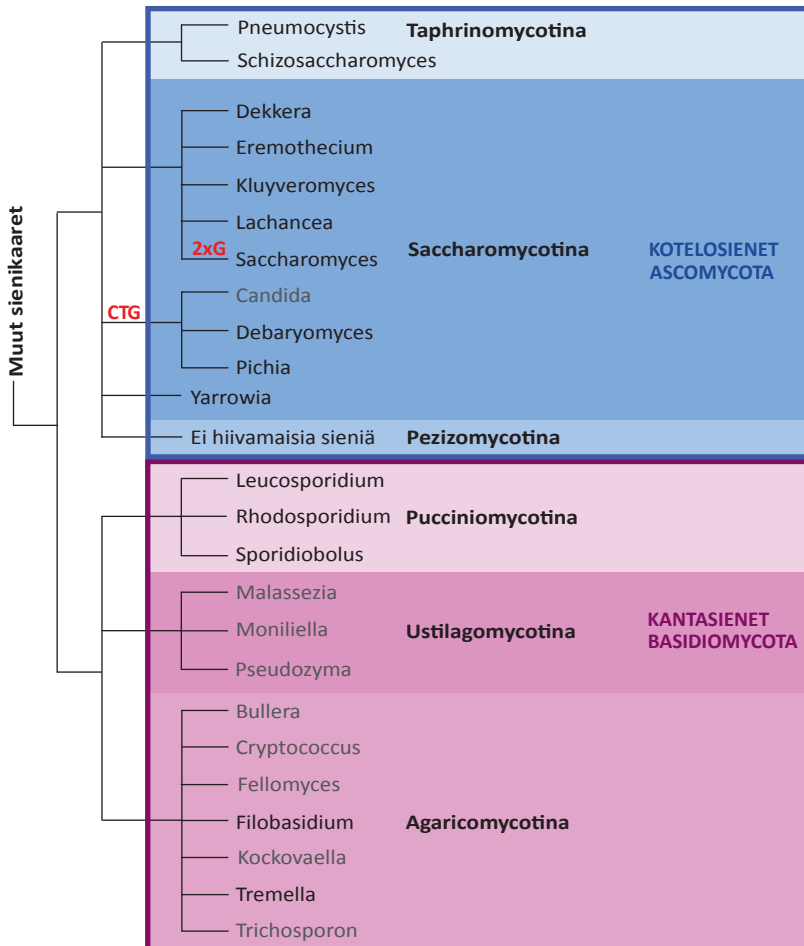
Jussi Jäntti, Matti Korhola & Laura Ruohonen

Hiivat ovat kotelo- tai kantasieniä, jotka kasvavat pääasiallisesti yksisoluisina. Ne lisääntyvät suvuttomasti silmikoimalla tai jakautumalla kahtia. Niiden suvullisen lisääntymisen vaiheet eivät tapahdu itiöemässä (Kurtzman ym. 2011). Hiivoja on aikaisemman käsityksen mukaan pidetty alkukantaisina tumallisina eliöinä, jotka ovat peräisin yhteisestä esisolusta. Viimeaikaiset DNA-analyysit kuitenkin osoittavat että hiivoja on eriytynyt useista eri sienilinjoista (Kurtzman ym. 2011).

Monet Mucoromycotina-alakaaren lajit ovat nopeakasvuisia elintarvikkeiden pilaajia. Kuvassa Mucor-suvun sienen suvuttomia itiöpesäkkeitä. (TUOMO NIEMELÄ.)

9.1.1 HIIVOJEN TAKSONOMIA

Suurin osa tunnetuista hiivoista sijoittuu kotelosientien kaareen, mutta myös kantasienissä on useita hiivoja (kuva 1) (Scannell ym. 2007). Joistakin hiivoista on kuvattu ainoastaan suvuttomasti lisääntyvä muoto ja toisista vain suvullinen muoto. Jos samasta kannasta on kuvattu sekä suvuton että suvullinen muoto, käytetään siitä nimitystä HOLOMORFI. Nykyisin kotelosienihiivoista tunnetaan 72 suvullista ja 14 suvutonta sukua sekä kantasienihiivoista 34 suvullista ja 28 suvutonta sukua (Kurtzman ym. 2011). Hiivalajeja on kuvattu yhteensä 1414. Vuoden 2013 alusta kullekin hiivalle on hyväksytty vain yksi nimi kansainvälisen nimistösäännösten mukaisesti.



KUVA 1. Tunnetuimpien hiivasukujen karkea sukupuu. *Saccharomyces*-suvun hiivoilla on kaksinkertaistunut genomi (koodi 2xG). Osalla kotelosienihiivoista CTG-nukleiinihappokoodi luetaan seriiniksi eikä leusiiniksi (koodi CTG). Sekä kotelo- että kantasienissä osa suvuista on nimetty suvullisten (musta teksti) ja osa suvuttomien (harmaa teksti) ryhmien mukaan. (SARI TIMONEN.)

Monet hiivat kasvavat tietyissä olosuhteissa rihmamaisesti muodostaen VALERIHMOJA. Valerihmojen solut ovat kuitenkin erillisiä, eikä niillä ole solulimayhteyttä. Eräät hiivat, esimerkiksi iholla ja ruoansulatuselimistössä tavallinen ja yleensä harmiton sammashiiva (*Candida albicans*), saattavat muodostaa myös aitoja rihmoja eli monitumaisia soluja, joiden välissä on avoin yhteys.

Kantasienihiivoista tunnetaan parhaiten *Filobasidiella*-suku. Siinä on 70 lajia, joista kaksi on ihmispatogeeneja ja loput harmittomia, luonnossa etenkin kasvien pinnoilla ja viljojen jyvissä eläviä yleisiä saprotrofeja. Muita kantasieniin kuuluvia hiivasukuja ovat muun muassa suvulliset *Filobasidium*, *Leucosporidium*, *Rhodosporeidium*, *Sporidiobolus*, poimuhuhytykät (*Tremella*) ja suvuttomat *Bullera*, *Fellomyces*, *Kockovaella*, *Malassezia*, *Moniliella*, *Pseudozyma* ja *Trichosporon* (KUVA 1). Näistä *Rhodosporeidium*-suvun hiivat näyttävät pesäkkeinä punaisilta ja *Malassezia*-hiivojen liikakasvu iholla aiheuttaa hilseilyä, ihottumaa ja karvatupin tulehduksia.

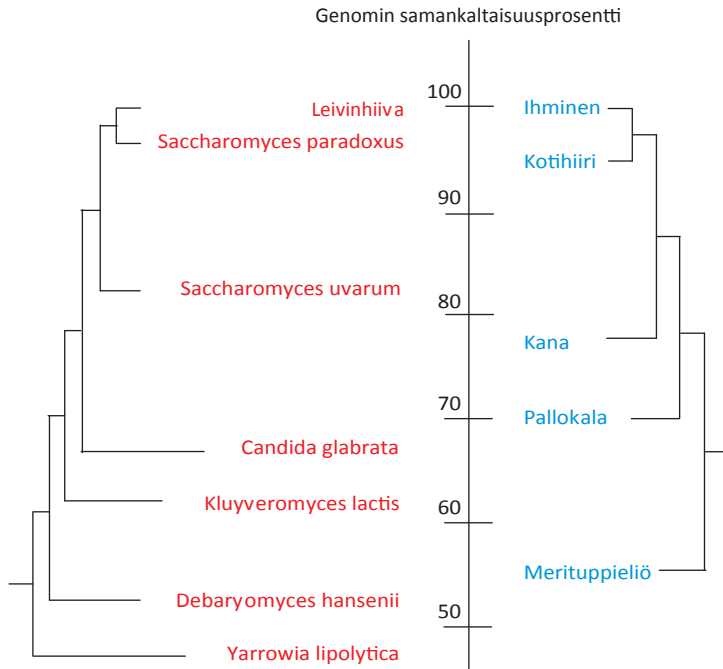
Kotelosienihiivoista parhaiten tunnettuja ovat Saccharomycetaceae-heimon hiivat. Ne jakautuvat kahteen ryhmään: vanhoihin ja genomien kahdentumisen (KUVA 1) jälkeisiin lajeihin. Genomin kahdentuminen on tapahtunut noin 100 miljoonaa vuotta sitten (Wolfe & Shields 1997). *Saccharomyces*-hiivojen ydinryhmän muodostavat leivinihiiva, viinihiiva (*Saccharomyces bayanus*) ja luonnossa esiintyvät *Saccharomyces kudriavzevii*, *Saccharomyces mikatae* ja *Saccharomyces paradoxus*. Kaikki nämä hiivat kuuluvat genomiltaan kahdentuneisiin lajeihin.

Halkihiivat (*Hasegawaea japonica*, *Schizosaccharomyces octosporus* ja *Schizosaccharomyces pombe*) ovat suvullisia kotelosieniä, jotka lisääntyvät jakautumalla kahtia (KUVA 1). Halkihiiva (*Schizosaccharomyces pombe*) on tutkimuksessa yleisesti käytetty mallieliö. Sen solunjakautumisen molekyylibiologisten tapahtumien säätelyn selvittämisestä Paul Nurse sai lääketieteen ja fysiologian Nobel-palkinnon vuonna 2001 yhdessä samoja tapahtumia leivinihiivassa ja merisiilissä tutkineiden Leland Hartwellin ja Tim Huntin kanssa.

Evoluution kuluessa on muodostunut ryhmä kotelosienihiivoja, joiden perinnöllisen koodin CTG luetaan proteiinien biosynteesissä poikkeuksellisesti seriiniksi, kun se muissa eliöissä luetaan leusiiniksi. Tällaisia hiivoja ovat lähinnä immuunivasteeltaan heikentyneissä ihmisissä tautia aiheuttavat *Candida albicans* (sammashiiva), *Candida dubliniensis*, *Candida guilliermondii*, *Candida lusitanae*, *Candida parapsilopsis* ja *Candida tropicalis* (KUVA 1). Samaan kotelosieniryhmään kuuluva *Debaryomyces hansenii* sen sijaan ei ole patogeeni, vaikka se toisinaan esiintyy ihovaurioissa. Se on yleinen luonnossa, juustojen ja lihavalmisteiden pinnalla. Ryhmälle läheinen *Yarrowia lipolytica* on yleinen rasvapitoisessa ympäristössä. Tämä sukunsa ainoa

tunnettu laji on teollisesti tärkeä reuhiiva, askorbiinihapon tuottaja ja mahdollinen biodieselin raaka-ainelähde.

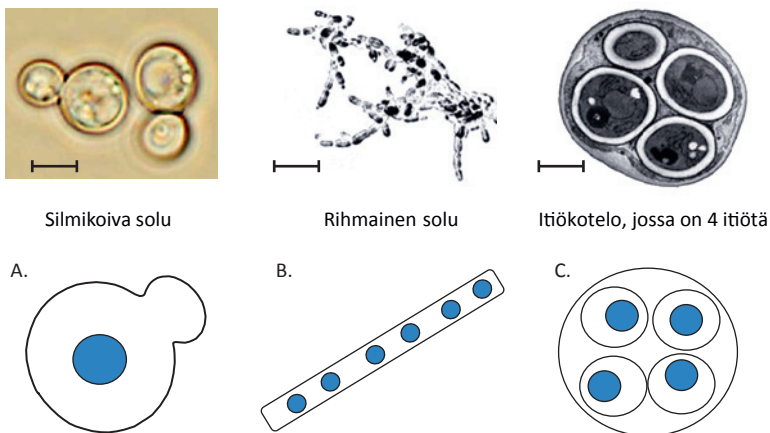
Hiivojen laaja kirjo käy hyvin ilmi, kun vertaillaan lajiutumisesä toisisäan eronneiden (ORTOLOGISTEN) geenien koodaamien proteiinien aminohappojärjestyksen vaihtelua (KUVA 2) (Dujon 2006). Geneettiset erot vaikkapa *Yarrowia lipolytica* ja leiviniivan välillä ovat yhtä suuria kuin erot vaippaeläimiin kuuluvan hyytelömäisen, läpikuultavan meritupen ja ihmisen välillä. *Saccharomyces*-hiivojen ydinryhmän lajit ovat nekin geneettisesti niin erilaisia, että verrokkina voidaan pitää eroa kanan ja ihmisen välillä.



KUVA 2. Kantasienihiivojen ja eräiden selkärankaisten samankaltaisten geenien koodaamien proteiinien aminohappojärjestyksen vertailun mukaiset eroavaisuudet (Dujon, 2006). Aminohappojärjestyksen samankaltaisuuden verrokkina on leiviniiva hiivoilla ja ihminen selkärankaisilla. (SARI TIMONEN.)

9.1.2. HIIVASOLUJEN ERILAISTUMISMEKANISMIT

Sekä kotelo- että kantasienten kaarien hiivat sisältävät laajan kirjon ulkomuodoltaan toisistaan poikkeavia lajeja (LUKU 9.1.1). Tarkastelemalla hiivoja niiden solujakautumistapojen mukaan voidaan erottaa kolme periaatteellisesti erilaista muotoa (KUVA 3) (Knop 2011).



KUVA 3. Tarkastelemalla hiivoja niiden solujakautumistapojen mukaan voidaan erottaa kolme periaatteellisesti erilaista muotoa.

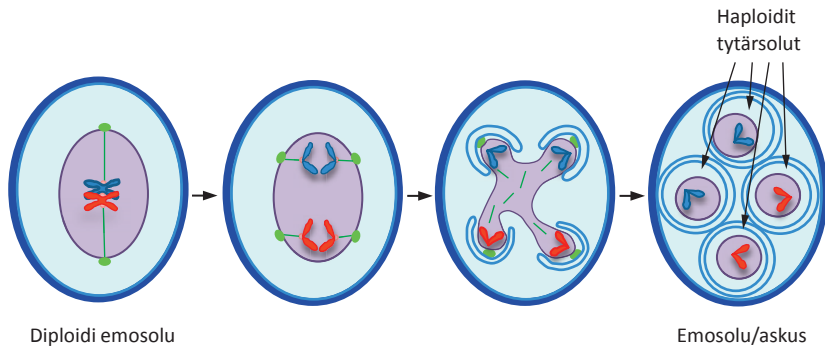
A. Yksisoluisen hiivasolun tapauksessa tumanjakautuminen on kytkeytynyt solun jakautumiseen siten, että jokaisen jakautumisen yhteydessä myös tuma jakautuu.

B. Joidenkin rihmamaisten hiivojen tapauksessa tumien jakautuminen ei ole kytkeytyneenä solunjakautumiseen vaan tumat kykenevät jakautumaan autonomisesti.

C. Itiönmuodostuksessa tumien jakautumisen jälkeen tytärsolut muodostuvat emოსolun sisälle. Mittajanojen pituus kuvissa vasemmalta oikealle 5, 10 ja 2 mikrometriä. (JUSSI JÄNTTI.)

Tyypillinen yksisoluisen hiiva on solu, jonka perimä sijaitsee tumassa ja jonka jakautuminen on kytkeytynyt solunjakautumiseen siten, että jokaisen jakautumisen yhteydessä myös tuma ja sen sisältämä perimä jakautuvat. Myös soluelimet, kuten mitokondrio ja vakuoli, jakautuvat tytärsoluun. Tämä jakautuminen voi olla joko epäsymmetrinen tai symmetrinen. Useiden *Saccharomycetaceae*-heimon tai niille läheisten hiivojen kasvullinen vaihe tapahtuu soikeiden tai pyöreiden, joitakin mikrometrejä halkaisijaltaan olevien solujen silmikoinnilla. Tämä epäsymmetrinen solunjakautuminen poikkeaa olennaisesti symmetrisestä solunjakautumisesta, jossa emოსolu jakautuu symmetrisesti kahdeksi yhtä suureksi soluksi. Symmetrinen solunjakautuminen tunnetaan hiivoista laajasti käytetyssä solujakautumistutkimuksen mallissa, halkihiivassa. Lisäksi muun muassa bakteeri- ja nisäkässolut jakautuvat yleensä symmetrisesti.

Solujen ja tumien jakautuminen voi myös olla vain löyhästi toisiinsa kytkeytynyttä. Esimerkiksi rihmamaisella *Eremothecium gossypii* -hiivalla tumien jakautuminen ei ole kytkeytyneenä solunjakautumiseen vaan tumat kykenevät jakautumaan autonomisesti rihmassa (KUVA 3) (Gladfelter ym. 2006). Tällainen rihmasto on monitumaista ja väliseinäntöntä. Monet hiivat (esim. leivinihiiva) kykenevät kuitenkin muodostamaan vain valerihmoja



KUVA 4. Itiönmuodostuksessa kromosomit (sininen ja punainen) jakautuvat meioottisesti tumän sisällä. Tumasukkula kiinnittyy kromosomeihin (sininen ja punainen) ja sukkulanapaan (vihreä). Uusi kaksinkertainen ulkokalvo (vaaleansininen) syntyy sukkulanavasta alkaen kasvaa muodostuvien tumien ympärille. Itiöille kasvaa tämän jälkeen paksu soluseinä. (JUSSI JÄNTTI.)

(PSEUDOHYYFEJÄ), joissa yhden tumän sisältävät yksittäiset solut pysyvät solunjakautumisen jälkeen kiinnittyneinä toisiinsa mutta joissa solulimat ovat solun ulkokalvon toisistaan erottamia.

Hiivat voivat myös muodostaa haploideja itiöitä diploidien solujen jakautuessa meioottisesti (KUVA 4). Tämän prosessin laukaisevat tyypillisesti heikentyneet kasvuolot (esim. ravinnon puute). Tässä prosessissa tumien jakautumisen jälkeen tytärsolut muodostuvat emosolun sisälle (KUVA 4).

Monet hiivalajit kasvavat käyttämällä vähintään kahta edellä kuvatuista kasvutavoista. Ilmenemismuodoltaan erilaisten kasvumuotojen käynnistyminen riippuu solun ulkoisista signaaleista, kuten feromoneja erittävien lajikumppanien läsnäolosta tai ravintotilanteesta (LUVUT 3.3 JA 5.1).

Typen tai sopivan hielenlähteen puuttuminen käynnistää leivinhiiivassa itiöimisen. Leivinhiiivan itiöimisessä diploidi genomi käy läpi meioottisen jakautumisen (Neiman 2011; Moreno-Borchart & Knop 2003). Leivinhiiivassa tapahtuu suljettu meioosi, jossa tumasukkula muodostuu tumän sisälle, mikä säätelee genomien jakautumista syntyviin uusiin tumiin (LUKU 3.5; KUVA 4). Tumasukkula on kiinnittyneenä tumän kalvossa olevaan sukkulanapaan, joka vastaa toiminnallisesti korkeampien aivotumallisten solujen keskusjyväsiä. Sukkulanapa toimii myös solun uuden ulkokalvon muodostumisen aloituskohtana. Sukkulanavan tumän ulkokalvon puolelta alkanut uuden kaksoiskalvon kasvaminen johtaa lopulta syntyneiden neljän haploidin tumän sulkeutumiseen omiin kaksoissolukalvon sisältäviin soluihinsa (KUVA 4). Syntyneille haploideille itiöille kasvaa tämän jälkeen paksu soluseinä, joka suojaa itiöitä esimerkiksi pitkäaikaiselta kuivuudelta. Kasvuolojen muuttuessa jälleen suotuisiksi voivat itävät itiöt – ja leivinhiiivan

tapauksessa vastakkaista pariutumistyyppiä olevat solut – pariutua muodostaen jälleen kaksi diploidisolua.

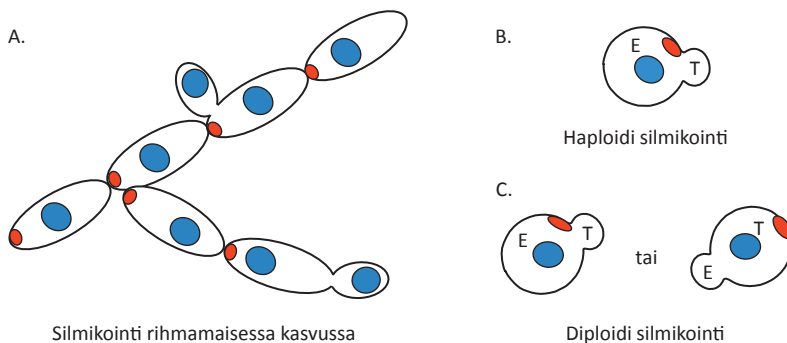
Luonnossa esiintyvän leivinhoivan kasvaessa kiinteällä alustalla yksittäinen pesäke sisältää eri osissaan erilaisia hiivan kasvumuotoja (Váchová ym. 2011). Eri kohdissa pesäkettä sijaitsevat solut puolestaan ilmentävät erilaisia geenejä. Pesäkkeen sisäosaan muodostuu onkalo ja ulkopuolelle kalvo, joka eristää pesäkkeen sisällä sijaitsevat solut mahdollisilta ympäristön epäsuotuisilta olosuhteilta ja uhkilta. Solut, jotka ovat kosketuksissa kasvualustan kanssa kasvavat valerihmoina, mikä mahdollistaa laajan ja tiukasti kiinnittyvän kosketuspinnan kasvatusalustan kanssa. Tällainen pesäke, jossa erilaisuneet solut muodostavat toiminnallisen kokonaisuuden, sisältää piirteitä, joita tyyppillisesti pidetään monisoluisen eliön ominaisuuksina.

Kasvuolojen muuttuessa siten, että typen saanti on vaikeaa mutta hiilenlähteitä on vielä riittävästi, käynnistyy erityisesti kiinteällä kasvualustalla kasvavilla leivinhoivan diploidisoluilla valerihmaston muodostus (KUVA 3B) (Gimeno ym. 1992; Madhani & Fink 1998). Tälle kasvutavalle on ominaista solujen pidentyminen ja niiden ketjuuntuminen rihmaiseksi rakenteeksi. Valerihman muodostukseen vaaditaan solujen silmikoinnissa tapahtuva muutos. Sekä haploidin että diploidin valerihmaston muodostumisen aikana solut käyttävät yksisuuntaista silmikointia, jolloin uusi tytärsolu muodostuu aina vastakkaiselle puolelle solua kuin missä aikaisempi emosolusta silmikointiskohta sijaitti (KUVA 5A). Tämä johtaa solujen ketjuuntumiseen. Joissakin soluissa tapahtuu toinen silmikointi aikaisemman silmikoinnin vierestä, mikä saa aikaan haarautuneen valerihman muodostumisen.

Hyvissä kasvuolosuhteissa haploidit solut jakautuvat muodostamalla tytärsolun aina sen kohdan viereen, missä edellinen silmikointi tapahtui (KUVA 5B). Diploidit leivinhoivan solut puolestaan silmikoivat hyvissä kasvuolosuhteissa noudattaen kaksisuuntaista silmikointitapaa (KUVA 5C).

9.1.3. HIIVAT LUONNOSSA JA LABORATORIOSSA

Luonnossa hiivoja tavataan kaikkialla, mutta erityisesti sokeripitoisissa ympäristöissä. Muut sienet ovat yleensä makromolekyylien hajottajia, ja hiivat voidaan nähdä hajoamistuotteina syntyvien sokereiden tai kasvi- ja muiden elinnesteiden sisältämien sokereiden hyväksikäyttäjinä. Hiivat leviävät tehokkaasti kasvusta toiseen erityisesti kukissa vierailevien hyönteisten välityksellä. Luonnossa esiintyvät hiivat ovat yleensä diploideja ja lisääntyvät kasvullisesti yksisoluisina, valerihmoina tai varsinaisina rihmoina kuroutumalla emosolusta tytärsoluksi. Ainoastaan *Schizosaccharomyces*-suvun hiivat lisääntyvät kasvullisesti jakautumalla kahtia. Hiivasolut ovat tavallisinmin kananmunan, pallon, tennismailan tai melkein suorakaiteen muotoisia, ja niiden läpimitta on 5–10 µm. Tilavuudeltaan ja painoltaan ne ovat



KUVA 5. A. Diploidit solut voivat myös muodostaa valerihmastoja. Valerihmaston muodostuessa solut silmikoihtuvat pääsääntöisesti yksisuuntaisesti ja tytär溶u eivät jakautumisen päätteeksi irtoa emosoluista. Uusi tytär溶u muodostuu tyypillisesti kohdasta, joka on silmikoitumisarven (punainen soikio) vastakkaisella puolella. Rihmastoon haaroja muodostuu, kun solunjakautuminen tapahtuu joskus myös silmikoitumisarven vierestä. B. Haploidien leivinihiivan solujen silmikoidessa tytär溶u (T) muodostuu emosolusta (E) aikaisemman silmikoitumiskohdan eli silmikoitumisarven (punainen soikio) viereen. Tuma (sininen) sisältää vain yhden kromosomiston. C. Diploidit leivinihiivan solut silmikoihtavat yleensä noudattaen kaksisuuntaista silmikointitapaa, missä tytär溶u (T) voi syntyä joko silmikoitumisarven (punainen soikio) viereen tai vastakkaiselle puolelle silmikoitumisarvesta. Tuma (sininen) sisältää kaksi kromosomistoa. (JUSSI JÄNTTI & SARI TIMONEN.)

siis 50-kertaisia bakteereihin verrattuna. Leivinihiivassa on noin 10^{10} hiivasolua grammassa, eli 50 g:n tuorehiivapalassa on yhteensä 500 miljardia hiivasolua. Kuivahiivassa on puolestaan 3×10^{10} solua grammassa. Leivinihiivan elinkierto tunnetaan hiivoista parhaiten (LUKU 5.2).

Laboratoriossa käytettävät kotelosienihiivat ovat enimmäkseen haploideja ja heterotallisia, eli niitä voidaan viljellä sellaisenaan pysyvästi haploideina viljelminä. Niillä on kuitenkin yleensä paritumistyyppi – leivinihiivalla joko a tai alfa, jotka voidaan risteyttää keskenään. Näin syntyvä diploidi solu on HETEROOTYGOOTTI a/alfa, joka voi jatkuvasti lisääntyä kasvullisesti (LUKU 5.1). Tällainen diploidi hiiva voi elinolojen heikentyessä, kuten ravinteiden niukentuessa, tuottaa jälkeläisiä meioottisen jakautumisen avulla (LUKU 9.1.2). Suvullisen vaiheen tuloksena syntyy koteloiitiöitä, jotka ovat kasvullisen solun muodostamassa itiökotelossa (KUVA 3C). Ravinteikkaassa ympäristössä itiökotelohajoaa entsyymaattisesta toiminnasta ja koteloiitiöt itävät muodostaen uusia kasvustoja.

Luonnosta eristetyt hiivakannat, kuten viinihiivat, ovat usein diploideja ja homotallisia. Vallitseva homotallisuus perustuu geeniin, joka aiheuttaa paritumistyyppin vaihdoksen (*mating type switching*) jokaisessa haploidissa

solunjakautumisessa. Tämä johtaa tytärsolujen pariutumiseen ja homotallisen diploidin heterotsygootin muodostumiseen.

Hiivoilla tavataan sekä POLYPLOIDEJA että ANEUPLOIDEJA muotoja. Mekanismit tällaisten muotojen syntymiseksi liittyvät tyypillisesti pitkäaikaiseen valintapaineeseen kasvuympäristössä, jossa soluille on edullista tiettyjen geenien kopioklukujen muuttuminen (esimerkiksi panimoissa käytettävillä hiivoilla).

9.1.4 HIIVOJEN PERUSAIKAVAIHDUNTA

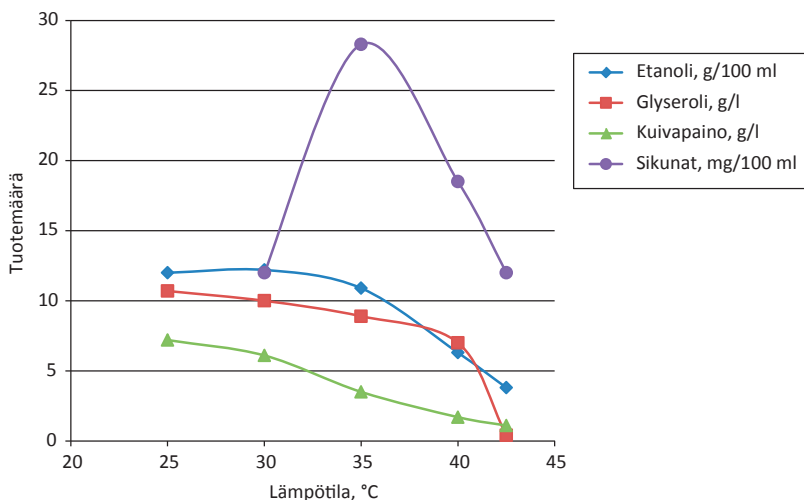
Kasvaessaan hiivojen täytyy muodostaa hiili-, typpi-, fosfori- ja rikkiaineenvaihduntansa tuloksena kaikki solun kahdentumiseen vaadittavat rakenteet (LUKU 3.1). Hiivojen täytyy myös saada ottamastaan ravinnosta tarvitsemansa energia. Energia käytetään solun toimintojen ylläpitoon ja kasvuun. Happea käyttävässä, soluhengitykseen perustuvassa kasvussa energiaa on käytettävissä kymmenkertaisesti käymiseen perustuvaan kasvuun verrattuna (LUKU 3.1.1). Suuremman energiamäärän turvin hiivat pystyvät lisääntymään huomattavasti tehokkaammin hapellisissa kuin hapettomissa oloissa. Hapettomissa oloissa monet hiivat turvautuvat käymiseen. Jotkut näistä hiivoista, lähinnä *Saccharomycotina*-alakaaren hiivat sekä *Ustilaginomycotina*-alakaaren *Moniliella*-suku, tuottavat käymistuotteenaan etanolia.

9.1.4.1 *Saccharomyces*-suvun hiivojen hiilihydraattien käyttö ja tuotto

Hiivoista *Saccharomyces*-suku on ihmiselle tutuin, ja suvun sienten aineenvaihdunta tunnetaan hiivoista parhaiten. Suvun hiivat viihtyvät monenlaisissa kasvatusoloissa (TAULUKKO 1). Paras kasvu saadaan yleensä aikaan 15–35 °C:n lämpötilassa, 4,5–6,5 pH:n happamuudessa ja noin 21 prosentin happipitoisuudessa. FERMENTATIIVISET eli käymisen avulla energiansaantiin kykenevät hiivat pystyvät kasvamaan myös anaerobisesti, mikäli kasvualustassa on valmiina nikotiinihappoa, steroleja ja tyydyttymättömiä rasvahappoja. Typenlähteenä useimmat suvun hiivat suosivat ammoniumia. Hiilenlähteeksi kelpaavat hiiliyhdisteet metanolista glyseroliin ja tärkkelykseen, yleensä parhaiten toimivat sokerit, kuten glukoosi, maltoosi, sakkaroosi, sorbitoli tai mannitoli.

TAULUKKO 1. Hiivojen kasvun rajoja.

Olosuhde	Kasvun alaraja	Paras kasvualue	Kasvun yläaraja
Lämpötila, °C	2	15–35	47
Happamuus, pH	3	4,5–6,5	8
Happipitoisuus, %	0	21	100



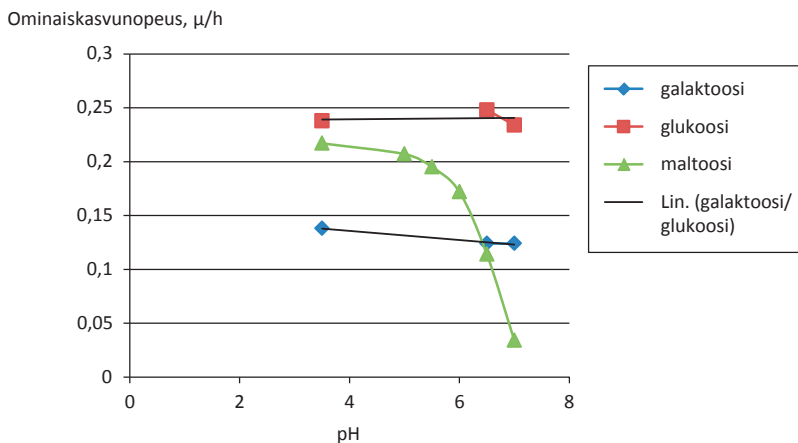
KUVA 6. Leivinihiivan kasvu ja käymisen lopputuotteita eri lämpötiloissa (Korhola ym., 1986). Käymisliuos on hiivaute-peptoniliemi, jossa on glukosia. (MATTI KORHOLA.)

Saccharomyces-suvun hiivojen kasvu eli kuiva-aineen sekä glyserolin tuotto ovat parhaimmillaan jo 25 °C:ssa, kun taas etanolin tuotto on suurinta 30 °C:ssa ja sikuna-alkoholien (propanoli, butanoli, iso-butanoli, amyylialkoholi, iso-amyylialkoholi) 35 °C:ssa (KUVA 6). Viimeksi mainitut ovat alkoholijuomissa tympeän hajuisia, ja sen vuoksi niiden määrää pyritään vähentämään tislauksessa. Viskikäymisessä lämpötila nostetaan 18 asteesta jopa hiukan yli 30 asteeseen, ja vodka- ja polttoainealkoholikäymiset toteutetaan 30–35 °C:n lämpötilassa. Useiden alkoholijuomien käymiselle halutaan kuitenkin mahdollisimman alhainen lämpötila. Kun pohjahiivaolut (lager; pohjahiiva) valmistetaan 10–15 °C:n, pintahiivaolut (ale, stout; leivinihiiva) 18–25 °C:n, valkoviinit 15–20 °C:n ja punaviinit 18–30 °C:n (viinihiiva) lämpötiloissa, sikunoiden muodostus on vähäisempää.

Alkoholikäyminen pyritään tekemään yleensä 4–6 pH:n happamuudessa, jolloin käymisen tuottavuus on parhaimmillaan eli etanolia muodostuu eniten suhteessa raaka-aineen kulutukseen ja solumassan muodostukseen. Lisäksi lievästi hapan pH estää useimpien bakteerien kasvun ja vähentää näin sokerin menetystä ja mahdollisesti haitallisten sivutuotteiden muodostumista. Maitohappobakteerit kestävät kuitenkin hyvin happamuutta ja etanolia. Niitä on aina mukana alkoholikäymisessä, mikä johtaa tavallisesti parin prosentin menetykseen etanolinsaannossa. Ulkomailla käytetäänkin tämän ehkäisemiseksi ANTIBIOOTTEJA, kuten penisilliinejä.

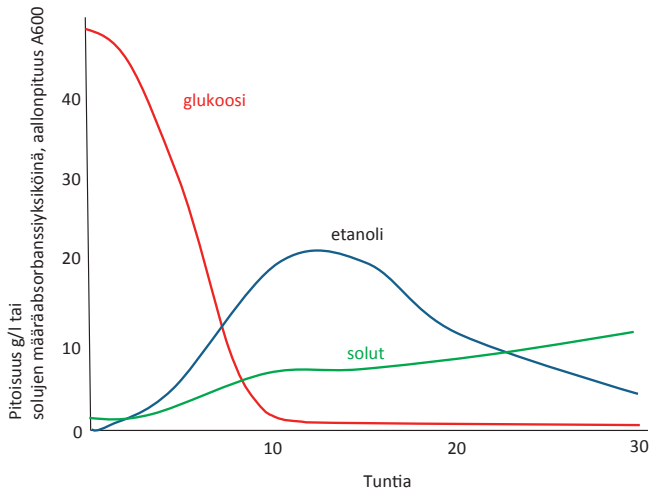
Hiivasolujen kasvun määrä riippuu hyvin paljon happamuudesta. Viljelmä tuottaa pH:ssa 6 kaksinkertaisen määrän biomassaa verrattuna pH:seen 3,5. Hiivamassaan sitoutunut sokeri on pois etanolisaaliista, joten etanolinsaanto on aina teoreettista maksimia pienempi (mooli kuusihiihlistä sokeria eli heksoosia tuottaa 2 moolia etanolia ja 2 moolia hiilidioksidia sekä 22 kcal lämpöä). Tilavuudellinen etanoligrammojen tuottavuus yhtä käymisliuoksen litraa ja käymisen tuntia kohden on vähäisin hyvin alhaisessa pH:ssa, koska käyminen on silloin hyvin hidasta. Paras tilavuudellinen tuotto saadaan pH:lla 4,5–6; käytännössä alkoholikäymiset pyritään tekemään lähellä pH-arvoa 5.

Viljapohjainen alkoholikäyminen, kuten olutkäyminen tai ohraviinakäyminen, jossa raaka-aineen pääasiallisin käymiskykyinen sokeri on tärkkelyksestä entsyymattisen hydrolyysin tuloksena syntyvää maltoosia, on hyvin riippuvainen sopivasta pH:sta (kuva 7). Hiivan kasvunopeus ei ole riippuvainen happamuudesta, jos sen ravintona käytetään glukoosia tai galaktoosia, mutta maltoosia hiiva pystyy käyttämään vain happamissa oloissa. Syynä kasvun pH-riippuvuuteen maltoosilla on se, että hiiva ottaa maltoosin solun sisään PROTONISYMPORTTISIIRTÄJÄN avulla, eli jokaisen maltoosimolekyylin mukana otetaan samanaikaisesti protoni (H^+). Sen sijaan glukoosin ja galaktoosin siirto solun sisään on protoniantiporttisiirtäjien aiheuttamaa, jolloin kutakin soluun siirrettyä sokerimolekyyliä kohden solu siirtää yhden protonin solusta ulos. Tämä protonin siirto voidaan mitata kasvualustan pH:n alenemisena.



Kuva 7. Hiivan kasvu galaktoosilla, glukoosilla tai maltoosilla eri pH-arvoissa (Olivero ym. 1982). Kasvun olosuhteet ovat sellaiset, että sokerin siirto kasvuliuksesta solun sisään on ollut kasvua rajoittava tekijä. (MATTI KORHOLA.)

Saccharomyces-suvun hiivat voivat käyttää energiansaantiinsa joustavasti joko käymistä tai soluhengitystä. Mikäli happea on läsnä eli kasvatus on ilmastettu, neutraalit sokerit, kuten vilja- ja puusokeri (maltoosi, ksyloosi), sekä ei-fermentatiiviset hiilenlähteet, kuten etanoli ja glyseroli, hyödynnetään respiratiivisesti solumassan kasvuun. Hapen puutteessa maltoosi FERMENTOIDAAN, mutta ksyloosia tai glyserolia solu ei pysty hyödyntämään. Hiilihydraattien käytön vaimennuksen aiheuttavien sokereiden, kuten hedelmä-, rypäle- ja ruokosokerin (fruktoosi, glukoosi, sakkaroosi), aineenvaihdunta riippuu sokerin pitoisuudesta ja hapen läsnäolosta. Siinä tapauksessa, että sokerin pitoisuus on äärimmäisen pieni (alle 0,01 % eli 100 mg/l) ja ilmastus on riittävä, vallitsee respiratiivinen aineenvaihdunta ja muodostuu hiilidioksidia, vettä ja paljon solumassaa. Jos olot ovat hapettomat tai jos sokereita on paljon, solut pyrkivät fermentoimaan sokerit etanoliksi, hiilidioksidiksi ja solumassaksi (KUVA 8) (Suomalainen & Oura 1978).



KUVA 8. Leiviniivien kasvu ilmastetussa panoskasvatuksessa: ensimmäisessä vaiheessa respirofermentatiivisesti glukoosilla ja toisessa vaiheessa respiratiivis-glukoneogeneettisesti etanolilla (Suomalainen & Oura 1978). (MATTI KORHOLA.)

Aineenvaihdunnan muutos hapettomasta hapelliseen nähdään ilmastetussa glukoosikasvatuksessa kahdessa vaiheessa tapahtuvana kasvuna. Alussa, kun glukoosia on runsaasti, muodostuu alkoholia. Kun kaikki sokeri on käytetty, solut sopeutuvat kasvamaan uudella hiilenlähteellä. Tähän vaaditaan elektroninsiirtoketjun entsyymien muodostuminen mitokondrioihin ja glukoneogeneesiin vaadittavien entsyymien valmistaminen solulimaan.

Kun hapelliseen aineenvaihduntaan tarvittavat reitit ovat valmiina, nähdään toinen kasvuvaihe. Toisessa kasvuvaiheessa solun täytyy tuottaa kaikki sokerit soluseinän ja nukleiinihappojen rakenneosiksi etanolista eli muodostaa sokereita uudelleen glukoneogeneesissä.

Saccharomyces-suvun hiivojen käymis- tai hengitysaktiivisuutta mitataan solusaaliin ja etanolin muodostuksen avulla panos- tai jatkuvassa kasvatuksessa (TAULUKKO 2). Osa hiivoista painottaa aineenvaihdunnassaan voimakkaasti käymistä, mikä näkyy hyvänä etanolintuotona ja pienenä solumassan tuotona. Aineenvaihdunnaltaan täysin soluhengitykseen keskittyvät lajit eivät puolestaan tuota lainkaan etanolia.

TAULUKKO 2. *Saccharomyces*-ryhmän hiivojen käymisaineenvaihdunnan mittaustulokset ilmastetussa panoskasvatuksessa (Merico ym. 2007, muunneltu). $\mu \text{ h}^{-1}$ on ominaiskasvunopeus (*specific growth rate*); q_{Glu} sokerin ominaiskäyttönopeus hiivagrammalle ja q_{EtOH} etanolin tuoton ominaisnopeus hiivagrammalle. Biomassan ja etanolin saannot on laskettu kulutettua sokerigrammaa kohti.

Hiiva	Glukoosin alkupitoisuus %	Kasvunopeus $\mu \text{ h}^{-1}$	Glukoosin käyttönopeus $\text{mmol g}^{-1} \text{ h}^{-1}$	Etanolin muodostumisnopeus $\text{mmol g}^{-1} \text{ h}^{-1}$	Solu-saanto g g^{-1}	Etanolin saanto g g^{-1}
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	0,7	0,37	14,80	22,00	0,13	0,40
<i>Candida glabrata</i>	2	0,28	13,94	20,54	0,08	0,30
<i>Torulasporea delbrueckii</i>	2	0,38	4,31	6,13	0,27	0,26
<i>Zygosaccharomyces rouxii</i>	2	0,10	2,34	1,51	0,28	0,22
<i>Kluyveromyces lactis</i>	2	0,50	11,95	0	0,40	0

9.1.5 HIIVOJEN MOLEKYyli- JA SOLUBIOLOGIA

Viimeisten kolmenkymmenen vuoden aikana hiivojen molekyylibiologinen tutkimus on keskittynyt kehittämään työkaluja ja menetelmiä ensin leivin- ja sittemmin halkihiivalle. Näillä mallieliöillä saavutetut tulokset ja niiden avulla kehitetyt molekyylibiologiset työkalut ovat helpottaneet huomattavasti myös muilla hiivoilla ja sienillä tehtävää molekyylibiologista tutkimusta.

Leivinihiiva lisääntyy silmikoimalla, kun taas halkihiiva jakautuu samankaltaisesti kuin eläinsolut muodostaen emosolusta kaksi samankokoista tytärsolua. Nämä hiivat ovat kaukaisia sukulaisia, jotka erosivat evoluutiossa

noin 300–600 miljoonaa vuotta sitten. Hiivalajien erot ja yhtäläisyydet heijastuvat niillä tehtävään tutkimukseen (TAULUKKO 3).

TAULUKKO 3. Leiviniivan ja halkihiivan geneettisten ominaisuuksien ja kasvutapojen vertailua.

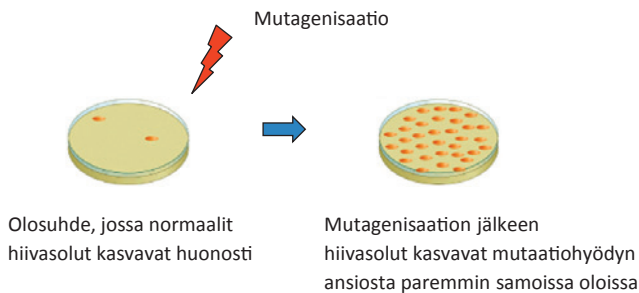
Ominaisuus	Leiviniiva	Halkihiiva
Genomin koko	12 Mb	12 Mb
Kromosomien lukumäärä	16	3
Geenien lukumäärä	n. 5600	n. 5000
Intronien lukumäärä	n. 250	n. 5000
Tyypillinen kasvutapa luonnossa	Diploidi	Haploidi
Solujakautuminen	Epäsymmetrisesti silmikoimalla	Symmetrinen jakautuminen

Leiviniivaa käytettiin jo varhain selvitetessä tumallisten solujen aineenvaihduntareittejä. Leiviniivaa on käytetty menestyksekkäästi myös tutkittaessa tumallisten solujen geenisäätelymekanismeja, proteiinien eritystä sekä DNA:n jakautumista ja homologista UUDELLEENJÄRJESTÄYTYMISTÄ. Halkihiivaa on käytetty ensisijaisesti solunjakautumisen molekyylimekanismien tutkimuksissa. Toisin kuin leiviniivaa, sitä ei ole käytetty laajamittaisesti bioteknologiassa.

9.1.5.1 Hiivagenetiikka työkaluna

Jo ennen molekyylibiologisten menetelmien kehittymistä sekä leivin- että halkihiivojen kyky kasvaa haploidisoluina teki niistä erinomaisia työkaluja erilaisten mutaatioiden aiheuttamien ilmiöiden kartoittamiseen. Tässä lähestymistavassa haploidisia hiivasoluja altistettiin joko kemialliselle tai UV-säteilyn aikaansaamalle mutageneesille. Mutagenisoitu solupopulaatio laitettiin tämän jälkeen kasvamaan kasvumaljoille oloihin, joissa uskottiin tutkimuksen mielenkiinnon kohteena olevien geenien olevan toiminnallisesti tärkeitä (KUVA 9).

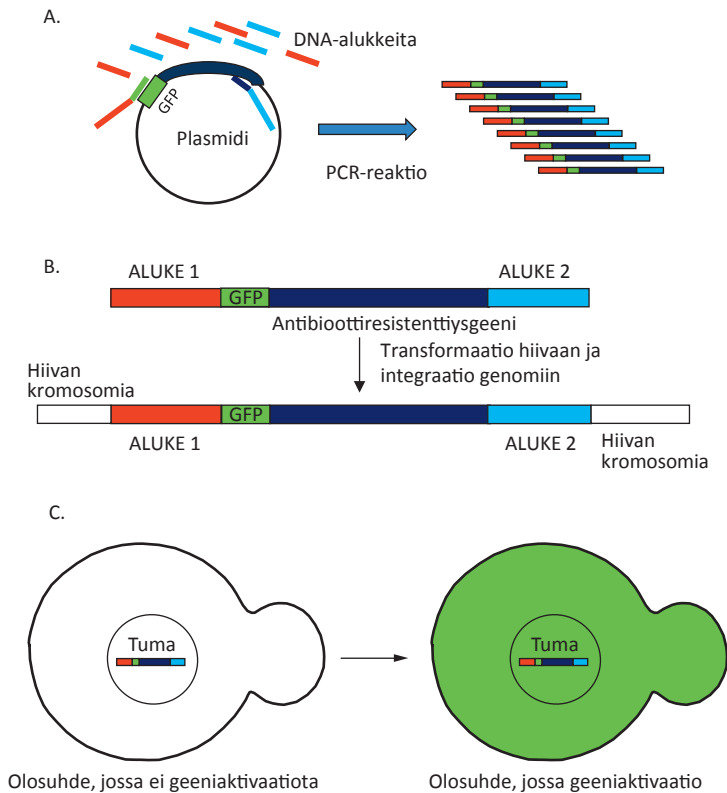
Lämpöherkkiin mutanteihin perustuvat geneettiset seulonnat ovat olleet tärkeä työkalu tutkittaessa hiivojen kasvuun ja toimintaan vaikuttavia molekyylimekanismeja. Lämpöherkät mutantit mahdollistavat mutanttisolujen kasvatuksen alhaisessa lämpötilassa, esimerkiksi 24 °C:ssa, mutta solujen siirto korkeampaan lämpötilaan johtaa niiden kasvun pysähtymiseen. Tällainen ilmiö johtuu tyypillisesti geenin pistemutaatiosta, jonka seurauksena geenin koodaaman proteiinin aminohappojärjestys muuttuu. Kun lämpötilaa nostetaan ja solun toimintoja kiihdytetään, mutaation sisältävä proteiini joko ei enää ehdi laskostua oikein tai sen vuorovaikutus muiden proteiinien kanssa häiriintyy siten, että solujen toimintaa säätelevä proteiini



KUVA 9. Mutagenisaatiolla voidaan saada aikaan esimerkiksi parantunut kasvukyky halutuissa oloissa. Kuvassa hiivasolupesäkkeitä (oranssi) kasvatusalustalla petriimaljassa. Mutageneesin seurauksena muuttunut genomi aiheuttaa soluille ominaisuuden kasvaa paremmin testattavissa olosuhteissa. (JUSSI JÄNTTI.)

ei enää kykene suorittamaan välttämätöntä tehtäväänsä. Tyypillisesti tämä johtaa solujen kasvun pysähtymiseen. Lämpöherkät mutantit mahdollistavat soluille välttämättömien geenien tutkimisen, koska mutanttisolu voidaan pitää hengissä alhaisessa lämpötilassa. Geenituotteen (proteiinin) inaktivoiminen korkeassa lämpötilassa aikaansaa ilmiasun, jonka avulla geenin toiminnallista roolia solussa voidaan ymmärtää paremmin.

Sekä leivin- että halkihiivoille on kehitetty laaja kirjo molekyylibiologisia työkaluja. Yleisesti käytettyjä ovat erilaiset DNA-plasmidit ja polymeraasiketjureaktiota hyödyntäen aikaansaadut lyhyet DNA-ketjut, joiden avulla voidaan täsmällisesti muokata hiivojen perimää. Plasmidit mahdollistavat myös muista organismeista eristettyjen geenien hallitun ilmentämisen hiivassa. Kyseisten työkalujen käyttö on mahdollista, koska solut voivat ottaa sisäänsä DNA-molekyylejä ilman solujen elinkyvyn heikkenemistä ja koska sisään otettua DNA:ta monistetaan tehokkaasti oman perimän rinnalla tai sen osana (KUVA 10). Jotta solut eivät tuhoaisi niihin vietyä vierasta perintöainesta, on sen hyvä sisältää jokin ominaisuus, jonka ansiosta ainoastaan uutta DNA:ta sisältävät solut lisääntyvät valikoivassa jatkokasvatuksessa. Tällainen asetelma saadaan aikaiseksi esimerkiksi käyttämällä hiivamutanttia, jossa jonkin välttämättömän aineenvaihduntareitin geeni on viallinen. Tällaista hiivakantaa voidaan viljellä vain kasvuliuoksessa, johon on lisätty toimimattoman aineenvaihduntareitin lopputuotetta (esimerkiksi leusiini-aminohappoa *leu2* geenimutaation sisältäville soluille). Kun viallisen aineenvaihduntageenin normaaliversio sisällytetään soluihin lisättävään DNA-plasmidiin, saadaan mutanttahiiva kasvamaan kasvuliuoksessa, joka ei sisällä leusiini-aminohappoa. Tällöin ainoastaan ne solut kykenevät kasvamaan, jotka ovat saaneet sisäänsä kyseisen plasmidin (KUVA 11A). Toinen lähestymistapa on lisätä vieras-DNA:han geeni, joka tekee hiivan antibioottia



KUVA 10. Vieraan, plasmidista monistetun, vihreänvärisenä näkyvän proteiinin (GFP) sekä antibiootin vastustuskykyä koodaavien geenien liittäminen hiivan perimään.

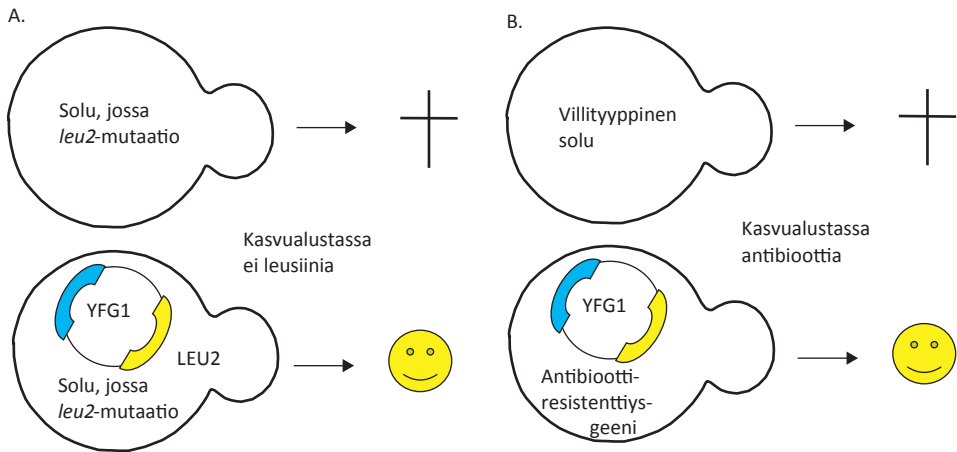
A. Polymeerasiketjureaktion ja geenispesifisten DNA-alkukkeiden avulla voidaan monistaa suuri määrä identtisiä kaksisäikeisiä DNA-juosteita, jotka sisältävät monistuksessa mallina toimineesta plasmidissa olleen GFP-geenin (GFP).

B. GFP-geenin lisäksi plasmidista kopioidaan myös antibioottiresistenttisyttä koodaava geeni. Aluke 1 ja Aluke 2 sisältävät 40 nukleotidin pituisen DNA-jakson identtistä DNA:ta sille kromosomin kohdalle, johon GFP ja antibioottiresistenttisygeenit halutaan kohdentaa. Siirrettäessä DNA-juosteet hiivasoluihin ne integroituvat solujen genomiin.

C. Ne solut, joissa integraatio on tapahtunut, kykenevät kasvamaan antibiootin läsnä ollessa. Tekniikan avulla voidaan esimerkiksi kohdentaa GFP-geeni geenisäätelyelementin luokse ja mitata tämän elementin toimintaa solujen eri kasvatusoloissa tuottaman vihreän valon avulla. (JUSSI JÄNTTI.)

kestäväksi. Tällöin ainoastaan vieras-DNA:ta sisältävät hiivasolut pystyvät kasvamaan kasvulioksessa, jossa on kyseistä antibioottia (KUVA 11B).

Käyttäen edellä kuvattuja molekyylibiologisia työkaluja voidaan geneettisten seulontojen avulla löytää bioteknologisissa tai solubiologisissa prosesseissa toiminnallisesti tärkeitä geneejiä. Monipuoliset molekyylibiologiset menetelmät mahdollistavat nykyään hiivakantojen kehittämisen esimerkiksi



KUVA 11. Kasvuun perustuva hiivasolujen valinta. A. Aineenvaihduntatuotteen valmistamiseen kykenevien geenimutanttien käyttö hiivasolujen valikoinnissa. Hiivasolut, joissa on mutaatio *leu2*-geenissä, eivät voi kasvaa ilman että ne ovat ottaneet sisäänsä DNA-plasmidin, joka sisältää toimivan *leu2*-geenin. Tähän samaan plasmidiin voidaan myös lisätä muita geenejä, jolloin on mahdollista tutkia, miten näiden geenien ilmentyminen vaikuttaa esimerkiksi hiivasolun kasvuun (*YFG 1*: Your Favorite Gene 1).

B. Antibioottiresistenssin käyttö hiivasolujen valikoinnissa. Antibioottiresistenttisyysgeeni DNA-plasmidissa mahdollistaa hiivasolujen kasvun antibiootin läsnä ollessa. Samaan plasmidiin voidaan lisätä muita geenejä, jolloin on mahdollista tutkia näiden geenien ilmentymisen vaikutusta esimerkiksi solujen kasvuun. Tässä tapauksessa ei tarvita aikaisempaa tuntemusta hiivasolujen mutaatioista (VRT. KUVA 11A, *LEU2*-MUTAATIO). (JUSSI JÄNTTI.)

erilaisiin bioteknologiaan sovelluksiin. Perinteisten satunnaiseen mutageneesiin (jolloin ei tiedetä, mitkä geenit ovat muuttuneet) ja sitä seuraavaan seulontaan perustuneiden ominaisuuksien parantamisen sijaan voidaan mutageneesi nykyään kohdentaa tiettyyn geeniin tai geenijoukkoon molekyylibiologisin menetelmin. Tällöin aikaansaadaan suuri joukko hiivakanotoja, joissa geneettisiä eroja on vain tutkittavaan ominaisuuteen vaikuttavissa geneeissä. Äskettäin kehitetty CRISPR/Cas9-perimänmuokkausteknologia on mahdollistanut *S. cerevisiae* -hiivan perimänmuokkauksen huomattavan nopeutumisen. Tämä teknologia laajentaa lähivuosina olennaisesti mahdollisuuksia muokata sellaisten mikrobilajien perimää, jotka aikaisemmin ovat olleet kohdennetun geenimuokkauksen ulottumattomissa (Doudna & Charpentier 2014).

9.1.6 BIOTEKNISET SOVELLUKSET

Vanhimpina merkintöinä hiivan hyötykäytöstä pidetään egyptiläisten 4000 vuotta vanhoja hieroglyfejä, joissa selvästi kuvataan oluenpanoa ja leivontaa. Myös varhaiset sumerilaiset kirjoitukset mainitsevat oluen. Kuitenkin vasta

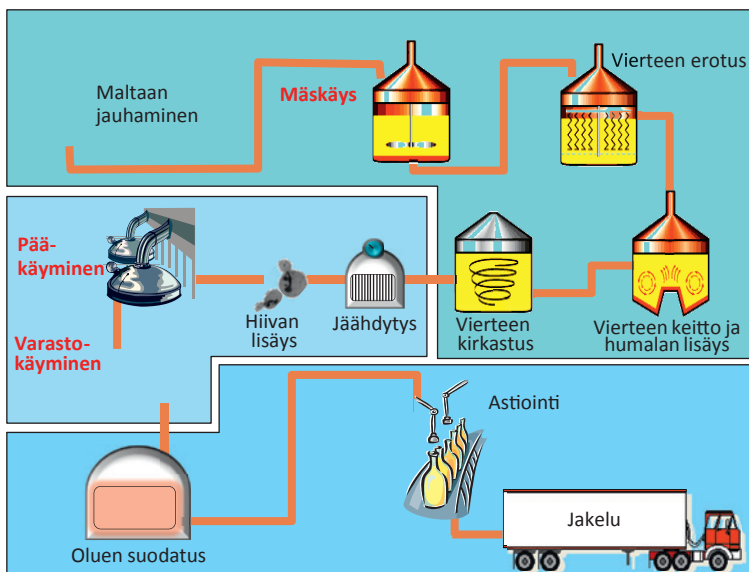
1800-luvulla tutkijat, kuten ranskalainen Louis Pasteur (1822–1895), osoittivat hiivan olevan yksisoluinen elävä organismi.

Steriiliteknikoiden ja puhtaiden hiivaviljelmien kehittyminen viime vuosisadan alussa panimoteollisuudessa on yksi tärkeimmistä keksinnöistä, joka on edesauttanut hiivan hyötykäyttöä biotekniikassa. Tänä päivänä 568 julkisesta kantakokoelmasta ainakin 68 maassa löytyy leivinhiihakantojen lisäksi näytteet yli tuhannesta muusta hiivalajista. Vaikka hiivan geneettinen tutkimus oli vilkasta jo 1900-luvun alusta lähtien, vasta 1970-luvun lopulla kehitetyt menetelmät muunnella hiivan genomia toivat läpimurron nykyisiin bioteknisiin sovelluksiin. Näiden menetelmien avulla hiivakantoja oli mahdollista tutkia tarkemmin ja niitä voitiin parantaa kohdennetusti ja hyödyn- tää laajasti modernissa biotekniikassa (Roberts & Oliver 2011).

9.1.6.1 Olut – maailman vanhin alkoholijuoma

Egyptiläiset faaraot arvostivat olutta paitsi juomana myös erilaisten tautien parantajana, hienona lahjana ja tärkeänä osana uskonnollisia menoja. Egyptiläisten katsotaan opettaneen oluenpanon kreikkalaisille, kreikkalaisten edelleen roomalaisille, ja roomalaisten puolestaan anglosaksisille heimoille. Kristinuskon leviäminen johti oluen valmistuksen valtavaan kasvuun, olivathan munkit oluen varhaisimpia valmistajia ja luostarit oluen ensimmäisiä valmistuspaikkoja. Vaikka roomalaiset pian omaksuivat viinin hienostuneempana juomana, keskiajalla pohjoinen ja itäinen Eurooppa nauttivat olutta joka-päiväisenä juomana – sosiaaliluokkaan katsomatta. Sen lisäksi että olut tarjosi ravintoa, se oli myös turvallinen tapa nauttia nestettä; puhtaan veden saanti oli usein vaikeaa. Alkoholijuomat, joita oli jossain valmistuksen vaiheessa keitetty, olivat suosittuja, koska niistä koitui suhteellisen pieni tautiriski.

Nykyaikainen oluenvalmistus on etupäässä laajamittaista ja teollista, vaikka pienet mikropanimot ovatkin varsin suosittuja monessa maassa. Oluthiivat voidaan karkeasti jakaa kahteen eri ryhmään: pohja- eli lagerhiivoihin (leivin- ja viinihiivahybridejä) ja pinta- eli alehiivoihin (leivinhiihakantoja). Myös oluet nimetään näihin kahteen päätyyppiin, lager- ja aleolueisiin (Dunn & Sherlock 2008). Oluenvalmistusprosessi alkaa ohran MALLASTUKSELLA. Puhdistetut ohran jyvät liotetaan sopivan kosteiksi, minkä jälkeen jyvien annetaan itää. Sopivan ajan kuluttua mallas kuivataan itämisen pysäyttämiseksi ja jauhattamista varten. Mallastuksessa jyvien tärkkelys hajoaa entsyymien vaikutuksesta, jolloin siitä saadaan hiivakäymiseen sopivia sokeireita. Mallastus tuottaa oluelle myös makuaineita ja väriä. Oluet VIERRETTÄ valmistettaessa ohramaltaaseen sekoitetaan maun antajaksi humalaa. Oluet käyminen tapahtuu tyypillisesti panoskäymisenä suurissa ruostumattomasta teräksestä valmistetuissa lieriötankeissa, joiden koko vaihtelee muutamasta sadasta litrasta jopa tuhansiin hehtolitroiin. Lagerolutta valmistettaessa



KUVA 12. Mallastus ja oluen valmistus. (VTI.)

varsinaista pääkäymistä seuraa vielä jälkikäyminen, jonka aikana oluen maku kypsyy ja epämieluisat maust poistuvat (KUVA 12).

Viime vuosikymmeninä on oluenpanon tehostamiseksi tehty paljon tutkimusta, jonka tavoitteena on oluen valmistaminen jatkuvan käymisen prosessissa. Yksi onnistuneimmista kokeiluista on prosessi, jossa hiiva sidotaan kiinteään kantajamateriaaliin, jolloin hiivapitoisuus saadaan hyvin suureksi ja käyminen nopeutuu. Erityisesti tämä on nopeuttanut lageroluen valmistuksessa tarvittavaa jälkikäymistä, ja sitä onkin jo käytetty teollisessa oluenvalmistuksessa Suomessa. Tämän päivän olutteollisuuden keskeisiä kehittämiskohteita ovat käymisprosessit, joissa vierrepitoisuus pyritään saamaan mahdollisimman korkeaksi. Tällä tavoin vahvempaa olutta voidaan valmistaa pienemmässä tilavuudessa, mikä on taloudellisempaa (Lodolo ym. 2008; Puligundla ym. 2011; Enari & Mäkinen 1993).

Saccharomyces-suvun hiivalajit ovat merkittävimmät hyötylajit monessa muussakin teollisessa prosessissa kuin oluen valmistuksessa. Esimerkiksi leiviniivaa käytetään viinin, leivän sekä saken valmistuksessa ja viinihiivaa viinin ja siiderin valmistuksessa. Kaikkien edellä mainittujen alkoholi-juomien valmistus perustuu näiden hiivalajien merkittävän tehokkaaseen kykyyn muuttaa kuusihiilisokereita etanoliksi. Leipätaikina kohoaa puolestaan sokerien hajotusprosessissa syntyvän hiilidioksidin ansiosta.

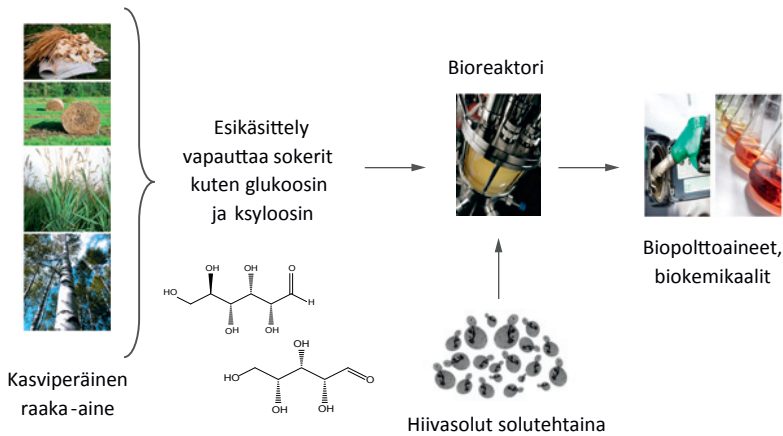
9.1.6.2 Hiivasolut vieraiden proteiinien tuottajina

Geenitekniikan huima kehitys 1970-luvulta lähtien loi uuden mahdollisuuden ihmiskunnalle hyödyntää nopeasti kasvavia mikrobeja tuotettaessa esimerkiksi hormonien ja rokotteiden kaltaisia vieraita proteiineja. Vuonna 1982 ilmestyi ensimmäinen tieteellinen artikkeli, joka osoitti, että hiivasolussa saatettiin tuottaa hepatiitti B -viruksen pinta-antigeeniproteiinista muodostuneita partikkeleita, jotka olivat samankaltaisia kuin ihmisolujen erittämät partikkelit (Valenzuela ym. 1982). Nykyään kaupallisessa valmistuksessa ovat leivinhoivassa tuotetun hepatiitti B -rokotteen lisäksi muun muassa insuliini ja hirudiini (Martinez ym. 2012; Porro ym. 2011). Ennusteiden mukaan vuonna 2014 vieraiden proteiinien tuoton kaupallinen arvo on maailmanlaajuisesti yli sata miljardia euroa. Vuonna 2009 Yhdysvalloissa ja EU:ssa oli 151 hyväksyttyä biofarmaseuttista tuotetta, joita oli valmistettu geenitekniikkaa hyödyntäen vieraissa isäntäsoluissa. Näistä tuotteista 29 oli vasta-aineita (noin 40 %:n markkinaosuus) ja loput etupäässä rokotteita ja hormoneja, kuten insuliini ja erytropoietiini. Noin puolet näistä tuotteista tuotettiin kahdessa eri isännässä: 30 prosenttia kolibakteerissa (*Escherichia coli*) ja 20 prosenttia leivinhoivassa.

9.1.6.3 Hiivasolut solutehtaana kemiallisten yhdisteiden tuotossa

Mikrobeja on jo useiden vuosikymmenien ajan käytetty aminohappojen, orgaanisten happojen, vitamiinien ja antibioottien valmistuksessa. Myös eri hiivalajeja on kehitetty tuottamaan proteiinien lisäksi erilaisia hyödyllisiä kemiallisia yhdisteitä. Kiinnostusta kehittää bioteknisiä prosesseja ovat lisänneet erityisesti viimeisen kahden vuosikymmenen aikana kasvanut huoli ympäristöstä ja kasvihuonekaasupäästöistä sekä öljyn hinnan nousu ja sen saatavuuden epävarmuus. Tavoitteena on, että petrokemian tuotteita voitaisiin korvata kasvipärisestä eli nopeammin uusiutuvasta raaka-aineesta tuotetuilla polttoaineilla ja kemikaaleilla. Nämä kemialliset yhdisteet syntyvät solun oman aineenvaihduksen tuotteina tai välituotteina, ja tällaiseen hyötykäyttöön valjastettuja mikrobeja onkin ryhdytty kutsumaan solutehtaiksi. Öljyjalostamot haluttaisiinkin korvata niin kutsutuilla biojalostamoilla (KUVA 13 JA LUKU 11.4), joiden raaka-aineena on öljyn sijaan uusiutuva biologinen materiaali.

Bioetanoli on eräs eniten huomiota herättäneistä kemikaaleista, joita on tuotettu kasvihiomassasta hiivakäymisen avulla. Esimerkiksi EU on asettanut tavoitteeksi, että liikenteen polttoaineiden tulee olla 10-prosenttisesti biope räisiä vuoteen 2020 mennessä. Lisäksi tavoite polttoaineomavaraisuudesta on nostanut huomattavasti bioetanolin käyttöä bensiinin sekoitteena Yhdysvalloissa. Brasilia on onnistuneesti käyttänyt bioetanolia bensiinin lisänä jo 1980-luvulta lähtien, ja nykyisin merkittävä osa sen autokannasta pystyy käyttämään puhdasta etanolia polttoaineena.



KUVA 13. Biojalostamoa voi verrata tämän päivän öljyjalostamoon. Raaka-aine on kuitenkin kasviperäistä, esimerkiksi puuhaketta tai olkea. Se pilkotaan mekaanisesti, kemiallisesti ja entsyymien avulla sokereiksi, jotka hiiva aineenvaihduntansa avulla muuttaa halutuiksi tuotteiksi, kuten bioetanoliksi. (VTT.)

Leivinhiiva on poikkeuksellisen tehokas fermentoimaan kuusihiilisokerit, kuten glukoosin, etanoliksi. Sen sijaan tämä hiiva ei luontaisesti käytä viisihiilisokereita, kuten ksyloosia. Tästä syystä merkittävä osa bioetanolista tuotetaan tänä päivänä edelleen glukoosipohjaisesta raaka-aineesta, esimerkiksi vehnän ja maissin tärkkelys ja sokeriruoko, jotka ovat myös ravinnon lähteitä. Tämä aiheuttaa arvostelua, koska kyseisten ravintokasvien hinnat ovat kohonneet liikenteen biopolttoainevaatimusten kasvettua. Toisaalta jo yli 20 vuotta jatkunut tutkimus ja kehitys muokata hiiva käyttämään etanolikäymisessä kasviperäisen biomassan kaikki sokerit, myös ksyloosi, ovat parantamassa mahdollisuuksia kehittää vihdoin taloudellisesti kannattavia etanolivalmistusprosesseja, joissa raaka-aineena olisivat erilaiset kasvibiomassaa sisältävät jätevirrat, kuten viljelykasvien oljet ja muut ravinnoksi kelpaamattomat osat (van Maris ym. 2007).

9.2 HOMEET

Nina Aro, Hilikka Koponen & Pauliina Lankinen

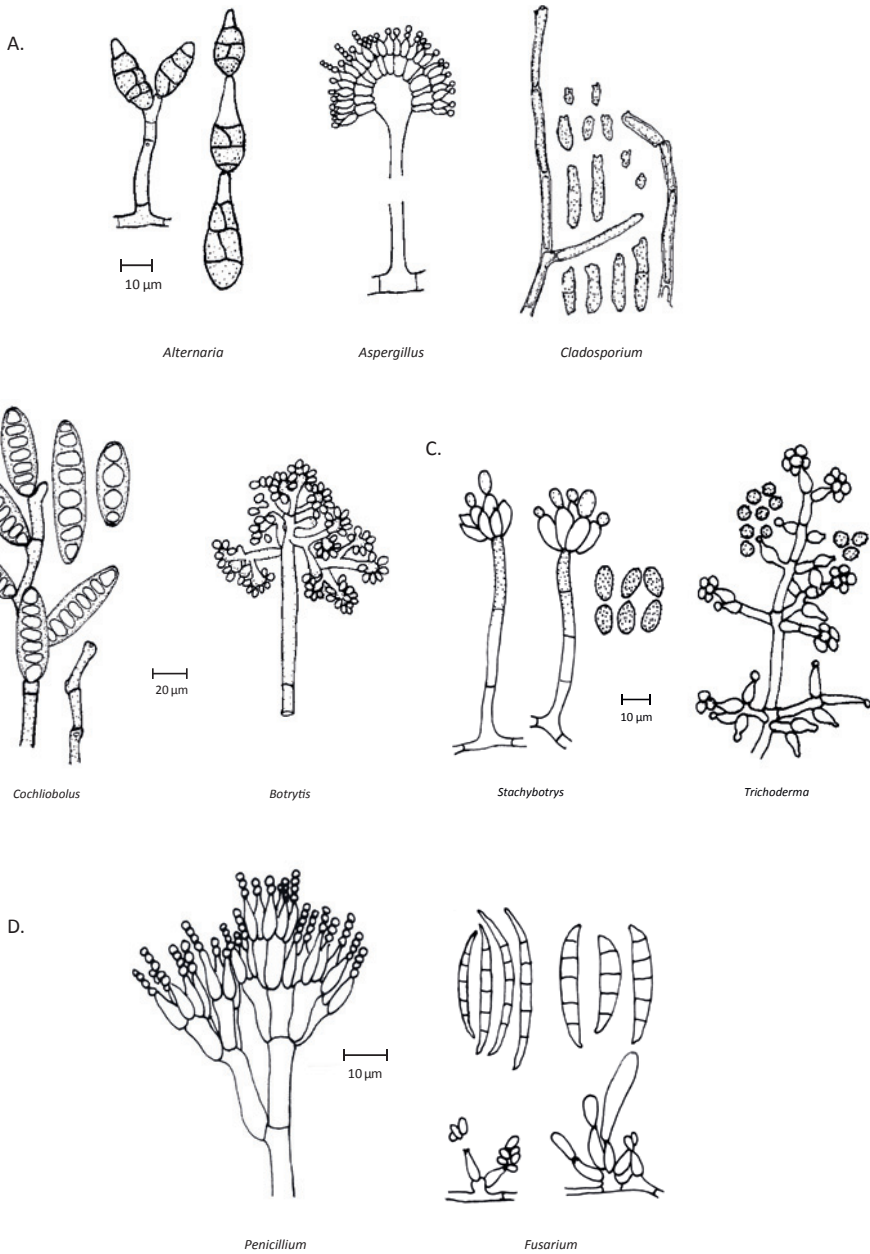
Home on kansanomainen nimitys monille sienille, eikä sillä ole tieteellistä määrittelyä. Homeiksi kutsutaan yleensä sieniä, joiden rihmasto on nopeakasvuista ja jotka tuottavat runsaasti ilman kautta leviäviä suvuttomia itiöitä. Vaikka yksittäisiä rihmoja ja itiöitä ei voi nähdä ilman apuvälineitä,

runsas sienikasvusto muodostaa paljain silmin nähtävää vaaleaa nukka- maista peitettä kasvi-, sieni- tai eläinkunnan tuotteiden pinnalle tai sisälle. Myös itiöinti aiheuttaa usein paljain silmin havaittavaa pölyä sekä vihertäviä tai tummia pisteitä ja laikkuja. Jotkut pitävät homeina ainoastaan tiettyjä nopeasti rihmamaisena kasvavia kotelosieniä, kun taas toisten mielestä homeisiin voidaan lukea lähes kaikkien sienikaarien edustajia. Tässä luvussa homeina käsitellään sieniä, joista yleiskielessä käytetään termiä home. Esimerkkiryhminä on käytetty nopeakasvuisia suvuttomasti leviäviä kotelosieniä sekä *Mucoromycotina*-alakaaren sieniä.

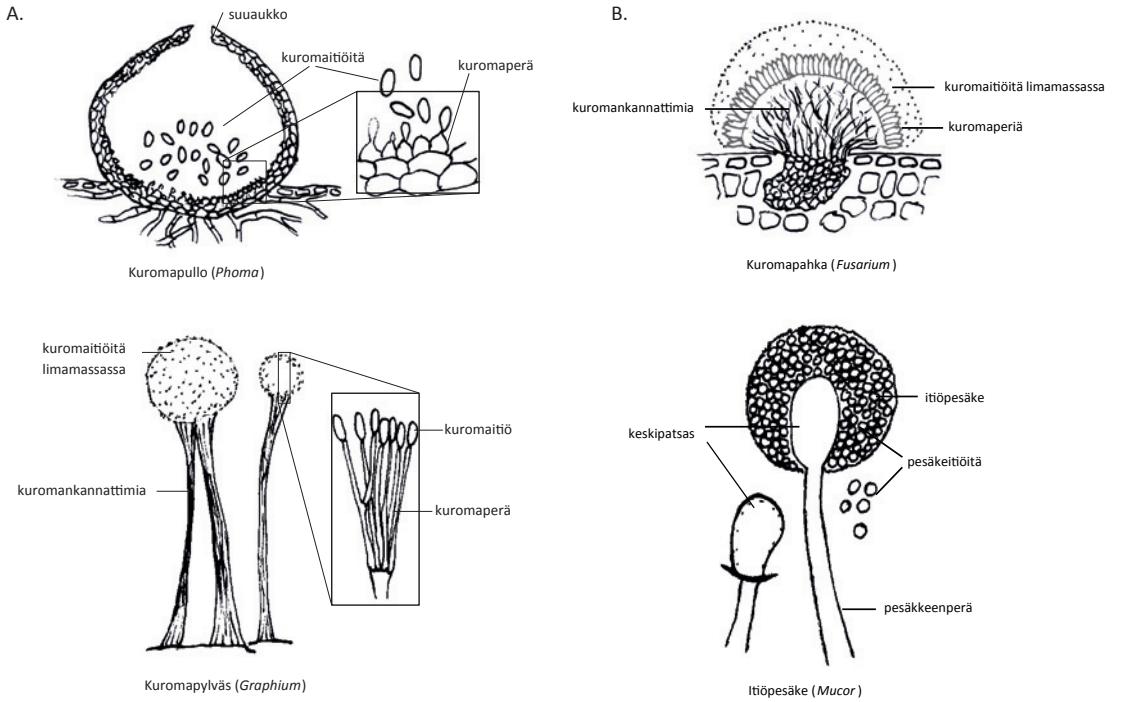
Homeet tunnetaan kansan keskuudessa parhaiten haitallisista ominaisuuksistaan. Ne pilaavat tuoreita ja säilöttyjä elintarvikkeita sekä puutava- ra. Jotkut sienet, kuten nuijahomeet (*Aspergillus*), punahomeet (*Fusarium*), pensselihomeet (*Penicillium*) sekä *Mucor*-suvun sienet, voivat aiheuttaa sienisairauksia eli mykooseja ihmisille ja eläimille (LUKU 7.1). Runsaasti ilma- virtausten mukana leviäviä kuromaitiöitä tuottavat sienet (*Alternaria*-, nuijahome-, *Cladosporium*- ja pensselihomesuvut) voivat myös aiheuttaa hengitystieallergiaa.

9.2.1 TUNNISTAMINEN

Homeiden tunnistaminen ilman mikroskooppia on vaikeaa tai jopa mahdo- tonta, koska tunnistaminen perustuu suurelta osin kuromankannattimien rakenteisiin ja suvuttomien kuromaitiöiden syntytapaan sekä itse kuroma- itiöiden ominaisuuksiin (LUKU 2.3). Kuromaitiöt vaihtelevat muodoltaan ja kooltaan suuresti. Ne voivat olla yksi-, kaksi- tai monisoluisia, pallomai- sia, soikeita tai sukkulamaisia, nystermä- tai sileäpintaisia, väriltään vihertä- viä, kellertäviä, harmaita tai lähes värittömiä (KUVA 14). Kuromaitiöt voivat muodostua erityyppisissä itiöpesäkkeissä, kuten kuromapullossa, -pyl- väässä, -pakkassa tai itiöpesäkkeessä tai ilman itiöemää sienirihman päässä (KUVA 15). Nämä ominaisuudet saadaan selville hyvästä mikroskooppiprepa- raatista. Koska kuromaitiöiden synty tapa ja kuromakannattimien rakenne on usein vaikea saada selville luonnonalustalla kasvavasta sienestä, niitä kas- vatetaan laboratoriossa erilaisilla ravintoalustoilla. Ravintoalustalla voidaan tarkastella myös sienten muita ominaisuuksia, kuten rihmaston runsautta, kasvunopeutta ja kasvun säännöllisyyttä, itiöemien muodostumista sekä värin kehittymistä sienirihmatoon ja kasvualustaan (KUVA 16). Nämä omi- naisuudet yhdessä mikroskooppisten tuntomerkkien kanssa helpottavat tun- nistamista. Tarkempi tunnistus tehdään yleensä DNA:n emäsjärjestyksiä vertailemalla.



KUVA 14. Kotelosienihomeiden kuromankanttimia ja kuromaitiöitä. A. *Alternaria*, nuijahome (*Aspergillus*) ja *Cladosporium*, B. *Cochliobolus* ja *Botrytis*, C. *Stachybotrys* ja *Trichoderma*, D. Pennselihomeet (*Penicillium*) ja punahomeet (*Fusarium*). (HILKKA KOPONEN.)



KUVA 15. Homeiden suvuttomia itiöemiä. A. Kuromapullo ja KUROMAPYLVÄS, B. Kuromapahka ja itiöpesäke. (HILKKA KOPONEN.)



KUVA 16. Pensselihome (*Penicillium subrubescens*) eri kasvialustoilla. (JOS HOUBRAKEN.)

9.2.2 HOMEIDEN ERISTÄMINEN JA VILJELY

Homeita, kuten muitakin mikrobeja, voidaan tutkia puhdasviljelminä (LUKU 11.2). Luonnonnäytteistä puhdasviljelmä saadaan pitämällä näytettä (maa, kasvinosa, elintarvike) 2–3 vuorokautta kostean imupaperin päällä ja ottamalla näytteen pinnalle kasvaneesta rihmastosta pala tai itiöitä steriilille ravintoalustalle. Toinen tapa on laimentaa näytettä niin paljon, että maljalle viljeltäessä syntyy yksittäisiä pesäkemäisiä kasvustoja, joista jokainen poimitaan omalle maljalleen.

Homeita eristettäessä käytetään erityisesti ravinteetonta vesialustaa sekä maissijauhoa tai mallasta sisältäviä kasvatusalustoja. Näihin saatetaan lisätä jotakin bakteereiden kasvua estävää antibioottia, kuten streptomysiiniä. Suurin osa homeista kasvaa +15–25 °C:n lämpötilassa. Valo aktivoi homeiden itiöintiä ja pigmentin muodostusta. Tunnistamista varten 5–10 päivän kasvatusaika on useimmiten riittävä homesienille. Homeet säilyvät jopa 3–4 vuotta +5 °C:n lämpötilassa ravintoalustalla. Jatkuva ravinteikkaalla alustalla viljely heikentää kuitenkin homeiden alkuperäisiä ominaisuuksia, kuten taudinaiheuttamis- tai selluloosan hajotuskykyä. Homeille on tyypillistä, että niiden kasvutapa vaihtelee eri alustoilla (KUVA 16). Koska homeet itiöivät helposti, maljat tulee sulkea tiiviillä mutta happea läpäisevällä kalvolla. Homeiden kanssa työskennellessä on osattava suojautua riittävästi, koska homeitiöaltistus voi aiheuttaa allergiaa ja niin sanotun homepölykeuhkon, joka on tyypillinen esimerkiksi homeista heinää käsittelevillä maanviljelijöillä (LUVUT 7.1 JA 11.3).

9.2.3 HOMEIDEN EKOLOGINEN MERKITYS

Perinteisesti homeiksi on kutsuttu erityisesti rihmamaisia, selluloosaa ja hemiselluloosaa hajottavia kotelosieniä, jotka eivät tuota helposti tunnistettavia itiöemiä. Rihmamainen kasvutapa on etu maassa ja kiinteässä materiaalissa, joissa ravinteita voidaan kuljettaa rihmastoa pitkin paikasta toiseen. Näillä sienillä on suuri merkitys maan kasvibiomassan hajottajina ja hiilen kierrättäjinä. Niiden hajotuskyky maassa ei keskity ainoastaan kasvimateriaalin hiiliyhdisteisiin, kuten selluloosaan ja hemiselluloosaan, vaan homesienet hajottavat myös proteiineja ja rasva-aineita. Tunnetuin selluloosan hajottajasieni on *Trichoderma reesei*. Tarina kertoo, että ensimmäinen *Trichoderma*-kanta eristettiin, kun tutkittiin sotilaiden puuvillavaatteiden hajoaamista trooppisissa olosuhteissa (LUKU 11.4).

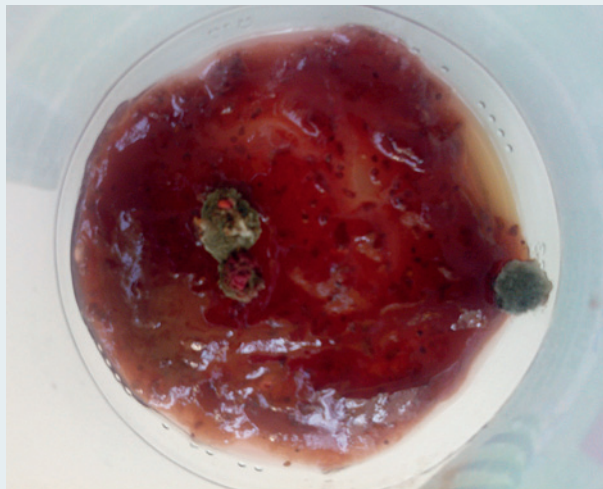
9.2.4 ONGELMALLISET HOMEET

Homeiden ihmisen toiminnalle negatiivisista vaikutuksista merkittävimpiä ovat niiden aiheuttamat ongelmat viljelykasveissa, elintarvikkeissa ja rakennusmateriaaleissa (Luvut 7 ja 11.3). Homeiden tuottamat myrkylliset

toksiinit, kuten joidenkin nuijahomeiden erittämä aflatoksiini ja penseli- ja nuijahomeiden okratoksiini ja patuliini, pilaavat viljaa ja siitä tehtyjä tuotteita erityisesti kosteissa olosuhteissa. Suomalaisissa viljoissa ongelmallisimpia toksineja ovat punahomeiden tuottamat trikotekeenit, joista merkittävin on deoksinivalenoli. Arviolta 25 prosenttia maailman vuosittaisesta sadosta on toksiinien saastuttamaa, ja joka vuosi 1000 miljoonaa tonnia ruokaa pilaantuu homemyrkkujen vuoksi (FAO 1988). Viljelymenetelmillä ja viljan säilytysolosuhteilla voidaan vaikuttaa huomattavasti homeiden aiheuttamien ongelmien estämiseen. Talvien lämmitessä ja kosteuden lisääntyessä riski ei-toivottujen homeiden lisääntymiselle pellolla kasvaa. Kuolleella

TIETOLAATIKKO 1. HOMEISEN HILLON SYÖMINEN KANNATTAA – VAI KANNATTAAKO?

”Home kirkastaa lauluäänen” uskottiin ennen ja syötiin homeen pilaamaa hilloa, kunhan päällimmäiset homelaikut oli ensin rapsittu hillon pinnalta. Vaikka vahvasti hapekkaissa oloissa viihtyvät homeet, kuten pensselihome, kasvavat näkyvästi vain hillon pinnalla, ovat ne levittäytyneet myös pintaa syvemmälle. Homeen tuottamat myrkylliset yhdisteet voivat siis levitä koko hillopurkkiin. Homeen läsnäolosta kielii hillossa myös homeelle ominainen kellarimainen maku, ja homeinen hillo kannattaa jättää syömättä. Akuuttia myrkytystä homeisesta hillostä tuskin saa, mutta pitkä altistus homemyrkyille voi aiheuttaa vakavia seurauksia, kuten keskushermoston häiriöitä.



Homeinen hillo. (NINA ARO.)

kasviaineksella kasvavien sienten lisäksi homeiksi kutsutaan myös monia kasvitautien aiheuttajia (LUKU 7.2).

Hometalolla tarkoitetaan puolestaan kosteusvaurion vuoksi sienten ja muiden mikrobien valtaamaa rakennusta, joka voi aiheuttaa terveysongelmia asukkaalleen (LUKU 11.3). Hometalojen terveyshaitat ovat sieni-itiöiden sekä sädebakteerien ja muiden mikrobien aineenvaihduntatuotteiden aiheuttamia (Andersson ym. 1999).

9.2.5 HYVÄT HOMEET

Monelle home merkitsee pilaantunutta ruokaa tai kosteusvaurioista kylpyhuonetta, mutta tosiasiaassa usea meistä hyötyy tai ainakin nauttii homeiden aikaansaamasta lopputuloksesta. Kaupallisesti merkittävin homeita hyödyntävä teollisuudenala on entsyymiteollisuus, joka tuottaa kemiallisia reaktioita nopeuttavia entsyymejä pesuaine-, rehu-, ja tekstiiliteollisuudelle (LUKU 11.4). Jos luet tätä kirjaa punaviinin ja juustojen kera, lautasellasi saattaa olla *Penicillium camemberti* -pensselihomeen kypsyttämää camembertjuustoa ja lasisasi olevan viinin valmistuksessa on voitu käyttää homeiden tuottamia entsyymejä esimerkiksi viinin kirkastamiseksi tai rypäleiden maseroimiseksi eli uuttamiseksi. Jos taas olet joskus sairastanut poskiontelotulehduksen, sinua mahdollisesti hoidettiin *Penicillium chrysogenum* -pensselihomeen tuottamalla penisilliinillä (LUKU 3).



KUVA 17. Sini- ja valkohomejuustoja. (SARI TIMONEN.)

Homeilla on merkittävä rooli elintarviketeollisuudessa. Camembert-, brie- ja gorgonzolajuustot saavat kaikki lopullisen makunsa pensselihomeen kasvaessa juuston sisällä (sinihomejuustot) tai juuston pinnalla (valkohomejuustot) (KUVA 17). Hyvän maun lisäksi home estää muiden mikrobien kasvun juustossa ja toimii näin myös säilöntäaineena. Homeilla on tärkeä rooli myös kuivien makkaroiden, kuten salamin, valmistuksessa. *Penicillium nalgiovense* -lajin erittämät proteaasit kypsentävät lihatuotteen, ja homeen kasvu makkaran pinnalla viimeistelee ulkonäön, maun ja ennen kaikkea estää muiden haitallisten mikrobien kasvun. Tämä homeiden ANTAGONISTINEN vaikutus huomattiin ensimmäisen kerran jo 1800-luvun lopulla ja sitä on hyödynnetty elintarviketeollisuudessa siitä lähtien. Useita eri sienikantoja (*Aspergillus oryzae*, *Rhizopus microsporus*) käytetään itämaisten ruokien, kuten soijakastikkeen ja tempen valmistuksessa. Mykoproteiinia tuotetaan puolestaan lihan korvikkeeksi punahomeisiin kuuluvan *Fusarium venenatum* -sienen avulla. Tuote on kaupalliselta nimeltään Quorn™. Quorn-mykoproteiinia on myyty useissa Euroopan maissa jo vuodesta 1985, ja Quorn-purilaiset ovat monessa maassa vaihtoehtona perinteisille hampurilaisille pikaruokaravintoloissa. Suomessa Quorn on tullut markkinoille vasta vuoden 2012 lopussa.

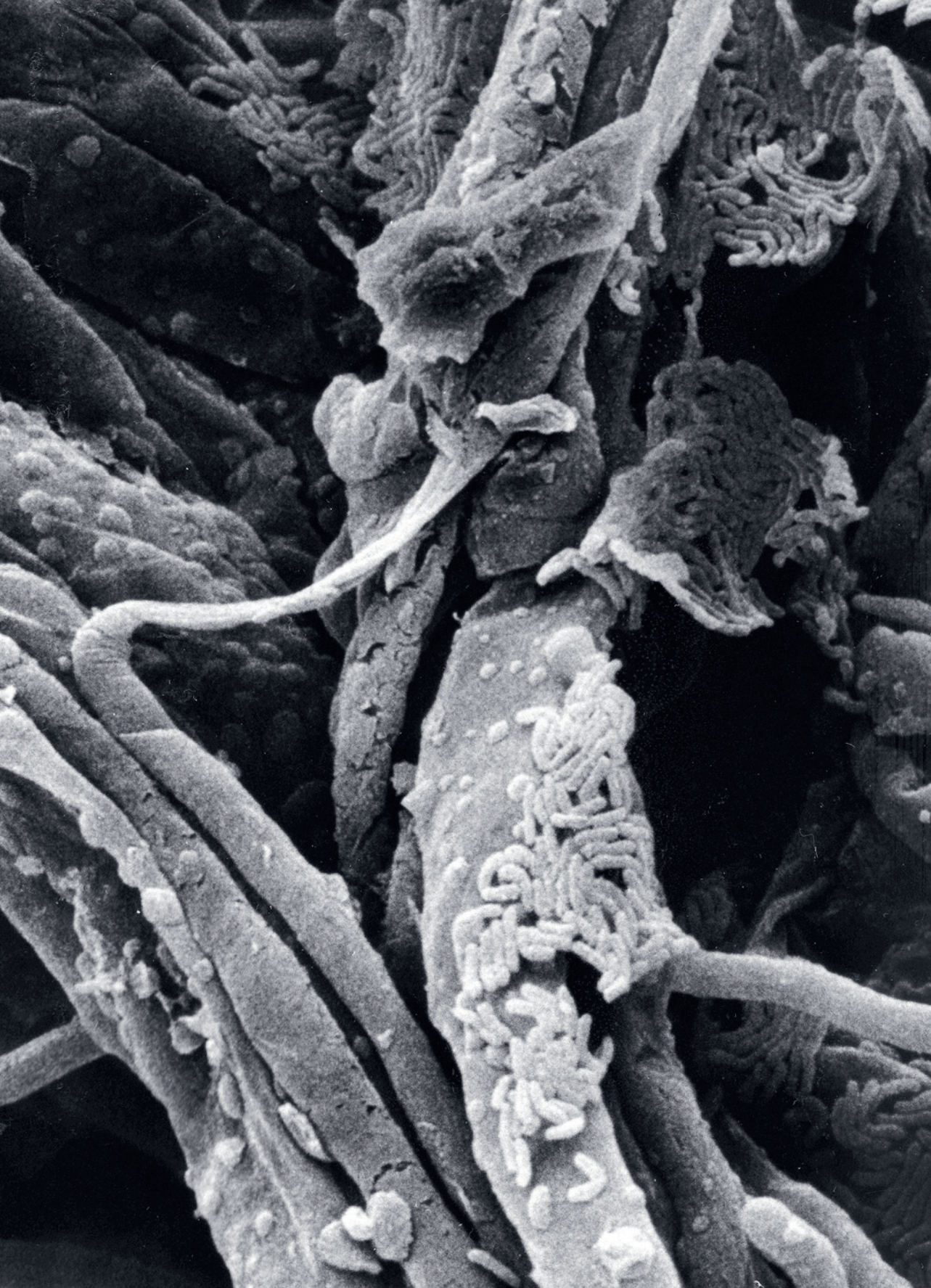
Homeita käytetään myös viljelykasvien biologisessa tuholaistorjunnassa. Homeet kykenevät loisimaan monia erilaisia kasvipatogeenisiä, hyönteisiä, sukkulamatoja ja toisia homeita ja näin estämään niiden tuhot viljelykasveissa (LUKU 7.1). Sienten käyttöä kasvipatogeenien torjunnassa on tutkittu vuosia, ja niiden käytöllä on useita etuja perinteiseen kemialliseen torjuntaan verrattuna. Biologisessa torjunnassa käytetty sieni on yleensä hyvin valikoiva ja infektoi ainoastaan tiettyä isäntää. Infektio johtaa lähes varmasti isäntäorganismien kuolemaan, jolloin kemikaalien käyttöä viljelyssä voidaan vähentää. Hyvä esimerkki onnistuneesta sienten käytöstä Suomessa on suuria tappioita mansikkaviljelmillä aiheuttavan harmaahomeen (*Botrytis cinerea*) biologinen torjunta levittämällä *Clonostachys rosea* f. *catenulata* -sienen itiöitä mansikkaviljelmille. Tämä luontaisestikin maaperässä esiintyvä home tuhoaa harmaahomekasvustoa kiertymällä rihmaston ympärille ja tunkeutumalla sen sisään. Pitkäaikaisesta tutkimuksesta huolimatta homeiden käyttö kasviensuojelussa ei ole saavuttanut kaupallista läpimurtoa kemiallisen torjunnan rinnalla.

SUOSITTELEMME

Perusteellinen kuvaus yleisimmistä maaperästä löytyvistä sienistä, jotka eivät kasvata suuria itiöemiä. Monipuolinen kirja kuvaa fysiologiaa, mikroskooppisia tuntomerkkejä, kasvatapaa sekä ekologiaa ja sopii edistyneille: Domsch, K. H., W. Gams & T. H. Anderson (2007). *Compendium of Soil Fungi*. 2nd edition. Eching: IHW-Verlag. 672 s.

Toistaiseksi perusteellisin hiivojen monimuotoisuutta käsittelevä teos: Kurtzman, C. P., J. W. Fell & T. Boekhout (toim.) (2010). *The Yeasts, A Taxonomic Study*. Fifth Edition, Vol. 1. Amsterdam: Elsevier. 2860 s.

Kirja, joka esittelee piirros- ja mikroskooppikuvin yleisimmät elintarvikkeissa ja sisäilmassa tavattavat homesienet ja niiden tuntomerkit. Sopii vasta-alkajille: Samson, R. A., J. Houbraken, U. Thrane, J. C. Frisvad & B. Andersen (2010). *Food and Indoor Fungi*. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre. 390 s.



10. SIENET OSANA MIKROBIYHTEISÖÄ

Sienet ovat tärkeä osa laajempaa eliöyhteisöä, jossa eliöiden keskinäiset vuorovaikutukset määräävät sientenkin menestymisen ja kohtalon. Sienten kanssa kiinteässä yhteisössä on monenlaisia yksisoluisia tumallisia pieneliöitä, bakteereita, arkeoneja ja viruksia. Tumallisista pieneliöistä jotkut pystyvät käyttämään sieniä ravintonaan. Useimpien vaikutus sienirihmoihin on kuitenkin vain välillinen, sillä ne syövät sienirihmastoilla kasvavia bakteereita. Sienet voivat puolestaan pyydystää yksisoluisia pieneliöitä, vaikka sukkulamatojen pyydystäjät ovatkin tunnetuimpia metsästäjäsieniä (LUKU 7.1). Sienten ja arkeonien vuorovaikutuksista tiedetään toistaiseksi vain vähän, mutta ainakin maaperän sienillä on rihmastoissa viihtyviä arkeonikumppaneita (Timonen & Bomberg 2009). Sienten kanssa elävistä ja sieniin eri tavoin vaikuttavista bakteereista tiedetään huomattavasti enemmän. Sienibakteereista pisimpään on tunnettu jäkäläsienten kanssa symbioosissa elävät syanobakteerit (LUKU 6.3). Sienet ja bakteerit toimivat läheisessä vuorovaikutuksessa monissa muissakin tilanteissa, joista toiset ovat osapuolia hyödyttäviä ja toiset haittaavia. Myös viruksista voi olla sienille joko haittaa tai hyötyä. Lisäksi sienten kanssa elää viruksia, joilla ei näytä olevan minkäänlaista vaikutusta niiden hyvinvointiin.

10.1 SIENTEN BAKTEERIT

Taina Pennanen & Sari Timonen

Bakteerit voivat parantaa sienten ja kasvien hyvinvointia. Tutkimuksissa on oltu erityisen kiinnostuneita kasvien elinvoimaisuutta parantavista bakteereista, mikä on edesauttanut sienijuurisienten auttajabakteereiden löytämistä. Jotkut sienten bakteerikumppanit voivat asustaa sienirihmojen sisällä. Joissakin tapauksissa bakteerit voivat myös olla sienten vihollisia ja tuhota niiden rihmastoja.

Elektronimikroskooppikuva nummitatin (*Suillus bovinus*) rihmoilla elävistä bakteereista. (EVA-LIISA NURMIAHO-LASSILA.)

10.1.1 AUTTAJABAKTEERIT

Auttajabakteerit ovat monimuotoinen ryhmä maaperässä eläviä bakteereita. Osan niistä on todettu suoraan edistävän kasvien kasvua. Tällaisia ovat muun muassa *Azospirillum*-, *Azotobacter*- ja *Pseudomonas*-sukuun kuuluvat proteobakteerit, jotka edistävät suoraan isäntäkasvin kasvua tuottamalla INDOLEJA eli auksiini-kasvihormonin kaltaisia yhdisteitä. Tässä yhteydessä kuitenkin käsitellään auttajabakteereita, jotka parantavat kasvin menestymistä sienten kautta. Näitä ovat bakteerit, jotka vaikuttavat kasviin auttamalla sienijuurisieniä. SIENIJUURISIENTEN AUTTAJABAKTEERIT voivat edistää joko sienijuurien muodostumista kasvin juuriin tai sienen ja kasvin välistä symbioosia sienijuuren jo muodostuttua (TIETOLAATIKKO 1) (Frey-Klett ym. 2007). Ensimmäiset havaitut sienijuurisienten auttajabakteerit löytyivät ruohovartisten kasvien juuristoista, joissa auttajabakteerit lisäsivät sienijuurien määrää.

PINTASIENIJUURISTOJEN sienten auttajabakteerit löydettiin pyökin ja kalvastympösen (*Hebeloma crustuliniforme*) vuorovaikutuksia seuraamalla. Pian tämän jälkeen myös havupuiden juuristoista tavattiin ensimmäiset sienijuurisienten auttajabakteerit. Monet pintasienuuristoista löydetty auttajabakteerit kuuluvat ruohokasvien juuristosienieliöiden tavoin Proteobakteereihin, mutta myös monien Firmicutes-pääjakson *Bacillus*- ja *Paenibacillus*-sukuihin kuuluvien kantojen sekä sädebakteerien on havaittu edistävän puiden sienijuurien muodostumista.

Auttajabakteerikannat lisäävät pintasienuurien määrää usein 30–50 prosenttia ja saattavat lisätä kasvin juurenkärkien määrää. Myös sienirihmaston biomassalla ja sienijuurien muodostumisella on havaittu olevan positiivinen yhteys, ja siten bakteerit voivat edistää sienijuurien määrää juuristossa parantamalla sienen kasvua tai sen itiöiden itämistä. Bakteerit voivat myös lisätä sienijuuria tuottamalla kasvin solusieniä pehmentäviä entsyymejä,

TIETOLAATIKKO 1. BAKTEERIN KEINOJA EDISTÄÄ SIENIJUURIEN MUODOSTUMISTA

1. Kasvin soluseinän pehmentäminen
2. Sienen ja kasvin tunnistuksen parantaminen
3. Sienen kasvun parantaminen esimerkiksi erittämällä sitruunahappoa
4. Sienelle myrkyllisten aineiden poistaminen
5. Ravinteiden irrottaminen maaperästä
6. Itiöiden itävyyden parantaminen
7. Sienten kasvua estävien bakteerien kanssa kilpaileminen

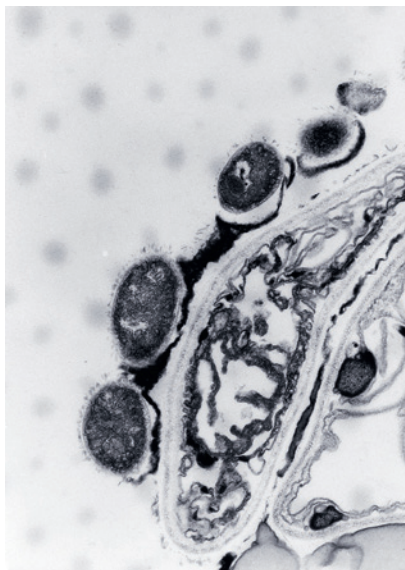
jotka helpottavat sienien tarttumista juureen. Eräät sienijuurien pinnalla elävistä bakteereista kykenevät sitomaan ilmakehän typpeä. On vaikea tehdä arvioita sieniin tai kasviin päätyvistä typen määristä ja vaikutuksista kasviin, mutta nämä assosiatiiviset typensitobakteerit, kuten eräät *Bacillus*-, *Burkholderia*- ja *Methylocella*-sukujen edustajat, luokitellaan sienijuurien auttajabakteereiksi. Pohjoisten alueiden metsämaassa, jossa hajotustoiminta on hidasta, vapaasti kasvien käytössä olevasta tyypestä on usein pulaa. Siten assosiatiivisen typensidonnan merkitys voi olla käytännössä huomattava (Frey-Klett ym. 2007). Bakteerit voivat auttaa sienijuurisienten ravinteidenottoa myös irrottamalla fosfaattia (Uroz ym. 2009). Fosfaattien liukenemistä ja tällä tavoin niin isäntäkasvin kuin sienijuurisientenkin hyvinvointia lisää useiden bakteerien, tyypillisesti proteobakteerien ja sienijuurisienten, YHTEISTOIMINNALLINEN vuorovaikutus. Mineraalien liukeneminen kiviaineksesta on yleensäkin tehokkaampaa juuristojen läheisyydessä kuin muualla maassa. Tämä johtuu orgaanisten happojen runsaammasta määrästä sekä bakteerien tuottamista fosfataasientsyymeistä, jotka pystyvät irrottamaan fosforia myös orgaanisesta aineesta.

10.1.2 HAITTABAKTEERIT

Sienille aiheuttavat haittaa sekä bakteerit, jotka käyttävät sieniä ravinnokseen, että sellaiset bakteerit, jotka rajoittavat sienten kasvua. Ensimmäisessä ryhmässä on sekä sieniä tappavia että ravintonsa elävistä sienistä imeviä bakteereita. Elävien sienten yhdisteitä hyväksikäyttävistä bakteereista monet voivat tosin myös hyödyttää sieniä poistamalla rihmaston läheisyydestä sienten ulos pumppaamia ja sienille haitallisia aineita. Sienten kasvua rajoittavat erilaisia haitta-aineita tuottavat bakteerit, jotka voivat jopa tappaa sieniä, sekä sienten kanssa samoista resursseista kilpailevat bakteerit. Eri vuorovaikutustilanteet voivat vaihtua toisikseen tai esiintyä yhtä aikaa (Leveau & Preston 2007).

Luonnossa on havaittu, että bakteerit voivat liikkua sienirihmoja kohti sienten erittämien aineiden houkuttelemina. Esimerkiksi punahomeiden tuottama FUSAARIHAPPO näyttäisi houkuttelevan bakteereita tehokkaasti. Bakteerit voivat tarttua uhrikseen valitsemaansa sieneen joko PILUSTEN tai eliöiden pinnalla olevien tahmeiden sokeryhdisteiden avulla (KUVA 1). Rihmamaiset bakteerit, kuten sädebakteerit, voivat myös kiertyä tiukasti sienirihman ympäri ja tunkeutua siihen mekaanisesti. Erityisesti PINTA-AKTIIVISET AINEET vaikuttavat siihen, tarttuvatko bakteerit rihmastihiin. Pinta-aktiiviset aineet ovat tärkeitä myös seuraavassa vaiheessa, kun bakteeri pyrkii sienisolun sisään. Vaikka monien bakteereiden on todettu tuottavan kitinaaseja, ne eivät yksin riitä hajottamaan sienten soluseiniä. Ensisijainen taudinaiheuttamisen väline esimerkiksi *Pseudomonas tolaasii* -bakteerilla on sienien kosteusuojaa ja solukalvoa hajottava lipodepsipeptidi, tolaasiini. Muutkin

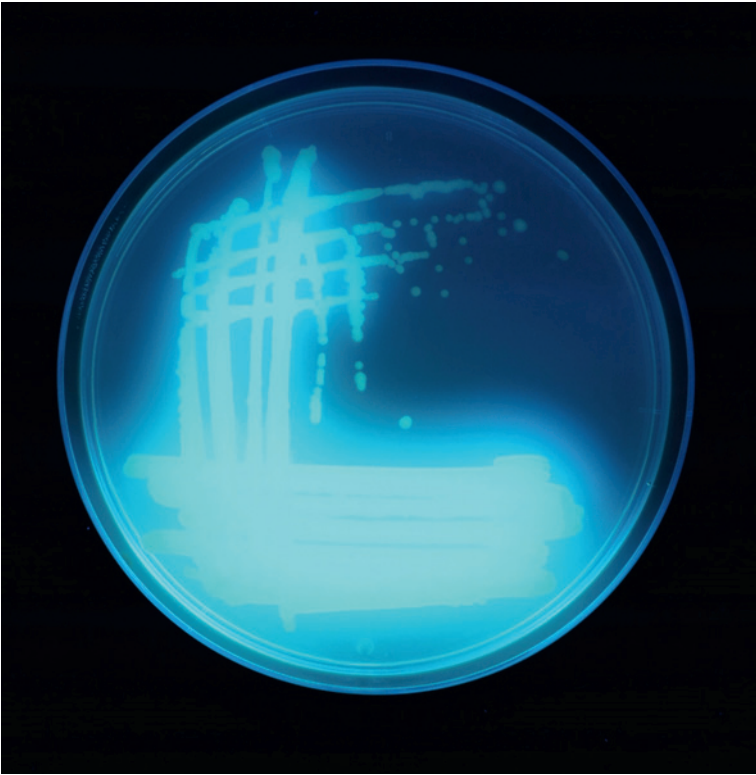
KUVA 1. Bakteerit tarttuvat sienirihmojen pintaan erittämensä liima-aineiden avulla. (EVA-LIISA NURMIAHO-LASSILA.)



Pseudomonas-suvun bakteerien tuottamat pinta-aktiiviset, pintajännitystä vähentävät YHTEISLIUKOISET aineet ovat sienille tappavia. Bakteerien erittämät eksoentsyymit toimivat yhdessä näiden toksiinien kanssa sienirihman hajotuksessa. Bakteerit voivat myös käynnistää sienien oman itsehajotuskoneiston toistaiseksi tuntemattomien signaalien avulla.

Ainakin sädebakteereiden, β -proteobakteereiden, γ -proteobakteereiden, *Bacillus*-suvun bakteereiden ja myksobakteereiden on todettu pystyvän hajottamaan sienisoluja. On myös havaittu, että sienisolussa vähenee itiöemien pinnalla bakteeriaktiivisuuden vaikutuksesta ja että bakteerit voivat elää ainoastaan sienirihmasto ravinnonlähteenään. Ei kuitenkaan ole varmaa, kuinka paljon kaikki sieniä hajottavat bakteerit käyttävät sienien osia ravinnokseen.

Ne elävistä sienistä ravintonsa imevät bakteerit, joista on tällä hetkellä olemassa tutkimustietoa, toimivat usein ainakin osan aikaa sienelle hyödyllisinä symbionteina (LUKU 10.1.1). Sienille on haittaa bakteereista silloin, kun bakteerit kuluttavat liikaa resursseja tuottamaansa hyötyyn nähden tai rajoittavat sienten kasvua esimerkiksi keräämällä kasvuympäristöstä tehokkaasti sellaisia ravinteita, joita sienetkin tarvitsevat. Tällaisesta kilpailutavasta hyvän esimerkin tarjoavat sellaiset *Pseudomonas*-suvun bakteerit, jotka tuottavat erittäin tehokkaita rautaa kelatoivia yhdisteitä ja poistavat liukoisena raudan, jota on niukasti monissa kasvuympäristöissä (KUVA 2). Monet bakteerit tuottavat myös antibiootteja, jotka rajoittavat sienten ja muiden mikrobien kasvua.



Kuva 2. *Pseudomonas fluorescens* -bakteerit erittävät ympäristöönsä UV-valossa sinisenä hehkuvia ja rautaa sitovia aineita. (SARI TIMONEN.)

10.1.3 SIENISOLUJEN SISÄISET BAKTEERIT

Auttajabakteerit toimivat yleensä sienirihmaston pinnalla, mutta eläviä bakteereita on löydetty myös sienirihmaston solujen sisältä. Näitä endobakteereita on tavattu sekä keräsieniltä että monilta pintasierijuurta muodostavilta kantasieniltä. Endobakteereiden tutkiminen on hankalaa, sillä solun sisällä elävien bakteereiden luotettava erottelu vaatii sienien pinnan riittävän tehokkaan steriloinnin, jotta sienien ulkopinnalla elävä runsas bakteeriyhteisö tuhoutuisi täydellisesti mutta sienien sisällä olevat bakteerit säilyisivät viljelykelpoisina. Bakteerien sijaintia rihmaston sisällä on myös visualisoitu *IN SITU*-HYBRIDISAATION avulla.

Sienisolujen sisäisten bakteerien merkitys on kokonaisuudessaan vielä epäselvä. Jotkut näyttäisivät kuitenkin toimivan auttajabakteerien tavoin. Esimerkiksi eräät keräsienien endobakteerit parantavat isäntäsienen kasvua ennen sienien vuorovaikutusta kasvin kanssa. Bakteerilajiston koostumuksen perusteella on esitetty arvioita niiden roolista sienelle ja kasville. Keräsienien

sisäisten bakteerien on havaittu pystyvän siirtymään sienisukupolvelta toiselle, ja siten ne saattavat olla merkittäviä jopa sienien evolutiiviselle kehitykselle. Männyn pintasienuurisienien endobakteerilajisto puolestaan muodostuu pitkälti samoista lajeista, jotka ovat yleisiä männyn juuristoissa, eli kasvin elinympäristö vaikuttaa olennaisesti bakteerilajistoon. Useimmat sienisolujen sisällä elävät bakteerit kuitenkin käyttävät ravintonaan mieluummin sieniperäisiä kuin kasviperäisiä sokeryhdisteitä, ja tästä on päätelty, että nämä osittain ympäristön mukana vaihtuvat bakteerit ovat riippuvaisempia sienistä kuin sienten isäntäkasveista.

10.1.4 SIENTEN JA BAKTEEREIDEN YHTEISÖT ERI YMPÄRISTÖISSÄ

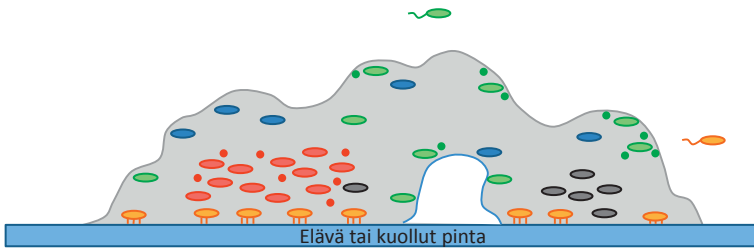
Mikrobeille on ominaista elää tarttuneena jollekin pinnalle. Tämä koskee niin sieniä kuin bakteereitakin. BIOFILMEJÄ voidaan määritellä monin eri tavoin, mutta löyhimmän määriteltynä biofilmi merkitsee organisoitunutta mikrobiyhteisöä, joka elää johonkin pintaan tarttuneena (Harding ym. 2009). Biofilmejä ja bakteereita erilaisiin pintoihin tarttuneina löytyy lähes kaikkialta, missä vain pintoja on. Maaperässä erilaisia pintoja on paljon, ja niihin tarttuneina elää valtava kirjo eri sieniä ja bakteereita. Sienten ja bakteereiden vuorovaikutuksia onkin tutkittu eniten maaekosysteemeissä. Erityisen kiinnostuksen kohteina ovat olleet kasvien juuristot ja niissä vaikuttavat hyödylliset ja haitalliset sienet, bakteerit ja niiden keskinäiset suhteet.

10.1.4.1 Biofilmit

Sienet tai bakteerit voivat muodostaa biofilmejä yksinään, mutta luonnossa on yleistä, että biofilmeissä on sekoitus molempia (KUVA 3). Sieni–bakteeribiofilmeistä on osapuolille monenlaista etua. Yhdessä eliöt saavat ympäristön usein vaikeasti hajotettavista lähteistä ravinteet käyttöönsä, ne voivat puolustautua yhteisiä vihollisia vastaan ja käyttää toistensa tuottamia aineita omaksi hyödykseen (Hogan ym. 2007). Ihmisille näistä biofilmeistä on enimmäkseen hyötyä, sillä ne toimivat kaikkialla luonnossa niin kasvien juuristoissa kuin lehtien hajotuksessakin hoitaen aineiden luonnollista kiertoa. Biofilmien hyvästä hajotus- ja puolustautumiskyvystä voi kuitenkin olla haittaa esimerkiksi silloin, kun ne hajottavat laivan runkoa tai aiheuttavat pysyviä infektioita ihmiskehoon.

10.1.4.2 Sienijuuristot

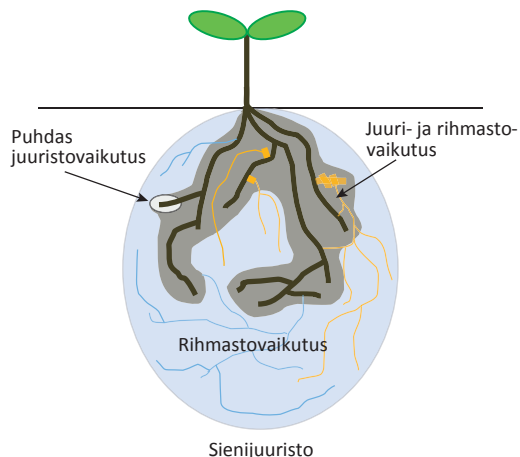
Erilaisten SIENIJUURISTOJEN (LUKU 6.2) bakteerit ovat erityisen tärkeitä ihmisen näkökulmasta, sillä ne vaikuttavat huomattavasti kasvien kasvuun ja terveyteen (KUVA 4). Sienijuuristobakteereiden tutkimuksessa painopiste on ollut voimakkaasti keräsienuurellisten viljelykasvien tutkimuksessa.



Kuva 3. Biofilmi. Biofilmin perustan muodostavat mikrobit, joilla on hyvä tarttumiskyky (keltainen). Ne erittävät ympärilleen limaa, johon muidenkin mikrobien on helppo tarttua. Biofilmin sisäosissa saattaa elää bakteereita tai arkeoneja, jotka eivät siedä happea ainakaan suurina määrinä (punainen). Pintaosissa elää erilaisista hapellisista ympäristöistä pitäviä mikrobeja (sininen, vihreä). Monet mikrobit tulevat elinkaarensa loppuun biofilmissä (harmaa). Tällöin niiden sisältämät ravinteet käytetään muiden ruoaksi. Biofilmin pintaosista irtoaa aktiiviseen liikkumiseen kykeneviä mikrobeja. (SARI TIMONEN.)

Päämääränä on ollut saada yhä paremmin voivia kasveja vähemmällä lannoituksella tai kasvinsuojeluaineiden käytöllä. Suuri osa tutkimuksista koskee typensitojabakteereiden tai kasvin kasvua edistävien bakteereiden ja keräsienten yhteiskäyttöä erilaisten kasvien viljelyssä (LUKU 10.1.1). Usein yhteiskäyttö parantaa kasvien tuottoa, tosin ei yhtä tehokkaasti kuin käyttämällä voimallisia keinolannoitteita ja kasvinsuojeluaineita. Yleisenä suuntauksena tiedetään, että keräsienijuuria muodostavat keräsienet lisäävät Gram-negatiivisten bakteerien ja sädebakteerien määriä juuristoissa. Keräsienet voivat myös lisätä kationeja pelkistävien tai kiviainesta rapauttavien bakteereiden määrää, mikä parantaa kasvien ravinteidensaantia.

Puiden sienijuuristoista on löytynyt laaja kirjo eri bakteeriryhmiin kuuluvia bakteereita. Myös näille bakteeriyhteisöille on tyypillistä, että Gram-negatiivisia bakteereita on enemmän kuin Gram-positiivisia. Sekä viileän että lauhkean vyöhykkeen puiden sienijuuristoissa on yleensä erityisen paljon erilaisia proteobakteereita. Sienijuuristojen eri osien, kuten juurien, sienijuurien ja sienirihmastojen, bakteeriyhteisöt poikkeavat toisistaan. Tietysti myös kasvi ja sienilaji sekä maaperä vaikuttavat siihen, mitkä bakteerit sienijuuristoissa viihtyvät ja kuinka paljon niitä on. Pintasienuurta muodostavien sienien on yllättäen huomattu useammin vähentävän kuin lisäävän bakteereiden määrää sekä juuristoissa että maaperässä. Sekä proteobakteereista että muista bakteeriryhmistä on silti löydetty kantoja, jotka yleistyvät sienien vaikutuksesta. Monet näistä bakteereista helpottavat sienijuurisymbioosin muodostumista ja parantavat sienirihmastojen ja kasvien kasvua (Reddy & Satyanarayna 2006). Muista kuin kerä- ja pintasienuuristojen bakteeristoista on olemassa vain kourallinen tutkimuksia (Marschner & Timonen 2006).



KUVA 4. Sienijuuriston eri osat. Puhtaita juuristoelinympäristöjä on vain juurien kolonisoimattomissa osissa. Juuristovaikutus on voimakas esimerkiksi aktiivisissa juurien kärjissä, joihin ei vielä ole ehtinyt muodostua sienijuurta. Suurimmassa osassa sienijuuristoa juuret ja sienirihmat vaikuttavat yhdessä tai vaikutus tulee pelkistä sienirihmoista. (SARI TIMONEN.)

10.1.4.3 Hajotusympäristöt

Lahotusprosessin aikana monenlaiset bakteerit muodostavat sekä kilpailevia että YHTEISTOIMINNALLISIA vuorovaikutuksia lahottajasierien kanssa (de Boer ym. 2005). Bakteerit kilpailevat samoista pienimolekyylisistä orgaanisista ravinteista sienten kanssa ja voivat siten hidastaa LIGNOSELLULOOSAN hajoamista. Sienet voivat torjua kilpailevia bakteereita tuottamalla erilaisia kemiallisia yhdisteitä. Esimerkiksi oksaalihappo alentaa ympäristön pH:ta, mikä vaikeuttaa muun muassa sädebakteerien kasvua. Joidenkin sienten rihmasto on VETTÄHYLKIVÄÄ, ja tämän on arveltu myös liittyvän kilpailevien bakteerien kasvun hidastamiseen. Toisaalta bakteerit voivat myös edistää sienten hajotustoimintaa tuottamalla sienten kasvua edesauttavia yhdisteitä, kuten vitamiineja, tai hajottamalla sienille haitallisia yhdisteitä. Useiden sädebakteereiden (*Streptomyces*) ja esimerkiksi *Bacillus*- ja *Cellulomonas*-sukujen bakteerien tiedetään pystyvän aerobiseen selluloosan hajotukseen, mutta bakteerien tuottamien sellulaasi- ja pektinaasi-entsyymien on arveltu lähinnä parantavan varsinaisten lahottajasierien pääsyä lignoselluloosaan. Sädebakteerit kykenevät myös hyvin hitaaseen ligniinin hajotukseen. Typensitojabakteerien toiminta puun hajotuksessa on tärkeää lahottajasierien toiminnalle (ks. MYÖS 10.1.1.), sillä puuaineksessa on melko vähän typpeä

suhteessa hiilen määrään. Nykyisin arvellaan että lahottajasienten ja bakteerien vuorovaikutukset voivat olla samalla tavoin spesifejä kuin esimerkiksi sienijuuristomikrobien.

10.1.4.4. Tautiympäristöt

Monet sienijuurisienten pinnalla elävät auttajabakteerit estävät kasvitautinaiheuttajien kasvua. Toisaalta joidenkin sienijuurien muodostumista helpottavien bakteereiden on havaittu helpottavan myös tautinaiheuttajien (kuva 5) tunkeutumista kasvien juuriin (Lehr ym. 2007). Puuntaimien yleistä juuritautia, juurilahoa, torjuvia bakteereita löytyy pintasienuurien pinnalta enemmän kuin maasta yleensä, ja joidenkin keräsieniin assosioituneiden bakteerien on havaittu haittaavan maasta peräisin olevia kasvitauteja aiheuttavia sieniä (Frey-Klett ym. 2007). Mikrobiologinen torjunta perustuu usein juuri kasvi–sieni–bakteeri-vuorovaikutuksista tehtyihin löytöihin. Sädebakteerit ovat laaja ryhmä hyvin erilaisissa ympäristöissä eläviä Grampositiivisia bakteereita, joiden hyödyntämistä biologisessa torjunnassa on tutkittu runsaasti (kuva 6). Monet maaperässä elävistä sädebakteereista tuottavat toisia mikrobeja vastaan antibiootteja ja muita haittayhdisteitä. Esimerkiksi *Streptomyces*-suvun sädebakteerista on Suomessa kehitetty kaupallinen



KUVA 5. Kuusenjuurikäävän (*Heterobasidion parviporum*) lahottama, juuri kaadettu kuusi. Ainoastaan vaaleampana näkyvä reuna on tervettä puuta – suurin osa puusta on sienien lahottamaa. (TAINA PENNANEN.)

Kuva 6. Elektronimikroskoopilla kuvattua sädebakteerikasvustoa juuren pinnalla. (HANNA KORTEMÄÄ.)



tuote Mycostop®, jolla torjutaan punahomeiden ja *Alternaria*-sienten aiheuttamia lehtilaikku- ja juuristotauteja. Sädebakteerien lisäksi esimerkiksi *Pseudomonas*-sukuun kuuluvilta kasvien auttajabakteereilta on löydetty kyky vahingoittaa yleistä versotautia, harmaahometta (*Botrytis cinerea*).

10.2 SIENTEN VIRUKSET

Jarkko Hantula

Sienten viruksia, samoin kuin sienten kanssa eläviä bakteereita, on tutkittu erityisesti suhteessa niiden kasvivaikutuksiin. Jotkut kasvitauteja aiheuttavat sienet ovat alttiita virustaudeille, ja näin viruksia voidaan käyttää kasvitautien torjumiseen. Toisaalta sienten virukset voivat aiheuttaa ongelmia syötävien sienten viljelyssä. Kaikista viruksista ei ole sienille haittaa, vaan joistakin voi jopa olla hyötyä.

10.2.1 KASTANJANSURMAN VIRUKSET

Vuonna 1904 löydettiin Yhdysvalloissa New Yorkin Bronxin eläintarhasta sairas amerikankastanja (*Castanea dentata*). Se oli saanut Itä-Aasiasta taimikaupan mukana Yhdysvaltoihin levinneen sienien tartunnan. Pian tautia löytyi myös muista newyorkilaisista kastanjoista. Vilkkaan kastanjoiden taimikaupan myötä uusia sieniyksilöitä siirtyi jatkuvasti Itä-Aasiasta Pohjois-Amerikkaan, ja ennen kuin taimikauppaa lopulta päätettiin rajoittaa tehokkaasti, vahinko oli jo tapahtunut. Tämä kastanjansurmaksi myöhemmin nimetty kotelosieni (*Cryphonectria parasitica*) hävitti vuoteen 1950 mennessä 3,6 miljoonaa hehtaaria metsää, mikä teki ennen yleisestä amerikankastanjasta uhanalaisen (Anagnostakis 1982).

Tautia pidettiin lähinnä Pohjois-Amerikan ongelmana, kunnes vuonna 1938 kastanjansurma havaittiin Pohjois-Italiassa. Eurooppalaiset kastanjat näyttivät matkaavan kohti tuhoa amerikkalaisen serkkunsa tavoin, kunnes vuonna 1951 Italiasta löydettiin kastanjan juurivesakko, joka vaikutti poikkeuksellisen terveeltä. Näissä nuorissa puissa oli kyllä sienien aiheuttamia KOROJA, mutta ne näyttivät parantuvan itsestään. Tällaisista parantuneista sienikoroista eristettiin 1960-luvun alussa pesäkemorfologialtaan hiukan erilaisia kastanjansurman kantoja, joiden siirrostaminen sairaiden puiden koroihin paransi sairaat yksilöt. Näitä sienikantoja ryhdyttiin kutsumaan hypovirulenteiksi. Myöhemmin HYPOVIRULENSSIA on hyödynnetty kastanjansurman torjunnassa etenkin Euroopassa.

Eurooppalaisia hypovirulenteja sienikantoja kuljetettiin 1970-luvulla Yhdysvaltoihin biologiseen torjuntaan tähtääviä kokeita varten. Siellä sienitutkijat osoittivat 1970-luvun puolivälissä niiden sisältävän kaksijuosteista RNA:ta (dsRNA, Day 1977). Tämä molekyyli muistutti sekvenssiltaan läheisesti eräitä tunnettuja viruksia, joten nämä kaksijuosteiset RNA-molekyylit on sittemmin luokiteltu sieniviruksiksi, heimoon Hypoviridae. Nykyisin tiedetään, että kastanjansurmanvirusten löytöhistoriallisesti merkittävät dsRNA-molekyylit liittyvät sen replikaatioon. Itse virukset on luokiteltu yksijuosteisiksi RNA-viruksiksi.

Kastanjansurman hypovirulenssi syntyy, kun sienirihmaston ilmaantunut virus aiheuttaa isäntänsä geenisäätelyyn laajoja muutoksia, joiden seurauksena viruksen tartuttama sieni ei enää pysty sairastuttamaan puuta, vaan se säilyy terveenä (Sun ym. 2009).

Monet sienet muodostavat erillisten rihmastojen välille yhteyksiä, rihmastosiltoja, joiden kautta ne pystyvät luomaan ja ylläpitämään yhteyksiä eri rihmastonosien välille sekä siirtämään ioneja, hormoneja, nukleotideja ja jopa tumia rihmasta toiseen. Näitä siltoja muodostuu vain sellaisten rihmastojen välille, jotka kuuluvat samaan KASVULLISEEN YHTEENSOPIVUUSRYHMÄÄN. Koska kastanjansurman hypovirukset siirtyvät rihmastosta toiseen

rihmastosiltayhteyksien kautta, ne pystyvät siirtymään tehokkaasti vain samaan yhteensopivuusryhmään kuuluvien rihmastojen välillä. Tosin jotkin virukset siirtyvät hitaasti myös eri yhteensopivuusryhmien välillä.

Koska kastanjansurma siirrettiin 1900-luvun alussa useita kertoja Pohjois-Amerikkaan, on siellä useisiin eri yhteensopivuusryhmiin kuuluvia sienikantoja. Siten hypovirusten siirtyminen luonnossa on tehotonta, eikä virukseen perustuva käytännön torjunta ole Pohjois-Amerikassa toiminut yhtä hyvin kuin Euroopassa. Ongelman ratkaisuksi esitettiin kastanjansurmanavirus CHV1:n kaksijuosteisen RNA-genomin emäsjärjestyksestä käänteiskopioimalla tehdyn DNA-kopion siirtämistä sienisoluihin (Choi & Nuss 1992). Sen avulla toivottiin viruksen siirtymisen helpottuvan ja siten biologisen torjunnan mahdollistuvan myös Pohjois-Amerikassa. Valitettavasti näin ei käynyt, eikä viruksiin perustuvaa kastanjansurman torjuntaa voida edelleenkään käyttää tehokkaasti Pohjois-Amerikassa. CHV1:n DNA-kopio on kuitenkin olennaisesti edesauttanut hypoviruksen biologista tutkimusta.

10.2.2 LA FRANCE-TAUTI

Syötävällä viljelyherkkusienellä (*Agaricus bisporus*) havaittiin Yhdysvalloissa jo vuonna 1948 epämääräinen oireyhtymä. Koska havainto tehtiin La France-veljesten maatilalla, oireyhtymä sai nimekseen LA FRANCE-TAUTI. Se oli ensimmäinen sienien sairaus, jonka aiheuttajaksi osoitettiin virus. Taudin aiheuttajaksi osoitettiin jo vuonna 1962, siis kauan ennen kastanjansurman hypovirulenssin arvoituksen ratkaisemista, että rihmastossa oli aina taudin oireiden kanssa havaittavissa noin 35 nm:n kokoisia viruspartikkeleita. Ne sisälsivät yhdeksän kaksijuosteista RNA-molekyyliä, jotka vaihtelivat kooltaan 780 emäsparista 3600 emäspariin. Näistä RNA-juosteista kuuden uskotaan olevan virukselle välttämättömiä ja kolmen ylimääräisiä (Wach ym. 1987).

La France -tauti on yksi pahimmista viljelyn herkkusienien ongelmista. Se aiheuttaa sienirihmaston kasvun hidastumista sekä epänormaalien ja tavallista pienempien itiöemien muodostumista ja voi pahimmillaan tuhota sadon täydellisesti. Tautia esiintyy maailmanlaajuisesti, ja se pystyy siirtymään sieniviljelmältä toiselle, mikäli niiden välillä siirretään samaan yhteensopivuusryhmään kuuluvia sienikantoja.

10.2.3 ISÄNNÄLLEEN EDULLISIA VIRUKSIA

Suurin osa sieniviruksista ei aiheuta isännässään minkäänlaisia merkittäviä muutoksia, vaikka eniten tutkitut virukset ovatkin isäntärihmastolleen haitallisia. Tauteja aiheuttavien viruksien lisäksi tunnetaan runsaasti sienille hyödyllisiä viruksia. Tällaisesta tapauksesta esimerkkinä on Ginseng-kasvin juurilahoja aiheuttava kasvipatogeeni *Ilyonectria* (*Neonectria*) *radicicola*

-kotelosieni, jonka kannat sisältävät toisinaan 6000 emäsparin pituisen kaksijuosteisen RNA-viruksen. Viruksen on havaittu liittyvän sienen lisääntyneeseen virulenssiin, itiöntuotantoon, lakkaasi-aktiivisuuteen ja pigmentaatioon (Ahn & Lee 2001). Nämä vaikutukset näyttävät syntyvän solunsisäisten signaalivälitysreittien muutosten avulla.

Vielä selvemmin isännälleen hyödyllinen virus löytyi pohjoisamerikkalaisesta paniikkiruohosta (*Dichantelium lanuginosum*; Márquez 2007). Tämä kasvi elää luontaisesti Yellowstonen kansallispuiston geotermisillä alueilla, joilla maan lämpö saattaa nousta jopa 65 °C:n lämpötilaan. Voidakseen kasvaa näin korkeassa lämpötilassa kasvin täytyy olla symbioosissa solukoskaan elävän endofyyttisen *Curvularia protuberata* -sienen kanssa, jonka on edelleen oltava infektoitunut CThTV-viruksen kanssa. Itse CThTV-virus on huonosti tunnettu, eikä tämän kolmen osapuolen välisen symbioosin biologista mekanismia toistaiseksi tunneta.

10.2.4 HIIVAN L-A-VIRUS: HYÖDYLLINEN VAI HAITALLINEN?

Edellä on käsitelty pelkästään rihmastoina kasvavien sienten viruksia. Virukset eivät kuitenkaan rajoitu pelkästään niihin, vaan viruksia on myös yksisoluisissa sienissä. Leivinhiiivassa (*Saccharomyces cerevisiae*) esiintyy yleisenä L-A-virus, joka on varsin tavanomainen genomista, polymeraasista ja kuoriproteiinista koostuva sienivirus. Erikaisen siitä tekevät sen yhteydessä esiintyvät satelliitti-RNA-molekyylit, joiden ylläpidosta L-A-virus vastaa itse.

L-A-viruksen satelliitti-RNA:t koodaavat proteiinitoksiinia, joka läheisessä solukontaktissa tappaa läheiset hiivasolut ja tuottaa samalla immunitetin toksiinia tuottavalle solulle itselleen. Tästä syystä L-A-virusta kantavia hiivasoluja kutsuttiin ”tappajahiivoiksi” jo ennen kuin viruksen vaikutus tähän fenotyyppiin selvisi. Käytännössä L-A-virusta kantavat hiivasolut saavat toksiinintuotantonsa avulla edun muihin hiivasoluihin nähden kilpailtaessa yhteisistä resursseista ja elintilasta.

Toisin kuin suurimmalla osalla muita sienilajeja, hiivalla ei ole RNA:n hiljennysmekanismia. Se johtuu ilmeisesti L-A-viruksesta ja sen satelliittien toksiinintuotannosta, sillä immunitetti toksiineja vastaan toimii ainoastaan sellaisissa soluissa, joissa RNA-hiljennys ei toimi. Tämä ei rajoitu ainoastaan tavalliseen leipomohiivaan, vaan RNA-hiljennys on kadonnut kaikista sellaisista sienilajeista, joissa tiedetään esiintyvän tappajatoksiinia tuottavia viruksia.

RNA-hiljennyksen puuttumisen evolutiivinen analyysi on osoittanut, että kaikissa tunnetuissa evolutiivisissa linjoissa RNA-hiljennyksen katoaminen on melko tuore evolutiivinen tapahtuma. Tämä viittaisi siihen, että

vaikka L-A-virus on lyhyellä aikavälillä isännälleen edullinen, pitkällä aikavälillä sen vaikutus johtaa evolutiiviseen umpikujaan (Drinnenberg ym. 2011).

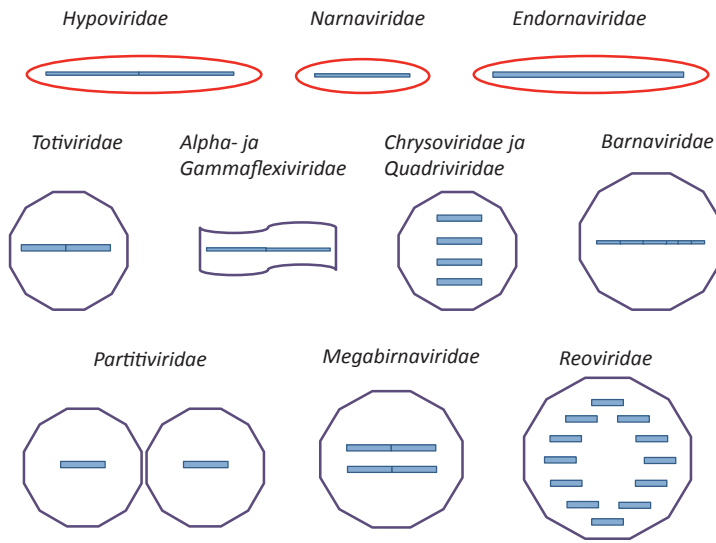
10.2.5 SIENIVIRUSTEN LUOKITTELU

Sienivirusten luokittelu kuuluu osana virusten yleiseen luokitteluun (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV; www.ictvonline.org), sillä erityisesti useat kasviruukset ovat läheistä sukua sieniviruksille. Monet sienivirukset on kuvattu varsin puutteellisesti, eikä niiden asemaa luokittelussa ole lopullisesti päätetty. Suurin osa luokitelluista sieniviruksista kuuluu heimoihin Totiviridae, Partitiviridae tai Narnaviridae. Yhdestä superinfektoidusta sienirihmastosta voi löytyä jopa kaikkiin näihin heimoihin kuuluvia viruksia (Tuomivirta & Hantula 2005).

Sienivirukset ovat yleensä varsin yksinkertaisia, sillä vähäisimmillään niissä on vain yksi geeni, RNA-genomin monistamiseen tarvittava RNA-riippuvainen RNA-polymeraasi (kuva 7). Niiden genomi voi koostua joko yksi- tai kaksijuosteisesta RNA:sta tai yksijuosteisesta DNA:sta. Suurin osa sieniviruksista ei aiheuta isännälleen sen enempää positiivisia kuin negatiivisia vaikutuksia. Tämä johtuu mahdollisesti siitä, että sienivirusten ei tiedetä muodostavan kasvien tai eläinten virusten solunulkoisten partikkeleiden kaltaisia rakenteita. Sen sijaan ne elävät koko elinkiertonsa sienirihmastojen sisällä ja ovat siten äärimmäisen riippuvaisia isäntänsä menestyksestä.

Kastanjansurmalle hypovirulenssia aiheuttavien Hypoviridae-heimon virusten lähisukulaisia ei pitkään aikaan löydetty muista sienistä, kunnes vuonna 2011 sellaiseksi raportoitiin varsikuoliota aiheuttavasta homepahkasienestä (*Sclerotinia sclerotiorum*) löydetty virus. Hypovirulenssia aiheuttavat virukset ovat sienivirusten joukossa harvinaisia, ja heimon Hypoviridae virusten lähimmät sukulaiset löytyvät kasviruukset joukosta. Parhaiten tunnetun hypoviruksen, CHV1:n, perimä on organisoitunut samalla tavoin kuin plusjuosteinen RNA-potyvirus. Sen koko perimä on 12 712 emäksen pituinen ja sisältää 5'-päässä ei-koodaavan sekvenssin, kaksi avointa lukuraamia (ORF A ja ORF B) sekä 3'-päässä ei-koodaavan sekvenssin ja poly-A-hännän. Molemmat avoimet lukuraamit tuottavat polyproteiinin, josta solussa pilkkoutuu yhteensä viisi proteiinia. Niistä tärkeimmät ovat RNA-riippuvainen RNA-polymeraasi ja hypovirulenssin aiheuttava proteaasi p29. Heimoon Hypoviridae kuuluvat virukset eivät muodosta muille viruksille tyypillisiä partikkeleita, vaan niiden genomit sijaitsevat solun membraanijärjestelmien yhteydessä.

Heimoon Totiviridae kuuluvat sellaiset virukset, joiden genomi koostuu yhdestä 4600–7000 emäsparin pituisesta kaksijuosteisesta RNA-SEKVENSIKSIÄ, jossa on kaksi avointa lukukehystä. Lisäksi niissä voi olla ylimääräisiä satelliittimolekyylejä. Varsinaisen pääsekvenssin avoimista lukukehyksistä



Kuva 7. Sienilajeista tavattujen RNA-virusten rakenteet. Joitakin viruksia ympäröi kaksoiskalvo (punainen) ja toisia proteiinkuori (violetti), joka voi olla pyöreähkö tai sauvamainen. Lähes kaikkien tunnettujen sienivirusten perimä on säilöttynä RNA:han (sininen). RNA voi olla joko yksi- (ohut viiva) tai kaksijuosteista (paksu viiva). Yhdessä RNA-juosteessa voi olla yksi tai useampia geenejä. Geenit on erotettu pystyviivoilla. (JARKKO HANTULA.)

ensimmäinen koodaa viruksen kuoriproteiinia ja toinen RNA-riippuvaista RNA-polymeraasia. Totivirukset muodostavat sienirihmaston solunsisäisiä, halkaisijaltaan 30–40 nm:n kokoisia viruspartikkeleita. Näitä viruksia on löydetty sienistä ja kasveista.

Heimoon Partitiviridae kuuluvat virukset sisältävät kaksi keskenään lähes samankokoista kaksijuosteista RNA-sekvenssiä, kooltaan 1400–3000 emäsparia. Niistä toinen koodaa RNA-riippuvaista RNA-polymeraasia ja toinen viruksen kuoriproteiinia. Myös partitivirukset muodostavat solunsisäisiä viruspartikkeleita, joiden koko on 30–40 nm. Niistä jokaisessa on ainoastaan yksi RNA-polymeraasin tai kuoriproteiinin geenin sisältävä segmentti, joten yksi toiminnallinen virus koostuu kahdesta viruspartikkelista. Partitiviruksia on löydetty sienten lisäksi kasveista.

Heimosta Partitiviridae on äskettäin erotettu heimo Chrysoviridae. Nämä virukset sisältävät neljä 2800–3600 emäsparin mittaista RNA-kaksijuosteista, joissa kaikissa on avoin lukuraami. Niistä yksi koodaa RNA-riippuvaista RNA-polymeraasia ja loput solunsisäisen viruspartikkelin osia. Chrysovirus esiintyy ainoastaan sienissä.

Heimoon Reoviridae kuuluvat virukset, joiden kaksijuosteinen RNA-genomi on jakautunut 11–12 erilliseen, 1 000–4 000 emäksen kokoiseen, segmenttiin. Niistä jokainen koodaa yhtä geeniä. Nämä virukset muodostavat solunsisäisiä partikkeleita, jotka ovat läpimitaltaan noin 80 nm. Reovirusia on löydetty eläimistä, kasveista ja sienistä.

Heimoon Quadrviridae kuuluu yksi viruslaji, quadrivirus 1. Sen genomi koostuu neljästä 3 600–4 900 emäksen pituisesta kaksijuosteisesta RNA-molekyylisestä, joista yksi koodaa RNA-riippuvaista RNA-polymeraasia ja kaksi viruksen kuoriproteiineja. Viruksella ei ole vaikutusta isäntänsä fenotyyppiin.

Myös heimoon Megabirnaviridae kuuluu vain yksi virus, megabirnavirus 1. Sen genomi koostuu 8 900 ja 7 200 emäksen pituisista kaksijuosteisista RNA-segmenteistä, jotka koodaavat yhteensä neljää geeniä. Niistä yksi on RNA-riippuvainen polymeraasi ja toinen kuoriproteiini. Virus vähentää kasvipatogeenisen isäntänsä virulenssia.

Heimo Endornaviridae koostuu viruksista, joiden genomi muodostuu yhdestä 14 000–18 000 emäksen pituisesta kaksijuosteisesta RNA-segmentistä. Se koodaa RNA-riippuvaisen RNA-polymeraasin, RNA-helikaasin ja UDP-glykosyltransferaasin geenejä mutta ei kuoriproteiinia. Siten nämä virukset eivät muodosta kapsidia vaan muodostavat vesikkelimäisiä rakenteita solulimaan. Endornaviruksilla on koodaavan RNA-juosteensa alkupäässä katkos, jonka merkitystä ei tunneta. Endornaviruksia esiintyy sekä kasveissa että sienissä.

Viruksia esiintyy myös sienten mitokondrioissa. Nämä virukset kuuluvat heimoon Narnaviridae ja sukuun *Mitovirus*. Niiden genomi koostuu koodaavasta yksijuosteisesta RNA:sta, joka sisältää ainoastaan RNA-riippuvaisen RNA-polymeraasin geenin. Mitovirukset eivät siis muodosta viruspartikkeleita vaan löytyvät mitokondrioista. Myös niiden käyttämä geneettinen koodi on sama kuin mitokondriossa ja siis erilainen kuin tumien geneettinen koodi. Narnaviridae-heimoon kuuluu lisäksi läheisesti mitoviruksia muistuttavia Narnavirus-suvun viruksia, jotka elävät sienten sytoplasmassa ja käyttävät mitoviruksista poiketen universaalia geneettistä koodia. Narnaviridae-heimon viruksia on löydetty ainoastaan sienistä.

Herkkusienestä on löytynyt La France -taudin aiheuttajan lisäksi toinenkin virus, Mushroom Bacilliform Virus (MBV). Tämä virus on taksonomisesti luokiteltu omaan heimoonsa Barnaviridae. Sen VIRIONIT sisältävät yhden 4,0 kb:n mittaisen yksijuosteisen RNA-segmentin, joka sisältää neljä pitkää ja kolme lyhyttä avointa lukuraamia. Ne koodaavat RNA-riippuvaista RNA-polymeraasia ja viruksen kuoriproteiinia sekä useita muita proteiineja, joiden tarkoitusta ei tiedetä.

Heimoon Alphaflexiviridae kuuluvat virukset ovat sauvamaisia ja joustavia. Niiden genomi koostuu yksijuosteisesta 5 400–9 000 emäksen pituisesta RNA:sta, joka koodaa RNA-riippuvaisen polymeraasin ja kapsidiproteiinin. Myös heimoon Gammaflexiviridae kuuluvat virukset muodostavat joustavia sauvamaisia partikkeleita ja niiden genomi koostuu yksijuosteisesta RNA-molekyylistä.

Sienistä tunnetaan lisäksi yksi DNA-virus, joka on etäistä sukua kasvien geminiviruksille, sekä retrovirusten kaltaisia ja muita sienien genomiin kiinnittyneitä elementtejä. Retroviruksia muistuttavista elementeistä on vasta vähän tietoa, mutta ne sisältävät transposoneille tyypillisiä sekvenssejä, kuten terminaalaisia toistoja.

10.2.6 SIENIVIRUSTEN EVOLUUTIO

Sienivirusten evoluutiosta ei tiedetä kovin paljon. Itse virusten synnystä on olemassa kaksi teoriaa (Ghabrial 1998), joista ensimmäisen mukaan sienivirukset ovat syntyneet itsenäisesti tai ainakin ne ovat eläneet pitkään pelkästään sienissä. Toisen teorian mukaan sienivirukset ovat evolutiivisessa tarkastelussa varsin myöhään siirtyneet kasveista sieniin. Todennäköisesti molemmat hypoteesit ovat osaltaan oikeassa, ja niitä molempia tarvitaan selittämään nykyisten sienivirusten piiristä löytyvä monimuotoisuus.

Sienivirusten itsenäisen alkuperän puolesta puhuu tiettyjen sienivirusryhmien ainutlaatuisuus. Sienivirukset eivät muodosta solunulkoisia partikkeleita, eikä monille niistä löydy lähisukulaisia muualta eliökunnasta. Joillekin sieniviruksille läheisiä sukulaisia löytyy kuitenkin esimerkiksi kasveista.

Mikroevoluutiossa olennaista on virusten kyky siirtyä eri sieniyksilöiden välillä. Kuten edellä kastanjansurman virusten yhteydessä jo oli puhetta, sienten yhteensopivuusryhmät rajoittavat useiden virusten leviämistä rihmastosta toiseen. Virusten leviäminen ei aina rajoitu yhteen lajiin. Lajienvälisen virustartunnan yleisyys kuitenkin vaihtelee runsaasti eri sieniryhmien välillä. Esimerkiksi versosurmaa aiheuttavan surmakan (*Gremmeniella abietina*) virukset näyttäisivät siirtyvän ainoastaan poikkeusoloissa lajista toiseen, kun taas eri juurikäpälajeista (*Heterobasidion* spp.) on löytynyt lähes identtisiä viruksia. Sienen ja viruksen välinen KOEVOLUUTIO eri sieniryhmissä vaihtelee siis huomattavasti. Lisäksi on viitteitä siitä, että virukset voivat tartuttaa sienirihmastoja myös läheisten tai vähän kaukaisempienkin lajien välillä. Esimerkiksi hollanninjalavansurmasta (*Ophiostoma ulmi*) alkujaan löytynyt virus esiintyy myös nurmikoilla ongelmia aiheuttavassa *Sclerotinia homoeocarpa* -sienessä (Deng ym. 2010). Tällaisen kaukaisten lajien välisen sienivirusten tartunnan merkitys niin sienten kuin itse virustenkin evoluutiolle on kuitenkin epäselvä.

Kotelosienissä virusten leviäminen suvullisten koteloiitiöiden välityksellä on tehotonta. Sen sijaan kantasienten virukset pystyvät usein leviämään kantaitiöiden mukana. Syytä tähän eroon ei tiedetä. Koska sienten virukset eivät muodosta solunulkoisia tartuttavia partikkeleita, sienivirukset ovat muiden eliöiden viruksia riippuvaisempia isäntänsä hyvinvoinnista. Tämä voisi selittää, miksi ne eivät yleensä aiheuta merkittävää haittaa isännälleen. Toisaalta esimerkiksi 1940-luvulla Eurooppaan kulkeutuneeseen hollanninjalavatautia aiheuttavaan hollanninjalavansurmaan (*Ophiostoma novo-ulmi*) on siirtynyt runsaasti yhteensopivuusryhmiin vaikuttavia geenejä sen lähisukulaisesta *Ophiostoma ulmista* (Brasier 2001). Näiden geenien avulla *Ophiostoma novo-ulmin* puolustautuminen tehostuu Eurooppaan aikaisemmin *Ophiostoma ulmin* mukana levinneitä sieniviruksia vastaan. Tämä viittaisi siihen, että viruksilla olisi negatiivinen vaikutus isäntäänsä.

10.2.7 SIENIVIRUSTEN HYÖDYNTÄMINEN

Kastanjansurman hypovirulenssia on hyödynnetty biologisessa torjunnassa jo kauan ennen kuin sen on osoitettu johtuvan viruksista. Tämä menestystarina on poikunut joukon tutkimushankkeita, joissa on pyritty löytämään myös muiden kasvitautien torjuntaan soveltuvia viruksia. 1980- ja 1990-luvulla löytyneet hollanninjalavataudin virukset herättivät suurta toivoa, mutta käytännön ratkaisua niistä ei ole löytynyt. Sellaista ei ole löytynyt muistakaan sieniviruksista.

Erityinen ongelma menestyksekkäälle biologiselle torjunnalle on vapaiden viruspartikkeleiden puute, mikä tekee viruksen levittämisen vaikeaksi. Kastanjansurmaa torjuttaessa on jokainen sienien aiheuttama koro eli sienien sairastuttaman solukon alue ympäröivä virusta kantavan hypovirulentin sienikannan rihmastolla, jotta virus siirtyisi koron aiheuttaneeseen sienikantaan ja vaimentaisi sen virulenssin. Torjunta vaatii siis jatkuvaa taudin oireiden seuranta ja kasvien yksilöllistä käsittelyä. Näin torjunnasta tulee helposti kallista, eikä se sovellu kaikenlaisten tautien torjuntaan. Ihanteellisia kohteita ovat lähinnä kastanjan kaltaisten arvokasvien pelastaminen esimerkiksi puutarhoissa tai kaupunkiympäristössä sekä toisaalta mesisienen tai juurikäävän kaltaisten puiden juuristossa leviävien, laajoja yhtenäisiä rihmastoja kasvattavien sienten torjuminen talousmetsissä. Näissä tapauksissa käytännön ongelmana on ollut hypovirulenssia aiheuttavien virusten hankala löytäminen, sillä vakavaa virustautia sairastavan sienien havaitseminen on vaikeaa ilman kasvilla esiintyviä oireita.

SUOSITTELEMME

Syventävä katsaus sienten vaikutuksesta maabakteereiden ekologiaan: de Boer, W., L. Folman, R. C. Summerbell & L. Boddy (2005). Living in a

Fungal World: Impact of Fungi on Soil Bacterial Niche Development. *FEMS Microbiology Reviews* 29, 795–811.

Sienivirusten alkuperästä ja kehityksestä kiinnostuneille: Ghabrial, S. A. (1998). Origin, Adaptation and Evolutionary Pathways of Fungal Viruses. *Virus Genes* 16, 119–131.

Sienten kanssa elävistä arkeoneista tehdyn tähänastisen tutkimuksen esittely: Timonen, S. & M. Bomberg (2009). Archaea in Dry Soil Environments. *Phytochemistry Reviews* 8, 505–518.



11. SIENET JA IHMINEN

Sienet ovat tuttuja suomalaisille. Syksyllä ulkoillessa itiöemiä näkyy siellä täällä, ja useimmat meistä ovat niitä maistaneetkin. Vaikka ei itiöemiä söisikään, sienten syömistä on vaikeaa välttää, sillä niitä käytetään niin leivän, viilin kuin monien juustojenkin valmistuksessa. Olutta ja viiniä juodessaan tulee puolestaan nauttineeksi ainakin sienten tuottamaa alkoholia. Sienet vaikuttavat elämäämme myös monilla muilla tavoilla. Rakennustekniikassa juuri sienten elintavat on otettava huomioon, sillä ne ovat Suomen kosteissa ja viileissä oloissa tehokkaimpia rakennusten tuhoajia. Välttämättä emme myöskään arvaa, mihin kaikkeen sieniä käytetään tekstiili- ja kemianteollisuudessa.

11.1 SIENTEN KÄYTÖN HISTORIAA

Marja Härkönen

Arvattavasti sieniä on poimittu historian hämäristä saakka, vaikka esisiemme tunkioista ei löydykään todisteeksi sienten jätteitä. Vuosituhansien kuluessa yritysten ja erehdysten kautta sieniä on opittu tuntemaan ja käyttämään turvallisesti. Keräilytalouden historia on niin pitkä, että jos ihmiskunnan ikä olisi yksi vuorokausi, olisi maanviljelyä harjoitettu vain muutaman viime minuutin ajan. Tänä lyhyenä aikana suurin osa keräilykulttuurin varassa eläneiden ihmisten perimätiedosta on päässyt katoamaan. Toisaalta se, mitä on merkitty muistiin, on sienikirjojen avulla tullut paljon laajempaan tietoisuuteen kuin perimätiedon varassa olisi ollut mahdollista.

11.1.1 RUOKASIENET

Trooppinen Afrikka on ihmiskunnan alkukoti. Siellä asuneet esi-isämme olivat metsästäjiä ja keräilijöitä, jotka ilmeisesti sisällyttivät ruokavalioonsa myös sieniä. Sienet, etenkin sienijuurisienet, ovat isäntäpuihinsa sitoutuneita. Kun ihmiset lähtivät vaeltamaan Afrikasta kohti Euraasiaa, heidän täytyi sopeutua uudenlaiseen kasvillisuuteen ja uusiin keräilytuotteisiin.

Trooppisessa Afrikassa on maailman vanhin sientenkäyttöperinne. Tässä ruokasieniä myydään perinteiseen tapaan helmikuussa torilla Mosambikissa. (MARJA HÄRKÖNEN.)

Maanviljelyn keksimisen myötä tarve keräilyyn väheni. Afrikkaan jääneet kansat kuitenkin säilyttivät suullisena sukupolvelta toiselle siirtyneen sienituntemuksensa. Niinpä trooppisessa Afrikassa bantu-kansojen parissa on hyvä syötävien sienien tuntemus ja epäilemättä maailman vanhin suullisena siirtynyt sientenkäyttöperinne. Afrikassa sieniä pidetään maukkaina ja terveellisinä. Ne ilmestyvät sopivasti juuri sadekauden alussa, niin sanottuna nälkäkautena, kun edellisen satokauden viljelytuotteet on lähes loppuun käytetty ja uutta satoa vasta kylvetään (KUVAT 1 JA 2). Paikallinen sienituntemus on tosin nopeasti häviämässä. Nykyään lapset menevät kouluun oppimaan asioita



KUVA 1. Trooppisen Afrikan arvostetuimmat ruokasienet kuuluvat termiittisienien (*Termitomyces*) sukuun. Tämä itiöemä on kohonnut termiittien maanalaisilta viljelmiltä yli puolimetrisen VALEJUUREN avulla. (MARJA HÄRKÖNEN.)



Kuva 2. Afrikassa syödään ja myydään toreilla sieniä, joita ei ole vielä tieteellisesti nimetty. Tämän herkullisen kärpässienilajin kuvasivat tieteelle uutena nimellä *Amanita tanzanica* suomalaiset tutkijat vuonna 1994. (MARJA HÄRKÖNEN.)

kirjoista, eikä heillä enää ole aikaa vaeltaa maastossa vanhempiensa seurassa opettelemassa oman kotiseutunsa perinteisten luonnonantimien tuntemusta (Härkönen ym. 2003b; 2015; Verbeken ym. 2010; Hugues ym. 2011).

Vanhimmat kirjoitetut tiedot sienten käytöstä ruoaksi ovat Kiinasta jo 6000–7000 vuoden takaa. Sienet kuuluvat edelleenkin kiinalaisten päivittäiseen ruokavalioon, ja monia lajeja pidetään terveysvaikutteisina (Ying 1987; Boa 2004; Dai 2007).

Ensimmäiset kirjoitetut tiedot sienten käytöstä eurooppalaisessa kulttuuripiirissämme ovat peräisin vuosina 460–377 eKr. eläneen kreikkalaisen lääkärin Hippokrateen nimiin laitetuista teksteistä. Rooman valtakunnassa sieniä pidettiin herkkuruokana. Niistä arvostetuin oli vielä nykyäänkin Etelä-Euroopassa suosittu keisarikärpässieni (*Amanita caesarea*). Muita edelleen käytössä olevia roomalaisten suosimia sieniä ovat herkkutatit, herkkusienet, leppärouskut, huhtasienet ja tryyffelit.

Germaaniset kansat, jotka ensimmäisen vuosituhannen puolivälissä kukistivat Rooman valtakunnan, suhtautuivat sieniin epäluuloisesti. Niitä pidettiin myrkyllisyyden perikuvina, joita vain noidat käyttivät keitoksissaan. Venäläiset, puolalaiset, ranskalaiset ja italialaiset taas ovat perinteisesti

olleet sienten ystäviä. Itä-Suomessa on ollut vanha perimätietoon pohjautuva sientenkäyttökulttuuri, mutta länsi- ja pohjoissuomalaiset ovat oppineet sienestämään vasta kirjaviisauden ja siirtokarjalaisten esimerkin avulla (Härkönen ym. 2003a).

FAO:n (Boa 2004) kokoaman tilaston mukaan maailmassa hyödynnetään nykyään yli 2000:ta sienilajia, joista runsas tuhat on ruokasieniä. Lähes sataa sienilajia osataan viljellä, ja niistä valtaosa on hajottajasieniä. Suurin osa kaupoissa myytävistä sienistä onkin juuri viljelysieniä, ja niistä yleisimmin käytettyjä ovat herkkusienet (*Agaricus*), siitake (*Lentinula edodes*), osterivinokkaat (*Pleurotus*) ja puunkorvat (*Auricularia*). Luonnonsienistä liikkuu maailmankaupassa eniten herkkutatteja (*Boletus edulis*, **KUVA 3**), kantarelleja (*Cantharellus cibarius*), tuoksuvalmuskaa (*Tricholoma matsutake*, **KUVA 4**) ja tryffeleitä (*Tuber*-suku, **KUVA 5**). Matsutake eli tuoksuvalmuska Japanissa ja tryffelit Italiassa ja Ranskassa ovat ikivanhoja kulttisieniä, joista ollaan valmiita maksamaan paljon (Härkönen 2006; Härkönen 2007).



KUVA 3. Herkkutatti (*Boletus edulis*) on Suomen taloudellisesti merkittävin kauppasieni. Sen tunnistaa vanhemmiten kellastuvista pilleistä, jalan yläpinnan hennosta valkoisesta verkkokuviosta ja muuttumattoman valkoisesta mallost. (MARJA HÄRKÖNEN.)



KUVA 4. Japanilaiset ovat valmiita maksamaan tuoreista matsutakeista eli tuoksuvalmuskoista (*Tricholoma matsutake*) huimia hintoja. Lajin tuntomerkkejä ovat suomuisen lakin ja renkaallisen jalan lisäksi voimakas tuoksu. Näitä Suomesta löytyneitä itiöemiä nuuhkii sienitarkastaja Irma Järvinen. (MARJA HÄRKÖNEN.)



KUVA 5. Tryffeleitä on monta lajia. Eräät niistä ovat maailmankaupan kalleimpia sieniä, ja niiden maanalaisia itiöemiä etsitään koulutettujen koirien avulla. Kuvassa kesätryffeli (*Tuber aestivum*), jonka puoliviljelyä tammi-istutuksilla kokeillaan Suomessakin. (METLAN ARKISTO.)

11.1.2 SIENIVALISTUSTA SUOMALAISILLE 1800-LUVULTA LÄHTIEN

Italialaiset ja venäläiset ovat vanhastaan pitäneet sienestystä hauskana harrastuksena ja valmistaneet sienistä monenlaisia herkkuja. Suomessa sieniin alettiin osoittaa laajempaa kiinnostusta vasta lähihistorian ruokakriisien yhteydessä. Sienistä etsittiin Suomessa hätäapua 1800-luvun katovuosien nälkään. Myös toisen maailmansodan aikainen ja jälkeinen elintarvikepula vauhditti sienivalistustyötä Suomessa. Käänteentekevä oli Toivo Rautavaaran (1905–1987) vuonna 1947 ilmestynyt väitöskirja *Suomen sienisato*, jossa osoitettiin, että vain pieni osa poimintakelpoisesta sienisadosta korjataan talteen (Rautavaara 1947). Syntyi iskulause: ”Miljoonat mätänevät metsiin.”

Vihdoin vuonna 1967 luotiin Suomeen sienivalistusjärjestelmä, eli metsähallitus alkoi kouluttaa sienineuvoja ja sienenpoimijoita. Sittemmin koulutusvastuu siirtyi opetusministeriön alaiselle ammattikasvatushallitukselle vuoteen 1991 saakka. Nykyisin koulutusta antaa oppilaitosryhmittymä Länsirannikon Koulutus Oy (WinNova). Suomessa sienineuvoja, nykyään keruutuoteneuvoja, oli vuoden 2015 loppuun mennessä koulutettu jo 7195. Myös ammattiopisto Lapponiasta saa sienitalouskoulutusta.

11.1.3 SIENESTYS SUOMESSA

Jo lyhyt vilkaisu sienikirjoihin osoittaa, että syötäviä sieniä on todella paljon. Niitä voi kerätä omaan käyttöönsä vapaasti, mutta kaupanteko on säädeltyä. Vuonna 1982 astui voimaan ruokasieniasetus ja siihen liittyvä elinkeinohallituksen (sittemmin työ- ja elinkeinoministeriön) päätös kauppasienistä. Uusin ruokasieniasetus astui voimaan 31.12.2006, ja Elintarviketurvallisuusvirasto Evira lisäsi kauppasieniluetteloon uuden lajin, tuoksuvalmuskan. Kauppasieniasetus kuitenkin poistettiin 1.7.2012 Suomen lainsäädännöstä, jota muokataan EU-yhteensopivaksi.

Kauppasieniasetuksessa määrättiin, että vain niin sanottuja kauppasieniä saa myydä. Kauppasieniksi oli valittu hyviksi todettuja, yleisiä ja satoisia lajeja, jotka on helppo erottaa ruoaksi kelpaamattomista lajeista (KUVAT 6 JA 7). Myytäviin sieniin kohdistui useita laatuvaatimuksia, ja sienenpoimija sai kerätä kuhunkin myyntierään vain yhtä sienilajia. Näin vastaanottajan oli helpompi tarkistaa myyntierän lajinmääritys ja kuluttajan turvallisuus. Nykyään kuka hyvänsä sienenkerääjä voi myydä ruokasieniä kenelle hyvänsä. Evira on kuitenkin laatinut myyntiin suositeltavista sienilajeista luettelon (TIETOLAATIKKO 1). Se on sama kuin entinen kauppasieniluettelo. Siihen voidaan tehdä tarvittaessa lisäyksiä ja poistoja. Vaikka kauppasieniasetus on kumottu, sienten kaupallinen poiminta, myynti ja sienijalosteiden valmistus ovat monin tavoin säädeltyjä. Elintarvikelain-säädännössä sieniä koskevia määräyksiä on alkutuotantoa, jäljitettävyyttä,



Kuva 6. Rouskut ovat perinteisesti suomalaisten eniten keräämiä sieniä. Varsinkin porsaapunainen karvarousku (*Lactarius torminosus*) on meillä haluttu laji, vaikka Keski-Euroopassa sitä vieroksutaan tuoreena kitkerän maun vuoksi, pidetäänpä jopa myrkyllisenä. (MARJA HÄRKÖNEN.)

omavalvontaa, elintarvikehygieniaa, elintarvikehuoneistoa, pakkausmerkintöjä ja uuselintarvikkeita koskevissa säädöksissä. Jos sienilaji ei ole Eviran julkaisemassa luettelossa, on myyjän osoitettava, että sienellä on ollut merkittävää kaupallista käyttöä EU:n alueella ennen vuotta 1997. Muussa tapauksessa sieni määritellään niin sanotuksi uuselintarvikkeeksi, jonka myynti edellyttää tiettyjä turvallisuusarviointeja. Korvasienestä (*Gyromitra esculenta*), joka on tuoreena tappavan myrkyllinen, on Suomen lainsäädännössä erityismääräyksiä (Evira 2013; Moisio 2013).



Kuva 7. Kosteikkovahvero (*Cantharellus lutescens*) on suppilovahveron hienostuneempi sukulainen, ja sitä on lupa myydä sekaisin suppilovahveron kanssa. (MARJA HÄRKÖNEN.)

Poimintatulojen perusteella herkkutatit ovat nykyään Suomen tärkeimmät kauppasienet, ja niitä kerätään myyntiin satoja tonneja vuosittain. Herkkutateilla tuntuu olevan rajattomat markkinat sekä kotimaassa että ulkomailla, varsinkin Italiassa. Kotimaan markkinoilla haaparousku (*Lactarius trivialis*) on eniten myyty kauppasieni. Se jalostetaan pääasiassa suolasieneksi. Ajankohtaista tietoa sienisadoista ja niiden kaupallisesta merkityksestä saa Arktiset Aromit ry:n verkkosivuilta (www.arktisetaromit.fi). Myös suositeltavien kauppasienten lajinmäärityksestä ja niitä koskevista säädöksistä ja käyttösuosituksista on olemassa oppaita (von Bonsdorff ym. 2013).

Suurin osa ruokasienistämme on puiden sienijuurisieniä. Niinpä valistunut sienestäjä osaa etsiä karvarouskuja (*Lactarius torminosus*) koivun seurasta, kangasrouskua (*Lactarius rufus*) ja voitattia (*Suillus luteus*) männiköstä ja lampaankääpää (*Albatrellus ovinus*) kuusikosta. Sienillä on myös esiintymisaikansa: keväällä kasvaa korvasieniä ja huhtasieniä (*Morchella*-suku), keskikesällä ilmestyy haperoita (*Russula*) ja tatteja, loppukesä on rouskujen

**TIETOLAATIKKO 1. ELINTARVIKETURVALLISUUSVIRASTON
LUETTELO SUOSITELTAVISTA RUOKASIENISTÄ VUODELTA
2013**

herkkutatit (*Boletus edulis*, *B. pinophilus* ja *B. reticulatus*)
kangastatti (*Suillus variegatus*)
punikkitatit (*Leccinum versipelle*, *L. aurantiacum* ja *L. vulpinum*)
voitatti (*Suillus luteus*)
haaparouskut (*Lactarius trivialis* ja *L. utilis*)
kangarousku (*Lactarius rufus*)
karvarousku (*Lactarius torminosus*)
leppärouskut (*Lactarius deliciosus* ja *L. deterrimus*)
isohapero (*Russula paludosa*)
kangashapero (*Russula decolorans*)
keltahapero (*Russula claroflava*)
viinihapero (*Russula vinosa*)
mustavahakas (*Hygrophorus camarophyllus*)
kehnäsieni (*Rozites caperatus*)
mesisienet (*Armillaria mellea* -ryhmä)
keltavahvero eli kantarelli (*Cantharellus cibarius*)
suppilovahvero (*Craterellus tubaeformis*), mukana saa olla kosteikko-
vahveroa (*Cantharellus lutescens*)
mustatorvisieni (*Craterellus cornucopioides*)
lampaankääpä (*Albatrellus ovinus*)
vaaleaorakas (*Hydnum repandum*), mukana saa olla rusko-orakasta
(*Hydnum rufescens*)
korvasieni (*Gyromitra esculenta*)
huhtasienet (*Morchella* spp.)
tuoksuvalmuska (*Tricholoma matsutake*)
viljellyt ruokasienet

sesonkia. Syyskuussa alkaa löytyä esimerkiksi vahakkaita (*Hygrophorus*) ja valmuskoita ja myöhäissyksyllä suppilovahveroita (*Craterellus tubaeformis*) ja kuusilahokoita (*Hypholoma capnoides*).

11.1.4 SIENISTÄ SAA KUITUA JA KIVENNÄISAINEITA

Sienten merkitys kansan ravitsemuksessa on niin vähäinen, että niiden kemiallista koostumusta ei ole tutkittu tyhjentävästi. Sieniä pidetään terveellisinä, vähäkalorisina ja kuitupitoisina. Niiden koostumus tosin vaihtelee lajeittain ja myös kasvupaikan mukaan. Sienten vesipitoisuus on noin 90–95 prosenttia. Kuivapainosta noin 50–70 prosenttia on hiilihydraatteja, kuten sokereita, joista yleinen on erityisesti sienissä tavattava trehaloosi. 15–40 prosenttia kuiva-aineesta on proteiineja ja muita typpipitoisia yhdisteitä, muun muassa kitiiniä. Rasvoja on vähän, noin 1–8 prosenttia kuivapainosta, mutta niiden laatu on hyvä. Kivennäisaineita on noin 5–15 prosenttia, ja niiden valikoima on monipuolinen. Sienten paras ravitsemuksellinen arvo onkin juuri niiden kivennäisainepitoisuuksessa. Vitamiineista sienissä on erityisesti B- ja D-ryhmän vitamiineja. Ihmisen ruoansulatuskanavassa sulamattomien kuituainesten pitoisuus kuivapainosta on suuri, noin 13–39 prosenttia. Kuituaine on pääasiassa ligniiniä, sulamattomia hiilihydraatteja ja kitiiniä. Suoliston toiminnan vauhdittajina sieniä voidaan verrata vehnäleseisiin (Härkönen ym. 2003).

11.1.5 PERINTEINEN LÄÄKEKÄYTTÖ

Kilpailussa elintilasta monet sienet ovat kehittäneet bakteereita vastustavia antibioottisia yhdisteitä. Niitä on hyödynnetty kansanparannuksessa eri puolilla maailmaa, vaikka vaikutuksen syytä ei ole tarkemmin tiedetty. Esimerkiksi tuhkeloita (*Lycoperdon*) ja maamunia (*Bovista*) on käytetty niin Pohjois-Amerikan intiaanien, kiinalaisten kuin saamelaistenkin parissa haavojen ja paiseiden hoitamiseen. Kypsän itiöemän sisustan JOUSTINRIHMOISTA muodostuvaa vanua sekä itiöitä on paineltu haavoihin imemään kosteutta ja desinfioimaan. Monia kääpiä käytetään edelleenkin kansanparannuksessa eri puolilla maailmaa etenkin syöpälääkkeinä mutta myös immuunipuolustusta vahvistavina ja erilaisia särkyjä helpottavina rohtoina. Tässä tarkoituksessa Suomessakin on viime vuosina innostuttu valmistamaan pakurista erilaisia uutteita (Halmetoja 2012). Pakuri on pakurikäävän (*Inonotus obliquus*) aiheuttama monivuotinen, kova, rosoinen ja hiilenmusta kasvannainen koivujen ja muidenkin lehtipuiden kyljessä (kuva 8). Kiinassa tärkein lääkesieni on lakkakääpä (*Ganoderma lucidum*), jonka uskotaan parantavan lähes kaikki sairaudet. Nykyään lakkakääpää ja eräitä muitakin kääpälajeja viljellään nimenomaan lääkinnällisiin tarkoituksiin. Lääkekäävät yleensä jauhetaan ja sekoitetaan alkoholiin tai veteen ja nautitaan sisäisesti (Härkönen 2001).



Kuva 8. Pakurikäppä (*Inonotus obliquus*) muodostaa monivuotisia kovia kasvannaisia koi-
vujen kylkiin. Ne ovat haluttua materiaalia luontaishoidoissa. (MARJA HÄRKÖNEN.)

Eri kulttuureissa on löydetty muutamien sienilajien keskushermostoa ja psyykeä stimuloivat ominaisuudet. Tunnetuimpia ovat Väli-Amerikan intiaanien madonlakkien (*Psilocybe*) ja Siperian kansojen punakrääpässien käyttö maagisiin tarkoituksiin. Sittenkin madonlakteja on alettu viljellä huumeiksi tajunnan laajentamis- ja harha-aistimusten synnyttämistarkoituksiin. Huumesienten käyttö on kriminalisoitu useissa maissa, muun muassa Suomessa (Härkönen ym. 2003a; Härkönen ym. 2012).

11.1.6 TAULA

Mielenkiintoinen tapaus sienenkäytön historiasta Euroopassa on säilynyt Alpeilta löytyneen ”jäämiehen” matkatavaroissa. Tämän 5000 vuotta jää-
tyneenä säilyneen miehen laukussa oli taulakäävästä (*Fomes fomentarius*,
kuva 9) peräisin olevaa nöyhtää sekä pöckelökäävän (*Piptoporus betulinus*)
paloja, joita arvellaan käytetyn lääkinällisiin tarkoituksiin. Vanhoilta nuo-
tiopaikoilta onkin löydetty taulakääpäksiä niiltä ajoilta alkaen, kun jää-
kausi väistyi Euroopasta. Taula valmistettiin käävän kuoren alta kaivetusta

TIETOLAATIKKO 2. SIENET LEMMEN NOSTATTAJINA

Jo Egyptin kuningatar Kleopatran kerrotaan ennen ajanlaskumme alkua vietelleen Rooman keisarin tryffeileillä (*Tuber*) maustetulla ruoalla. Näihin aikoihin tryffeileitä käytettiinkin yleisesti lemmen nostattajina. Tryffelit muistuttavatkin muodoltaan miehisiä perhekalleuksia. Myös niiden myskinvivahteisen tuoksun uskottiin houkuttelevan lemmenpuuhiin. Vielä 1700-luvulla ranskalainen lääkäri Nicolas Lémeury (1645–1715) kirjoitti hirvien kaivavan kiima-aikaan innokkaasti tryffeileitä syötäväkseen. Siispä tryffeileiden täytyy olla syyinä niiden lemmenkiihkoon. Jopa Carl von Linné (1707–1778) suositteli lapsettomille pareille tryffelien nauttimista hedelmällisyyden lisäämiseksi.

Nykyinen Italian sienikulttuuri on suoraa perintöä muinaisilta roomalaisilta, ja siinä tryffelit ovat sienistä arvostetuimpia. Italiassa tryffeileitä ei valmisteta kuten tšekäläistä sienimuhennosta, vaan yksi pieni itiöemä riittää hyvin neljän hengen seurueelle. Munakkaan, polentan, pastan tai kyljysten päälle vuollaan erityisellä veitsellä ohuita tryffelilastuja. Se ei riitä varsinaisesti maustamaan ruokaa, mutta tryffelin ihana tuoksu muuttaa arkiateriankin jumalten ruoaksi. Italiasta tryffelien käyttö siirtyi Ranskaan ja jalostui suorastaan taiteenlajiksi. Tämäkin taideharrastus on kallista, sillä aitojen mustien tryffeileiden (*Tuber melanosporum*) kilohinta on tuhansia euroja.

Japanissa tryffeliä vastaavassa asemassa on matsutake eli tuoksuvalmuska (*Tricholoma matsutake*). Tuoksuvalmuskaa on käytetty jo kauan, ja varhaisimpia kirjallisia kertomuksia sen kyvystä tuoda onnea ja hedelmällisyyttä löytyy 700-luvun runoudesta. Sittemmin tuoksuvalmuskasta tuli aateliston ja papiston suosikkisieni. 1600–1700-luvuilla sen nauttiminen oli sallittua vain keisarillisen hovin jäsenille.

Japanin demokratisoiduttua vuonna 1946 tuoksuvalmuskas syöminen tuli luvalliseksi kaikille. Tämä vain kasvatti sen mainetta kulttisenenä: sienien hinta nousi huimaksi, ja sitä alettiin poimia kiihkeästi. Samalla sen sadot Japanissa taantuivat. Nykyään Japaniin tuodaan tuoksuvalmuskaa ulkomailta, jopa Suomesta. Sienet täytyy kuljettaa lentorahtina, sillä vain tuoreet sienet kelpaavat ja mieluiten aivan nuorina, vielä suippolakkisina.

Haisusieni (*Phallus impudicus*) houkuttelee kaamealla hajullaan raatokärpäsiä syömään sen limaista itiömaltoa ja samalla levittämään itiöitä. Sen fallistinen symboliikka on niin ilmeinen, että sitä on käytetty ihmisten ja kotieläinten sukuvietin lisäämiseen. Vielä avautumattomana ”pirunmunana” sieni on hajuton ja paistettuna aivan mainion makuinen.



Kupusieniin kuuluvan haisusienen (*Phallus impudicus*) kolme itiömää. Kaksi on nuorta ja pallomaista, kolmannelta on työntynyt esiin haiseva itiömalto. (LASSE KOSONEN.)



KUVA 9. Taulakääpä (*Fomes fomentarius*) oli niin haluttua tavaraa ennen tulitikkujen keksimistä, että se kävi Keski-Euroopassa uhanalaiseksi. Nykyään se on yksi yleisimmistä käävistämmme. (MARJA HÄRKÖNEN.)

mallosta, jota liotettiin virtsassa tai tuhkalipeässä ja muokattiin tämän jälkeen puunuijalla litteiksi levyiksi. Tämä säämiskää muistuttava pehmeä levy pidettiin mukana eräretkillä. Taulaan iskettiin piikivestä kipinöitä, jotka viritettiin varovaisesti puhaltaen liekiksi nuotion sytyttämistä varten. Pehmeää taulahuopaa käytettiin myös desinfioivana haavatyynynä. Vasta tulitikkujen keksiminen 1800-luvulla syrjäytti taulan käytön.

11.2 SIENTEN VILJELY

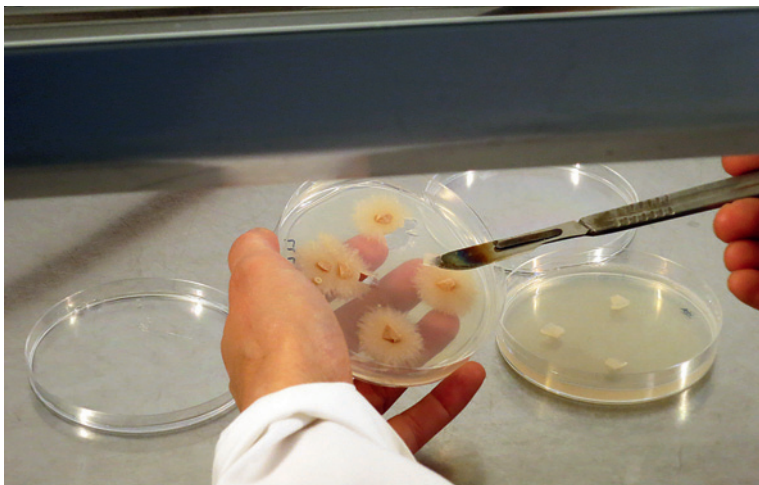
Jouni Issakainen

Sienten viljelyllä tarkoitetaan tekniikoita ja prosesseja, joilla tietty sienilaji saadaan kasvamaan halutulla kasvualustalla. Usein viljelyn päämääränä on ruuan tai jonkin muun hyödykkeen tuotto sienen avulla.

11.2.1 ASEPTISET MENETELMÄT

Hallituimmin sieniä voidaan viljellä mikrobiologisista menetelmistä siirrostamalla eli ympäpäämällä niiden itiöitä tai rihmastoa ravintomaljalta toiselle (kuva 10). Useita lajeja voi elättää jonkin aikaa rihmastona kasvukunnan tuotteilla, kuten vilja- tai perunapitoisilla kasvualustoilla, kunhan alusta on ensin steriloitu eli vapautettu kilpailevista mikrobeista. Tällaisessa laboratorioon soveltuvassa viljelyssä käytetään aseptisiä tekniikoita eli valitaan sellaiset työtavat, jotka estävät vieraiden mikrobien pääsyn viljelmään.

Mikäli viljelystä saadaan kyllin arvokasta tuotetta, aseptisiä menetelmiä voidaan laajentaa tehdasmittakaavaan saakka. Esimerkiksi leivinhiiava, olutta, etanolia ja lääkkeiden raaka-aineita tuotetaan jopa talonkokoisissa sammioissa, joissa sienisolut kasvavat lajipuhtaana, ilmastettuna lietteenä tarkoin säädelyssä oloissa. Samalla periaatteella voidaan kannattavuuden salliessa valmistaa syötävien sienilajien puhdasta rihmastomassaa ihmisen tai muiden eläinten ravinnoksi.



Kuva 10. Sienen rihmastoa siirrostetaan aseptisesti laminaarikaapissa ravintomaljalta toiselle. (OUTI SIETIÖ & SARI TIMONEN.)

11.2.2 SUURSIENTEN ITIÖEMIEN VILJELY

Useita sienilajeja voidaan viljellä epäpuhtaissakin oloissa, jos niistä hyödynnetään vain itiöemät. Monet suursienet rakentavat syötävän itiöemänsä kasvualustan pinnalle, josta se voidaan kerätä talteen. Näissäkin menetelmissä siirros eli viljelyn ”siemenrihmasto” valmistetaan yleensä aseptisesti.

Lähes kaikkia saprotrofia lajeja voidaan viljellä kuolleella kasviaineksellä. Kymmenien lajien viljelyvaatimukset on jo pääpiirteissään julkaistu (esim. Stamets 2000; Chang & Miles 2004). Tarkemmat viljelyolot ja kaupallisesti kannattavimmat menetelmät on kuitenkin selvitettävä kullekin lajille ja kasvatuspaikalle erikseen. Viljelyherkkusienen (*Agaricus bisporus*) kasvatus hallitaan jo hyvin (Griensven 1988). Useille muille lajeille parhaillaan kehitetään menetelmiä tai muunnellaan niitä paremmiksi.

Monissa maissa viljelysienet ovat tärkeitä arkiruuan osia ja proteiininlähteitä. Viljelysieniä tuotettiin vuonna 2007 kaikkiaan noin 3,4 miljoonaa tuoretonnia, minkä kauppaa-arvo on noin seitsemän miljardia euroa (FAO 2013). Sienten viljelyllä voidaankin lievittää maailmanlaajuisia köyhyyttä ja nälkää.

Syötävien lahottajasiementen viljelyllä on Kaukoidässä yli tuhatvuotiset perinteet. Vanhimpiin viljelylajeihin kuuluvat puunkorvat (*Auricularia*-lajit), talvijuuerekatat (*Flammulina*) ja siitake (*Lentinula edodes*). Siitaketta kasvatetaan edelleen sekä perinteisin että teollisin menetelmin. Herkkusienten (*Agaricus*) kasvatusta on kehitetty Keski-Euroopassa noin 1700-luvulta lähtien kaivosluolien kompostipenkeistä tehdasmaiseksi tuotannoksi, ja taito on levinnyt muihinkin maanosiin. Trooppisissa maissa viljelytuppisientä (*Volvariella volvacea*) kasvatetaan riisinoljilla kevyissä katoksissa. Yleisiä ja monelle alustalle soveltuvia viljelylajeja ovat myös eräät vinokkaat (*Pleurotus*). Kymmeniä muita, kuten piennarsieniä (*Agrocybe*), kaulussieniä (*Stropharia*), helokoita (*Pholiota*), kantosieniä (*Kuehneromyces*), lahokoita (*Hypholoma*) sekä syötäviä kääpä- ja orakaslajeja viljellään pienemmässä mitassa (KUVA 11) (Stamets 2000; Chang & Miles 2004).

Sieniruuan viljely puuaineksessa on merkittävä puunjalostuksen muoto, ja samaa työtä harjoittavat myös termiitit. Ne viljelevät pesissään muun muassa *Termitomyces*-sienten rihmastoja (LUKU 11.1, KUVA 1). Samojen sienten itiöemät ovat ihmisellekin maukkaita ruokasieniä. Perinteiden ja julkisen kehitystyön puutteessa ala osataan Suomessa vielä heikosti. Kansainvälisesti tuotantomme on vähäistä ja keskittyy herkkusienen, siitakkeen ja osterivinokkaan kasvatukseen SIENIMÖISSÄ. Suomessa luonnostaan menestyville sienilajeille ei ole vielä kehitetty kaupallista ulkoviljelyä.

Jotkin perinteisesti lahottajiksi luokitellut sienet tosiasiaa vaativat seurakseen muita eliöitä. Esimerkiksi syötävät valkohoitykät (*Tremella fuciformis*) ovat loisia, ja ne tarvitsevat kotelosieniin kuuluvia syyliä (*Hypoxylon*) tuottaakseen itiöemiä (KUVA 12) (Chang & Miles 2004). Jotkin lahottajat taas



KUVA 11. Piennarsienten (laji *Agrocybe chaxingu*) itiöemien tuotantoa Fujianin provinsissa Gutianissa Kiinassa. (KARI STEFFEN.)

vaativat tai suosivat kasviainesta, jota toinen mikrobi on esikäsitellyt. Herkusieniviljelyn kompostibakteereilla on tällainen rooli. Näitä seuralaislajeja voidaan kasvattaa yhdessä viljelysien kanssa. Myös symbioottisten puiden viljely sien kanssa on mahdollista mutta teknisesti hankalampaa ja hitaampaa.

Ehdottomien lois- ja sienijuurisienten puhdasviljely on laboratoriossa-kin vaikeaa ja monen lajin kohdalla toistaiseksi mahdotonta. Siksi tattien ja vahveroiden kaupallinen viljely ei välttämättä onnistu lähitulevaisuudessa. Niille tulevat kyseeseen eriaisteiset puoliviljelmät, joissa puhdasta rihmastoa ei tarvitse tuoda paikalle vaan luontaisen kasvupaikan olosuhteita säädellään haluttua lajia suosiviksi. Esimerkiksi tryffeileitä (*Tuber*-suku) viljellään Euroopassa ja Uudessa-Seelannissa puu- ja pensasistutuksilla. Viljely



KUVA 12. Valkohytykän (*Tremella fuciformis*) viljelyä Gutianissa. (KARI STEFFEN.)

aloitetaan kasvihuoneissa tammen tai pähkinäpensaaseen steriilisti tuotettuihin taimiin siirrostetuista tryffelisienien rihmastoista. Myös Suomessa kokeillaan tryffelin viljelyä (www.juvatruf.fi).

Suomalaista talousmetsää voidaan tarkastella heikosti hoidettuna sienijuurisienten puoliviljelmänä. Puut ja juurisienet ovat toisilleen välttämättömiä, mutta metsää harvennetaan ja hakataan puuntuoton ehdoilla sielläkin, missä sienisadon arvo ylittäisi puusadon arvon.

11.2.3 VILJELYKIERRON TYYPILLISET VAIHEET

Työvoiman, sopivan raaka-aineen ja kasvatustilojen lisäksi kaupallisella viljelijällä on oltava käytössään sopivaa siirrosta. Hänen on syvällisesti hallittava kyseiselle sienilajille ja -kannalle ominainen viljelykierto.

Siirrostuksessa rihmasto ja sopivaksi valmisteltu kasvualusta saatetaan yhteen. Sitten rihmaston annetaan vallata kasvualusta, jolloin muut eliöt eivät enää pääse helposti tunkeutumaan siihen. Tämän jälkeen seuraa kasvullisten vaiheiden ja sadotusvaiheiden toistuva kierto esimerkiksi viikkojen tai kuukausien rytmissä. Kasvullisten vaiheiden aikana rihmasto kerää alustasta lisää ravinteita, ja satovaiheissa se tuottaa niistä itiömiä alustan pinnalle. Nämä sienien lisääntymisosat viljelijä kerää käyttöönsä.

Viljelmä viritetään vaiheesta toiseen olosuhteita muuttamalla. Kasvullinen vaihe tapahtuu yleensä korkeassa hiilidioksidipitoisuudessa, kuten muovipussin sisällä (kuva 13). Satovaihe käynnistetään usein kastelulla,



Kuva 13. Putki- eli kuningasvinokkaan (*Pleurotus eryngii*) viljelmiä Kiinassa. Ensimmäiset itiöemät ovat jo näkyvissä. (KARI STEFFEN.)

lämpötilan laskemisella ja tuuletuksella. Joillekin lajeille viritysignaaliiksi tarvitaan myös valoa (Stamets 2000; Chang & Miles 2004).

11.2.4 MATALAN JA KORKEAN TEKNOLOGIAN VILJELY

Mitä tahansa lahottajasientä voidaan viljellä monilla eri menetelmillä. Matalan teknologian viljelmiksi kutsutaan järjestelyitä, joissa hyödynnetään osittain ulkoilman olosuhteita ja sienilajin luontaista kilpailukykyä.

Yksinkertaisimmillaan viljely voidaan toteuttaa siirtämällä tietyn lajin lahottamaa puuta tuoreen puun leikkauspinnalle. Puun kantoja voidaan myös valella vedellä, jossa on uitettu lajin vanhoja itiöemiä. Loppu voidaan jättää sattuman ja säiden vastuulle.

Halutun sieniviljelmän varmistamiseksi käytetään yleensä lajipuhdasta siirrosta. Ulkona kasvualustana on usein umpipuu (sahattu pölkky tai tuore kanto) tai tarkoitukseen valmistettu kasviainespemppi. Viljelmä voidaan rakentaa varjopuuston tai kevyen katteen alle.

Korkeamman teknologian menetelmissä säädellään enemmän eri olosuhteita, kuten kastelua, lämmitystä, ilmanvaihtoa tai kilpailevien eliöiden läsnäoloa. Näin voidaan vähitellen lisätä sadon varmuutta, määrää ja kasvatuskierron nopeutta. Mitä enemmän viljelyä tehostetaan, sitä vaativammaksi ja sitovammaksi se tulee. Samoin vaaditaan enemmän rahoitusta esimerkiksi automaattisesti ilmastoitujen sienimöhallien rakentamiseen ja prosessin opetteluvaiheeseen.



KUVA 14. Sienen kasvualustan sterilointia Kiinassa. (KARI STEFFEN.)

Tehokkaissa menetelmissä kasvualusta on yleensä hienonnettua puuta tai olkea, joka on erittäin herkkää myös ei-toivottujen sienien kilpailulle. Alusta voidaan steriloida tai pastöroida kuumentamalla (KUVA 14). Joillekin lajeille riittää alustan kompostointi säädellyissä oloissa. Alusta voidaan pakata tai asetella monin eri tavoin, mutta yleensä päämääränä on tarjota viljelysienelle yksinoikeus tai ainakin etumatkaa alustan valtaamiseen.

Kompostoinnissa eli luontaisten mikrobien suorittamassa esihajotuksessa alustaan jää lämpöä suosivia bakteereita mutta sienet vähenevät. Vaikka komposti on mikrobiologisesti epäpuhdas, viljelyherkkusienien kohdalla sen säätely tunnetaan niin hyvin, että tämän lajin tehdasmaisen massatuotanto perustuu kompostointiin (van Griensven 1988).

Matalan ja korkean teknologian menetelmiä käytetään monissa maissa toisiaan täydentäen. Kauppaketjujen sienet tuotetaan suuren volyymin ja tasaisen laadun saavuttamiseksi usein tehokkaissa sienimöissä. Toisaalta Kiinan viimeaikaiset tuotannon lisäämiset ja paikallinen tuotanto eri kehitysmaissa perustuvat suureksi osaksi matalan teknologian perheviljelmiin, joiden siirros hankitaan ja sato myydään keskitetysti (KUVAT 15-16).

Sienten viljelyn ei tarvitse tähdätä ruokaan. Lakkakääpää (*Ganoderma lucidum*) viljellään Kaukoidässä runsaasti rohdokseksi. Sienet muodostavatkin satoja aineenvaihduntatuotteita, joiden tunnistusta ja käyttöä tutkitaan nykyään vilkkaasti (Fan ym. 2006). Viljelyn lopputuotteena voi olla myös



Kuva 15. Erään piennarsienilajin (*Agrocybe chaxingu*) viljelyä pientilalla Kiinassa. (KARI STEFFEN.)



Kuva 16. Viljeltyjä puunkorvia (*Auricularia*) Heilongjiangin provinssissa Kiinassa. (KARI STEFFEN.)

pehmentynyt puuaines, joka on käsittelemätöntä puuainesta sopivampaa paperinvalmistukseen, tai puhdas maaperä, jossa olleet myrkylliset saasteet sieni on hajottanut (Singh 2006).

11.2.5 VILJELYN ETUJA JA ONGELMIA

Sienet sopivat hyvin niin sanottuun metsäpeltoviljelyyn, jossa maanviljely ja metsänhoito pyritään sovittamaan yhteen ekologisesti kestävillä tavoilla. Hajottajina sienet täydentävät ekologisen viljelyn kiertokulun palauttamalla kasviaineen takaisin mullaksi ja tuottamalla prosessin sivutuotteena ravintoa. Sienten ulkoviljelyssä suurin osa puuaineksen ravinteista jää kasvupaikalle, mikä vähentää lannoitteiden tarvetta. Jos puu siirrostetaan sienellä metsässä, puunkantoja ei tarvitse nostaa maasta ja kuljetuksiin kuluu vähemmän energiaa. Sienet vapauttavat puusta hiilidioksidia hitaammin ja vähemmän kuin polttaminen. Sieniä voi kasvattaa metsän muiden käyttömuotojen yhteydessä esimerkiksi varjopuuston alla. Viljelysienten loppuun lahoittama puu voidaan palauttaa luontoon saasteettomana ravinteena, jopa syöttää karjalle rehun osana. Syötäviä sieniä voidaan kasvattaa puun lisäksi jopa parilasadalla erilaisella maatalouden sivutuotteella, kuten oljilla tai eri kasvien puintijätteillä, joiden kaupallinen arvo olisi muuten vähäinen (Poppe 2000).

Sieniviljelyssä on myös sille ominaisia vaikeuksia. Jokaisen lajin ja menetelmän kannattavuus on tutkittava tarkoin ennen laajempaa kaupallista viljelyä. Etenkin työvoiman ja energian hinta sekä tuotteen myynti on laskettava realistisesti. Ympin tuotanto vaatii laadukkaan kylmäsäilytyksen ja aseptisia työväihteitä, jotka pienviljelyssä on usein syytä ulkoistaa.

Rihmaston herkkyyden vuoksi kasvatus vaatii hyvää osaamista, tarkkuutta ja pitkäjänteistä työtä. Prosessia vaikeuttavat kasvualustan vaihtelut, ilmastoinnin säätäminen ja haittaeliöt, kuten ei-toivotut nopeakasvuiset sienet tai sienisääsket. Tuoreena myytävä sieni on herkkä tuote, joka vaatii kylmäketjun ja nopean myynnin. Lisäksi etenkin vinokkaiden itiöt voivat herkistää sienimön työntekijöitä, mikä on otettava huomioon suojautumisessa.

Toisilleen hyvinkin kaukaisia viljelysienisukuja on saatu risteytymään jalostusmielessä fuusioimalla niiden soluseinättömiä soluja, protoplasteja (Bhattacharyya & Sikdar 2007). Tällaisten lajikkeiden viljelyssä on syytä edetä varoen, ennen kuin tiedetään, mitä riskejä ne voivat aiheuttaa levitesään itiöinä luontoon.

Vaikeuksistaan huolimatta sienten viljely on mielenkiintoinen, järkevä ja kannattava tuotantoala, joka laajenee nopeasti useissa maissa. Sen merkitys tulee kasvamaan myös Suomessa.

11.3 ONGELMALLISET SIENET

Seppo Huhtinen

Sienistä on ihmisille paljon hyötyä, mutta ne voivat olla myös hankalia elin-kumppaneita. Sienten aiheuttamia ongelmia käsiteltiin jo taudinaiheuttajien yhteydessä (LUKU 7). Tautien lisäksi ihmiselle aiheuttavat ongelmia erityisesti rakennuksissa viihtyvät ja myrkylliset sienet (KUVA 17).

11.3.1 RAKENNUSTEN SIENIONGELMAT

Elävä puu on luontaisesti suojautunut sienten itiöitä vastaan. Sekä kuori että sen alla olevat vesipitoiset jälsi ja nila estävät tehokkaasti itiöiden pääsyä pintapuuhun. Rakennusmateriaalina käytettävästä puusta nämä suojakerrokset on kuitenkin poistettu. Tämä ei ole ongelma, mikäli rakennustekniikka on asianmukaista ja rakennuksen ikääntymisen aiheuttamista vaurioista huolehditaan. Puu on perinteinen rakennusmateriaali, jonka mainetta varjostaa ainoastaan ihmisen ajattelematon toiminta.



KUVA 17. Lattiasienikasvustoa (*Serpula lacrymans*). (SEPPÖ HUHTINEN.)

11.3.1.1 Laho-ongelmat

Ehjän vesikatton alla puu säilyy lahoamattomana vuosisatoja, mutta kattovuodot, vesivahingot ja väärät rakennustavat antavat sienille nykyisin turhan usein mahdollisuuden käydä puurakenteiden kimppuun. Kyseessä on sama ilmiö, joka metsäympäristössä takaa metsän kasvun: kuollut puuaines palautuu ravinnekiertoon. Lahotukseen pystyvät lähinnä sienet, sillä vain niillä on tehokkaita entsyymejä puun pääainesosien – selluloosan, ligniinin ja hemiselluloosien – pilkkomiseen. Selluloosaa puuaineksesta on vajaa puolet, ja se antaa puulle vetolujuutta ja sitkeyttä. Selluloosasäikeiden välitiloissa sijaitseva ligniini antaa kiinteänä ja tiiviinä aineena puulle jäykkyyttä ja puristuslujuutta. Hemiselluloosat toimivat edellä mainittujen välillä yhdistävänä aineena. Koska itiöitä on kaikkialla, lahoaa pitkään kosteana oleva puuaines vääjäämättömästi. Ennemmin tai myöhemmin laskeutuneista itiöistä kasvaa rihmastoja. Niiden lahotustyö on aluksi hidasta ja näkymätöntä, mutta vuosien jälkeen puun lujuus alkaa näkyvästi heikentyä.

Luonnossa lahotus on siis metsän elinehto, mutta toisinaan myös ihmiselle haitallista. Esimerkiksi kuusenjuurikäpä (*Heterobasidion parviporum*) aiheuttaa kansantaloudellisesti merkittäviä tappiota puun hyötykäytölle. Laji aiheuttaa sydänpuulahoa juuriin ja rungon paksuimpaan tyviosaan. Vaikka puut eivät kaatuisikaan, on tappio järeimmän puutavaran saannille huomattava. Tuhojen minimoimiseksi modernit hakkuukoneet pystyvät käsittelemään kantojen sahauspinnat niin, ettei juurikäpä saa uutta jalansijaa metsään jäävissä kannoissa. Sahauspintojen käsittelyyn voidaan käyttää esimerkiksi harmaaorvakkaa, joka kasvaa hyvin sahauspinnalla, ei itse aiheuta kasvitautia ja pitää juurikäävän loitolla.

Puisto-, kujanne- ja pihapuut eivät nekään säästy laholta. Koneiden aiheuttamat vioittumat, pakkasvauriot ja väärin tehdyt karsinnat ovat kulttuuriympäristössä usein lahon alkusyitä. Toisaalta vanhan kulttuurikaupungin vanha puisto ei todellakaan saa olla terveiden ja suorien puuvanhusten ”pelto”, vaan lahovauriot kuuluvat asiaan ja muovaavat maisemaa. Maltillisella karsimisella voidaan puistopuun ikää jatkaa vuosikymmeniä. Puuvanhukset myös säilyvät maisemassa, vaikka sydänpuu olisi lahonnut laajalti pois, sillä ne pysyvät pystyssä uloimman, uuden kasvun ansiosta (kuva 18). On kuitenkin syytä miettiä puun kaatumisvaaraa, jos lahottaja iskee voimakkaasti juuristoon tai jos pakurikäävän (*Inonotus obliquus*) mustia, hiiltyneen oloisia kasvannaisia ilmestyy koivun rungon vastakkaisille puolille.

Rakennuksissa ihminen tarjoaa lahottajille parhaimmillaan paratiisimaiset olot (kuva 19). Esimerkiksi huonosti tuulettuva alapohja, jonne toimimaton salaojitus päästää keväisin runsaasti vettä, on varsinainen sienikasvattamo. Siellä rihmaston leviämiseen puuainekseen ei ole esteitä. Rakennuksen ryömintätila on usein olosuhteiltaan hyvin vakaa, ja siellä sienet joutuvat



Kuva 18. Talin vanha tammi. (SARI TIMONEN.)

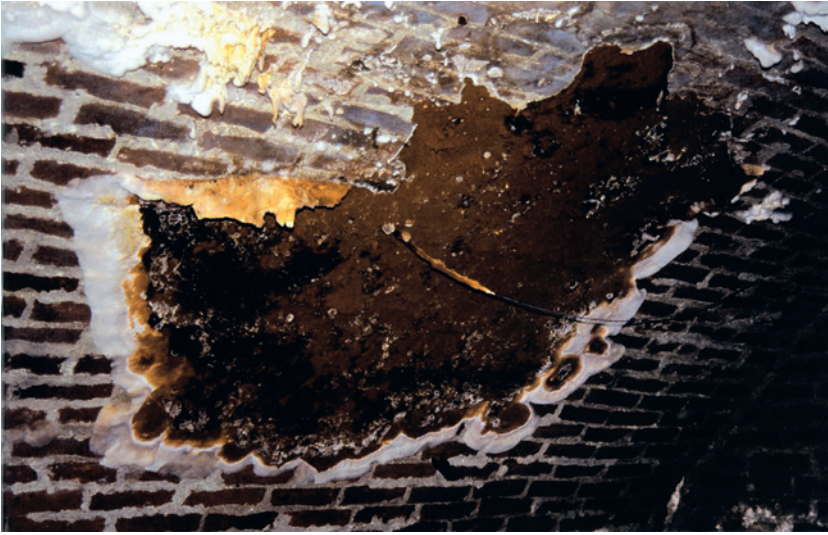
sietämään pienempiä lämpötilavaihteluita kuin luonnonoloissa. Niinpä kukin rakennuksia lahottava sienilaji löytää aina sopivia kohteita, joissa kasvuolot ovat lähellä sen optimia. Kosteusrasitteisen rakennuksen voisi siis sanoa odottavan joko huonoa tai todella huonoa kohtaloa. Lahon pesiydyttyä taloon on korjaustapana yleisesti sekä lahon aiheuttaneiden olosuhteiden että kaiken lahon aineksen poistaminen. Vaikka useimpien rakennuslahottajien aiheuttama laho ei etene täysin kuivassa puussa, pelkkä rakenteiden kuivaaminen ei ole korjaustoimenpiteenä aina riittävä, sillä muutamat lajit kestävät kuivuutta vuosikausia ja kasvu alkaa välittömästi uuden kosteuden turvin. Lisäksi lahoaurioinen puu on kuin kutsu tuhohyönteisille.



KUVA 19. Sopivissa oloissa sieni voi kasvaa rakennuksissa hyvinkin innokkaasti. (LASSE KOSONEN.)

Pahin vaihtoehto talolle on lattiasienen (*Serpula lacrymans*) pesiytyminen rakenteisiin (Huhtinen 2004). Sen kasvu ei pysähdy, vaikka vastaan tulisi vankka, rutikuiva hirsiseinä tai hedelmätön eristekerros. Muista rakennuslahottajista poiketen lattiasieni kykenee siirtämään vettä rihmastonsa avulla pitkiä matkoja. Kosteuslähteeksi riittää vaikkapa hieman kostea maapohja. Erityisen hankalaksi vastustajaksi lattiasienen tekee sen pyrkimys levittää rihmastonsa kalkkia sisältäviin rakenteisiin. Niinpä esimerkiksi tiiliseinä ei ole sille este vaan pikemminkin kasvua kiihdyttävä kalkkilähde. Lattiasieni pystyy jopa käyttämään hyväkseen mineraalivillan kivikuitujen sisältämää kalsiumia. Hankala ominaisuus lattiasienessä on myös sen suuri kasvunopeus, jota pahentaa rihmastojänteiden arvaamaton eteneminen. Toisaalta luonnossa lattiasienien kilpailukyky on heikko ja se sietää huonosti ilmavirtausta eli vetoa, joten rakennuksen hyvä ilmanvaihto ja tuuletus estävät sen kasvua. Ihmisen tarjoamat tasaiset kasvuolot ovatkin sen elinehto. Laji ei kasva Suomen luonnossa, ja maailmaltakin siitä tunnetaan vain muutama löytö ihmisasumusten ulkopuolelta. Vastaavat tasaiset ja kilpailuttomat olot laji on löytänyt luonnosta muun muassa Himalajan rinnemetsistä ja Mount Shasta -vuorelta Kaliforniasta.

Lattiasienen rihmasto voi kasvaa vuosikausia tekemättä itiöemiä. Rihmasto ei haise, joten usein vasta läpivuotokohtiin ilmestyyvä ruskea itiöpöly paljastaa taloon asettuneen tuholaisen. Lattiasienelle on tyyppillistä suunnattoman runsas itiötuotto. Itiöemät syntyvät usein hieman piilottelevasti



KUVA 20. Lattiasienen itiöemä. (SEPPO HUHTINEN.)

kulma- ja saumakohtiin mutta saattavat kasvaa jopa paljaaseen betoniseinäseen. Itiöemä ei kuitenkaan kerro, missä varsinainen lahotus on käynnissä. Vastenmielistä hajua alkaa syntyä vasta, kun massiiviset itiöemät (KUVA 20) alkavat mädäntyä. Lajin aiheuttama haju on omintakeinen, ja lattiasienitalon asukki on tunnistettavissa vaikkapa kaupan kassajonossa.

Rakennuksissa kasvaa yleisesti myös muita lahottajia. Kellarikesikkäkin (*Coniophora puteana*) on tehokas ruskolahottaja. Sen itiöemiä ei kuitenkaan synny rakennuksissa, elleivät olot ole erityisen suotuisat. Esimerkiksi ryömintätilassa näkyvät puisten tukirakenteiden paikalliset ruskolahovauriot ovat usein kellarikesikän aiheuttamia. Laho etenee tällaisissa kohdissa hitaasti eikä ole kovin haitallista. Liki satavuotiaassa talovanhuksessa kuuluu olla pientä hallittavissa olevaa lahoa – kellarikesikkä on siis kuin ryppe vanhuksen kasvoilla. Tosin kasvaessaan voimakkaasti laji voi romahduttaa rakenteita siinä missä lattiasienikin. Rivikääpienkin (suku *Antrodia*) joukossa on lajeja, jotka ovat melko yleisiä rakennuksissa. Tavallisia ovat myös ryppekesikkälajit (suku *Leucogyrophana*). Harvinaisempia ovat lämpöä suosivat saunakääpä (*Gloeophyllum trabeum*) ja aidaskääpä (*Gloeophyllum sepiarium*). Niitä voi torjua saunan riittävällä loppukuivatuksella saunomisen päätteeksi (KUVA 21). Virheelliset tasakattojen korjaukset ovat nekin luoneet saunakääpälle otolliset olot rakennuksissa.

Rakennusten lahovauriot aiheuttavat ihmiselle merkittäviä haittoja. Niiden korjaaminen on paitsi vaivalloista myös kallista. Toki tulee muistaa,



Kuva 21. Saunakääpä (*Gloeophyllum trabeum*). (WIKIMEDIA COMMONS / JERZY OPIOLA.)

että vanhat lahovaurioihin liittyvät sanonnat, kuten ”palokunnan käyttöön” tai ”ainakin metri tervettä puuta pois”, eivät päde, vaan sieni on lähes aina hädettävissä ja talo pelastettavissa (Kaila 1997). Kaikkein ikävimmän sienivauriot tulevat esille talokauppojen jälkeen. Vaikka myyjä ei olisikaan ollut tietoinen lahosta, on hän siitä vastuussa. Turhan usein ostaja ja myyjä keskustelevat asiasta kalleimmalla tavalla eli lakituvassa asianajajien välityksellä.

11.3.1.2 Homeongelmat

Asuin-, koulu- ja työtilojen sienivauriot ovat laaja kansallinen terveysongelma. Yleensä selvä merkki mikrobi- ja sienivauriosta on tunkkainen, maakellarimainen haju asunnossa. Toisaalta vastaavaa hajua voivat aiheuttaa myös eri materiaaleista mahdollisesti haihtuvat yhdisteet tai lemmikkieläimet. Nenä on kuitenkin oiva instrumentti mahdollisen homeen havaitsemiseen. Kaikki myrkylliset mikrobikasvustot eivät tosin haise voimakkaasti, vaikka ne aiheuttaisivat nuhaa, tukkoisuutta, pitkittynyttä yskää, hengenahdistusta tai toistuvia tulehduksia. Sienten aiheuttamia yleisoreita ovat esimerkiksi pitkään jatkuva väsymys, kuumeilu ja pahoinvointi. Onkin syytä tarkkailla, oireileeko perheessä useampi tai helpottavatko oireet, jos rakennuksessa ei asuta vähään aikaan.

Kaikki kosteusvaurioiden synnyttämät ongelmat eivät ole sienten aiheuttamia ja toisaalta kaikki sienikasvustot eivät ole varsinaisesti ”vaurioita”. Pieni, pesuhuoneen kaakelisaumaan pitkän pyykinkuivausjakson jälkeen

TIETOLAATIKKO 3. TALOA OSTAMASSA

Perheen 100 euron ruokaostosten valitsemiseen marketissa menee noin tunti. Talon ostaminen puolestaan on perheen suurin sijoitus, joka vaikuttaa vuosikymmeniä eteenpäin, mutta toisinaan ostopäätös voidaan tehdä hyvin pikaisesti. Home- ja lahovauriot eivät nimittäin näy asiapapereissa. Jos talossa on outo haju, kannattaa aloittaa tarkastus ulkoa ja mennä myöhemmin uudelleen sisään. Homeet eivät lahota, joten ostaja voi käyttää tunnistamiseen yleensä vain hajuaistia. Kannattaa myös pyytää asiantuntijoiden apua. Lahovaurioita arvioidessa on sen sijaan käytettävä silmiä ja järkeä. Jos kuula vierii lattialla, väliovi ei mene kiinni tai hyppäämisen aiheuttama piste-kuormitus saa lattian joustamaan, on syy selvitettävä. Ryömintätalisen talon alle on mentävä, jos vain mahdollista. Jos pääsyä ryömintätilaan ei ole ja jos tuuletusaukkoja on vähän eikä niistä näe koko alapohjaa, on syytä olla erityisen varovainen. Erityisen riskialttiita ovat eteisten alustat ja kohdat, joissa ilma ei pääse vapaasti virtaamaan. Jos jokin talon kunnossa epäilyttää, on viisasta pyytää tavarantarkastaja tai hyvämaineinen kuntotarkastaja paikalle. Usein ei kuitenkaan tarvita asiantuntijaa, sillä jos polvet kastuvat ryömintätalassa kontatessa, kaikki ei ole kunnossa. Pysyvästi kostea puu lahoaa aina, sillä ilmassa on talvea lukuun ottamatta aina lahottajien itiöitä. Kuiva puu sen sijaan ei lahoa, ja toisaalta umpikostea puu lahoaa hitaasti. Jos alapohjassa on isoja sienirihmastoja, on parasta määrittää lahottajalaji asiantuntijalla, sillä kaikki laho ei ole vaarallista. Vastaavasti kaikki lattiasta löytyvä kasvusto ei ole lattiasientä.

ilmestyvä sienikasvusto ei välttämättä kerro muusta kuin liiallisesta ilman-
kosteudesta tuona aikana. Riittävä vastatoimenpide tälle on yleensä pesu.
Homeet ovat nopeakasvuisia ja voivat ilmestyä odottamattomiin paikkoihin,
kuten pesukoneen tiivistisiin tai ikkunanväleihin. Ongelmalliseksi tilanne
muuttuu, jos sienikasvuston tuottamat aineet ovat myrkyllisiä tai itiöpitoi-
suudet ovat hyvin suuria. Tällainen maailmankuulu ja myrkyllinen, erityi-
sesti kipsirakenteissa ja tapeteissa viihtyvä sieni on *Stachybotrys chartarum*
(Adan & Samson 2011).

Kaikissa homekorjauksissa on etsittävä vaurioitumisen syyt. Tähän ei
aina riitä pelkkä sen ymmärtäminen, miten sadevedet toimivat vesikatolla
ja maassa. Tärkeää on tietää, missä oloissa sisäilman vesihöyry tiivistyy.
Ammattitaitoinen kuntotarkastaja on selvillä näistä seikoista ja osaa neuvoa
sienille otollisten olosuhteiden poistamisessa. Korjauksessa ei riitä pelkkä
päällemaalaaminen, mutta toisaalta tulee myös välttää lähes hysteeristä yli-
korjaamista. Oikein korjattu rakennus on vaaraton.

11.3.2 MYRKYTYKSET

Sanalla sienimyrkyt tarkoitetaan yleensä vain sellaisia sienten sisältämiä aineita, jotka ovat ihmiselle haitallisia tai vaarallisia. Tämä ihmisläheinen tapa ajatella ei kuitenkaan ole koko totuus. Sienet tuottavat myös toisille sienilajeille tai muille eliöille haitallisia aineita joko tarkoituksenmukaisesti tai vain normaaliprosessien sivutuotteina. Laajemmassa merkityksessä nämäkin ovat sienimyrkkyjä. Vaikka suomalaisen metsän sanotaan olevan rauhan tyyssija, hiljaisessa erämaassa käydään jatkuvaa kemiallista sotaa sieniyksilöiden välillä. Tästä kertovat lahon puun sisusta kirjavaivat tummat rajalinjat, joissa eri sieniyksilöt kohtaavat valloittaessaan puun resurssuja. Sienet voivat tuottaa ongelmia myös eläimille. Loisikoiden suvussa (*Cordyceps*) on lajeja, jotka loisimisen lisäksi pystyvät muuttamaan hyönteisten käyttäytymistä. Sieni käyttää hyönteisen kudoksia hyväkseen mutta säästää aluksi elintärkeät elimet. Loppuvaiheessa rihmasto kuitenkin kasvaa aivoihin ja saa erittämiensä aineiden avulla hyönteisen kiipeämään ennen kuolemaansa mahdollisimman korkealle. Voidaan siis sanoa, että sieni myrkkujen avulla aivopeseeseen liikkuvan kasvualustansa levittämään itiöitä.

Ihmiselle myrkylliset sienet eivät ole kehittyneet myrkyllisiksi ihmisen vuoksi. Olisi vaikeaa kuvitella, mitä valintaetua tästä olisi; itiöemien tuhoajina sienisääsket ovat paljon tärkeämpiä. Ihminen joutuu varomaan sienimyrkytystä, mutta toisaalta myrkkysieni voi olla täynnä toukkia, joihin samat myrkyt eivät vaikuta. Valitettavasti ei ole olemassa yhtä tuntomerkkiä, jolla ihmisille myrkylliset sienet voisi tunnistaa. Yksinkertaisinta on opetella tuntemaan varmuudella ne muutamat lajit, joita kerää ravinnoksi, ja jättää tuhannet muut maassamme kasvavat lajit kasvupaikoilleen. Toisaalta on myös melko helppo opetella tuntemaan ne muutamat Suomessa kasvavat vaarallisen myrkylliset sienilajit. Todelliset sienimyrkytystapaukset ovat Suomessa harvinaisia. Niissä vauriot syntyvät, kun nautitut määrät ovat olleet riittävän suuria. Tietyt myrkyt eivät nimittäin liukene tai haihdu esikäsitellyssä, eikä niitä erota maun perusteella.

Sienimyrkyt voidaan jakaa karkeasti kolmeen pääryhmään: solumyrkyihin, hermomyrkyihin ja ruoansulatuskanavaa ärsyttäviin myrkyihin. Lisäksi maassamme on lajeja, jotka aiheuttavat antabusreaktion kaltaisia myrkytysoireita, sekä lajeja, joita epäillään syöpää aiheuttaviksi. Myrkkujen vaikutusajat vaihtelevat, ja esimerkiksi kärpässienten aiheuttaman myrkytyksen oireet ilmenevät 6–24 tunnin kuluessa. Kärpässienimyrkyt vaikuttavat lähinnä ruoansulatuselimistöön, maksaan ja munuaisiin. Oireilun alussa potilaalla ilmenee voimakasta oksentelua, vatsakipuja ja vetistä ripulia. Myrkytys vaatii aina sairaalahoitoa. Yleisin tätä myrkytystyyppiä aiheuttava laji maassamme on valkokärpässieni (*Amanita virosa*), jota erehdytään toisinaan luulemaan herkkusieneksi. Valkokärpässieni kasvaa meillä Kainuun

korkeudelle saakka, mutta onneksi muualla paljon myrkytyksiä aiheuttava kavalakärpässi (*Amanita phalloides*) rajoittuu Ahvenanmaan ja lounais-saariston lisäksi vain Turkuun ja sen lähiympäristöön. Seitikkimyrkytykset ovat puolestaan saaneet paljon julkisuutta. Niiden munuaisiin vaikuttava solumyrkky on petollinen, sillä oireeton aika voi olla 2–17 vuorokautta. Onneksi vain muutama maamme sadoista seitikkilajeista on vaarallisen myrkyllinen, ja niidenkään tunnistaminen ruokasienistä ei ole erityisen vaikeaa.

Korvasienen (*Gyromitra esculenta*) sisältämä myrkky on poistettavissa esikäsittelemällä. Tästä helposti haihtuvasta myrkystä voi saada oireita jopa esikäsitteilyn yhteydessä, mikäli riittävästä tuuletuksesta ei huolehdi. Kyky sietää korvasienen myrkyjä on yksilöllistä, eivätkä myrkytykset aina etene vakavaan vaiheeseen. Vaikeissa tapauksissa 1–3 vuorokauden kuluttua myrkytyksestä seuraa maksavaurio, kouristuksia ja kooma. Korvasieni on Suomessa kaupallinen sieni, ja sen vaaraton käyttö perustuu tarkkaan ohjeistukseen. Esimerkiksi esikäsitteilyssä käytetty keittovesi on heitettävä pois, ja myyntitilanteessa yksiselitteiset ohjetekstit on oltava kuluttajan nähtävissä.

Hermomyrkyjä on erässä kärpässiinlajeissa ja madonlakeissa (suku *Psilocybe*). Ne vaikuttavat keskushermostoon voimakkaasti, eikä potilas välttämättä ole tietoinen ajasta, paikasta tai tunnetiloistaan. Osa lajeista kuuluu huumausainesäädösten piiriin, ja niiden hallussapito on lainvastaista. Pulkosieni (*Paxillus involutus*) voi aiheuttaa eräänlaisen äkillisesti laukeavan ravintoallergian, jonka vaikutuksesta keuhkoissa, sydämessä ja maksassa voi esiintyä verenkierron tukoksia. Vanhemmissa sienioppaissa laji oli vielä kelpo suolasienen maineessa, mutta koska jokainen ateria voi olla altistava, on lajia pidettävä hengenvaarallisena myrkkysieninä.

Monet sienet voivat olla ruoansulatuskanavaa ärsyttäviä. Oireet voivat olla rajuja ja samankaltaisia kuin myrkytystilassa. Tällainen reaktio on tunnettu jo pitkään punikkittattien nauttimisesta raakoina tai riittämättömästi kypsennettyinä. On siis syytä muistaa kohtuus myös tunnettuja ruokasieniä käytettäessä ja varsinkin uusia lajeja ensi kertaa kokeiltaessa. Vaikka kysymys ei olisikaan myrkytyksestä, olo voi muuttua epämiellyttävän tukalaksi. Sieniä ei silti tule tarpeettomasti pelätä. Yleensä terve järki ja lukutaito riittävät vaarallisten sienten välttämiseen.

11.4 SIENTEN BIOTEKNOLOGISET SOVELLUKSET

Annele Hatakka

Sienten bioteknistä hyödyntämistä edesauttavat niiden kaksi erityisen tärkeää ominaisuutta. Niillä on ainutlaatuinen kyky hajottaa monimutkaisia luonnonpolymeereja, ja ne osaavat tuottaa rakenteeltaan hyvin monimuotoisia erityisaineenvaihduntatuotteita. Näitä molempia ominaisuuksia ihminen käyttää hyväkseen puun, olkien ja muiden kasvibiomassojen muokkauksessa sekä lääkeyhdisteinä, antibiootteina ja uusien lääkeyhdisteiden johdemolekyyleinä. Bakteerien kasvua ehkäisevät antibiootit, esimerkiksi penisilliini ja sen johdannaiset, ovat pelastaneet miljoonien ihmisten hengen ja tehneet monista vain muutamia vuosikymmeniä sitten tappaviksi luokitelluista taudista lääkekuureilla hoidettavia ”vaarattomia” tauteja.

11.4.1 SIENET SOLUNULKOISTEN ENTSYYSMIEN TUOTTAJINA

Rihmamaisesti kasvavilla sienillä on kyky erittää solunulkoisia entsyymejä. Sienet tarvitsevat niitä hajottaessaan luonnonpolymeerejä, sillä muuten sienisolun ei voi ottaa sisään näiden hajoamistuotteita (Hatakka & Hammel 2010). Entsyymit luokitellaan kuuteen ryhmään niiden katalysoimien reaktioiden perusteella. Useimmat teolliset entsyymit kuuluvat HYDROLAASEIHIN, jotka katkaisevat monenlaisia sidoksia lisäämällä katkaistavaan kohtaan vesimolekyylin. Niihin kuuluvat monet luonnon polymeerejä hajottavat, usein sienistä peräisin olevat entsyymit, kuten AMYLAASIT, PEKTINAASIT, PROTEAASIT, LIPAASIT ja muut ESTERAASIT, SELLULAASIT ja HEMISELLULAASIT. Kaupallisesti seuraavaksi tärkeimmän ryhmän muodostavat hapetus–pelkistysentsyymit, jotka katkaisevat hiili–hiili-sidoksia ja EETTERISIDOKSIA. Näihin entsyymeihin kuuluvat vetyperoksidin avulla yhdisteitä hapettavat PEROKSIDAASIT ja ilmasta saatavan hapen avulla toimiva LAKKAASI. Muilla entsyymiryhmillä, TRANSFERAASEILLA, LYAASEILLA, ISOMERAASEILLA ja LIGAASEILLA, ei ole läheskään yhtä suurta kaupallista merkitystä, ja lisäksi useimmat näistä entsyymeistä ovat peräisin bakteereista.

Käytännön sovelluksia on varsinkin sienten hydrolyyttisillä entsyymeillä, kuten sellulaaseilla ja hemisellulaaseilla, ja joillakin hapettavilla entsyymeillä, kuten lakkaasilla. Lisäksi sienten kykyä erittää solun ulkopuolelle proteiineja käytetään hyväksi muista eliöistä peräisin olevien entsyymien teollisessa tuotossa. Bioteknisessä teollisuudessa joitakin pitkälle geeniteknisesti muokattuja rihmamaisia sieniä käytetään nimittäin tuottoisäntäorganismeina, joihin muista mikrobeista tai vaikkapa ihmisestä peräisin olevat proteiineja koodaavat geenit on siirretty. Sienet ja niiden solunulkoiset entsyymit soveltuvat

hyvin teolliseen tuotantoon, sillä sienet kykenevät käyttämään ravinnokseen monenlaisia hinnaltaan edullisia hiilen- ja typenlähteitä, kuten vilja- ja maisitärkkelystä, melassia ja soijaa. Sienten solunulkoisten entsyymien täytyy luonnossa pystyä toimimaan ja säilyttämään aktiivisuutensa erilaisissa ympäristöissä, joten ne ovat yleensä kestäviä ja niitä voidaan käyttää KATALYYTTEINA monenlaisissa teollisuusprosesseissa ja pesunesteissä.

11.4.1.1 Sienten hydrolyttiset entsyymit

Sadat sieni- ja bakteerilajit pystyvät hajottamaan selluloosaa ja hemiselluloosaa. Selluloosaa hajottavat mikrobit voivat toimia hapellisissa tai hapettomissa oloissa, viileässä tai lämpimässä. Selluloosan hajotukseen osallistuvia entsyymejä on tähän mennessä tutkittu useita satoja. Kaikkein parhaiten tunnetaan kotelosientien ja erityisesti *Trichoderma reesei* -sienen tuottamat sellulaasit. Melkein kaikki nykyään tutkimuskohteina olevat *Trichoderma reesei* -sienikannat ovat jo vuonna 1944 Salomonsaarilta eristetyn sienikannan mutanteja – myös Suomessa jo 1970-luvulta asti tutkitut ja nykyään teollisessa entsyymien tuotannossa käytetyt kannat. Kantasientien sellulaaseja on tutkittu huomattavasti vähemmän kuin kotelosientien entsyymejä. Sellulolyttisiin entsyymeihin kuuluvat sienisolun ulkopuolelle erittyvät SELLOBIOHYDROLAASIT ja ENDOGLUKANAASIT sekä solunsisäisinäkin esiintyvät β -glukosidaasit (Hatakka & Hammel 2010).

Tärkeitä hydrolyttisiä entsyymejä ovat myös hemisellulaasit KSYLANAASI ja MANNANAASI (de Vries ym. 2010). Niitä käytetään puunjalostusteollisuudessa helpottamaan paperimassan valkaisemista. Kemiallisen sulfaattimenetelmän jäljiltä paperinvalmistukseen menevä massa on ruskeaa, ja ruskehtavan värin antava jäännösligniini poistetaan erilaisilla kemikaaleilla, esimerkiksi klooridioksidilla tai vetyperoksidilla, minkä jälkeen reaktiossa irronneet yhdisteet pestään emäksisellä liuoksella pois. Hemisellulaasien avulla jäännösligniini voidaan poistaa helpommin kuin pelkillä kemikaaleilla, mikä vähentää valkaisukemikaalien käyttötarvetta. Paperimassan biovalkaisua on kehitetty erityisesti Suomessa. Tekstiiliteollisuudessa sellulaaseja käytetään puuvillakankaiden viimeistelyyn.

Kasviperäisten biomassojen biotekniseen hyödyntämiseen, varsinkin niin sanotun toisen sukupolven bioetanolin tuottamisessa, tarvitaan lähivuosikymmeninä suuria määriä tehokkaita sellulolyttisiä ja hemisellulolyttisiä entsyymejä. Bioetanolin valmistukseen tarvitaan nimittäin sopivia raaka-aineita, esimerkiksi maatalouden olkia ja metsäteollisuuden puujätteitä, biomassan esikäsittelymenetelmiä, tehokkaita sellulaaseja ja hemisellulaaseja sisältäviä entsyymiseoksia sekä hydrolyysissä aikaansaadun sokeriliuoksen käyttämiseen sopivia hiivakantoja.

11.4.1.2 Sienten hapettavat entsyymit

Valkolahottaj sienet ovat luonnossa tehokkaimpia ligniinin hajottajia ja tärkeimpiä puumaisten kasvinosien hiilen kierrättäjiä. Niiden kykyä hajottaa ligniiniä ja tuottaa hapettavia entsyymejä käytetään puunjalostus-, tekstiili- ja elintarviketeollisuudessa sekä hygieniatuotteissa esimerkiksi puumassan pehmennyksessä ja vanilliinin tuotannossa. Niillä arvioidaan olevan tulevaisuudessa yhä suurempaa kaupallista merkitystä Suomessa ja monessa muussa maassa (Hatakka 2001; Hatakka & Hammel 2010). Tutkittavana on mahdollisuus käyttää valkolahottajia pilaantuneen maan kunnostuksessa, koska niiden ligniiniä hajottavat entsyymit (LUKU 8.2) ovat epäspesifisiä ja hapettavat myös esimerkiksi monirenkaisia aromaattisia hiilivetyjä, niin sanottuja PAH-YHDISTEITÄ, kuten bentso(a)pyreeniä.

Lakkaasi hapettaa FENOLISIA RAKENTEITA FENOKSIRADIKAALIKSI, mutta se ei ole niin tehokas hapettaja kuin ligninolyttiset peroksidaasit. Melkein kaikki valkolahottajat tuottavat lakkaasia, vaikka lakkaasi ei olekaan välttämätön ligniinin hajotuksessa (Hatakka & Hammel 2010). Lakkaasin soveltuvuutta monenlaisiin käyttötarkoituksiin ovat lisänneet tulokset, joiden mukaan jotkut orgaaniset yhdisteet tai välittäjäyhdisteet eli mediaattorit, kuten hydroksibentsotriatsoli (HBT) (Call & Mücke 1997), tai ligniinin alayksiköitä muistuttavat syringyyliyhdisteet voivat lisätä lakkaasin hapestustehoa (Nousiainen ym. 2009). Kemiällisen sulfaattisellun valkaisussa on saatu hyviä tuloksia lakkaasin ja mediaattorin seoksella (Call & Mücke 1997), mutta nykyisin tunnetut mediaattoriyhdisteet ovat kalliita tai ne saattavat olla ympäristölle haitallisia.

11.4.2 SIENIENTSYMIEN TEOLLISUUSKÄYTTÖ

Kaupallisesti on saatavissa yli 260:tä eri entsyymiä. Näistä 60 prosenttia on peräisin sienistä, ja ne myös tuotetaan sieni-isännässä (Østergaard & Olsen 2010). Noin 25:tä sienisukua käytetään tässä tarkoituksessa, mutta noin neljännes entsyymeistä on peräisin nuijahomeista (*Aspergillus*-suku). Geenien alkuperäisenä lähteenä ovat lisäksi edustettuina sienisuvut *Trichoderma*, *Penicillium*, *Rhizopus* ja *Humicola*. Eräät sienet tuottavat myös MYKOTOKSIINEJA tai muita erityisaineenvaihduntatuotteita, ja sen vuoksi entsyymien tuottokannat ja -olosuhteet on valittava niin, ettei näitä yhdisteitä muodostu. Useimmat kaupalliset sienten entsyymit on tarkoitettu elintarvike- ja pesuaineteollisuuden käyttöön, kuten tärkkelyssiirappien valmistuksessa käytetyt amylaasit, mehujen kirkastamiseen tarkoitetut PEKTINAASIT ja tiskikoneiden pesuaineissa hyödynnetyt LIPAASIT, joten on tärkeää, että ne ovat ihmisille myrkyttömiä. Entsyymejä, esimerkiksi lakkaasia, voidaan lisätä jopa purukumeihin ja hammastahnoihin, sillä ne hapettavat amiineja ja rikkiyhdisteitä, jotka aiheuttavat pahanhajuista hengitystä. Lakkaasia voidaan käyttää myös



KUVA 22. Entsyymikäsitellyllä vaalennetut farkut. (PAULIINA LANKINEN.)

hiusväreissä vetyperoksidin sijaan helpottamaan värin kiinnittymistä ja muodostamaan ristosidoksia hiusten keratiinin ja värimolekyylien välille.

Tunnetuimpia entsyymien tuottoisäntiä ovat monet nuijahomeet, varsinkin *Aspergillus niger* ja *Aspergillus oryzae* sekä *Trichoderma reesei* ja pensselihomelajit, mutta samalla ne ovat myös itse monien geenien lähteitä (Østergaard & Olsen 2010). Parhaat *Trichoderma reesei* -mutantit erittävät litraan kasvatuslientä yli 50 g proteiinia. Kantasienten entsyymejä käytetään teollisuudessa harvoin, eikä ole olemassa vielä yhtään teollista prosessia, jossa tuottoisäntänä olisi kantasieni. Ranskassa on kehitteillä koetehdasmitakaavassa punakäävän (*Pycnoporus cinnabarinus*) mutantteja, jotka soveltuisivat lakkaasien ja hapettavien entsyymien tuottoisänniksi.

Tekstiiliteollisuudessa puuvillakuidun käsittelyssä käytetään paljon sieniperäisiä entsyymejä. Puuvillan prosessoinnin alkuvaiheessa kuitujen suojaamiseen käytetään tärkkelystä, joka sitten hajotetaan amylaasilla. Prosessin kuluessa kuituja puhdistetaan entsyymien avulla pektiineistä, vahoista ja muista epäpuhtauksista. Tämän jälkeen kuidut valkaistaan tavallisesti vetyperoksidilla, jonka poistamiseen ja kuitujen suojaamiseen ennen värjäystä käytetään sieniperäisiä katalaaseja. Puuvillakuidut voidaan myös viimeistellä sienistä saatavilla sellulaaseilla, jotka katkaisevat kankaan pinnalla olevia irrallisia selluloosaketjujen päitä ja estävät nyppyjen muodostumista. Entsyymikäsitelyn jälkeen kankaan pinta on sileää, jolloin myös tekstiilien värjäyksessä saadaan entistä tasaisempi lopputulos. Farkkukankaiden indigovärin vaaleneminen voidaan saada aikaan ympäristöä pahasti kuormittavan kivipesun sijaan sellulaasien avulla. Entsyymikäsitelyn avulla selluloosakuiduissa kiinni olevaa väriä irtoaa kankaan pinnalta ja pinta saadaan

näyttämään haalistuneelta (kuva 22). Kankaan uudelleen värjäytymistä voidaan puolestaan ehkäistä väriyhdistettä vaalentavalla lakkaasi-mediaattorikäsittelyllä. Tähän käsittelyyn sopivia lakkaaseja saadaan kotelosienistä (*Myceliophthora* spp, *Thielavia* spp.) tai kantasieneistä (*Trametes* spp.) (Østergaard & Olsen 2010).

11.4.3 SIENIYHDISTEET TEOLLISUUDESSA

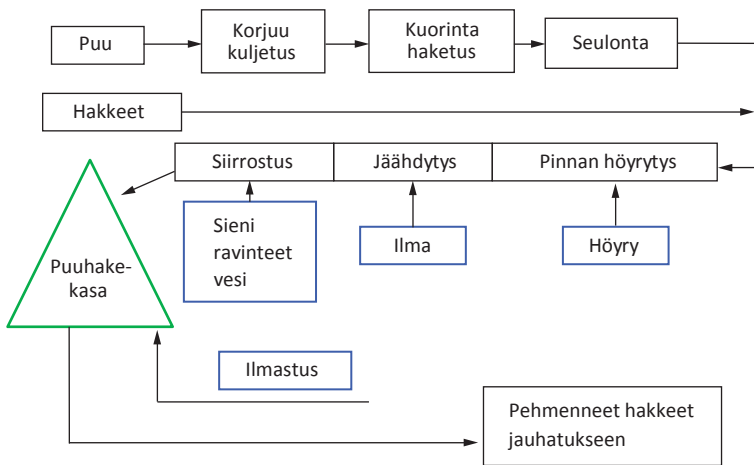
Sienet tuottavat monenlaisia erityisaineenvaihduntatuotteita, joita voidaan käyttää lääkkeinä. Eräiden pensselihomeiden (*Penicillium*-suku) antibioottinen, taudinaiheuttajabakteereita tuhoava vaikutus havaittiin jo 1930-luvulla. Penisilliini ja sen johdannaiset ovatkin tunnetuimpia antibiootteja. Lääkkeiden kehitystyössä tutkitaan sienten ja niiden entsyymien kykyä muokata erilaisia synteettisiä tai kasveista ja mikrobeista peräisin olevia lääkeyhdisteitä ja niiden johdannaisia (Hofrichter 2010).

Sienet tuottavat myös monenlaisia immuunivastetta muuttavia yhdisteitä (El Enshasy 2010). Syklosporiini on esimerkki sienestä peräisin olevasta yhdisteestä, jota käytetään immuunivastetta vähentävänä lääkkeenä elinsiirtojen yhteydessä. Monet käyvät puolestaan tuottavat immuunivastetta lisääviä ja siten terveyttä edistäviä yhdisteitä. Näitä ovat esimerkiksi lakkakäävän (*Ganoderma lucidum*) ja pakurikäävän (*Inonotus obliquus*) tuottamat polysakkaridit ja terpenoidit. Ryhmään kuuluvat syöpälääkkeinä Kaudoidässä käytetyt sienivalmisteet, joista tunnetuin on silkkivyökäävästä (*Trametes versicolor*) saatava glykopeptidi, kauppanimeltään Krestin (Zjawiony 2004; El Enshasy 2010). Muita tärkeitä sienten tuottamia lääkeyhdisteitä ovat torajyvää aiheuttavasta *Claviceps purpurea* -sienestä peräisin olevat torajyväalkaloidit, joista valmistetaan migreenilääkettä (Panaccione 2010).

Sienet tuottavat yksinkertaisia orgaanisia happoja, kuten sitruunahappoa, jota valmistettiin pelkästään *Aspergillus niger* -nuijahomeen avulla vuonna 2008 noin 1,5 miljoonaa tonnia (Kubicek ym. 2010). Sienet pystyvät tuottamaan myös valtavan määrän erilaisia haihtuvia ja tuoksuvia yhdisteitä, joista voidaan saada elintarviketeollisuuden aromiaineita ja hajuvesiteollisuuden raaka-aineita (Lomascolo ym. 1999; Fraatz & Zorn 2010).

11.4.4 SIENTEN KÄYTTÖ PAPERIMASSAN VALMISTUKSESSA

Tavallisimman määritelmän mukaan biopulppauksella tarkoitetaan puuhakkeen käsittelyä ligniiniä hajottavilla sienillä ennen mekaanista tai kemiallista massan valmistamista (kuva 23) (Akhtar ym. 1998). Selektiiviset ligniinihajottajat soveltuvat parhaiten puuhakkeiden käsittelyyn. Puuhakkeiden biologista käsittelyä on tutkittu USA:ssa jo 1950-luvulla, ja nykyään tutki-
musta tehdään myös monessa muussa maassa (Eriksson ym. 1990). Suuressa



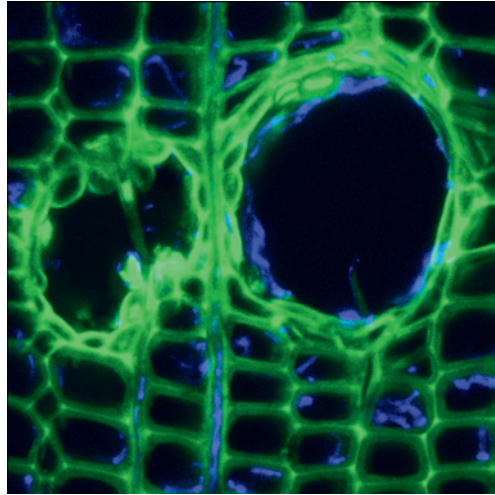
KUVA 23. Kaaviokuva puuhakkeen käsittelystä valkolahottajasienellä ennen mekaanisen massan jauhatusta. (ANNELE HATAKKA, AKHTAR YM. 1998 MUKAAN.)

valkolahottajasienten seulonnassa karstakääpä (*Gelatoporia subvermispora*) osoittautui erittäin lupaavaksi ligniinin hajottajaksi. Tällä sienellä tarkoituksellisesti lahotetut lehtipuuhakkeet voidaan jauhaa massaksi, ja tällöin jauhatukseen tarvitaan jopa puolet vähemmän energiaa kuin jauhettaessa tuoreesta puusta valmistettuja hakkeita. Myös karstakäävän lähisukulainen talikääpä (*Obba rivulosa*) on hyvä selektiivinen ligniininhajottaja (Hakala ym. 2004, Hatakka ym. 2008) (KUVA 24).

Ligniinin hajotus vie useita kuukausia, joten pelkkää biologista käsitteilyä ei pidetä toteuttamiskelpoisena. Lisäksi biologisessa käsittelyssä selluloosan ja kuituominaisuuksien pitäisi säilyä mahdollisimman muuttumattomina. Suoraan ligniiniin vaikuttavilla entsyymeillä voitaisiin saada ehkä paras vaikutus, mutta ongelmia ovat sopivien entsyymien hinta ja entsyymiproteiinien koko, sillä entsyymit eivät pysty tunkeutumaan kovin syväälle puuhakkeen sisälle, toisin kuin sienirihmat. Lupaavia tuloksia on kuitenkin saatu, sillä kun karkeasti jauhettuun puuhakkeeseen imeytettiin mangaaniperoksidaasia ja reaktioon tarvittavia kemikaaleja, saatiin muutaman tunnin kestäneellä käsittelyllä mekaanisen massan jauhatusenergian kulutuksessa 5–10 prosentin säästö (Majjala ym. 2008).

Sienikäsitteilyn tarkkaa toimintamekanismia ei vieläkään tunneta, vaikka onkin havaittu, että selektiiviset ligniiniä tehokkaasti hajottavat valkolahottajasienet toimivat parhaiten puuhakkeiden käsittelyssä. Kemiallisesti mitattavalla ligniinin hajoamisella ei ole pystytty osoittamaan selkeää yhteyttä saavutettuun energian säästöön. Puun soluseinien rakenne muuttuu jo parin

KUVA 24. Konfokaalimikroskooppikuva talikäävästä (*Obba rivulosa*, sininen), joka kasvaa kuusipuun (vihreä) pihkatiehyissä ja ydin-
säteissä. (VANAMO SALO.)



viikon sienikäsittelyssä siten, että käsitellyn hakkeen mekaaninen kuidutus helpottuu. Kemiallisessa massanvalmistuksessa sienikäsittelyssä muodostuva huokoinen rakenne edistää keittokemikaalien imeytymistä, mutta valkolahottajien tuottama OKSAALIHAPPO tekee massasta happaman, mikä vaatii emästen lisäämistä.

11.4.5 PUUN UUTEAINEIDEN POISTO

Puun uuteaineet, joista havupuilla käytetään nimitystä pihka, vaikeuttavat monin tavoin paperinvalmistusta aiheuttamalla saostumia ja katkoksia paperikoneilla. Uuteaineissa on suuria puulajista ja kasvuoloista johtuvia eroja. Aikaisemmin puuta ”vanhennettiin” varastoissa muutamia kuukausia, jolloin puussa olevat mikrobit hajottivat uuteaineita, mutta pihkan poisto tällä tavoin on hidasta ja tulokset voivat vaihdella paljon. Pihkan poistoon kehitetty tuote, Cartapip®, on väritön muunnos *Ophiostoma piliferum* -siniestäjäsienestä, ja se oli ensimmäinen kaupallinen massateollisuuden käyttöön tarkoitettu elävään organismiin perustuva tuote. Tämä sieni alentaa männyn uuteaineiden kokonaismäärää kahdessa viikossa noin viidenneksellä. Myös monet valkolahottajasienet, kuten karstakääpä (*Gelatoporia subvermispora*) ja rusorypykkä (*Phlebia radiata*), ovat tehokkaita uuteaineiden hajottajia (Gutiérrez ym. 2010).

Kotelosieniin kuuluvat puun siniestäjäsienet hajottavat eri uuteaineryhmistä tehokkaimmin TRIGLYSERIDEJÄ, STERYYLIESTEREITÄ ja vahoja. Suomesta eristetyt kannat hajottavat erityisesti hartsihappoja ja steryyliesteriä (Weber ym. 2004). Steryyliesterien hajotessa sterolien määrä vastaavasti nousee, koska vapautuvat sterolit eivät hajoa edelleen. Jotkut kantasieniin kuuluvat valkolahottajat tosin hajottavat myös steroleja ja hartsihappoja (Gutiérrez ym. 2010). Rasvayhdisteitä hydrolysoivia entsyymejä eli lipaaseja

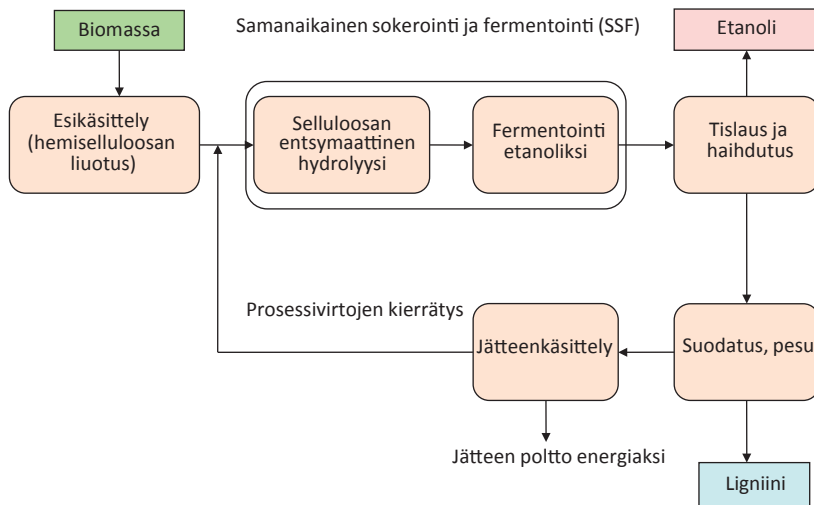
voidaan lisätä paperinvalmistuksen eri vaiheissa pilkkomaan pihkan rasvahappoestereitä ja siten ehkäisemään pihkan aiheuttamia saostumia (Gutiérrez ym. 2010; Østergaard & Olsen 2010).

11.4.6 BIOJALOSTAMO: KASVIBIOMASSAN MONIPUOLINEN HYÖDYNTÄMINEN

Biojalostamo-nimitystä käytetään samaan tapaan kuin sanaa öljynjalostamo; biomassasta voidaan valmistaa monenlaisia kemian teollisuuden tarvitsemia peruskemikaaleja ja nestemäisiä polttoaineita. Maapallon öljyvarojen vähessä ja vähitellen loppuessa etsitään kuumeisesti uusiutuvia luonnonmateriaaleja, joista voitaisiin valmistaa korvaavia yhdisteitä kemianteollisuuden raaka-aineiksi ja autojen polttoaineiksi. Erityisesti tutkitaan etanolin tuottamista ja käyttämistä polttonesteenä (Hahn-Hägerdal ym. 2006; Geddes ym. 2011).

Etanolia on käytetty ihmiskunnan historiassa pitkään lähinnä juomana, mutta polttoainekäytön lisäksi sitä voidaan hyödyntää etikkahapon, asetaldehydin, butanolin ja etyleenin valmistuksen lähtöaineena ja erilaisten muovien raaka-aineena. Etanolin tuotannossa hiivojen ja niistä peräisin olevien entsyymien rooli on olennainen. Tavanomaisesti eli niin sanotuissa ensimmäisen sukupolven prosesseissa etanolia tuotetaan erilaisista sokeista. Niitä saadaan sokeriruohon ja sokerijuurikkaiden lisäksi maissin ja muiden viljojen tai mukulakasvien tärkeilyksestä amyylaasin ja muiden entsyymien avulla käymisteitse, yleisimmin leiviniivalla. Koska tärkeilystä varastoivat kasvinosat sopivat myös ihmisten ja eläinten ravinnoksi, pelloista hyvin suuri osa jouduttaisiin varaamaan polttoaine-etanolin tuottoon, jolloin ei pystyittäisi saamaan riittävästi hiilihydraatteja ihmisravinnoksi tai eläinten rehuksi. Tämän epäkohdan ratkaisemiseksi tutkitaan niin sanottuna toisen sukupolven prosessina kasviperäisen lignoselluloosan sekä muiden polysakkaridien, kuten selluloosan ja hemiselluloosan, entsyymi- tai happohydrolysaattien käyttökelpoisuutta hiivakäymisten sokerinlähteinä.

Toisen sukupolven etanolin tuottoon soveltuvia materiaaleja ovat lehti- ja havupuut sekä nopeakasvuiset heinäkasvit, kuten jättiruoko (*Arundo donax*), ruokohelpi (*Phalaris arundinacea*) sekä viljojen oljet ja akanat. Lignoselluloosaa on lisäksi pakkausmateriaaleissa sekä paperijätteissä. Entsyymaattinen hydrolyysi edellyttää aina lignoselluloosan esikäsittelyä, jolla voidaan poistaa osa ligniinistä ja vähentää selluloosan kiteisyyttä (Hahn-Hägerdal ym. 2006; Geddes ym. 2011). Etanolintuotossa on monia erilaisia prosessivaihtoehtoja (kuva 25), ja ligniiniä hajottaviin sieniin ja niiden entsyymien toimintaan perustuvan esikäsittelyn mahdollisuus on alkanut herättää kiinnostusta (Hatakka 1983; Isroi ym. 2011). Tällainen esikäsittely on samantapainen kuin puuhakkeen käsittely mekaanisen massan jauhatusta varten tai sienikäsittely



Kuva 25. Etanolin tuotto kasvibiomassasta, jonka sisältämä selluloosa hydrolysoidaan entsyymaattisesti ennen hiivakäymistä. Esikäsittely tehdään joko kemiallisesti (hapolla, alkalilla, ammoniakilla, natriumhydroksidilla) tai autohydrolyyttisesti vapauttamalla hemiselluloosan sisältämä esteröitynyt etikkahappo hapoksi korkeassa lämpötilassa. Esikäsittely voi olla myös fysikaalinen hyvin hienoksi jauhaminen esimerkiksi kuulamylyllä, nopea paineenalennus eli niin sanottu höyryräjäytys tai jopa biologinen, ligniiniä hajottavalla sienellä aikaan saatava. (ANNELE HATAKKA, HAHN-HÄGERDAL YM. 2006 MUKAAN.)

eläinten rehun sulavuuden lisäämiseksi. Kuten muissakin menetelmissä, ongelmaksi muodostuu sienten kasvuunsa tarvitsema aika ja siten tarve suuriin varastotiloihin. Toisaalta olkibiomassaa on joka tapauksessa varastoitava, koska sen saatavuus on sesonkiluonteista. Biologinen esikäsittely ja biomassan varastointi voidaan myös yhdistää, jolloin voidaan välttää energiaa kuluttava kuivatus, jota helposti pilaantuva ja kuumentuva kostea kasvimassa vaatii. Esimerkiksi osterivinokkaalla (*Pleurotus ostreatus*) tehty olkien esikäsittely ennen sellulaaseilla aikaansaattua hydrolyysiä osoittautui yhtä tehokkaaksi kuin alkalikäsittely, mutta sieniin perustuva menetelmä vaatii paljon enemmän aikaa (Hatakka 1983).

Toisen maailmansodan aikana kehitettiin sekä USA:ssa että Saksassa tehokkaita happohydrolyysimenetelmiä, joilla polysakkaridit saadaan pilkottua sokereiksi. Niiden ongelmana on happojen syövyttävävyys, jonka vuoksi olisi käytettävä kalliita happoteräsastioita. Ongelmia tuottavat myös hiivojen kasvua haittaavat sivutuotteet, kuten pentooseista muodostuva furfuraali ja heksooseista hydroksimetyylifurfuraali. Selluloosan ja hemiselluloosan biologiseen hydrolyysiin sokereiksi tarvitaan tehokkaita entsyymejä, joilla on korkea spesifinen aktiivisuus ja jotka kestävät hydrolysoinnin ankaria olosuhteita (Geddes ym. 2011). Niiden täytyy toimia verrattain korkeassa

lämpötilassa, eikä niiden toiminta saa estyä ligniiniperäisten yhdisteiden läsnä ollessa. Näitä uuden sukupolven entsyymejä pyritään löytämään seulomalla laajoja sienikantakokoelmia tai löytämään lupaavia sekvenssejä geenipankeista.

Käymisvaiheessa etanolin tuottaminen lignoselluloosasta luo suuren ongelman: miten lähes puolet kasvien polysakkarideista eli ksyloosipohjaiset pentoosisokerit pystyttäisiin hyödyntämään. Hiivat (*Saccharomyces* spp.) ovat substraattivalikoimaltaan rajoittuneita, eivätkä ne käytä ravinnokseen useimpia pentoosisokereita. Substraattien rajoittunut määrä ja kalleus ovatkin suurin syy alkoholin suhteelliseen kalleuteen polttoaineena. Hiivojen metaboliaa on kuitenkin onnistuttu muokkaamaan geeniteknisesti lisäämällä niihin niistä puuttuvia entsyymejä, jotta ne voisivat hyödyntää myös pentoosisokereita. Käymisen tehostamiseksi pyritään myös parantamaan hiivojen kykyä sietää alkoholia.

Etanolin tuoton yksinkertaistamiseksi on tutkittu mahdollisuutta sellaiselle samassa bioreaktorissa tapahtuvalle prosessille, jossa esikäsitelty biomassaa hydrolysoidaan entsyymeillä ja samalla hiiva käyttää muodostuneen sokerin etanoliksi. Kyseessä on siis samanaikainen sokerointi ja käyminen (kuva 25). Tällöin joudutaan tekemään kompromisseja, sillä hiiva ei kestä kovin korkeaa kasvulämpötilaa. Entsyymien täytyy siten toimia tehokkaasti hiivan kasvulle ja etanolituotolle sopivassa, hieman yli 30 °C:n lämpötilassa.

11.4.7 SIENET PILAANTUNEEN MAAN KUNNOSTUKSESSA

Jo 1970-luvulla havaittiin, että ligniiniä hajottavat valkolahottajat pystyivät hajottamaan hiilidioksidiksi monia muitakin yhdisteitä kuin ligniiniä. Sienet hajottavat kloorifenoleita, dioksiinia, PAH-yhdisteitä, kasvinsuojeluaineita ja hyönteismyrkkyjä. Yhdisteiden hajottamiseen valkolahottajat käyttävät ligniiniä hapettavia epäspesifisesti toimivia entsyymejä. Myös muut kuin valkolahottajat ovat osoittautuneet tehokkaiksi ympäristöä pilaavien yhdisteiden hajottajiksi. Mucorales-lahkon sieni *Cunninghamella elegans* hajottaa tehokkaasti PAH-yhdisteitä käyttäen niiden muokkaamiseen SYTOKROMI-P450-MONO-OKSYGENAASEJA (Steffen & Tuomela 2010). Tähän mennessä selvitettyissä valko- ja ruskolahottajien genomeissa on hämmästyttävän suuri määrä sytokromi-P450-entsyymejä koodaavia geenejä (Hatakka & Hammel 2010). Näillä entsyymeillä on todennäköisesti monenlaista aromaattisia renkaita muokkaavia vaikutuksia.

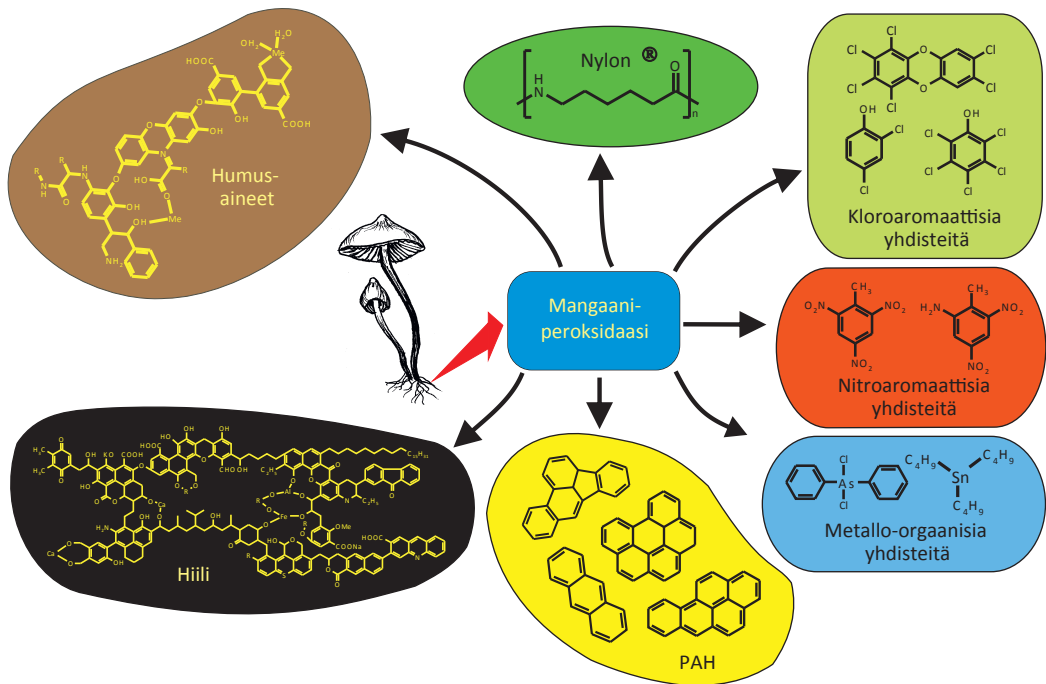
Pentakloorifenolia eli PCP:tä on käytetty varsinkin bakteerien, sienten ja hyönteisten torjuntaan, koska se on yleistoksinen ja vaikuttaa eliöiden solukalvoihin. Sitä on käytetty Suomessa 1930-luvulta lähtien erilaisien puisten pylväiden, aitojen ja ratapölkkyjen suojauksessa, ja se on ollut

tehokas puutavaran sinistäjäsiementen torjunnassa. Kauppanimellä KY-5 tunnettu teknillinen PCP sisälsi epäpuhtauksina monenlaisia DIOKSIINEJA ja FURAANEJA. Vaikka KY-5:n käyttö kiellettiin Suomessa vuonna 1988, vanhoja sahanpohjamaita ja lahoavia saharakennuksia saastuttavat vieläkin suuri-
molekyyliset klooriyhdisteet. Vanhojen sahanpohjamaiden käsittelyvaihtoehtoja ovat hautaaminen, sementtiin sulkeminen ja biologinen kunnostus (Steffen & Tuomela 2010; Tuomela & Hatakka 2011). Monilla bakteereilla ja sienillä on kyky hajottaa PCP:tä ja lahottajasienillä on kyky hajottaa edullisissa oloissa myös dioksiiniä. Näiden luonnossa vain kuollessa puussa kasvavilla sienillä ei kuitenkaan ole riittävästi kilpailukykyä taistella maan mikrobeja vastaan. Esimerkiksi laboratorionäytteissä silkkivyökääpä mineralisoi PCP:tä melko tehokkaasti steriloidussa maassa mutta ei selviä maassa normaalisti kasvavista mikrobeista ja muista eliöistä.

Lupaavimpia sieniä pilaantuneen maan käsittelyyn ovatkin kantasiiniin kuuluvat karikkeenhajottajat, sillä ne pystyvät puuta lahottavia sieniä paremmin kilpailemaan maan muiden mikrobien kanssa (LUKU 8.2) (Steffen & Tuomela 2010). Varsinkin karikkeenhajottajien MANGAANIPEROKSIDAASIT pystyvät hapettamaan monenlaisia yhdisteitä (KUVA 26). Pilaantuneiden maa-ainesten käsittelyyn on Suomessa kehitetty menetelmä (Mäentausta & Steffen 2008), jossa maa-aines kootaan ilmastetuksi aumaksi, joka siirrostetaan upottamalla siihen verkkorakenteisia, puun kaarnassa esikasvatettua sienirihmastoa sisältäviä putkia.

PAH-yhdisteet ovat yleisiä ympäristössä pilaavia yhdisteitä, joita muodostuu esimerkiksi öljyn, hiilen ja savukkeiden epätäydellisen palamisen yhteydessä. Vaarallisin näistä on viisirenkainen bentso(a)pyreeni, joka aktivoituu nisäkkään maksan sytokromi-P450-mono-oksigenaasientsyymin vaikutuksesta syöpää aiheuttavaksi välituotteeksi. Sienten ligniiniä hajottavat solunulkoiset peroksidaasit hapettavat PAH-yhdisteitä useiden välivaiheiden kautta hiilidioksidiksi. Esimerkiksi jotkut orvakat (nukkaorvakat, *Phanerochaete*) ja osterivinokkaat (osterivinokkaat, *Pleurotus*) hajottavat hiilidioksidiksi jopa bentso(a)pyreeniä (Steffen & Tuomela 2010). Tämän reaktiomekanismin lisäksi sienisolun sisälle päätyviä pienimolekyylisiä PAH-yhdisteitä hajoaa todennäköisesti myös solunsisäisesti, kun sienten sytokromi-P-450-mono-oksigenaasit toimivat. Entsyymien toiminnan tunteminen on tärkeää, koska hajotusreaktioiden välituotteet voivat olla myrkyllisiä ihmisille ja eläimille. Sienten toiminnalle on luotava turvallista hajotusta suosivat olosuhteet, jotta haitallisia sivutuotteita ei muodostu.

Myös tekstiiliteollisuuden tuottamien jätevesien puhdistuksessa käytetään sienten entsyymejä, sillä lakkaasien avulla voidaan poistaa myrkyllisiä väriaineita. Jätevesiä kuormittavat lisäksi muovien tuotannossa käytettävät bentseenirenkaita sisältävät bisfenoli-A-yhdisteet ja nonyylifenolit sekä useat



KUVA 26. Erilaisia luonnossa esiintyviä tai ympäristöä pilaavia yhdisteitä, joita mangaani-peroksidaasi pystyy hajottamaan. (MARTIN HOFRICHTER.)

lääkeyhdisteet, kuten ibuprofeeni. Parhaillaan tutkitaankin sienten ja niiden hapettavien entsyymien vaikutusta näihin uusiin, muun muassa kalojen hormonitoimintaa häiritseviin ja ympäristöä uhkaaviin yhdisteisiin.

Ihmisten ja sienten yhteiselo on vuosituhansien saatossa kehittynyt jo varsin pitkälle, mutta edelleen sienten hyödyntämisessä on valtavasti käyttämätöntä potentiaalia. Ilmastonmuutos, aavikoituminen, sademetsien hakkuu, ylilaiduntaminen ja muut nykyistä eri eliölajien sukupuuttoaaltoa pahentavat ihmisen toimet kuitenkin hävittävät jatkuvasti geneettistä informaatiota maapallolta. Siten eri sienilajien tunnistaminen ja tutkiminen on erittäin tärkeää, ennen kuin on liian myöhäistä ja geenivarannot on lopullisesti menetetty.

SUOSITTELEMME

Kokonaisvaltainen sisätilojen mikrobimyrkkyjä käsittelevä teos. Selvittää myös bakteerien osuutta sisäilmaongelmissa: Andersson, M., U. Kõljalg, R. Mikkola, J. Peltola, R. Vuorio & M. Salkinoja-Salonen (1999). *Myrkylliset mikrobit sisätiloissa. Uudet fysikaaliset, solubiologiset ja biokemialliset menetelmät työpaikan mikrobiologisen pilaantumisen analysointiin*. Mikrobiologian julkaisuja 45. Helsinki: Helsingin yliopisto, Elintarvike- ja ympäristötieteen laitos. 260 s.

Eksoottisiakin vaihtoehtoja tarjoileva julkaisu sienten käytöstä ihmisravintona: Boa, E. (2004). Wild Edible Fungi. A Global Overview of Their Use and Importance to People. FAO: *Non-Wood Forest Products* 17, 1–147.

Kattava teos sienten bioteknisistä sovelluksista: Hofrichter, M. (toim.) (2010). *Mycota X*. 2nd Edition. Berlin: Springer-Verlag. 485 s.

Kaikille sienten kasvattamisesta kiinnostuneille: Stamets, P. (2000). *Growing Gourmet and Medicinal Mushrooms*. 3rd Edition. Berkeley: Ten Speed Press. 614 s.

- Adan, O. C. G. & R. A. Samson (2011). *Fundamentals of Mold Growth in Indoor Environments and Strategies for Healthy Living*. Wageningen: Wageningen Academic Publishers. 523 s.
- Adomas, A., G. Heller, A. Olson, J. Osborne, M. Karlsson, J. Nahalkova, L. Van Zyl, R. Sederoff, J. Stenlid, R. Finlay & F. O Asiegbu (2008). Comparative Analysis of Transcript Abundance in *Pinus sylvestris* after Challenge with a Saprotrophic, Pathogenic or Mutualistic Fungus. *Tree Physiol.* 28, 885–897.
- Agerer, R. (2001). Exploration Types of Ectomycorrhizae – a Proposal to Classify Ectomycorrhizal mycelia Systems According to Their Patterns of Differentiation and Putative Ecological Importance. *Mycorrhiza* 11, 107–114.
- Agrios, G. N. (2005). *Plant pathology*. 5. painos. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 922 s.
- Ahn, I. P. & Y. H. Lee (2001). A Viral double-stranded RNA up Regulates the Fungal Virulence of *Nectria radicola*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 14, 496–507.
- Ahvenniemi, P., M. Wolf, M. J. Lehtonen, P. S. Wilson, M. German-Kinnari & J. P. T. Valkonen (2009). Evolutionary Diversification Indicated by Compensatory Base Changes in ITS2 Secondary Structures in a Complex Fungal Species, *Rhizoctonia solani*. *Journal of Molecular Evolution* 69: 150–163.
- Aime, M. C., P. B. Matheny, D. A. Henk, E. M. Frieders, R. H. Nilsson, M. Piepenbring, D. J. McLaughlin, L. J. Szabo, J. P. Begerow, R. Bauer, M. Weiß, F. Oberwinkler & D. Hibbett (2006). An Overview of the Higher Level Classification of Pucciniomycotina Based on Combined Analyses of Nuclear Large and Small Subunit rDNA Sequences. *Mycologia* 98, 896–905.
- Ainsworth, G. C., D. L. Hawksworth & G. R. Bisby (1995). *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. 8. painos. Wallingford: CAB International. 616 s.
- Aist, J. R. & N. R. Morris (1999). Mitosis in Filamentous Fungi: How We Got Where We Are. *Fungal Genetics and Biology* 27, 1–25.
- Akhtar, M., R. A. Blanchette, G. C. Myers & T. K. Kirk (1998). An Overview of Biomechanical Pulping Research. Teoksessa R. A. Young & M. Akhtar (toim.): *Environmentally Friendly Technologies for the Pulp and Paper Industry*. New York: John Wiley & Sons, Inc, 309–419.
- Alexopoulos, C. J., C. W. Mims & M. Blackwell (1996). *Introductory Mycology*. 4. painos. New York: John Wiley & Sons. 632 s.
- Anagnostakis, S. L. (1982). Biological Control of Chestnut Blight. *Science* 215, 466–471.
- Andersson, M., U. Kõljalg, R. Mikkola, J. Peltola, R. Vuorio & M. Salkinoja-Salonen (1999). *Myrkylliset mikrobit sisätiloissa*. Mikrobiologian julkaisuja 45. Helsinki: Helsingin yliopisto. 260 s.
- Andrews, J. H. & R. F. Harris (2000). The Ecology and Biogeography of Microorganisms on Plant Surfaces. *Annual Review of Phytopathology* 38:145–180.
- Araki, H. (2011). Initiation of Chromosomal DNA Replication in Eukaryotic Cells; Contribution of Yeast Genetics to the Elucidation. *Genes & Genetic Systems* 86, 141–149.
- Arnold, A. E. (2007). Understanding the Diversity of Foliar Endophytic Fungi: Progress, Challenges, and Frontiers. *Fungal Biology Reviews* 21, 51–66.
- Aro, N., T. Pakula & M. Penttilä (2005). Transcriptional Regulation of Plant Cell Wall Degradation by Filamentous Fungi. *FEMS Microbiology Reviews* 29, 719–739.
- Arvas, M., T. Kivioja, A. Mitchell, M. Saloheimo, D. Ussery, M. Penttilä & S. Oliver (2007). Comparison of Protein Coding Gene Contents of the Fungal Phyla Pezizomycotina and Saccharomycotina. *BMC Genomics* 8, 325.
- Bahn, Y.-S., C. Xue, A. Idnurm, J. C. Rutherford, J. Heitman & M. E. Cardenas (2007). Sensing the Environment: Lessons from Fungi. *Nature Reviews: Microbiology* 5, 57–69.

- Baldauf, S. L. (2008). An Overview of the Phylogeny and Diversity of Eukaryotes. *Journal of Systematics and Evolution* 46, 263–273.
- Bauer, R., D. Begerow, J. P. Sampaio, M. Weiß & F. Oberwinkler (2006). The Simple-septate Basidiomycetes: A Synopsis. *Mycological Progress* 5, 41–66.
- Bauer, R., S. Garnica, F. Oberwinkler, K. Riess, M. Weiß & D. Begerow (2015). Entorrhizomycota: A New Fungal Phylum Reveals New Perspectives on the Evolution of Fungi. *PLoS ONE* 10, e0128183.
- Begerow D, M. Stoll & R. Bauer (2006). A Phylogenetic Hypothesis of Ustilaginomycotina Based on Multiple Gene Sequence and Morphological Data. *Mycologia* 98, 906–916.
- Beimforde, C., N. Schäfer, H. Dörfelt, P. C. Nascimbene, H. Singh, J. Heinrichs, J. Reitner, R. S. Rana & A. R. Schmidt (2011). Ectomycorrhizas from a Lower Eocene Angiosperm Forest. *New Phytologist* 192, 988–996.
- Bell, G. (1982). *The Masterpiece of Nature*. Berkeley: University of California. 635 s.
- Berendsen, R. L., J. J. P. Baars, S. I. C. Kalkhove, L. G. Lugones, H. A. B. Wösten & P. A. H. M. Bakker (2010). *Lecanicillium fungicola*: Causal Agent of Dry Bubble Disease in White-button Mushroom. *Molecular Plant Pathology* 11, 585–595.
- Berger L., R. Speare, P. Daszak, D. E. Green, A. A. Cunningham, C. L. Goggin, R. Slocombe, M. A. Ragan, A. D. Hyatt, K. R. McDinald, H. B. Hines, K. R. Lips, G. Marantelli & H. Parkes (1998). Chytridiomycosis Causes Amphibian Mortality Associated with Population Declines in the Rain Forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, 9031–9036.
- Bhattacharyya, U. & S. R. Sikdar (2007). Breaking the Barriers of Conventional Mushroom Breeding – Protoplast Fusion Can Bring Revolution in the Mushroom World. Teokessa R. D. Rai, S. K. Singh, M. C. Yadav & R. P. Tewari (toim.): *Mushroom biology and biotechnology*. Solan: Mushroom Society of India, 89–113.
- Bidartondo, M. I., D. J. Read, J. M. Trappe, V. Merck, R. Ligrone & J. G. Duckett (2011). The Dawn of Symbiosis between Plants and Fungi. *Biology Letters* 7, 574–577.
- Biswas, S., P. van Dijck & A. Datta (2007). Environmental Sensing and Signal Transduction Pathways Regulating Morphopathogenic Determinants of *Candida albicans*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 71, 348–376.
- Blackwell, M. (2011). The Fungi: 1, 2, 3... 5.5 Million Species? *American Journal of Botany* 98, 426–438.
- Boa, E. (2004). Wild Edible Fungi. A Global Overview of Their Use and Importance to People. *FAO: Non-wood forest products* 17, 1–147.
- de Boer, W., L. Folman, R. C. Summerbell, L. & Boddy (2005). Living in a Fungal World: Impact of Fungi on Soil Bacterial Niche Development. *FEMS Microbiology Reviews* 29, 795–811
- von Bonsdorff, T., A. Hopsu-Neuvonen, S. Huhtinen, J. Korhonen, L. Kosonen, S. Moiso & J. Palmén (2013). *Sienimet-sästä markkinoille*. Helsinki: Opetushallitus, 176 s.
- Brand, A. & N. A. Gow (2009). Mechanisms of Hypha Orientation of Fungi. *Current Opinion in Microbiology* 12, 350–357.
- Brasier, C. M. (2001). Rapid Evolution of Introduced Plant Pathogens via Interspecific Hybridization. *BioScience* 51, 123–133
- Brodo, I. M., S. D. Sharnoff & S. Sharnoff (2001). *Lichens of North America*. New Haven: Yale University Press.
- Busti, S., P. Coccetti, L. Alberghina & M. Vanoni (2010). Glucose Signaling-mediated Coordination of Cell Growth and Cell Cycle in *Saccharomyces cerevisiae*. *Sensors* 10, 6195–6240.
- Butterfield, N. J. (2009). Modes of pre-Ediacaran Multicellularity. *Precambrian Research* 173, 201–211.
- Bömke, C. & B. Tudzynski (2009). Diversity, Regulation, and Evolution of the Gibberellin Biosynthetic Pathway in Fungi Compared to Plants and Bacteria. *Phytochemistry* 70, 1876–1893.
- Call, H. P. & I. Mücke (1997). History, Overview and Applications of Mediated Lignolytic Systems, Especially Laccase-mediator-systems (Lignozym[®]-process). *Journal of Biotechnology* 53, 163–202.
- Cambell, C. L. & L. V. Madden (1990). Temporal Analysis of Epidemics I: Description

- and Comparison of Disease Progress Curves. Teoksessa C. L. Cambell & L. V. Madden (toim.): *Introduction to Plant Disease Epidemiology*. New York: John Wiley & Sons, 161–202.
- Cantarel, B. L., P. M. Coutinho, C. Rancurel, T. Bernard, V. Lombard & B. Henrissat (2008). The Carbohydrate-active Enzymes Database (CAZY): An Expert Resource for Glycogenomics. *Nucleic Acids Research* 37, D233–D238.
- Carefoot, G. L. & E. R. Sprott (1969). *Famine on the Wind. Man's Battle Against Plant Disease*. New York: Rand McNally and Company. 231 s.
- Carlile, M. J., S. C. Watkinson & G. W. Gooday (2001). *The Fungi*. 2. painos. San Diego: Academic Press. 482 s.
- Carroll, L. (1974). *Liisan Seikkailut Peilimaailmassa*. Suom. Kirsi Kunnas & Eeva-Liisa Manner. Jyväskylä: Gummerus (engl. alku-teos *Through the Looking-Glass, and What Alice Found There*, 1871).
- Casano, L. M., E. M. del Campo, F. J. García-Breijo, J. Reig-Arminana, F. Gasulla, A. del Hoyo, A. Guera, E. Barreno (2011). Two *Trebouxia* Algae with Different Physiological Performances Are Ever-present in Lichen Thalli of *Ramalina farinacea*. Coexistence Versus Competition? *Environmental Microbiology* 13, 806–818.
- Chang, S.-T. & P. G. Miles (2004). *Mushrooms. Cultivation, Nutritional Value, Medicinal Effect, and Environmental Impact*. Boca Raton: CRC Press.
- Cheplick, G. P. & S. H. Faeth (2009). *The Ecology and Evolution of the Grass-Endophyte Symbiosis*. New York: Oxford University Press. 256 s.
- Cho, B. H. & V. Smedegaard-Petersen (1986). Induction of Resistance to *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* in near Isogenic Barley Lines. *Phytopathology* 76, 301–305.
- Choi, G. H. & D. L. Nuss (1992). Hypovirulence of Chestnut Blight Fungus Conferred by an Infectious Viral cDNA *Science* 257, 800–803.
- Clay, K. (1993). The Ecology and Evolution of Endophytes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 44, 39–64
- Cohen, J. (2004). Mathematics is Biology's Next Microscope, Only Better; Biology Is Mathematics' Next Physics, Only Better. *PLoS Biology* 2, e439.
- Cohn, M., G. Liti & D. Barton (2006). Telomeres in Fungi. *Comparative Genomics* 15, 101–130.
- Coleman, J. J., S. D. Rounsley, M. Rodriguez-Carres, A. Kuo, C. C. Wasmann ym. (34 muuta tekijää) (2009). The Genome of *Nectria haematococca*: Contribution of Supernumerary Chromosomes to Gene Expansion. *PLoS Genetics* 5, e1000618.
- Cooke, B. M., G. D. Jones & B. Kaye (toim.) (2006). *The Epidemiology of Plant Diseases*. Berlin: Springer Verlag. 589 s.
- Corrochano, L. M. & P. Galland (2006). Photomorphogenesis and Gravitropism in Fungi. *The Mycota: Growth, Differentiation and Sexuality* 1, 233–259.
- Dai, Y. & B. Tolgor (2007). Illustrations of Edible and Medicinal Fungi in Northeastern China. Peking: Science Press. 231 s.
- Dai, Y.-C. & B.-K. Cui (2011). *Fomitiporia ellipsoidea* Has the Largest Fruiting Body among the Fungi. *Fungal Biology* 115, 813–814.
- Dawson, C. G., A. D. M. Rayner & L. Boddy (1986). Spatial Dynamics and Interactions of the Woodland Fairy Ring Fungus *Clitocybe nebularis*. *New Phytologist* 111, 699–705.
- Day, P. R., J. A. Dodds, J. E. Elliston, R. A. Jaynes & S. L. Anagnostakis (1977). Double-stranded RNA in *Endothia parasitica*. *Phytopathology* 67, 1393–1396.
- Dei-Cas, E., M. Chabé, R. Moukhlis ym. (2006). *Pneumocystis oryctolagi* sp. nov., an Uncultured Fungus Causing Pneumonia in Rabbits at Weaning: Review of Current Knowledge, and Description of a New Taxon on Genotypic, Phylogenetic and Phenotypic Bases. *FEMS Microbiology Reviews* 30, 853–871.
- Deng, F., R. Xu, G. J. Boland (2003). Hypovirulence-associated Double-stranded RNA from *Sclerotinia homoeocarpa* Is Specific with *Ophiostoma novo-ulmi* mitovirus 3a-Ld. *Phytopathology* 93, 1407–1414.
- De Souza C. P. C. & Osmani S. A. (2007). Mitosis, not just open or closed. *Eukaryotic Cell* 6, 1521–1527.
- Desjardin, D. E., A. G. Oliveira & C. V. Stevani (2008). Fungi Bioluminescence

- Revisited. *Photochemical & Photobiological Sciences* 7, 170–182.
- Diezmann, S., C. J. Cox, G. Schönián, R. J. Vilgalys & T. G. Mitchell (2004). Phylogeny and Evolution of Medical Species of *Candida* and Related Taxa: A Multigenic Analysis. *Journal of Clinical Microbiology* 42, 5624–5635.
- Ding S.-T., B.-N. Sun, J.-Y. Wu & X.-C. Li (2011). Miocene *Smilax* Leaves and Associated Epiphyllous Fungi from Zhejiang, East China and their Paleoecological Implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 165, 209–223.
- Dismukes, W. E., P. G. Pappas & J. D. Sobel (toim.) (2003). *Clinical mycology*. Oxford: Oxford University Press.
- Dix, N. J. & J. Webster (1995). *Fungal Ecology*. Lontoo: Chapman & Hall. 549 s.
- Dobson, P., K. Smallbone, D. Jameson, E. Simeonidis, K. Lanthaler, P. Pir, C. Lu, N. Swainston, W. Dunn & P. Fisher ym. (2010). Further Developments towards a Genome-scale Metabolic Model of Yeast. *BMC Systems Biology* 4, 145.
- Dotzler N, C. Walker, M. Krings, H. Hass, H. Kerp, T. N. Taylor & R. Agerer (2009). Acaulosporoid Glomeromycotan Spores with a Germination Shield from the 400-million-year-old Rhynie Chert. *Mycological Progress* 8, 9–18.
- Doudna, J. A. & E. Charpentier (2014). Genome Editing. The New Frontier of Genome Engineering with CRISPR-Cas9. *Science* 346, 1258096.
- Doweld, A. B. (2013). Olpidiomyota. *Index Fungorum* 42, 1.
- Drinnenberg, I. A., G. R. Fink & D. P. Bartel (2011). Compatibility with Killer Explains the Rise of RNAi-deficient Fungi. *Science* 333, 1592.
- Dujon, B. (2006). Yeasts Illustrate the Molecular Mechanisms of Eukaryotic Genome Evolution. *Trends in Genetics* 22, 375–387.
- (2010). Evolutionary Genomics of Yeasts. *Evolutionary Genomics and Systems Biology*, 95–120.
- Dunn, B. & G. Sherlock (2008). Reconstruction of the Genome Origins and Evolution of the Hybrid Lager Yeast *Saccharomyces pastorianus*. *Genome Research* 18, 1610–1623.
- Eastwood, D. C. ym. (2011). The Plant Cell-wall Decomposing Machinery Underlines the Functional Diversity of Forest Fungi. *Science* 333, 762–765.
- El Enshasy H. (2010). Immunomodulators. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. Industrial Applications*. 2. painos. Berliini: Springer-Verlag, 165–194.
- Elix, J. & E. Stocker-Wörgötter (2008). Biochemistry and Secondary Metabolites. Teoksessa T. Nash III (toim.): *Lichen Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 104–133.
- Elonen, E. (2001). Sienimyrkytykset. Teoksessa M. Koulou & J. Tuomisto (toim.): *Farmakologia ja toksikologia*. 6., uudistettu painos. Kuopio: Medicina
- Enari, T.-M. & V. Mäkinen (1993). *Panimotekniikka*. 2. uusittu painos. Espoo: Oy Panimolaboratorio. 222 s.
- Eriksson, K.-E. L., R. A. Blanchette & P. Ander (1990). *Microbial and Enzymatic Degradation of Wood and Wood Components*. Berliini: Springer-Verlag. 407 s.
- Evira (2013). www.evira.fi/portal/fi/elintarvikkeet/valmistus_ja_myynti/kasvikset/ruokasienet [Katsottu 15.4.2013]
- Fan, L., H. Pan, A. T. Socolo, A. Pandey & C. R. Socolo (2006). Advances in Mushroom Research in the Last Decade. *Food Technol. Biotechnol.* 44, 303–311.
- FAO (1988). *FAO Trade Yearbook 1987*: 41, 380. Rooma: FAO.
- (2013). FAO:n tilastot: usda.mannlib.cornell.edu [Katsottu 15.4.2013]
- Fedorova, N. D., N. Khaldi, V. S. Joardar, R. Maiti, P. Amedeo ym. (34 muuta tekijää) (2008). Genomic Islands in the Pathogenic Filamentous Fungus *Aspergillus fumigatus*. *PLoS Genetics*, 4: e1000046.
- Floudas, D. ym. (2012). The Paleozoic Origin of Enzymatic Mechanisms for Decay of Lignin Reconstructed Using 31 Fungal Genomes. *Science* 336, 1715–1719.
- Fraatz, M. A. & H. Zorn (2010). Fungal Flavors. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. Industrial applications*. 2. painos. Berliini: Springer-Verlag, 249–268.
- Frank, A. B. (1885). Über die auf Würzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Berichte*

- der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 3, 128–145.
- Franzen, C. (2005). How Do Microsporidia Invade Cells? *Folia Parasitologica* 52, 36–40.
- Frey-Klett, P., J. Garbaye & M. Tarkka (2007). The Mycorrhiza Helper Bacteria Revisited. *New Phytologist* 176, 22–36.
- Galagan, J., M. Henn, L. Ma, C. Cuomo & B. Birren (2005). Genomics of the Fungal Kingdom: Insights into Eukaryotic Biology. *Genome Research* 15, 1620–1631.
- Garg, P. & P. M. Burgers (2005). DNA Polymerases that Propagate the Eukaryotic DNA Replication Fork. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology* 40, 115–128.
- Geddes, C. C., I. U. Nieves & L. O. Ingram (2011). Advances in Ethanol Production. *Current Opinion in Biotechnology* 22, 312–319.
- Geiser, D. M. ym. (2006). Eurotiomycetes: Eurotiomycetidae and Chaetothyriomycetidae. *Mycologia* 98, 1053–1064.
- Ghabrial, S. A. (1998). Origin, Adaptation and Evolutionary Pathways of Fungal Viruses. *Virus Genes* 16, 119–131.
- Gilligan, C. A. (1990). Comparison of Disease Progress Curves. *New Phytol.* 115, 223–242.
- (2002). An Epidemiological Framework for Disease Management. *Adv. Bot. Res.* 38, 1–64.
- Gillivray, A. M. & N. A. R. Gow (1986). Applied Electrical Fields Polarize the Growth of Mycelia Fungi. *Journal of General Microbiology* 132, 2515–2525.
- Gimeno, C. J., P. O. Ljungdahl, C. A. Styles & G. R. Fink (1992). Unipolar Cell Divisions in the Yeast *S. cerevisiae* Lead to Filamentous Growth: Regulation by Starvation and RAS. *Cell* 68, 1077–1090.
- Gladfelter, A. S., A. K. Hungerbuehler & P. Philippsen (2006). Asynchronous Nuclear Division Cycles in Multinucleated Cells. *Journal of Cell Biology* 172, 347–362.
- Glawe, A. (2008). The Powdery Mildews: A Review of the World's Most Familiar (Yet Poorly Known) Plant Pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 46, 27–51.
- Goffeau, A. ym. (1996). Life with 6000 Genes. *Science* 274, 546–567.
- Goh, J., J. Jeon, K. S. Kim, J. Park, S. Y. Park & Y. H. Lee (2011). The PEX7-mediated Peroxisomal Import System Is Required for Fungal Development and Pathogenicity in *Magnaporthe oryzae*. *PLoS ONE* 6:12, e28220.
- Gómez, B. L. & J. D. Nosanchuk (2003). Melanin and Fungi. *Curr Opin Infect Dis.* 16:2, 91–96.
- Govrin, E. M. & A. Levine (2000). The Hypersensitive Response Facilitates Plant Infection by the Necrotrophic Pathogen *Botrytis cinerea*. *Curr. Biol.* 10, 751–757.
- van Griensven, L. J. L. D. (toim.) (1988). *The Cultivation of Mushrooms*. Horst: Mushroom Experimental Station.
- Gutiérrez, A., J. C. Río & Á. T. Martínez (2010). Fungi and Their Enzymes for Pitch Control in the Pulp and Paper Industry. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. 2. painos*. Berliini: Springer-Verlag, 357–377.
- Hahn-Hägerdal, B., M. Galbe, M. F. Gorwa-Grauslund, G. Lidén & G. Zacchi (2006). Bio-ethanol – the Fuel of Tomorrow from the Residues of Today. *Trends in Biotechnology* 24, 549–556.
- Hakala, T. K., P. Majjala, J. Konn & A. Hatakka (2004). Evaluation of Novel Wood-rotting Polypores and Corticioid Fungi for the Decay and Biopulping of Norway Spruce (*Picea abies*) Wood. *Enzyme and Microbial Technology* 34, 255–263.
- Halary, S., M. Shehre-Banoo, L. Lildhar, C. H. Slamovits, M. Hijri & N. Corradi (2011). Conserved Meiotic Machinery in *Glomus* spp., a Putatively Ancient Asexual Fungal Lineage. *Genome Biology and Evolution* 3, 950–958.
- Halmetoja, J. (2012). *Pakurikääpä*. Tampere: J. Halmetoja Studios.
- Hansen, K. & D. H. Pfister (2006). Systematics of the Pezizomycetes – the Operculate Discomycetes. *Mycologia* 98, 1029–1040.
- Harding, M. W., L. L. R. Marques, R. J. Howard & M. E. Olson (2009). Can Filamentous Fungi form Biofilms? *Trends in Microbiology* 17, 475–480.
- Harris, S. D. (2008). Branching of Fungal Hyphae: Regulation, Mechanisms and Comparison With Other Branching Systems. *Mycologia* 100, 823–832.

- Hatakka, A. (2001). Biodegradation of Lignin. Teoksessa M. Hofrichter & A. Steinbüchel (toim.): *Biopolymers. Vol 1: Lignin, Humic Substances and Coal*. Weinheim: Wiley-VCH, 129–180.
- Hatakka, A. I. (1983). Pretreatment of Wheat Straw by White-rot Fungi for Enzymic Saccharification of Cellulose. *European Journal of Applied Microbiology and Biotechnology* 18, 350–357.
- Hatakka, A. & K. E. Hammel (2010). Fungal Biodegradation of Lignocelluloses. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. Industrial Applications*. 2. painos. Berliini: Springer-Verlag, 319–340.
- Hatakka, A., P. Maijala, T. Hakala, L. Hauhio & J. Ellmén (2002). *Uusi valkohottajasieni ja sen käyttö puun esikäsitellyssä*. Suomalainen patentti No. 112248, 14.11.2003.
- Hawksworth, D. L. (1991). The Fungal Dimension of Biodiversity: Magnitude, Significance, and Conservation. *Mycological Research* 95, 641–655.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglou, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken & I. R. Sanders (1998). Mycorrhizal Fungal Diversity Determines Plant Biodiversity, Ecosystem Variability and Productivity. *Nature* 396, 69–72.
- Herrera-Estrella, A. & B. A. Horwitz (2007). Looking through the Eyes of Fungi: Molecular Genetics of Photoreception. *Molecular Microbiology* 64, 5–15.
- Hibbett, D. (2006). A Phylogenetic Overview of the Agaricomycotina. *Mycologia* 98, 917–925.
- Hibbett, D. ym. (67 muuta tekijää) (2007). A Higher-level Phylogenetic Classification of the Fungi. *Mycological Research* 111, 509–547.
- Hibbett, D. S. & P. B. Matheny (2009). The Relative Ages of Ectomycorrhizal Mushrooms and their Plant Hosts Estimated Using Bayesian Relaxed Molecular Clock Analyses. *BMC Biology* 7, 13.
- Hibbett, D. & R. G. Thorn (2001). Homobasidiomycetes. Teoksessa D. J. McLaughlin, E. J. McLaughlin & P. Lemke (toim.): *The Mycota. Vol. VII. Part B. Systematics and Evolution*. Berliini: Springer-Verlag, 121–168.
- Hintikka, V. (1982). The Colonization of Litter and Wood by Basidiomycetes in Finnish Forests. Teoksessa J. C. Frankland, J. N. Hedger & M. J. Swift (toim.): *Decomposer Basidiomycetes: Their Biology and Ecology*. British Mycological Society Symposium 4. Cambridge: Cambridge University Press, 227–239.
- Hobbie, E. A. & C. K. Boyce (2010). Carbon Sources for the Palaeozoic Giant Fungus *Prototaxites* Inferred from Modern Analogues. *Proceedings of the Royal Society B* 277, 2149–2156.
- Hoffman, K., K. Voigt & P. M. Kirk (2011). Mortierellomycotina Subphyl. Nov., Based on Multi-gene Genealogies. *Mycotaxon* 115, 353–363.
- Hofrichter, M., R. Ullrich, M. J. Pecyna, C. Liers & T. Lundell (2010). New and Classic Families of Fungal Peroxidases. *Applied Microbiology and Biotechnology* 87, 871–897.
- Hofrichter, M. (toim.) (2010). *Mycota X. Industrial applications*. 2. painos. Berliini: Springer-Verlag, 485 s.
- Hogan, D. A., M. J. Wargo & N. Beck (2007). Bacterial Biofilms on Fungal Surfaces. Teoksessa S. Kjellberg & M. Givskov (toim.): *The Biofilm Mode of Life: Mechanisms and Adaptations*. Norfolk: Horizon Bioscience, 235–245.
- de Hoog, G. S., J. Guarro, J. Gené, M. J. Figueras (2000). *Atlas of Clinical Fungi*. 2. laitos. Utrecht: Centraalbureau voor Schimmelcultures. 1 126 s.
- Huhtinen, S. (2004). Lattiasieni – sieniteettä yhteiskunnassa. *Luonnon Tutkija* 108, 128–134.
- Huhtinen, S., P. Alanko & Y. Mäkinen (2001). The Invasion History of *Microsphaera palczewskii* (Erysiphales) in Finland. *Karstenia* 41, 31–36.
- Huques, E. N., J. Degreef & A. De Kesel (2011). Champignons comestibles des forêts denses d'Afrique centrale. Taxonomie et identification. *Abc Taxa* 10, 1–253.
- Härkönen, M. (2001). Herkkujäkälä ja terveyttä edistäviä kääpiä. *Suomen Luonto* 8, 42–47.
- (2006). Kulttisieni kasvaa Suomenkin luonnossa. *Suomen Luonto* 8, 24–27.
- (2007). Missä tryffelimme piileskelevät? *Suomen Luonto* 5, 18–23.

- (2012). Šamaanien sienet. *Suomen Luonto* 6, 34–38.
- Härkönen, M., I. Järvinen, S. Huhtinen & T. Hänninen (2003a). *Suomen kauppasienet*. Helsinki: Edita. 112 s.
- Härkönen, M., T. Niemelä & L. Mwasumbi (2003b). Tanzanian Mushrooms. Edible, Harmful and Other Fungi. *Norrinia* 10, 1–200.
- Härkönen, M., T. Niemelä, K. Mbindo, H. Kotiranta & G. Pearce (2015). Zambian Mushrooms and Mycology. *Norrinia* 29, 1–208.
- Isroi, M. R., S. Syamsiah, C. Niklasson, M. Nur Cahyanto, K. Lundquist & M. J. Taherzadeh (2011). Biological Pretreatment of Lignocelluloses with White-rot Fungi and its Applications: A Review. *BioResources* 6, 5224–5259.
- James, T. Y. & M. L. Berbee (2011). No jacket required – new fungal lineage defies dress code. *Bioessays* 34, 94–102.
- James, T. Y., P. M. Letcher, J. E. Longcore, S. E. Mozley-Standridge, D. Porter, M. Powell, G. W. Griffith & R. Vilgalys (2006). A Molecular Phylogeny of the Flagellated Fungi (Chytridiomycota) and a New Description of a New Phylum (Blastocladiomycota). *Mycologia* 98, 860–871.
- Jones, M. D. M., I. Forn, C. Gadelha, M. J. Egan, D. Bass, R. Massana & T. A. Richards (2011). Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life. *Nature* 474, 200–203.
- Jones Jr, S. K. & R. J. Bennett (2011). Fungal Mating Pheromones: Choreographing the Dating Game. *Fungal Genetics and Biology* 48, 668–676.
- Juuti, J. T., S. Jokela, M. T. Tarkka, L. Paulin & J. Lahdensalo (2005). Two Phylogenetically Highly Distinct Beta-tubulin Genes of the Basidiomycete *Suillus bovinus*. *Current Genetics* 47, 253–263.
- Kar, R., B. D. Mandaokar & R. K. Kar (2010). Fungal Taxa from the Miocene Sediments of Mizoram, Northeast India. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158, 240–249.
- Karatygin, I. V., N. S. Snigirevskaya & S. V. Vikulin (2009). The Most Ancient Terrestrial Lichen *Winfrenatia reticulata*: A New Find and New Interpretation. *Paleontological Journal* 43, 107–114.
- Kaila, P. (1997). *Talotohtori*. Helsinki: WSOY. 661 s.
- Karpov, S. A., M. A. Mamkaeva, V. V. Aleoshin, E. Nassonova, O. Lilje & F. H. Gleason (2014). Morphology, phylogeny and ecology of the aphelids (Aphelidea, Opisthokonta) and proposal for the new superphylum Opisthosporidia. *Frontiers in Microbiology* 5, 1–11.
- Keller, N. P., G. Turner & J. W. Bennett (2005). Fungal Secondary Metabolism – from Biochemistry to Genomics. *Nature Reviews: Microbiology* 3, 937–947.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, D. W. Minter & J. A. Stalpers (toim.) (2008). *Ainsworths & Bisby's dictionary of the fungi*. 10. painos. Wallingford: CAB International. 771 s.
- Kleizen, B. & I. Braakman (2004). Protein Folding and Quality Control in the Endoplasmic Reticulum. *Current Opinion in Cell Biology* 16, 343–349.
- Knop, M. (2011). Yeast Cell Morphology and Sexual Reproduction – a Short Overview and Some Considerations. *C R Biol.* 334, 599–606.
- Koivistoinen, O., M. Arvas, J. R. Headman, M. Andberg, M. Penttilä, T. W. Jeffries & P. Richard (2012). Characterisation of the Gene Cluster for l-Rhamnose Catabolism in the Yeast *Scheffersomyces (Pichia) stipitis*. *Gene* 492, 177–185.
- Kolmer, J. A., M. E. Ordonez & J. V. Groth (2009). The Rust Fungi. Teoksessa: *Encyclopedia of Life Sciences*. Chichester: John Wiley & Sons. www.els.net/. DOI:10.1002/97804700159202.a0021264
- Korhola, M., I. Suomalainen E. Väisänen & H. Tuompo (1986). Distiller's Yeast. *Foundation for Biotechnical and Industrial Fermentation Research* 4, 29–61.
- Kotiranta, H., R. Saarenoksa & I. Kytövuori (2009). *Aphyllporoid Fungi of Finland*. *Norrinia* 19, 1–223.
- Kriel, J., S. Haesendonckx, M. Rubio-Teixeira, G. van Zeebroeck & J. M. Thevelein (2011). From Transporter to Transceptor: Signaling from Transporters Provokes Re-evaluation of Complex Trafficking and Regulatory Controls. *BioEssays* 33, 870–879.
- Krings, M., N. Dotzler J. Galtier & T. N. Taylor (2011). Oldest Fossil Basidiomycete Clamp Connections. *Mycoscience* 52, 18–23

- Krings, M., N. Dotzler, T. N. Taylor & J. Galtier (2009). A Late Pennsylvanian Fungal Leaf Endophyte from Grand-Croix, France. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156, 449–453.
- Krings, M., J. Galtier, T. N. Taylor & N. Dotzler (2009). Chytrid-like Microfungi in *Biscali-theca* cf. *musata* (Zygopteridales) from the Upper Pennsylvanian Grand-Croix Cherts (Saint-Etienne Basin, France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 157, 309–316.
- Krings, M., T. N. Taylor, E. L. Taylor, N. Dotzler & C. Walker (2011). Arbuscular Mycorrhizal-like Fungi in Carboniferous Arborescent Lycopsids. *New Phytologist* 191, 311–314.
- Kruckeberg, A. L., M. C. Walsh & K. van Dam (1998). How Do Yeast Cells Sense Glucose? *BioEssays* 20, 972–976.
- Kubicek, C. P., P. Punt & J. Visser (2010). Production of Organic Acids by Filamentous Fungi. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. Industrial applications*. 2. painos. Berliini: Springer-Verlag, 215–247.
- Kurtzman, C. P., J. W. Fell & T. Boekhout (2011). Definition, Classification and Nomenclature of the Yeasts. Teoksessa C. P. Kurtzman, J. W. Fell & T. Boekhout (toim.): *The Yeasts, A Taxonomic Study*, Vol. 1. 5. painos. Amsterdam: Elsevier, 3–5.
- Kües, U. (2000). Life History and Developmental Processes in the Basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 64, 316–353.
- Kück, U & B. Hoff (2010). New Tools for the Genetic Manipulation of Filamentous Fungi. *Appl. Microbiol. Biotech.* 86, 51–62.
- Kämper, J., R. Kahmann, M. Bölker, L. Ma, T. Brefort, B. Saville, F. Banuett, J. Kronstad, S. Gold, O. Müller ym. (2006). Insights from the Genome of the Biotrophic Fungal Plant Pathogen *Ustilago maydis*. *Nature* 444, 97–101.
- Landry, C. R., J. P. Townsend, D. L. Hartl & D. Cavalieri (2006). Ecological and Evolutionary Genomics of *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular Ecology* 15, 575–591.
- Landvik, S., O. Eriksson, & M. Berbee (2001). *Neolepta* – a Fungal Dinosaur? Evidence from β -tubulin Amino Acid Aequences. *Mycologia* 93, 1151–1163.
- Lawrey, J. D., R. Lücking, H. J. M. Sipman, J. L. Chaves, S. A. Redhead, F. Bungartz, M. Sikaroodi & P. M. Gillevet (2009). High Concentration of Basidiolichens in a Single Family of Agaricoid Mushrooms (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae). *Mycological Research* 113, 1154–1171.
- Lehr, N. A., S. D. Schrey, R. Bauer, R. Hampf & M. T. Tarkka (2007). Suppression of Plant Defence Response by a Mycorrhiza Helper Bacterium. *New Phytologist* 174, 892–903.
- Lehto, T. & J. J. Zwiazek (2011). Ectomycorrhizas and Water Relations of Trees: A Review. *Mycorrhiza* 21, 71–90
- Lehtonen, M. T., M. Akita, W. Frank, R. Reski & J. P. T. Valkonen (2012a). Involvement of a Class III Peroxidase and the Mitochondrial Protein TSPO in Oxidative Burst upon Treatment of Moss Plants with a Fungal Elicitor. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 25, 363–371.
- Lehtonen M. T., M. Akita, N. Kalkkinen, E. Ahola, G. Rönnholm, P. Somervuo, M. Thelander & J. P. T. Valkonen (2009). Quickly Released Peroxidase of Moss (*Physcomitrella patens*) in Defense against Fungal Invaders. *New Phytol.* 183, 432–443.
- Lehtonen, M. T., E. M. Marttinen, M. Akita & J. P. T. Valkonen (2012b). Fungi Infecting Cultivated Moss Can also Cause Diseases in Crop Plants. *Ann. Appl. Biol.* 160, 298–3073.
- Leveau, J. H. & G. M. Preston (2007). Macterial Mycophagy: Definition and Diagnosis of a Unique Bacterial-fungal Interaction. *New Phytologist* 177, 859–876.
- Li, L., S. S. Chang & Y. Liu (2010). RNA Interference Pathways in Filamentous Fungi. *Cellular and Molecular Life Sciences* 67, 3849–3863.
- Liggenstoffer, A. S., N. H. Youssef, M. B. Couger & M. S. Elshahed (2010). Phylogenetic Diversity and Community Structure of Anaerobic Gut Fungi (*Phylum Neocalimastigomycota*) in Ruminant and Non-ruminant Herbivores. *The ISME Journal* 4, 1225–1235.
- Liu, Z., J. Thornton, M. Spirek & R. A. Butow (2008). Activation of the SPS Amino Acid-Sensing Pathway in *Saccharomyces cerevisiae* Correlates with the Phosphorylation State of a Sensor Component, Ptr3. *Molecular and Cellular Biology*. 28, 551–563.
- Lodolo, E. L., J. L. F. Kock, B. C. Axcell & M. Brooks (2008). The Yeast *Saccharomyces*

- cerevisiae* – the Main Character in Beer Brewing. *FEMS Yeast Research* 8, 1018–1036.
- Lohtander, K., I. Oksanen & J. Rikkinen (2003). Genetic Diversity of Green Algal and Cyanobacterial Photobionts in *Nephroma* (Peltigerales). *Lichenologist* 35, 325–339.
- Lomascolo, A., C. Stentelaire, M. Asther & L. Lesage-Meessen (1999). Basidiomycetes as New Biotechnological Tools to Generate Natural Aromatic Flavours for the Food Industry. *Trends in Biotechnology* 17, 282–289.
- Lundell, T. K., M. R. Mäkelä & K. Hildén (2010). Lignin-modifying Enzymes in Filamentous Basidiomycetes – Ecological, Functional and Phylogenetic Review. *Journal of Basic Microbiology* 50, 5–20.
- Lutzoni, F., M. Pagel & V. Reeb (2001). Major Fungal Lineages Are Derived from Lichen Symbiotic Ancestors. *Nature* 411, 937–940.
- Lücking, R., S. Huhndorf, D. H. Pfister, E. R. Plata & T. Lumbsch (2009). Fungi Evolved Right on Track. *Mycologia* 101, 810–822.
- Machida, M., K. Asai, M. Sano, T. Tanaka, T. Kumagai, G. Terai, K. Kusumoto, T. Arima, O. Akita, Y. Kashiwagi ym. (2005). Genome Sequencing and Analysis of *Aspergillus oryzae*. *Nature* 438, 1157–1161.
- Madhani, H. D. & G. R. Fink (1998). The Control of Filamentous Differentiation and Virulence in Fungi. *Trends in Cell Biology* 8, 348–353.
- Maijala, P., M. Kleen, C. Westin, K. Poppius-Levlin, K. Herranen, J. H. Lehto, P. Reponen, O. Mäentausta, A. Mettälä & A. Hatakka (2008). Biomechanical Pulping of Softwood with Enzymes and White-rot Fungus *Physisporinus rivulosus*. *Enzyme and Microbial Technology* 43, 169–177.
- Mandyam, K. & A. Jumpponen (2005). Seeking the Elusive Function of the Root-colonising Dark Septate Endophytic Fungi. *Studies in Mycology* 53, 173–189.
- Margulis, L. (1975). Symbiotic Theory of the Origin of Eukaryotic Organelles; Criteria for Proof. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 29, 21–38.
- van Maris, A. J., A. A. Winkler, M. Kuyper, W. T. de Laat, J. P. van Dijken & J. T. Pronk (2007). Development of Efficient Xylose Fermentation in *Saccharomyces cerevisiae*: Xylose isomerase as a Key Component. *Advances in Biochemical Engineering / Biotechnology* 108, 179–204.
- Márquez, L. M., R. S. Redman, R. J. Rodríguez & M. J. Roossinck (2007). A Virus in a Fungus in a Plant: Three-way Symbiosis Required for Thermal Tolerance. *Science* 315, 513–515.
- Marschner, P. & S. Timonen (2006). Bacterial Community Composition and Activity in Rhizospheres of Roots Colonised by Arbuscular Mycorrhizal Fungi. Teoksessa K. G. Mukerji, C. Manoharachary & J. Singh (toim.): *Microbial Activity in the Rhizosphere*. Berliini: Springer Verlag, 139–149.
- Marshall, W. F. (2007). What is the Function of Centrioles? *Journal of Cell Biochemistry* 100, 916–922.
- Martin, F. ym. (2008). The Genome of *Laccaria bicolor* Provides Insights into Mycorrhizal Symbiosis. *Nature* 452, 88–92.
- Martin-González, A., J. Wierzychos, J. C. Gutiérrez, J. Alonso & C. Ascaso (2009). Microbial Cretaceous Park: Biodiversity of Microbial Fossils Entrapped in Amber. *Naturwissenschaften* 96, 551–564.
- Martinez, J. L., L. Liu, D. Petranovic, J. Nielsen (2012). Pharmaceutical Protein Production by Yeast: Towards Production of Human Blood Proteins by Microbial Fermentation. *Curr. Opin. Biotechnol.* 23, 965–971.
- Matheny, P. B., J. A. Gossmann, P. Zalar, T. A. Kumar & D. S. Hibbett (2006). Resolving the Phylogenetic Position of the Wallemiomycetes: An Enigmatic Major Lineage of Basidiomycota. *Canadian Journal of Botany* 84, 1794–1805.
- Medina, E. M., G. W. Jones & D. A. Fitzpatrick (2011). Reconstructing the Fungal Tree of Life Using Phylogenomics and a Preliminary Investigation of the Distribution of Yeast Prion-like Proteins in the Fungal Kingdom. *Journal of Molecular Evolution*.
- Merico, A. P. Sulo, J. Piskur & C. Compagno (2007). Fermentative Lifestyle in Yeasts Belonging to the Saccharomyces Complex. *FEBS Journal* 274, 976–989.
- Mewes, H. W. ym. (1997). Overview of the Yeast Genome. *Nature* 387 (suppl.), 7–8.
- Miadlikowska, J. ym. (2006). New Insights into Classification and Evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from Phylogenetic Analyses of

- Three Ribosomal RNA- and two Protein-coding Genes. *Mycologia* 98, 1088–1103.
- Miettinen, O. (2011). *Taxonomy and Phylogeny of White-rot Polyporales: Case Studies in Hymenochaetales and Polyporales (Basidiomycota)*. Botany from the University of Helsinki No: 41. Helsinki: Helsingin yliopisto. 10 s. ja liitteet.
- Moisio, S. (2013). Sienten talteenotto, jatkojalostus ja kauppa on monella tavoin säädeltyä. *Sienilehti* 65:2, 35–37.
- Molina R, H. B. Massicotte & J. M. Trappe (1992). Specificity Phenomena in Mycorrhizal Symbioses: Community-ecological Consequences and Practical Implications. Teoksessa M. F. Allen (toim.): *Mycorrhizal Functioning*. New York: Chapman and Hall: 357–423.
- Moore, D., L. J. McNulty & A. Meskauskas (2005). Branching in Fungal Hyphae and Fungal Tissues: Growing Mycelia in a Desktop Computer. Teoksessa J. Davies (toim.): *Branching Morphogenesis*. Georgetown, Texas: Landes bioscience, 1–15.
- Moore, D, G. Robson & T. Trinci (2011). *21st Century Guidebook to Fungi*. Cambridge: Cambridge University Press, 640.
- Moore-Landecker, E. (1982). *Fundamentals of the Fungi*. 2. painos. Englewood Cliffs: Prentice-Hall. 578 s.
- Moran, N. & T. Jarvik (2010). Lateral Transfer of Genes from Fungi Underlies Carotenoid Production in Aphids. *Science* 328, 624–627.
- Moreno-Borchart, A. C. & M. Knop (2003). Prospore Membrane Formation: How Budding Yeast Gets Shaped in Meiosis. *Microbiology Research* 158, 83–90.
- Morrow, C. A. & J. A. Fraser (2009). Sexual Reproduction and Dimorphism in the Pathogenic Basidiomycetes. *FEMS Yeast Research* 9, 161–177.
- Morschhäuser, J. (2011). Nitrogen Regulation of Morphogenesis and Protease Secretion in *Candida albicans*. *International Journal of Medical Microbiology* 301, 390–394.
- Myllys, L., S. Stenroos, A. Thell & M. Kuusinen (2007). High Cyanobiont Selectivity of Epiphytic Lichens in Old Growth Boreal Forest of Finland. *New Phytologist* 173, 621–629.
- Mäentausta, O. & K. Steffen (2008). *Menetelmä saastuneen maa-aineksen puhdistamiseksi*. European Patent Application EP 2 1 5 8046A1. Helsinki: Mzymes Oy.
- Mäkelä, M. R. (2009). *The White-rot Fungi Phlebia Radiata and Dichomitus Squalens in Wood-based Cultures: Expression of Laccases, Lignin Peroxidases, and Oxalate Decarboxylase*. Dissertationes bioscientiarum molecularium Universitatis Helsingiensis in Viikki 38/2009. Helsinki: Helsingin yliopisto.
- Neelapu, N. R. R., A. Reineke, U. M. R. Chanchala & U. D. Koduru (2009). Molecular Phylogeny of Asexual Entomopathogenic Fungi with Special Reference to *Beauveria bassina* and *Nomuraea rileyi*. *Revista Iberoamericana de Micología* 26, 129–145.
- Neiman, A. (2011). Sporulation in the Budding Yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics*. 189, 737–765.
- Ni, M., M. Feretzaki, S. Sun, X. Wang & J. Heitman (2011). Sex in Fungi. *Annual Review of Genetics* 45, 405–430.
- Niemelä, T. (2005). *Käävät, puiden sienet*. Norr-linia 13. Helsinki: Kasvimuseo, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsingin yliopisto. 319 s.
- Nikoh, N. & T. Fukatsu (2000). Interkingdom Host Jumping Underground: Phylogenetic Analysis of Entomoparasitic Fungi of the Genus *Cordyceps*. *Molecular Biology and Evolution* 17, 629–638.
- Nousiainen, P., P. Maijala, A. Hatakka, A. T. Martínez & J. Sipilä (2009). Syringyl-type Simple Plant Phenolics as Mediating Oxidants in Laccase Catalyzed Degradation of Lignocellulosic Materials: Model Compound Studies. *Holzforschung* 63, 699–704.
- Ohm, R. A., J. F. de Jong, L. G. Lugones ym. (2010). Genome Sequence of the Model Mushroom *Schizophyllum commune*. *Nature Biotechnology* 28, 957–963.
- Oksanen, I. (2006). Ecological and Biotechnological Aspects of Lichens. *Applied Microbiology and Biotechnology* 73, 723–734.
- Oliveira, A. G. & C. V. Stevani (2009). The Enzymatic Nature of Fungal Bioluminescence. *Photochemical & Photobiological Sciences* 8, 1349–1488.
- Oliver, R. P. & P. S. Solomon (2010). New Developments in Pathogenicity and

- Virulence of Necrotrophs. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13, 415–419.
- Olivero, I., C. Ruiz-Macias, A. Chordi & J. M. Peinado (1982). Effect of External pH on the Growth of *Saccharomyces cerevisiae* Fermenting Maltose in Batch and Continuous Culture. *Biotechnology and Bioengineering* 25, 2293–2317.
- Olson, Å. ym. (2012). Insight into Trade-off between Wood Decay and Parasitism from the Genome of a Fungal Forest Pathogen. *New Phytologist* 194, 1001–1013.
- Olsson, S. & B. S. Hansson (1995). Action Potential-like Activity Found in Fungal Mycelia is Sensitive to Stimulation. *Naturwissenschaften* 82, 30–31.
- Osborn, A. (2010). Secondary Metabolic Gene Clusters: Evolutionary Toolkits for Chemical Innovation. *Trends in Genetics* 26, 449–457.
- Osono, T. (2010). Decomposition of Grass Leaves by Lignolytic Litter-Decomposing Fungi. *Grassland Science* 56, 31–36.
- Palmer, J. M. & N. P. Keller (2010). Secondary Metabolism in Fungi: Does Chromosomal Location Matter? *Current Opinion in Microbiology* 13, 431–436.
- Panaccione, D. G. (2010). Ergot Alkaloids. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. Industrial applications*. 2. painos. Berliini: Springer-Verlag, 195–214.
- Parfrey L. W., D. J. Lahr, A. H. Knoll & L. A. Katz (2011). Estimating the Timing of Early Eukaryotic Diversification with Multigene Molecular Clocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 13624–13629.
- Paulsrud P., J. Rikkinen, P. Lindblad (2000). Spatial Patterns of Photobiont Diversity in some Nostoc-containing Lichens. *New Phytologist* 146: 291–299.
- Peláez, F., J. Collado, G. Platas, D. P. Overy, J. Martín, F. Vicente, A. del Val González, A. Basilio, M. de la Cruz, J. R. Tormo, A. Fillola, F. Arenal, M. Villareal, V. Rubio, H. O. Baral, R. Galán & G. F. Bills (2011). Phylogeny and Intercontinental Distribution of the Pneumocandin-producing Anamorphic Fungus *Glarea lozoyensis*. *Mycology* 2, 1–17.
- Pereira, G. & E. Schiebel (2001). The Role of the Yeast Spindle Pole Body and the Mammalian Centrosome in Regulating Late Mitotic Events. *Current Opinion in Cell Biology* 13, 762–769.
- van der Plank, J. (1963). Plant Diseases: Epidemics and Control. Lontoo: Academic Press. 349 s.
- Poppe, J. (2000). Use of Agricultural Waste Materials in the Cultivation of Mushroomrooms. Teoksessa L. J. L. D. van Griensven (toim.): *Science and Cultivation of Edible Fungi*. Rotterdam: A. A. Balkema, 3–23.
- Porro, D., B. Gasser, T. Fossati, M. Maurer, P. Branduardi, M. Sauer & D. Mattanovich (2011). Production of Recombinant Proteins and Metabolites in Yeasts. *Applied Microbiology and Biotechnology* 89, 939–948.
- Pressel S, Bidartondo M, Ligrone R & Duckett J. 2010. Fungal symbioses in bryophytes: New insights in the Twenty First Century. *Phytotaxa* 9, 238–253.
- Pretorius, I. S. (2000). Tailoring Wine Yeast for a New Millennium: Novel Approaches to the Ancient Art of Winemaking. *Yeast* 16, 675–729.
- Puligundla, P., D. Smogrovicova, V. S. R. Obulam & S. Ko (2011). Very High Gravity (VHG) Ethanol Brewing and Fermentation: A Research Update. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology* 38, 1133–1144.
- Raper, J. R. (1966a). Genetics of *Sexuality of Higher Fungi*. New York: The Ronand Press. 283 s.
- (1966b). Life Cycles, Sexuality and Sexual Mechanism. Teoksessa G. C. Ainsworth & A. S. Sussman (toim.): *The Fungi, an Advanced Treatise II. The Fungal Organism*. New York & Lontoo: Academic Press, 473–511.
- Raudaskoski, M. & E. Kothe (2010). Basidiomycete Mating Type Genes and Pheromone Signaling. *Eukaryotic Cell* 9, 847–859.
- Rautavaara, T. (1947). *Suomen sienisato. Tutkimuksia sen laadusta, suuruudesta, käytöstä ja arvosta*. Porvoo: WSOY. 534 s.
- Raven P. H., R. F. Evert & S. E. Eichhorn (1986). *Biology of Plants*. 4. painos. New York: Worth Publishers. 775 s.
- Rayner, A. D. M. & L. Boddy (1988). *Fungal Decomposition of Wood, its Biology and Ecology*. A Wiley Interscience publication. Chichester: John Wiley & Sons Ltd. 587 s.

- Reddy, M., S. & T. Satyanarayana (2006). Interactions Between Ectomycorrhizal Fungi and Rhizospheric Microbes. Teoksessa K. G. Mukerji, C. Manoharachary & J. Singh (toim.): *Microbial Activity in the Rhizosphere*. Berliini: Springer Verlag, 245–258.
- Rep, M. & H. Kistler (2010). The Genomic Organization of Plant Pathogenicity in *Fusarium* Species. *Current Opinion in Plant Biology* 13, 420–426.
- Richards, T., G. Leonard, D. Soanes & N. Talbot (2011). Gene Transfer into the Fungi. *Fungal Biology Reviews* 25, 98–110.
- Rikala, R. (2012). *Metsäpuuiden taimien kasvatuspapas*. Metsäntutkimuslaitos. Vammala: Vammalan Kirjapaino. 247 s.
- Rikkinen, J. & G. Poinar (2000). A New Species of Resiniculous *Chaenothecopsis* (Mycocaliciaceae, Ascomycota) from 20 Million Year Old Bitterfeld Amber, with Remarks on the Biology of Resiniculous Fungi. *Mycological Research* 104, 7–15.
- (2008). A New Species of *Phyllopsora* (Lecanorales, Lichen-forming Ascomycota) from Dominican Amber, with Remarks on the Fossil History of Lichens. *Journal of Experimental Botany* 59, 1013–1021.
- Roberts, I. N. & S. G. Oliver (2011). The Yin and Yang of Yeast: Biodiversity Research and Systems Biology as Complementary Forces Driving Innovation in Biotechnology. *Biotechnology Letters* 33, 477–487.
- Rodriguez, R. J., J. F. White Jr., A. E. Arnold & R. S. Redman (2009). Fungal Endophytes: Diversity and Functional Roles. *New Phytologist* 182, 314–330.
- Rolland, F., J. Winderickx & J. M. Thevelein (2002). Glucose-sensing and -signalling Mechanisms in Yeast. *FEMS Yeast Research* 2, 183–201.
- Rosling, A. ym. 2011. Archaeorhizomycetes: Unearthing an Ancient Class of Ubiquitous Soil Fungi. *Science* 333, 876.
- Rutherford, J. (2011). Direct Sensing of Nutrient Availability by Fungi. *Fungal Biology Reviews* 25, 111–119.
- Saikkonen, K. (2007). Forest Structure and Fungal Endophytes. *Fungal Biology Reviews*, 21, 67–74.
- Saikkonen, K., S. H. Faeth, M. L. Helander, & T. J. Sullivan (1998). Fungal Endophytes: A Continuum of Interactions with Host Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, 319–343.
- Saikkonen, K., P. Wäli, & M. Helander (2010). Genetic Compatibility Determines Endophyte-grass Combinations. *PlosOne* 5, e9845.
- Saikkonen, K., P. Wäli, M. Helander, & S. H. Faeth (2004). Evolution of Endophyte-plant Symbioses. *Trends in Plant Science* 9, 275–280.
- Salo, P., T. Niemelä & U. Salo (2006). Suomen sienipapas. Helsinki: Kasvimuseo, WSOY. 512 s.
- Sanders, I. R. & D. Croll (2010). *Arbuscular mycorrhiza*: The Challenge to Understand the Genetics of the Fungal Partner. *Annual Review in Genetics* 44, 271–292.
- Scannell, D. R., G. Butler & K. H. Wolfe (2007). Yeast Genome Evolution – the Origin of the Species. *Yeast* 24, 929–942.
- Schigel, D. (2009). *Polypore Assemblages in Boreal Old-growth Forests, and Associated Beetles*. Botany from the University of Helsinki No: 39. Helsinki: University of Helsinki. 44 s. ja liitteet.
- Schmidt, A. R., H. Dörfelt, S. Struwe & V. Perrichot (2010). Evidence for Fungivory in Cretaceous Amber Forests from Gondwana and Laurasia. *Palaeontographica Abteilung B* 283, 157–173.
- Schmidt, A. R., V. Perrichot, M. Svojtka, K. B. Anderson, K. H. Belete, R. Bussert, H. Dörfelt, S. Jancke, B. Mohr, E. Mohrmann, P. C. Nascimbene, A. Nel, P. Nel, E. Ragazzi, G. Roghi, E. E. Saupe, K. Schmidt, H. Schneider, P. A. Selden & N. Vávra (2010). Cretaceous African Life Captured in Amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 7329–7334.
- Schoch, C. L. ym. (2006). A Multigene Phylogeny of the Dothideomycetes Using Four Nuclear Loci. *Mycologia* 98, 1041–1052.
- Schoch C. L. ym. (64 muuta tekijää) (2009). The Ascomycota Tree of Life: A Phylum-wide Phylogeny Clarifies the Origin and Evolution of Fundamental Reproductive and Ecological Traits. *Systematic Biology* 58, 224–239.
- Schwendemann, A. B., A. L. Decombeix, T. N. Taylor, E. L. Taylor & M. Krings (2011). Morphological and Functional Stasis in

- Mycorrhizal Root Nodules as Exhibited by a Triassic Conifer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 13630–13634.
- Schwendemann, A. B., T. N. Taylor, E. Taylor & M. Krings (2010). Organization, Anatomy, and Fungal Endophytes of a Triassic Conifer Embryo. *American Journal of Botany* 97, 1873–1883.
- Schüßler, A., D. Schwarzott & C. Walker (2001). A New Fungal Phylum, the *Glomeromycota*: Phylogeny and Evolution. *Mycological Research* 105, 1413–1421.
- Shevchenko, S. M. & G. W. Bailey (1996). Life after Death: Lignin-humic Relationships Reexamined. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 26, 95–153.
- Simard, S. W., D. A. Perry, M. D. Jones, D. D. Myrold, D. M. Durall & R. Molina (1997). Net Transfer of Carbon between Ectomycorrhizal Tree Species in the Field. *Nature* 388, 579–582.
- Simmons, D. R., T. Y. James, A. F. Meyer & J. E. Longcore (2009). Lobulomycetales, a New Order in the Chytridiomycota. *Mycological Research* 113, 450–460.
- Singh, H. (2006). *Mycoremediation. Fungal Bioremediation*. Chichester: John Wiley & Sons.
- Slot, J. & A. Rokas (2010). Multiple Gal Pathway Gene Clusters Evolved Independently and by Different Mechanisms in Fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 10136–10141.
- Smith, M. L., J. N. Bruhn & J. B. Anderson (1992). The Fungus *Armillaria bulbosa* Is among the Largest and Oldest Living Organisms. *Nature* 356, 428–431.
- Smith, S. E. & D. Read (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. 3. painos. Lontoo: Academic Press. 787 s.
- Spatafora, J. W. ym. (33 tekijää) (2006). A Five Gene Phylogeny of Pezizomycotina. *Mycologia* 98, 1018–1028.
- Spatafora, J. W., Y. Chang, G. L. Benny, K. Lazarus, M. E. Smith, M. L. Berbee, G. Bonito, N. Corradi, I. Grigoriev, A. Gryganskiy, T. Y. James, K. O'Donnell, R. W. Roberson, T. N. Taylor, J. Uehling, R. Vilgalys & M. M. White (2016). A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia* 108, 1028–1046.
- Stajich, J. E., M. L. Berbee, M. Blackwell, D. S. Hibbett, T. Y. James, J. W. Spatafora & J. W. Taylor (2009). The Fungi. *Current Biology* 19, R840–R845.
- Stajich, J., S. Wilke, D. Ahrén, C. Au, B. Birren, M. Borodovsky, C. Burns, B. Canbäck, L. Casselton, C. Cheng ym. (2010). Insights into Evolution of Multicellular Fungi from the Assembled Chromosomes of the Mushroom *Coprinopsis cinerea* (*Coprinus cinereus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 11889–11894.
- Stamets, P. (2000). *Growing Gourmet and Medicinal Mushrooms*. 3. painos. Berkeley: Ten Speed Press. 614 s.
- Steffen, K. T. (2003). Degradation of Recalcitrant Biopolymers and Polycyclic Aromatic Hydrocarbons by Litter-decomposing Basidiomycetous Fungi. *Disserationes Biocentri Viikki Universitatis Helsingiensis. Helsinki: Helsingin yliopisto*. 69 s.
- Steffen, K. T. & M. Tuomela (2010). Fungal Soil Bioremediation: Development for Large Scale Applications. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X*. 2. painos. Berliini: Springer-Verlag, 451–467.
- Stenroos, S., T. Ahti, K.-L. Lohtander & L. Myllys (2011). *Suomen jäkäläopas*. *Norrilinia* 21, 1–534.
- Stenroos, S., S. Huhtinen, A. Lesonen, Z. Palice & C. Prinzen (2009). *Puttea, Gen. Nov., Erected for the Enigmatic Lichen Lecidea margaritella*. *Bryologist* 112, 544–557.
- Stenroos, S., F. Högnabba, L. Myllys, J. Hyvönen & A. Thell (2006). High Selectivity in Symbiotic Associations of Lichenized Ascomycetes and Cyanobacteria. *Cladistics* 22, 230–238.
- Stenroos, S., T. Laukka, S. Huhtinen, P. Döbeler, L. Myllys, K. Syrjänen, J. Hyvönen (2010). Multiple Origins of Symbioses between Ascomycetes and bryophytes Suggested by a Five-gene Phylogeny. *Cladistics* 26, 281–300.
- Stergiopoulos, I. & P. J. de Wit (2009). Fungal Effector Proteins. *Annual Review in Phytopathology* 47, 233–263.
- Suh, S.-O., M. Blackwell, C. P. Kurtzman & M.-A. Lachance (2006). Phylogenetics

- of Saccharomycetales, the Ascomycete Yeasts. *Mycologia* 98, 1006–1017.
- Sun, H. (2011). *The Biocontrol Agent Phlebiopsis gigantea: Efficacy and Impacts on the Stump Bacterial Biota and Conifer Tree Defences*. Dissertationes Biocentri Viikki Universitatis Helsinkiensis 23/2011. Helsinki: Helsingin yliopisto. 55 s. ja liitteet.
- Sun, Q., G. H. Choi & D. L. Nuss (2009). A Single Argonaute Gene is Required for Induction of RNA Silencing Antiviral Defense and Promotes Viral RNA Recombination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 17927–17932.
- Sun, S. & J. Heitman (2011). Is Sex Necessary? *BMC Biology* 9, 56.
- Suomalainen, H. & E. Oura (1978). Ethanol as Substrate for Baker's Yeast. *Dechema Monographien* 83, 43–51.
- Swann, E. C. & J. Taylor (1995). Phylogenetic Perspectives on Basidiomycete Systematics; Evidence from the 18S rRNA Gene. *Canadian Journal of Botany* 73, 862–868.
- Tabora, C. P., M. B. da Silva, J. D. Nosanchuk & L. R. Travassos (2008). Melanin as a Virulence Factor of *Paracoccidioides brasiliensis* and other Dimorphic Pathogenic Fungi: A Minireview. *Mycopathologia* 165, 331–339.
- Taylor, T. N., E. L. Taylor & M. Krings (2009). *Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2. painos. New York: Academic Press. 1230 s.
- Theisen U., A. Straube & G. Steinberg (2008). Dynamic Rearrangement of Nucleoporins during Fungal "open" Mitosis. *Molecular Biology of the Cell* 19, 1230–1240.
- Timonen, S. & M. Bomberg (2009). Archaea in Dry Soil Environments. *Phytochemistry Reviews* 8, 505–518.
- Tuomela, M. & A. Hatakka (2011). Oxidative Fungal Enzymes for Bioremediation. Teoksessa M. Moo-Young (päätoim.): *Comprehensive Biotechnology*. 2. painos. S. Agathos (toim.): *Vol. 6, Environmental Biotechnology and Safety*. Philadelphia: Elsevier, 183–196.
- Tuomivirta, T. T. & J. Hantula (2005). Three Unrelated Viruses Occur in a Single Isolate of *Gremmeniella abietina* var. *abietina* Type A. *Virus Research* 110, 31–39.
- Turcotte, B., X. B. Liang, F. Robert & N. Soontornngun (2010). Transcriptional Regulation of Non-fermentable Carbon Utilization in Budding Yeast. *FEMS Yeast Research* 10, 2–13.
- Twyman, R. M. (2004). *Principles of Proteomics*. Abingdon: Taylor & Francis.
- Uroz, S., C. Calvaruso, M.-P. Turpault & P. Frey-Klett (2009). Mineral Weathering by Bacteria: Ecology, Actors and Mechanisms. *Trends in microbiology* 17, 378–387.
- Váchová, L., V. Stovicek, O. Hlaváček, O. Chernyavskiy, L. Stěpánek, L. Kubínová & Z. Palková (2011). Flo11p, Drug Efflux Pumps, and the Extracellular Matrix Cooperate to Form Biofilm Yeast Colonies. *Journal of Cell Biology* 194, 679–687.
- Valenzuela, P., A. Medina, W. J. Rutter, G. Ammerer & B. D. Hall (1982). Synthesis and Assembly of Hepatitis B Virus Surface Antigen Particles in Yeast. *Nature* 298, 347–350.
- Valkonen, J., K. Bremer & E. Tapio (2005). *Kasvi sairastaa – oppi kasvitaudeista*. 3. painos. Helsinki: Yliopistopaino, 179 s. [1. painos 1996.]
- Valo, H. K., P. H. Laaksonen, L. J. Peltonen, M. B. Linder, J. T. Hirvonen & T. J. Laaksonen (2010). Multifunctional Hydrophobin: Toward Functional Coatings for Drug Nanoparticles. *ACS Nano* 4, 1750–1758.
- Verbeken, A. & R. Walleyn (2010). Monograph of *Lactarius* in Tropical Africa. *Fungus Flora of Tropical Africa* 2, 1–161.
- Verma, M., S. K. Brar, R. D. Tyagi, R. Y. Surampalli & J. R. Valéro (2007). Antagonistic Fungi, *Trichoderma* spp.: Panoply of Biological Control. *Biochemical Engineering Journal* 37, 1–20.
- Vestberg, M. (2007). Mycorrhiza Commercialized in Finland. Teoksessa S. Karhu (toim.): *Sadonkorjuu – Tutkittua puutarhatuotantoa 2003–2005*. MTT:n selvityksiä 139, 93.
- Vitikainen, M., M. Arvas, T. Pakula, M. Oja, M. Penttilä & M. Saloheimo (2010). Array Comparative Genomic Hybridization Analysis of *Trichoderma reesei* Strains with Enhanced Cellulase Production Properties. *BMC Genomics* 11, 441.
- Vollmeister, E., K. Schipper, S. Baumann, C. Haag, T. Pohlmann, J. Stock & M.

- Feldbrügge (2012). Fungal Development of the Plant Pathogen *Ustilago maydis*. *FEMS Microbiology Reviews* 36, 59–77.
- Vossbrinck, C. R. & B. A. Debrunner-Vossbrinck (2005). Molecular Phylogeny of the Microsporidia: Ecological, Ultrastructural and Taxonomic Considerations. *Folia Parasitologica* 52, 131–142.
- de Vries, R. P., E. Battaglia, P. M. Coutinho, B. Henrissat & J. Visser (2010). (Hemi-) Cellulose Degrading Enzymes and Their Encoding Genes from *Aspergillus* and *Trichoderma*. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. 2. painos*. Berliini: Springer-Verlag, 341–355.
- Wach, M. P., A. Sriskantha & C. P. Romaine (1987). Double-stranded RNAs Associated with La France Disease of the Commercial Mushroom. *Phytopathology* 77, 1321–1325.
- Wang, Z., P. R. Johnston, S. Takamatsu, J. W. Spatafora & D. S. Hibbett (2006). Toward a Phylogenetic Classification of the Leotiomycetes Based on rDNA Data. *Mycologia* 98, 1065–1075.
- Weber, A., M. Moring, A. Hatakka, A. Mettälä, P. Pessala, A. Kalliola, T. Tienvieri & P. Reponen (2005). *Pihkan poisto hakkeesta*. Suomalainen patentti No. 115221 B, 31.03.2005.
- Weber, C. (1884). Über den Pilz der Wurzelanschwellungen von *Juncus bufonius*. *Botanische Zeitung* 42, 369–379.
- Wedin, M., H. Döring & G. Gilenstam (2006). *Stictis* s. lat. (Ostropales, Ascomycota) in Northern Scandinavia, with a Key and Notes on Morphological Variation in Relation to Lifestyle. *Mycol. Res.* 110, 773–789.
- Williamson, D., S. Pandey, S. Taylor, K. Rogers, L. Storey M. R. Marshall & D. Holland (2011). A Case of Infection Caused by the Basidiomycete *Phellinus undulatus*. *Journal of Medical Microbiology* 60, 256–258.
- Wolfe, K. H. & D. C. Shields (1997). Molecular Evidence for an Ancient Duplication of the Entire Yeast Genome. *Nature* 387, 708–713.
- Woloshuk, C. & J. Bennett (2004). Clustered Pathway Genes in Aflatoxin Biosynthesis. *Applied and Environmental Microbiology* 70, 1253–1262.
- Woody, S. T., A. R. Ives, E. V. Nordheim & J. H. Andrews (2007). Dispersal, Density Dependence, and Population Dynamics of a Fungal Microbe on Leaf Surfaces. *Ecology* 88, 1513–1524.
- Wuczkowski, M. ym. (2011). Description of *Holtermanniella* gen. nov., Including *Holtermanniella takashimae* sp. nov. and Four New Combinations, and Proposal of the Order Holtermanniales to Accommodate Tremellomycetous Yeasts of the *Holtermannia* Clade. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 61, 680–689.
- Wösten, H. A. B. (2001). Hydrophobins: Multipurpose Proteins. *Annual Review of Microbiology* 55, 625–646.
- Yang, J., B. Tian, L. Liang, K.-Q. Zhang (2007). Extracellular Enzymes and the Pathogenesis of Nematophagous Fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology* 75, 21–31.
- Ying, J., X. Mao, Q. Ma, Y. Zong, & H. Wen (1987). *Icons of Medical Fungi from China*. Peking: Science press. 575 s.
- Yu, J., P. Chang, K. Ehrlich, J. Cary, D. Bhatnagar, T. Cleveland, G. Payne, J. Linz, C. P. Woloshuk & J. W. Bennett (2004). Clustered Pathway Genes in Aflatoxin Biosynthesis. *Applied and Environmental Microbiology* 70, 1253–1262.
- Zhang, N. ym. (2006). An Overview of the Systematics of the Sordariomycetes Based on a Four-gene Phylogeny. *Mycologia* 98, 1076–1087.
- Zhang, Y. & L. D. Guo (2007). Arbuscular mycorrhizal Structure and Fungi Associated with Mosses. *Mycorrhiza* 17, 319–325.
- Zjawiony, J. K. (2004). Biologically Active Compounds from Aphyllphorales (polypore) Fungi. *Journal of Natural Products* 67, 300–310.
- Østergaard, L. H. & H. S. Olsen (2010). Industrial Applications of Fungal Enzymes. Teoksessa M. Hofrichter (toim.): *Mycota X. 2. painos*. Berliini: Springer-Verlag, 269–290.

SANASTO

Termien selitykset on laitettu ensisijaisesti suositellun sanamuodon yhteyteen, ja muista synonyymeistä on viite suositeltuun sanaan. Jos synonyymit ovat yhtä hyviä eikä suositusta ole voitu tehdä, termin selitys löytyy useammasta samaa tarkoittavasta sanasta. Hakasulkeissa olevia sanoja ei suositella käytettäväksi esimerkiksi moniselitteisyytensä vuoksi. Hakusanojen englanninkieliset muodot on kerrottu selityksen lopussa.

3'-pää = nukleiinihappoketjun sokeriin päättyvä puoli. Nukleiinihapot pitenevät vain tästä päästä; *3'-end, three prime end*

5'-pää = nukleiinihappoketjun fosfaattiin päättyvä puoli. Nukleiinihapot eivät pitene tästä päästä; *5'-end, five prime end*

A-kromosomi = **alfakromosomi** = kromosomi, joka esiintyy kaikilla lajin edustajilla; *alphachromosome*

abiottinen = elottomasta ympäristötekijästä; *abiotic*

aflatoksiini = tiettyjen *Aspergillus*- ja *Penicillium*-lajien tuottama sienimyrkky; *aflatoxin*

aineenvaihdunnallinen geeniryppäs = joukko geenejä, jotka sijaitsevat peräkkäin ja toimivat samalla aineenvaihduntareitillä; *metabolic gene cluster*

aitolimakkosienet (Plasmodiogyromycota) = sienikuntaan kuulumaton vanhentunut taksonominen yksikkö, johon ennen luettiin limasienet (Eumycetozoa); *Plasmodiogyromycetes*

aitolimasienet (Myxogastridae) = ameboihin (Amoebozoa) kuuluvia liikkuvina parveilijoina tai monitumaisena massana esiintyviä eliöitä; *myxogastrids*

aitotumallinen = **eukaryootti** = ks. **tumallinen**

aktiinifilamentti = **mikrofilamentti** = ks. **aktiinisäie**

aktiinisäie = **aktiinifilamentti** = **mikrofilamentti** = solun tukirangan säietyypeistä ohuin (halkaisija 7 nm). Toimii sienisolujen muodon määrittelyssä, sytoplasmavirtauksessa ja solunsisäisessä kuljetuksessa; *actinifilament, microfilament*

akvaporini = solukalvon vettä välittävä proteiini; *aquaporin*

alalokus = lokuksessa sijaitsevat paikat samantyyppisille geeneille. Geeniryhmien välissä on näistä geeneistä poikkeava(t) alue(et); *sublocus*

alfakromosomi = **A-kromosomi** = kromosomi, joka esiintyy kaikilla lajin edustajilla; *alphachromosome*

[**alkeisrihma**] = ks. **probasidio**

alkeistumallinen = **esitumallinen** = **prokaryootti** = ks. **tumaton**

[**alkueliö** = **protisti**] = nykyisestä luokituksesta poistunut taksoni, joka sisälsi laajan kirjon erilaisia pienikokoisia tumallisia; *protist*

alkulimasienet (Protostelidae) = ameboihin (Amoebozoa) kuuluvia mikroskooppisia tai rihmamaisia eliöitä, jotka muodostavat nuppipäisiä rihmoja; *protostelid slime mold*

alleeli = geenin vaihtoehtoinen muoto; *allele*

alustanmyötäinen = **resupinaattinen** = itiöemä, jossa itiömälto syntyy suoraan kasvualustan pinnalle ja jonka itiöt sijaitsevat itiöemän pinnalla tai reunoissa; *resupinate*

alustapahka = **strooma** = tiivis sienirihmasto, jossa voi olla mukana isäntäkasvin solukkoa ja jonka pinnalla tai sisällä on usein itiöitä tuottavia rakenteita; *stroma*

amfifilinen = ks. **yhteisliukoinen**

aminohappo = orgaaninen yhdiste, joka ketjuuntuessaan muiden aminohappojen kanssa muodostaa polypeptidejä ja proteiineja; *amino acid*

aminoterminaali = aminohappoketjun alkupää, jossa ketjun ensimmäisen aminohapon amiiniryhmä ($-NH_2$) on vapaana; *aminoterminus*

ampuitiö = **ballistospori** = kantasienen suvullinen itiö, jonka sieni sinkoaa aktiivisesti ympäristöönsä; *ballistospore*

ampukuroma = **ballistokonidio** = ks. **ampukuromaitiö**

ampukuromaitiö = **ampukuroma** = **ballistokonidio** = kantasienen suvuton kuro-maitiö, jonka sieni sinkoaa aktiivisesti ympäristöönsä; *ballistoconidium*

amylaasi = entsyymi, joka pilkkoo tärkkelystä sokereiksi lisäämällä vettä tärkkelyksen glukoosialayksiköiden väliin; *amylase*

anaerobinen = hapeton; esimerkiksi eliö, joka ei tarvitse tai siedä happea elinympäristössään; *anaerobic*

anamorfi = sienien suvuton muoto, lähtöisin suvuttomasta itiöstä (mitosporista); *anamorph*

anastomoosi = ks. **rihmastosilta**

aneuploidi = eliö, jolla on yksi kromosomi liikaa tai liian vähän

angiokarppinen = kantasienen itiöemän kehitystyyppi, jossa itiöt kypsyvät suljetussa tilassa itiöemän sisällä; *angiocarpous*

anisogaaminen = eliö, jonka sukusolut ovat erilaisia; *anisogamous, anisogamic*

anisogamia = ulkonäöltään tai ainakin fysiologialtaan erilaisten sukusolujen yhtyminen; *anisogamy*

annelidi = ks. **rengaskuromaperä**

antagonisti = muita eliöitä torjuva; *antagonist*

anteridio = ks. **siittiöpesäke**

antibiootti = mikrobin tuottama toisille mikrobeille haitallinen yhdiste; *antibiotic*

apikaalisolu = ks. **kärkisolu**

apomorfinen = kehittynyt piirre; *apomorphic*

apoteekio = ks. **kotelomalja**

apressorio = **tartuntarihma** = ks. **painerihma**

arbuskelimykorrhitsa = ks. **keräsienijuuri**

arbutoidimykorrhitsa = ks. **talvikkisienijuuri**

arkeoni = tumaton mutta geneettiseltä rakenteeltaan tumallisia muistuttava yksisolainen eliö. Arkeonit, bakteerit ja tumalliset ovat maapallon eliöiden kolme pääryhmää; *archaean*

aromaattinen = bentseenirenkaita sisältävä; *aromatic*

artrospori = ks. **katkoitiö**

askogeeninen rihma = kotelosienten kaksituomainen rihma, jonka kärkiosasta syntyy itiökotelo; *ascogenic hypha*

askogonio = ks. **munapesäke**

askokarppi = **askoma** = kotelosienien itiöemä; *ascocarp, ascoma*

askolokulaarinen = ks. **kotelo-onteloinen**

askoma = **askokarppi** = kotelosienien itiöemä; *ascocarp, ascoma*

askospori = **koteloitiö** = kotelosienien suvullinen itiö; *ascospore*

askostrooma = kotelosienien alustapahka eli kotelosienien itiöemän erilaistumaton solumassa, jonka sisään tai päälle itiökotelot syntyvät. Kotelosienillä alustapahkoja on yleensä vain kotelo-onteloisilla lajeilla; *ascostroma*

askus = ks. **itiökotelo**

Aspergillus-suku = **nuijahomeet**; *genus Aspergillus*

avokantaiset = Agaricomycotina-alakaari; *Agaricomycotina*

avokuromaperä = **fialidi** = [**blastinen fialidi**] = kuromaitiöitä muodostava, kärjestään aukeneva ja yleensä kärkeä kohti kapeneva solu; *phialide, [blastic phialide]*

avustajaentsyymi = proteiini, joka avustaa makromolekyylien rakentamisessa ja purkamisessa ja toimii erityisesti kolmiulotteisen rakenteen muokkaamisessa; *chaperone*

B-kromosomi = **betakromosomi** = kromosomi, joka ei esiinny kaikilla lajin edustajilla; *beta chromosome, supernumerary chromosome*

ballistokonidio = **ampukuroma** = ks. **ampukuromaitiö**

ballistospori = ks. **ampuitiö**

basidio = ks. **itiökanta**

basidiokarppi = **basidioma** = kantasienen itiöemä; *basidiocarp, basidioma*

basidioma = **basidiokarppi** = kantasienen itiöemä; *basidiocarp, basidioma*

basidiospori = ks. **kantaitiö**

betakromosomi = **B-kromosomi** = kromosomi, joka ei esiinny kaikilla lajin edustajilla; *beta chromosome, supernumerary chromosome*

bidiversiteetti = ks. **monimuotoisuus**

biofilmi = johonkin pintaan tarttuneena elävä organisoitunut mikrobiyhteisö; *biofilm*

bioottinen = elollisesta ympäristötekijästä; *biotic*

biopulppaus = puuhakkeen käsittely ligniiniä hajottavalla sienellä; *biopulping*

biosurfaktantti = orgaaninen pinta-aktiivinen aine; *biosurfactant*

biotrofi = eliö, joka kykenee imemään ravintonsa elävistä eliöistä; *biotrophic organism*

bipolaarinen = kantasienten suvullisen lisääntymisen yhteydessä käytettävä ilmaisu tilanteesta, jossa geenilokuksen kahden tai useamman alleelin erilaisuus on suvullisen lisääntymisen edellytys; *bipolar*

bitunikaatti = 1) kaksiseinämainen itiökotelo, 2) eliö, jolla on kaksiseinämainen itiökotelo; *bitunicate*

blastinen = kuromaitiöstä, joka syntyy pullistamalla rihman kärkisolun päästä; *blastic*

[**blastinen fialidi**] = **fialidi** = ks. **avokuromaperä**

blastinen kuromaperä = ks. **vyötärökuromaperä**

cDNA = RNA-sekvenssin perusteella keino-tekoisesti rakennettu DNA-sekvenssi; *complementary DNA, cDNA*

depsidi = esteri, joka on muodostunut fenolikarboxylihapon karboxyyliryhmän yhdistyessä toisen fenolikarboxyyliliha-pon hydroksyyliryhmään; *depsid*

depsidoni = depsidin kaltainen esteri, joka on myös syklinen eetteri; *depsidone*

dibentsofuraani = ks. **dioksiinit**; *dibenzofuran*

dikaryofaasi = ks. **kaksitumavaihe**

dikaryoottinen = ks. **kaksitumainen**

diktyosomi (kasveilla) = **Golgin laite** (sienillä) = vierekkäisistä litteistä kalvopusseista ja niihin liittyneestä solukalvostosta muodostunut soluelin. Golgin laitteessa proteiineja muokataan (esimerkiksi liittämällä niihin sokereita), lajitellaan ja kuljetetaan oikeisiin kohteisiin; *dictyosome, Golgi apparatus, Golgi complex*

dioikkinen = ks. **kaksikotinen**

dimorfinen = ks. **kaksimuotoinen**

dioksiinit = yleisnimi ryhmälle kloorautuneita orgaanisia yhdisteitä, jotka ovat hyvin kestäviä ja luonnossa vaikeasti hajoavia. Tavallisimpia ovat polyklooratut dibentso-p-dioksiinit (PCDD-yhdisteet) sekä polyklooratut dibentsofuraanit (PCDF-yhdisteet). PCDD-yhdisteet ovat kolmirenkaisia tasomaisia yhdisteitä, joissa kaksi bentseenirengasta on liittynyt kahdella happisillalla toisiinsa ja niissä on 1–8 klooriatomia. PCDF-yhdisteissä happisilloja on vain yksi, sillä toinen renkaiden välinen sidos on suoraan hiilestä hiileen. Dioksiineja ja furaaneja muodostuu yksinkertaisten kloorifenoleiden valmistuksessa ja kuumennuksessa. Monet dioksiinit ovat eliöille haitallisia; *dioxin*

diplofaasi = kromosomistoltaan kaksinkertaisen elämänvaihe; *diplophase*

diploidi = **diplontti** = tuma tai solu, jossa on kaksi kopiota kutakin kromosomia; *diploid*

diploidi kierto = **diplonttinen kierto** = elinkierron osa, jossa eliö on kromosomistoltaan kaksinkertainen; *diploid cycle*

diplontti = ks. **diploidi**

diplonttinen kierto = ks. **diploidi kierto**

disakkaridi = kahdesta sokerialayksiköstä koostuva sokeri; *disaccharide*

diskomykeetti = kotelosieni, jonka itiöemä on maljamainen (apoteekio); *discomycete*

DNA-helikaasi = entsyymi, joka purkaa DNA:n kaksoiskierteen; *DNA helicase*

DNA-polymeraasi = DNA-sekvenssiä tuottava entsyymi; *DNA polymerase*

DNA-sekvenssi = emästen järjestys DNA:ssa; *DNA sequence*

doliporiväliseinä = väliseinä, jossa on tynnyrihuokonen. Kantasienille tyypillinen väliseinätyyppi, jossa on säätyvä huokonen; *doliporeseptum*

dsRNA = kaksijuosteinen RNA; *double stranded RNA, dsRNA*

dyneiniinimoottori = ATP:n energian avulla mikrotubuluksen miinuspäättä kohti kulkeva proteiini; *dynein (motor protein)*

eetteri = orgaaninen yhdiste, jossa on happisilta kahden tyydyttyneen hiiliatomin välissä; *ether*

efektori = sienen erittämä proteiini, jolla on merkitystä sen ollessa vuorovaikutuksessa toisen eliön kanssa, esim. taudinaiheuttajien virulenssitekijät; *effector*

ehdollinen loinen = fakultatiivinen parasitti = ks. **valinnainen loinen**

ehdoton loinen = obligatorinen parasitti = vaatii ravinnonlähteekseen elävän isäntäsolun; *obligate parasite*

ei-ribosomaalinen peptidi = aminohappoketju, joka syntyy ilman ribosomitoimintaa. Monimuotoinen aineryhmä, johon kuuluu esimerkiksi sienimyrkkyjä ja antibiootteja; *non ribosomal peptid*

ei-ribosomaalinen peptidisyntetaasi = entsyymi, joka rakentaa ei-ribosomaalisia peptidejä; *non-ribosomal peptide synthetase (NRPS)*

ei-synteinen alue = genomin alue, jonka geenisisältö ja -järjestys eivät ole samankaltaiset sukulaislajeissa; *non-syntenic block*

ekidio = ekio = ks. **helmi-itiömalja**

ekidiospori = ekiospori = ks. **helmi-itiö**

ekio = ekidio = ks. **helmi-itiömalja**

ekiospori = ekidiospori = ks. **helmi-itiö**

eksogeeninen = ks. **ulkosyntyinen**

eksoni = proteiinia koodaava DNA-jakso; *exon*

ektendomykorritsa = ks. **sekatyyppin sienijuuri**

ektomykorritsa = ks. **pintasienijuuri**

elinkierto = sienen kaikki elämänvaiheet alkaen yhdestä itiömuodosta aina seuraavan sukupolven vastaavaan vaiheeseen saakka; *life cycle*

emäspari = kaksijuosteisen DNA:n tai RNA:n emäksen vastinpari. Guaniini-emäksen vastinpari on aina sytosiini. Adeniiniemäksen parina on puolestaan tyymiini DNA:ssa tai urasiili RNA:ssa; *base pair, bp*

endofyyttisieni = kasvin soluväleissä elävä sieni, joka ei aiheuta oireita kasvilla. Voi esiintyä yhdessä sienien elinkierron vaiheessa (taudinaiheuttajat) tai kattaa koko sienien elinkierron (heinien systeemisest, vertikaalisesti leviävät sienet). Voi olla kasville hyödyllinen; *endophytic fungus*

endogeeninen = **sisäsyntyinen** = 1) toisen solun sisään muodostuvasta rakenteesta, 2) toisen sisällä elävästä eliöstä; *endogenic*

endoglukanaasi = selluloosaa hydrolysoiva entsyymi, joka katkaisee sidoksia sieltä täältä pitkin selluloosaketjua. Hydrolyysin tuloksena syntyy lyhyitä glukoosiyksiköiden muodostamia ketjuja; *endoglucanase*

endomykorritsa = ks. **sisäsienijuuri**

endoplasminen retikulumi = ks. **solulimakalvosto**

endosomi = sienirihman kärjestä taaksepäin kulkeva pieni kaksoiskalvopussi; *endosome*

endosytoosi = kappaleen tai aineen ottaminen soluun solukalvosta kuroutuvan rakkulan avulla; *endocytosis*

endosytosymbioosi = symbiontin ottaminen soluun solukalvosta kuroutuvan rakkulan avulla; *endocytosymbiosis*

[**epibasidio**] = 1) kantasienien itiöperä = sterigma, 2) metabasidio, 3) ruostesienien alkeisrihma = promyseeli; *epibasidium*

epifyttisieni = kasvin pinnalla elävä sieni; *epiphytic fungi*

epigenetiikka = perinnöllisen tiedon siirtymisen jälkeläisille ilman, että tieto on DNA-sekvenssissä; *epigenetics*

epiteetti = **lajimäärä** = lajinimen jälkimmäisen osa tai lajinsisäisen yksikön määrä; *epithet*

ergosteroli = sienten kolesterolia vastaava rasva-aine, jossa on vähintään kahdeksan hiiliatomin pituinen hiiliketju ja vähintään yksi hydroksyyliryhmä (-OH); *ergosterol*

erikoidimykorrhitsa = ks. **kanervasienuuri**

eritumainen = **heterokaryootinen** = rihmastosta tai eliöstä, jonka tumat ovat geneettisesti erilaisia; *heterokaryotic*

erityisaineenvaihduntatuote = **erityisaine** = aine (orgaaninen yhdiste), jota ei tarvita eliön normaaliin kasvuun ja kehitykseen. Perusaineenvaihduntatuotetta taas tarvitaan, ja sen puute johtaa eliön kuolemaan; *secondary metabolite*

esilähetti-RNA = introneja yhä sisältävä lähetti-RNA:n esiaste; *pre-messenger RNA*

esisukusolupesäke = **progametangio** = sulusolupesäkkeen esiaste; *progametangium*

esitumallinen = **prokaryootti** = **alkeistumallinen** = ks. **tumaton**

esteraasi = entsyymi, joka – yleensä hydrolyyttisesti – katkaisee esterisidoksen; *esterase*

esteri = haposta muodostunut yhdiste, jossa hapon hydroksyyli-ryhmä on korvautunut happisillan välityksellä hiilivedyllä; *ester*

eukaryootti = **aitotumallinen** = ks. **tumallinen**

eukromatiini = geenitoiminnassa aktiivinen kromosomiaines; *euchromatin*

fakultatiivinen parasiitti = **ehdollinen loinen** = ks. **valinnainen loinen**

fenoksisiradikaali = fenolinen rakenne, johon syntyy hapetus-pelkistysentsyymien tai kemiallisen katalyytin toiminnan seurauksena elektronivajaus (katalyytti on poistanut elektronin); *phenoxy radical*

fenoli = aromaattinen yhdiste, jossa on yksi tai useampi hydroksyyli-ryhmä; humusyhdisteiden funktionaalinen ryhmä; *phenol*

fenolinen rakenne = bentseenirengas, jossa on hydroksyyli-ryhmä tai -ryhmiä; *phenolic structure*

fenotyppi = ks. **ilmiasu**

fenotyypin plastisuus = ilmiasun joustavuus, ilmiasu muuttuu ympäristön muutuksessa; *phenotypic plasticity*

fermentatiivinen = käymisen avulla energiaa käyttöönsä vapauttava; *fermentative*

fermentoituminen = **käyminen** = energian vapauttaminen hiilihydraateista ilman sitruunahappokiertoa. Käymisen lopputuotteena syntyy alkoholia tai happoja; *fermentation*

feromoni = suvullisessa lisääntymisessä käytettävä tunnistusmolekyylä, kantasiemillä feromoni on aina lipopeptidi, mutta kotelosiemillä toinen feromoni on lipopeptidi ja toinen on peptidi ilman rasva-ainehäntä; *pheromone*

fialidi = [**blastinen fialidi**] = ks. **avokuromaperä**

flavoentsyymi = entsyymi, jossa on flaviiniadieniinidinukleotidi (FAD) tai flaviinimononukleotidi (FMN) entsyymin toimintaa edesauttavana kofaktorina; *flavoenzyme*

formiini = aktiivin polymerisaatiota aktiivilamentteiksi edistävä proteiini; *formalin*

fosfatidyyli-inositoli = solukalvossa oleva negatiivisesti varautunut fosfolipidi, joka on tärkeä signaalintimolekyylä. Se esiintyy solukalvossa eri muodoissa sen mukaan, mikä on fosforylaation aste; *phosphatidylinositol*

fosfolipidi = molekyylä, jossa glyserolin kahteen hiileen on kiinnittynyt rasvahappo (vettä hylkivät osat) ja kolmanteen hiileen fosforihappo (vesihakuinen osa); *phospholipid*

fosfolipidikaksoiskalvo = fosfolipideistä muodostunut kalvorakenne, jossa fosfolipidien vesihakuiset osat muodostavat kalvon sisäosan ja vettä hylkivät osat suuntautuvat kaksoiskalvorakenteen molemmiksi pinnoiksi; *phospholipid bilayer*

fosforylaatio = aktiivisen fosfaattiryhmän lisääminen proteiiniin. Lisäys yleensä aktivoi proteiiniä; *phosphorylation*

fotobiontti = yhteyttävä osakas symbiootissa yhteiselossa; *photobiont*

fototropismi = kasvaminen tai liikkuminen valoa kohti; *phototropism*

fragmobasidiaatti = itiökanta, joka on jakautunut väliseinillä useammiksi soluiksi; *phragmobasidiate*

fulvohappo = humusyhdiste, joka liukenee veteen pH:sta riippumatta; *fulvic acid*

fungisidi = sieniä tappava aine; *fungicide*

furaanit = ks. dioksiinit; *furan*

fusaarihappo = C₁₀H₁₃NO₂, punhomeiden muodostama happo; *fusaric acid*

Fusarium-suku = punahomeet; *genus*
Fusarium

fyllösfääri = lehden pinta elinympäristönä;
phyllosphere

fylogenia = evolutiivinen kehityshistoria;
phylogeny

gallushappo = fenoliyhdiste, joka on yksi humusyhdisteiden lähtöaineista ja joka esiintyy karikkeessa; *gallic acid*

gameetti = ks. **sukusolu**

gametangio = ks. **sukusolupesäke**

gametangiogamia = kasvullisista rihmas-toista erikoistuneiden sukusolupesäkkeiden yhtyminen, joka tuottaa tumien yhtymisen jälkeen diploideja tumia; *gametangiogamy*

gametofyytti = yhdestä gameetista kasvanut haploidi (1c, 1n) tai seksuaalinen eliö; yleensä kasveilla, sienillä lähinnä *Allomyces*-suvussa; *gametophyte*

gametogamia = sukusolujen yhtyminen;
gametogamy

gammatubuliini = proteiini, johon mikrotubulukset voivat ankkuroitua;
gammatubulin

GC-osuus = genomien guaniini- ja sytosiiniemästen suhteellinen osuus; *GC ratio*

geenin ilmentyminen = **transkriptio** = DNA-sekvenssin perusteella tuotettu RNA-sekvenssi. Transkriptiossa RNA-polymeraasi kopioi tuman DNA:ssa olevaa geneettistä koodia RNA:ksi. Transkriptiossa syntyy sekä lähetti-RNA-, siirtäjä-RNA-, ribosomaalisia RNA- että mikro-RNA-molekyylejä; *transcription, gene expression*

geenin siirtyminen = geenien siirtymisen lajista toiseen; *horizontal gene transfer* (HGT)

geeniryppäs = joukko eri proteiiniperheisiin kuuluvia genejä, jotka sijaitsevat genomissa vierekkäin ja suorittavat yhdessä jonkun solutoiminnon; *gene cluster*

glukaani = glukoosimolekyyleistä koostunut suuri, yleensä haaroittuva molekyyli;
glucan

glukoneogeneesi = sokereiden valmistaminen; *gluconeogenesis*

glykaani = monosakkarideista koostuva, yleensä suurikokoinen molekyyli; *glycan*

glykolyysi = glukoosin hajotus; *glycolysis*

glykoproteiini = proteiini, johon on kiinnittynyt sokeriosia; *glycoprotein*

glyoksisomi = solulimassa sijaitseva lipidikaksoiskalvon ympäröimä pallonen, jossa hapetetaan rasvahappoja; *glyoxysome*

Golgin laite (sienillä) = **diktyosomi** (kasveilla) = vierekkäisistä litteistä kalvopusseista ja näihin liittyneestä solulimakalvostosta muodostunut soluelin. Golgin laitteessa proteiineja muokataan (esimerkiksi liittämällä niihin sokereita), lajitellaan ja kuljetetaan oikeisiin kohteisiin; *Golgi apparatus, Golgi complex, [dictyosome]*

G-proteiinikytkentäinen reseptori = suureen solujen viestien välittämiseen toimivien proteiinien perheeseen kuuluva vastaanottajaproteiini;
G-protein-coupled-receptor

gravisuspektori = ks. **tasapainotunnistin**

GTPaasi = GTP:tä energianlähteenään käyttävä proteiini; *GTPase*

gymnokarpainen = itiöemä, jossa itiöläva on esillä alusta alkaen; *gymnocarpous*

haarakkaat = kantasienten muotoryhmä, jossa sienet muodostavat korallimaisia, pensasmaisesti haaroittuvia itiöemiä. Itiöt sijaitsevat haarojen pinnalla; *coral fungus*

hajottaja = **saprotrofi** = **saprobi** = 1) kuollutta ainesta ravinnokseen käyttävä; *saprotroph, saprobe*, 2) tehokkaasti kuollutta ainesta hajottava eliö; *decomposer*

hakamuodostus = kotelosienten askogeenisen rihman kärjen käyristyminen, mikä edeltää tumien yhteensulautumista ja itiökotelon syntymistä; *crozier development*

haplo-diploidinen kierto = **haplodip-lonttinen kierto** = elinkierto, jossa kromosomistoltaan yksinkertaiset ja kaksinkertaiset elämänvaiheet vuorottelevat;
haplo-diploid cycle

haplodiplonttinen kierto = ks. **haplo-diploidinen kierto**

haplofaasi = kromosomistoltaan yksinkertaisen elämänvaihe; *haplophase*

haploidi = **haplontti** = tuma tai solu, jossa on yksi kopio kutakin kromosomia; *haploid*

haploidi kierto = **haplonttinen kierto** = elinkierron osa, jossa eliö on kromosomistoltaan yksinkertainen; *haploid cycle*

haplontti = ks. **haploidi**

haplonttinen kierto = ks. **haploidi kierto**

Hartigin verkko = kasvin kuorisolujen välissä kasvava sienisolukko symbiontissa pintasienuudessa; *Hartig net*

haustorio = ks. **imurihma**

helmi-itiö = **ekidiospori** = **ekiospori** = ruostesienten haploidi, suvuton itiö; *aecidiospore*

helmi-itiömalja = **ekidio** = **ekio** = paikka, jossa ruostesienten helmi-itiöt muodostuvat; *aecidium*

helttasienet = kantasienten muotoryhmä, jossa sienten itiöemissä useimmiten on jalka ja lakki ja lakin alapinnalla on helttoja. Itiöt sijaitsevat helttojen pinnalla; *agaricales, gill fungi*

hemiperoksidaasi = peroksidaasi, jonka aktiivisessa keskuksessa on hemiryhmä; *heme peroxidase*

hemisellulaasi = hemiselluloosaa hajottava entsyymi; *hemicellulase*

hemiselluloosa = haarainen, erilaisista sokemolekyyleistä koostuva suurikokoinen molekyyli; *hemicellulose*

heterofermentatiivinen käyminen = ks. **sekatuotekäyminen**

heterokaryoottinen = **eritumainen** = rihmastosta tai eliöstä, jonka tumat ovat geneettisesti erilaisia; *heterokaryotic*

heterokonttinen = siimallinen solu, jonka siimat ovat eripituiset; *heterokont*

heterokromatiini = kromosomiaines, joka ei sisällä aktiivisesti toimivia geenejä. Heterokromatiinia löytyy kromosomien sentromeeri- ja telomeerilalueilta, ja sillä on sekä rakenteellisia että säätelytehtäviä; *heterochromatin*

heteropolymeeri = ainakin kahdesta erilaisesta alayksikkötyypistä koostunut suurimolekyylinen yhdiste; *heteropolymer*

heteropolysakkaridi = useista erilaisista sokerialayksiköistä rakentuva sokeri; *heteropolysaccharide*

heterotallinen = sienestä, jolla on kahden tai useammanlaisia pariumityyppejä edustavia sienirihmoja ja jonka suvullinen lisääntyminen voi tapahtua vain näiden tyyppien välillä; *heterothallic*

heterotsygootti = tuma, solu tai eliö, jolla on kaksi erilaista alleelia samasta geenistä; *heterozygote*

hiiva = sieni, joka kasvaa pääasiallisesti yksisoluisena ja lisääntyy suvuttomasti silmikoimalla tai kahtia jakautumalla. Useimmat hiivat ovat kotelosieniä, mutta jotkut ovat kantasieniä; *yeast*

hiljentäjä = geenin toimintaa estävä molekyyli, joka tarttuu melko kauas transkription alkukohdasta; *silencer protein*

hiljentäjä-alue = DNA-juoste, johon tarttuvat transkriptiotekijät estävät promootorin toimintaa; *silencer*

histoni = DNA:han tarttuva ja sitä tiiviimmäksi pakkaava proteiini; *histone*

hiusvanuke = joustinrihmoista muodostuva solukko itiöemän sisällä (esim. kupusienillä)

holobasidiaatti = sieni, jonka itiökannat ovat yksisoluisia; *holobasidiate*

holomorfi = sieni, jonka nimeämisessä on otettu huomioon sekä suvullinen että suvuton muoto (tai suvuttomat muodot); *holomorph*

homeet = homeiksi kutsutaan sieniä, jotka ovat mikroskooppisen pieniä, nopeakasvuisia ja jotka tuottavat runsaasti ilman kautta leviävä itiöitä. Varsinaista tieteellistä määrittelyä homeille ei ole; *mould (br), mold (am), mildew*

homeodomeeni = proteiinissa oleva emäksistä aminohapoista muodostunut alue, joka sitoutuu DNA:ssa geenin säätelyalueeseen ja siten säätelee geenin ilmenemistä. Homeodomeeneja löytyy tyyppillisesti transkriptiotekijöistä; *homeodomain*

homofermentatiivinen käyminen = ks. **täsmätuotekäyminen**

homokaryoottinen = ks. **samatumainen**

homologinen = ks. **samsyntyinen**

homopolymeeri = lukuisista samanlaisista osasista koostunut suurimolekyylinen yhdiste; *homopolymer*

homotallinen = sienestä, jonka lisääntyminen tapahtuu itsehedelmöityksenä eli joka on itsefertiili; *homothallic*

homotsygootti = tuma, solu tai eliö, jossa on samanlaiset alleelit tietystä geenistä; *homozygote*

humiini = humusyhdiste, joka ei liukene veteen; *humini*

humus = humusaineiden ja muiden yhdisteiden sekä muun materiaalin muodostama massa; *humus*

humusaine = yhteisnimitys yhdisteille, joilla on suuri molekyylimassa ja jotka ovat muodostuneet kondensoitumalla monista erilaisista orgaanisista yhdisteistä, kuten fenoleista, kinoneista ja gallushaposta. Humusyhdisteet (fulvohappo, humushappo ja humiini) ovat polymeerejä, joiden erottelu perustuu siihen, miten ne liukenevat veteen. Niillä on monia funktionaalisia ryhmiä, kuten hydroksidi-, fenoli-, amino- ja karbonaattiryhmät; *humic compounds*

humushappo = humusyhdiste, joka liukenee veteen emäksisessä pH:ssa; *humic acid*

hydrofobiini = vettähylkivä pieni proteiini, jota ainoastaan rihmamaiset sienet tuottavat; *hydrophobin*

hydrogenosomi = solulimassa sijaitseva kaksinkertaisen lipidikaksoiskalvon ympäröimä pallonen, joka tuottaa protoneja; *hydrogenosome*

hydroksifenoli = aromaattinen kaksi hydroksyyliiryhmää sisältävä alkoholi; *hydroxyphenol*

hydraasi = entsyymi, joka katkaisee kovalenttisen sidoksen liittämällä lähtöyhdisteeseen vesimolekyyliin; *hydrolase*

hymeenio = ks. **itiölavava**

hypersensitiivinen reaktio = R-geenin kasvissa laukaisema yliherkkyysvaste, johon liittyy happiradikaalien tuottoa sekä reagoineen kasvisolukon kuoleminen; *hypersensitive reaction*

hypovirulenssi = alentunut taudinaiheuttamiskyky; *hypovirulence*

hysteroteekio = ks. **kotelopalkko**

hyffi = ks. **sienirihma**

hyttelö sienet = kantasienten muotoryhmä, jossa itiöemä on hyttelömäinen. Itiöt sijaitsevat hyttelömäisen, poimuttuneen tai poimuttumattoman solukon pinnalla; *jelly fungi*

ilmiasu = **fenotyyppi** = eliön ominaisuuksien yhdistelmä, joka muodostuu perimän ja ympäristötekijöiden vaikutuksesta; *fenotype*

imukeränen = keräsienien kasvisolun soluseinän sisäpuolelle muodostama ja kasvisolun solukelman ympäröimä rihmastorakenne, jonka välityksellä sieni ja kasvi vaihtavat yhdisteitä; *coil*

imurihma = **haustorio** = sienien painerihman päähän isäntäsolun sisälle kehittynyt rihma, jonka avulla sieni ottaa ravinteita isäntäsolusta; *haustorium*

in situ -hybridisaatio = tekniikka, jossa paikannetaan tietty nukleiinihappojuoste leimatun vastinnukleiinihappojuosteen avulla; *in situ hybridization*

indoli = auksiini-kasvihormonin kaltainen yhdiste; *indole*

introni = geenin sisäinen DNA-jakso, joka ei koodaa proteiinia; *intron*

inversio = **kääntymä** = DNA-juosteen osa, joka on kääntynyt toisin päin; *inversion*

invertaasi entsyymi = entsyymi, joka hajottaa sakkaroosin monosakkaridialayksiköikseen eli glukoosiksi ja fruktoosiksi; *invertase*

isidio = jäkälän suvuton leviäin, sekovarren haara tai pullistuma, jossa kaikki osakkaat ovat yhtäaikaaisesti mukana; *isidium*

isogaaminen = eliö, jonka sukusolut ovat samanlaisia; *isogamous, isogamic*

isogamia = keskenään samanlaisten sukusolujen yhdistyminen; *isogamy*

isomeraasi = entsyymi, joka aiheuttaa molekyylissä rakenteellisia muutoksia, esimerkiksi muuttaa glukoosin fruktoosiksi; *isomerase*

itiö = **spori** = yleisnimitys monenlaisille sienten suvullisille ja suvuttomille lisääntymis- ja leviämISRakenteille; *spore*

itiöemä = sienien muodostama, ihmisille näkyvä maanpäällinen tai maanalainen itiöitä tuottava rihmastokasauma; *sporocarp*

- itiökanta = basidio** = kantasienen solu tai rakenne, jonka ulkopintaan syntyvät suvulliset itiöt, kantaitiöt, kukin yhden itiöperän (sterigma) kärkeen; *basidium*
- itiökotelo = askus** = kotelosienelle ominainen, tyypillisesti sylinterimäinen tai säkkimäinen solu, jonka sisälle syntyvät suvulliset koteloiitiöt; *ascus*
- itiölava = hymeenio** = itiöemän osa, jossa itiökotelot tai itiökannat syntyvät; *hymenium*
- itiöperä = sterigma** = itiökannan uloke, jonka päässä on kantaitiö; *sterigma*
- itiöpesäke** = rakenne, jonka sisällöstä syntyy pesäkeitiöitä. Itiöpesäkettä kutsutaan sporangioksi esim. piiskasiimasienillä tai sorukseksi esim. ruostesienillä; *sporangium*
- itiöpesäkkeenkannatin = sporangiofori** = sienen kasvullinen osa, joka kantatellee yhtä tai useampaa itiöpesäkettä; *sporangioophore*
- itsefertili** = suvullisesti itsensä kanssa lisääntyvä; *self-fertile*
- ituhuokonen** = erityisesti ruostesienillä itiön kärkiosassa, tavallisesti keskilinjassa sijaitseva soluseinän ohentuma; *germ pore*
- joustinrihma = kapillitorihma** = itiömassan joukossa sijaitseva rihma, jonka kosteusvaihtelun aiheuttama liike auttaa levittämään itiöitä; *capillitic hypha*
- juurtumahapsi = ritsoidi** = jäkälän sekovarren alapinnalla sijaitseva sienirihmastokimppu, joka yleensä kiinnittää sekovarren alustaan; *rhizoid*
- jäkälämuru = soredio** = jäkälän jauhemainen suvuton leviäin, joka koostuu pienestä sienirihmojen ympäröimästä levärykelmästä; *soredium*
- jäkälämururyhmä = soraali** = jäkälämuruja (soredioita) tuottava rakenne; *soralium*
- jälkijuoste** = DNA:n kahdentumisessa mallijuosteen mukaan lyhyistä paloista rakentuva vastinjuoste; *lagging strand*
- kaisinkalvo = parentosomi** = tynnyrihuokosten aukkoja peittävä kaksoiskalvoraakenne; *parenthosome*
- kaksikotinen = dioikkinen** = eliö, jonka koiras- ja naarassukusolupesäkkeet ovat eri yksilöissä; *dioecious*
- kaksimuotoinen = dimorfinen** = esimerkiksi sienestä, jolla on sekä rihmamainen että yksisoluihin, hiivamainen, elämänvaihe; *dimorphic*
- kaksitumainen = dikaryoottinen** = rihmastosta tai eliöstä, jossa on kaksi haploidia tumaa kussakin solussa; *dikaryotic*
- kaksitumavaihe = dikaryofaasi** = sienen elämänvaihe, jossa jokaisessa solussa on kaksi haploidia tumaa; *dikaryophase*
- kanervasienujuuri = erikoidimykorrhiza** = kantasienten tai joskus kotelosienten kanervakasvien kanssa muodostama sisätyypin sienijuuri; *ericoid mycorrhiza*
- kantaitiö = basidiospori** = kantasienen suvullinen itiö; *basidiospore*
- kapillitorihma** = ks. joustinrihma
- karboksyyliiterminaali** = aminohappoketjun loppupää, jossa ketjun viimeisen aminohapon karboksyyliiryhmä (-COOH) on vapaana; *carboxyterminus*
- karyogamia** = tumien yhteensulautuminen; *karyogamy*
- kasmoteekki** = ks. kotelopussi
- kasvullinen yhteensopivuusryhmä** = kahden erillisen kasvullisen rihmaston välisten rihmastosiltojen ja vakaan eritumarihmaston syntyä säätelevä geneettinen järjestelmä; erillinen säätelyjärjestelmä kuin seksuaalinen yhteensopivuus MAT-geneeneen; *vegetative compatibility group, VCG*
- katalyytti** = kemiallinen yhdiste, joka nopeuttaa kemiallista reaktiota (entsyymi = biokemiallinen katalyytti); *catalyze*
- katkoitiö = artrospori** = yksisoluihin suvuton itiö, joka syntyy kasvullisen rihmaston katketessa paloiksi; *arthrospore*
- kefalodio** = pieni sienen ympäröimä kapseli jäkälän sekovarressa, jossa cyanobakteerit sijaitsevat; *kephalodium*
- kehityskierto** = eliön kehittyminen yksisoluisesta tsygootista monisoluliseksi lisääntyväksi eliöksi, joka lopulta kuolee
- kelaatio** = ilmiö, jossa kelatoivan molekyylin emäksiset ryhmät tarttuvat metalli-ioniin. Esimerkiksi maaperässä kelaatio edistää ravinteina käytettävien metallien, kuten raudan, liukenevuutta ja vähentää joidenkin haitallisten metallien toksisuutta; *chelation*

kenosyytti = monitumainen ja väliseinätön (rihma); *coenosyete*

keräsienijuuri = **arbuskelimykorrhiza** = entinen VA-mykorrhiza; keräsienten ja kasvien muodostama sisäsienijuuri-tyyppi; *arbuscular mycorrhiza*

keskipatsas = **kolumella** = itiöemän tai itiö-pesäkkeen sisällä oleva steriili muodostuma; *columella*

kestomuoto = **lepomuoto** = kuivuutta, kylmää ja muita vaikeita ympäristö-oloja kestävä paksuseinäinen itiö tai muu rihmastorakenne

kesäitiö = **urediospori** = **urediniospori** = ruostesienen suvuton itiö; *urediospore*, *urediniospore*

kesäitiöpesäke = **uredio** = **uredinio** = paikka, jossa ruostesienen kesäitiöt syntyvät; *uredium*, *uredinium*

kinaasi = entsyymi, joka siirtää fosfaattiryhmiä korkeaenergisiltä luovuttajamolekyyleiltä kohdemolekyyleille, jotka ovat yleensä proteiineja. Tämän fosforylaation tarkoituksena on yleensä kohdemolekyylien aktivointi; *kinase*

kinetokori = sentromeerin päälle rakentuva proteiinirakenne, johon sukularihmat kiinnittyvät; *kinetochore*

kinoni = aromaattinen yhdiste, jossa kaksi happiatomia on sitoutunut bentseeni-reenkaaseen kaksoissidoksin; välituote humuksen muodostumisreaktioissa; *chinone*

kitiini = N-asetyyli-glukosamiini-alayksiköistä koostuva beta-1,4-glykaani; *chitin*

kitinaasi = kitiniä hajottava entsyymi; *chitinase*

kitosaani = kitiniin vesiliukoinen muoto; *chitosane*

kladi = **sukuhaara** = minkä tahansa tason sukuhaara eliöiden sukulaissuhteita kuvaavassa puussa; *clade*

klamydospori = ks. **kätköitiö**

kleistoteekio = ks. **kotelorakko**

kodoni = DNA:ssa tai lähetti-RNA:ssa oleva kolmen nukleotidin rypäs, joka translaatioissa vastaa yhtä peptidiketjuun liitettävää aminohappoa; *codon*

koevoluutio = **yhteisevoluutio** = kahden tai useamman lajin evoluutiokehitys, jossa lajeissa tapahtuvat perinnölliset muutokset vaikuttavat vastavuoroisesti toisiinsa; *coevolution*

kolumella = ks. **keskipatsas**

konidio = **kuroma** = ks. **kuromaitiö**

konidiofori = ks. **kuromankannatin**

konidioma = kuromaitiöitä tuottava rakenne; *conidioma*

koro = puun rungon pinnassa oleva haava tai arpi

koteloitiö = **askospori** = kotelosienen suvullisen itiö; *ascospore*

kotelomalja = **apoteekio** = maljamainen kotelosienen itiöemä; *apothecium*

kotelo-onteloinen = **askolokulaarinen** = sienestä, jossa varsinaisten itiöemien sijaan muodostuu itiölava alustapahkan onteloihin; *ascolocular*

kotelopalko = **hysteroteekio** = pitkittäisvaolla avautuva kotelosienen itiöemä; *hysterothecium*

kotelopullo = **periteekio** = kotelosienen suvullisen kehitysasteen pullomainen suuaukollinen itiöemä, jonka sisäpinnalla itiökotelot ovat; *perithecium*

kotelopussi = **kasmoteekio** = härmäsienien pallomainen suuaukoton itiöemä, josta itiökotelot vapautuvat pussin pintaan syntyvien halkeamien kautta; *chasmothecium*

kotelorakko = **kleistoteekio** = kotelosienen pallomainen suuaukoton itiöemä, josta itiökotelot vapautuvat vasta rakon kuoren lahottua; *cleistothecium*

kromatiini = kromosomiaineksen kompleksinen kokonaisuus, joka sisältää DNA:n lisäksi mm. proteiineja ja RNA:ta; *chromatin*

ksylanaasi = yleisnimitys esimerkiksi koivun yleisintä hemiselluloosaa eli ksylaania hydrolyyttisesti pilkkoville entsyymeille; *xylanase*

ksyleemi = **puuaines** = ks. **puusolukko**

kupusienet = kantasienten muotoryhmä, jossa itiöemien itiölava sijaitsee umpinaisen itiöemän sisällä; *gasteroid fungi*, ”*gasteromycetes*”

- kuromaitiö** = **kuroma** = **konidio** = kuroutumalla muodostunut suvuton itiö; *conidium*
- kuromankannatin** = **konidiofori** = sienirihmasta erilaistunut haara, josta kuromaitiöt muodostuvat, kuromaitiöpesäkkeen varsimainen osa; *conidiophore*
- kuromapahka** = **sporodokio** = kuromankannattimien tiivis yhteenpakkautuma, jonka pinnalle kuromaitiömassa on kiinnittynyt; *sporodochium*
- kuromaperä** = kuromankannattimen uloke, jonka päässä suvuton itiö eli kuroma on; *conidium bearing cell*
- kuromapullo** = **pyknidio** = suvuttomasti syntynyt itiöpesäke, jonka sisällä suvuttomat kuromaitiöt muodostuvat; *pycnidium*
- kuromapylväs** = **kuromankannatinpylväs** = **synnema** = kuromankannattimien yhdessä muodostama rakenne; *synnema*
- kystidi** = itiöemän pinnoilla esiintyvä itiöitä tuottamaton solu, joka yleensä eroaa muotonsa ja kokonsa tai esimerkiksi kemiallisten ominaisuuksiensa puolesta pinnan muista soluista; *cystidium*
- kämmekkäsienijuuri** = **orkideamykorritsa** = kantasienten ja kämmekköiden muodostama sisätyypin sienijuuri; *orchid mycorrhiza*
- kärkisolu** = **apikaalisolu** = rihman päätysolu; *apical cell*
- kärkitihentymä** = **spitzenkörper** = sienirihman kärjessä oleva vesikkelitihentymä, joka vaikuttaa solun kasvuun ja muotoon; *spitzenkörper*
- kätköitiö** = **klamydospori** = yksisoluihin sisäsyntyisesti muodostunut suvuton kestoitiö; monilla lajeilla rihmastoon tai kuromaitiöihin erilaistunut paksuseinäinen solu; *chlamydospore*
- käyminen** = **fermentoituminen** = energian vapauttaminen hiilihydraateista ilman sitruunahappokiertoa. Käymisen lopputuotteena syntyy alkoholia tai happoja; *fermentation*
- kääntymä** = **inversio** = DNA-juosteensa osa, joka on kääntynyt toisin päin; *inversion*
- kääväkäs** = heltaton kantasieni, entinen Aphyllophorales-lahko, joka sisältää haarakoita, kurttusieniä, kääpiä, orakkaita, orvakoita, nuijakkaita ym.; ”*aphyllophorales*”
- käävät** = kantasienten muotoryhmä, jossa itiöemät ovat ulkonevia tai kasvuhalustan myötäisiä ja niiden alapinnalla on yleensä pilillejä; *shelf fungi*
- lajimääre** = **epiteetti** = lajinimen jälkimmäinen osa tai lajinsisäisen yksikön määre; *epithet*
- lakkaasi** = aromaattisia aineita hapettava entsyymi. Jotkut lakkaasit pystyvät hajottamaan ligniiniä; *laccase*
- laskostusentsyymi** = proteiini, joka auttaa syntyvää proteiinia laskostumaan oikein; *co-chaperone, folding chaperone*
- leivinhiiwa** = **panimohiiva** = *Saccharomyces cerevisiae*; *baker's yeast*
- lepoitiö** = kuivuutta ja kylmää kestävä paksuseinäinen itiö; *dormant spore*
- lepomuoto** = **kestomuoto** = kuivuutta, kylmää ja muita haastavia ympäristöoloja kestävä paksuseinäinen itiö tai muu rihmastorakenne
- leväsienet (Mastigomycotina)** = vanhentunut sienten ryhmittelyssä käytetty nimitys. Ryhmään kuuluivat aikoinaan siimallisia soluja tuottaneet sienet, kuten piiskasiimasienet, Blastocladiomycota ja Neocallimastigomycota. Sitä saatetaan käyttää yhteisnimityksenä sukasiimasiiniin (Stramenopila) kuuluvista, ulkoisesti sieniä muistuttavista eliöistä; *phycomycetes*
- ligaasi** = entsyymi, joka liittää kaksi molekyyliä toisiinsa; *ligase*
- ligniini** = lignoselluloosan kemiallinen pääkomponentti selluloosan ja hemiselluloosan lisäksi. Aromaattisista alkoholeista rakentuva amorfinen ja vaikeasti hajotettava biopolymeeri, jolla on suuri molekyylikoko; *lignin*
- ligniini-peroksiidaasi** = ligniinejä hajottava, hemiryhmän sisältävä entsyymi, joka aktivoituu vetyperoksidilla ja ottaa elektroneja aryyliyhdisteistä tuottaen orgaanisia radikaaleja; *lignin peroxidase*
- ligninolyttinen** = ligniiniä hajottava; *ligninolytic*
- lignoselluloosa** = ligniinistä, selluloosasta ja hemiselluloosasta koostuva aine, jossa sokeripolymeerit ovat tiukasti kiinnittyneinä ligniiniin; *lignocellulose*
- likenikolinen** = jäkälällä loisivaa tai kasvavaa; *lichenicolous*

limakkosienet (Gymnomycota) = sienikuntaan kuuluvan vanhentunut taksonominen yksikkö, joka aikoinaan koostui solulimakkosienistä ja aitolimakkosienistä; *gymnomycetetes*

limasienet (Eumycetozoa, ent. Myxomycota) = ameboihin (Amoebozoa) kuuluva taksoni, jonka aitolimiasienet (Myxogastriidae), solulimasienet (Dictyostelidae) ja alkulimasienet (Protostelidae) muodostavat. Taksonin ja sen alataksonien sienipäänteiset nimet juontuvat ajalta, jolloin näiden ryhmien luultiin kuuluvan sienten kuntaan; *slime molds*

linjarajoittunut geeni = geeni, joka löytyy vain lajipuun eli tutkittujen lajien lajiutumishistorian tietyssä linjassa; *lineage specific (LS) gene, taxonomically restricted (TR) gene*

lipaasi = rasva-aineita hajottava entsyymi; *lipase*

lipidi = rasva-aine; *lipid*

lipopeptidi = muutaman aminohapon muodostama ketju, jonka viimeiseen aminohappoon liittyy rasvahappoketju; *lipopeptide*

lisärihma = **parafyysi** = **nesterihma** = itiölävassa tavattava steriili rihma, joka saattaa osallistua osmoottiseen itiöemän säätelyyn; *paraphysis*

loinen = **parasiitti** = eliö, joka elää toisen eliön sisällä tai pinnalla ja aiheuttaa isäntäeläimelle vahinkoa; *parasite*

lokus = paikka geenille tai geeneille kromosomissa/genomissa; *locus*

luokittelu = eliöiden asettaminen eritasoihin ryhmiin. Tällaisia ovat esim. suvut, heimot, luokat; *classification*

lusiferiini = valoa tuottava aine tai proteiini solussa; *luciferin*

lyaasi = entsyymi, joka katkaisee kovalenttisia sidoksia ja liittää katkaisukohtaan molekyyliyhymän. Tämän seurauksena toiseen irtoavaan molekyyliin muodostuu usein kaksoissidos; *lyase*

lysosomi = eläinten lyyttiset vakuolit; *lysosome*

lyyttinen vakuoli = solulimassa sijaitseva lipidikaksoiskalvon ympäröimä pallonen, jossa hajotetaan happamissa oloissa suurempia kappaleita, kuten solun omia vaurioituneita elimiä (eläimissä lysosomi); *lytic vacuole*

lähetti-RNA = mRNA = RNA-ketju, joka syntyy transkriptiossa DNA:n emäsjärjestyksen ohjaamana. Lähetti-RNA sisältää geneettisen informaation, jonka avulla voidaan muodostaa proteiineja; *messenger RNA*

maitiaisrihma = rihma, joka sisältää sienen maitiaisnestettä; *lactifer*

mallas = kuivattua ja rouhittua idätettyä viljaa, jota käytetään raaka-aineena oluen valmistuksessa; *malt*

mangaaniperoksidiaasi = oksidoreduktaaseihin kuuluva entsyymi, joka pelkistää vetyperoksidia ja hapettaa 2-arvoista mangaania; hapettunut 3-arvoisen mangaani puolestaan hapettaa esimerkiksi fenolisen yhdisteen fenoksidikaaliksi poistamalla siitä elektronin; *manganese peroxide*

mannanaasi = yleisnimitys havupuiden yleistintä hemiselluloosaa eli mannaania hydrolyyttisesti pilkkoville entsyymeille; *mannanase*

MAP-kinaasi = mitogeneaktivoituva proteiinikinaasi. Erilaiset MAP-kinaasit ohjaavat solujen vasteita ulkoisiin ärsykeisiin, kuten kuivuuteen, kuumuuteen ja solunjakautumista stimuloiviin aineisiin. Ne säätelävät solunjakautumista, geenien ilmenemistä, erilaistumista, mitoosia ja ohjelmoitua solukuolemista; *MAP kinase*

MAP-kinaasikaskadi = **MAP-kinaasireitti** = **MAP-signaalinvälitysketju** = ks. **MAP-kinaasivälitteinen viestinvälitysketju**

MAP-kinaasivälitteinen viestinvälitysketju = **MAP-kinaasikaskadi** = **MAP-kinaasireitti** = **MAP-signaalinvälitysketju** = signaalinvälitysketju, joka reagoi solun ulkopuolisiin ärsykkeisiin, kuten osmoottiseen stressiin, kuumuuteen tai solunjakautumisen käynnistäviin yhdisteisiin ja säätlee mm. solun geenien ilmentymistä, solunjakautumista, erilaistumista ja kasvua; *Mitogen-activated protein (MAP) kinase signalling pathway*

MAT-lokus = paikka siinä kromosomissa tai genomissa, jossa paritumista säätelävät geenit sijaitsevat; *MAT locus*

- meioosi** = sukusolujen syntyä edeltävät tumanjakautumiset; sienissä diploidi solu tuottaa yleensä neljä elinkelpoista haploidia, kromosomistoltaan ja geeneiltään erilaista sukusolua; *meiosis*
- meiospori** = meioottisen solunjakautumisen avulla kehittynyt suvullinen itiö; *meiospore*
- merosporangio** = sylinterimäinen, muutama ketjumaisesti syntyneen itiön sisältävä itiöpesäke; *merosporangium*
- metabasidio** = itiökannan osa, jossa meioosi tapahtuu. Monilla sienillä se ei kuitenkaan ole mikään tietty osa itiökannasta vaan probasidion myöhempi kehitysvaihe; *metabasidium*
- mikrobi** = mikro-organismi = eliö, joka ei näy paljain silmin (halkaisija alle 100 µm); *microbe*
- mikrobodi** = pienrakkula = solulimassa sijaitseva lipidikalvoisesta ympäröimä pallonen, jolla on usein hajotukseen liittyviä tehtäviä; *microbody*
- mikrofilamentti** = aktiinifilamentti = ks. aktiinisiäe
- mikro-organismi** = ks. mikrobi
- mikropahka** = mikrosklerootio = hyvin pieni, tiivis ja kova sienirihmojen muodostama rakenne, jossa usein on erilaistunut paksu kuori; *microsclerotium*
- mikro-RNA** = ei-koodaava, lyhyt, 20–30 emäsparin mittainen, yksijuosteinen RNA-molekyyli, joka kiinnittyy komplektaarisesti lähetti-RNA:han estäen sen toiminnan; *non-coding RNA* (ncRNA)
- mikrotubulus** = paksuin solun tukirangan säikeistä (halkaisija 25 nm). Ontto putki, joka osallistuu sienten solun- ja tumanjakoon, solujen organisoimiseen ja pitkänmatkankuljetukseen; *microtubulus*
- mitogeeni** = yhdiste, joka käynnistää solunjakautumisen; *mitogen*
- mitokondrio** = kaksinkertaisen kaksoiskalvon ympäröimä soluelin, jossa tapahtuu soluhengitys; *mitochondrium*
- mitoosi** = 1) tuman ja sen kromosomiston jakautuminen kahdeksi kopioksi, 2) solusyklin vaihe, jossa solu jakautuu kahdeksi kopioksi; *mitosis*
- mitospori** = mitoottisen solunjakautumisen avulla kehittynyt suvuton itiö; *mitospore*
- monimuotoisuus** = biodiversiteetti; *biodiversity*
- monofyleettinen** = ryhmä, joka sisältää kantamuodon ja kaikki sen jälkeläiset; *monophyletic*
- monoikkinen** = ks. yksikotinen
- monokaryootinen** = yksitumainen; *monokaryotic*
- monosakkaridi** = yhdestä sokerialayksiköstä koostuva sokeri; *monosaccharide*
- monotropoidimykorrhitsa** = ks. mäntykukkasienuuri
- morfologinen** = muotoon tai rakenteeseen liittyvä; *morphological*
- mRNA** = ks. lähetti-RNA
- multialleelinen** = geenistä, josta on useita vaihtoehtoisia muotoja; *multiallelic*
- munapesäke** = askogonio = kotelosienen solu, joka ottaa vastaan hedelmöittävän tuman ja josta kehittyy askogeeninen rihma; *ascogonium*
- munasienet (Oomycota)** = heterokontteihin kuuluva ryhmä, joka luokiteltiin aiemmin sieniin kuuluvaksi. Taksonin sieni-päätteinen nimi juontuu aikaan, jolloin ryhmän eliöitä luultiin sieniksi; *oomycetes*
- mutualismi** = kahden lajin välinen suhde, josta molemmat osapuolet hyötyvät; *mutualism*
- mykobiontti** = sieniosakas symbiootissa yhteisössä; *mycobiont*
- mykorritsa** = ks. sienijuuri
- mykorritsasienten auttajabakteerit** = ks. sienijuurisienten auttajabakteerit
- mykorritsosaääri** = sienijuuriston elinympäristönä, juurien ja niiden symbionttisten sienten yhdessä muodostama alue, johon molempien toiminta vaikuttaa; *mycorrhizosphere*
- mykotoksiini** = ks. sienimyrkky
- myosiini** = aktiinisiäettä pitkin ATP:n avulla liikkuva proteiini; *myosin*
- myseeli** = sienirihmasto; *mycelium*
- mäntykukkasienuuri** = monotropoidimykorrhitsa = tyypillisesti pintasienuuria muodostavien sienilajien ja mäntykukkien sekatyypin sienijuuri; *monotropoid mycorrhiza*

mäskäys = se osa oluvalmistusprosessia, jossa idätetyistä jyvistä eli maltaasta irrotetaan sokerit ja muut liukoiset ravinteet maltaan sisältämien entsyymien ja lämpimän veden avulla; *mashing*

möhösienet (Plasmodiophoromycota) = sienikuntaan kuulumaton vanhentunut taksonominen yksikkö, johon kuuluivat tämänhetkisen Plasmodiophora-suvun eliöt (jotka nykyään kuuluvat ylätaksoniin Rhizaria); *Plasmodiophoromycetes*

nahakkaat = alustanmyötäisiä kantasieniä, joiden ohut ja nahkamainen, useimmiten sileä itiöemä on alapinnaltaan pilliton ja heltaton; *corticoid fungi, steroid fungi*

N-asetyyli-glukosamiini = kitiinin ainesosa; *N-acetyl glucosamine*

nekrotrofi = toisia eliöitä ravinnokseen tappava loinen; *necrotrophic*

nesterihma = parafyysi = lisärihma = itiölävassa tavattava steriili rihma, joka saattaa osallistua itiöemän osmoottiseen säätelyyn; *paraphysis*

noki-itiö = ustilospori = ustospori = nokisienen itiö, josta kehittyi itiökanta; *ustilospore, ustospore*

nuijahomeet = Aspergillus-suku

nukleaasi = DNA- tai RNA-juostetta hajottava entsyymi; *nuclease*

nukleolus = ks. **tumajyvänen**

nukleosomi = DNA:n pakkaamisen perusyksikkö. Nukleosomien avulla molekyyli saadaan mahtumaan tuman sisälle. Yksi nukleosomi koostuu useammasta histonista, joiden ympärille kaksijuosteinen DNA on kiertynyt; *nucleosome*

obligatorinen parasiitti = ks. **ehdoton loinen**

ohutkerroskromatografia = seosten erottelukeino, jossa seos kiinnitetään huokoiselle alustalle ja siihen imeytetään liuotinta kapillaarivoimien avulla. Eroteltavan seoksen eri yhdisteet liikkuvat huokoisessa materiaalissa eri nopeuksilla, jolloin ne erottuvat toisistaan; *thin layer chromatography (TLC)*; *thin layer chromatography*

oksaalihappo = orgaaninen dikarbonsyylisäilykseen; esiintyy kasvukunnassa, esimerkiksi raparperissa, punajuuressa, pinaatissa ja ketunleivässä; *oxalic acid*

oksideasi = entsyymi, joka pelkistää happea vetyperoksidiksi ($O_2 + 2 e^- + 2 H^+ \rightarrow H_2O_2$); *oxidase*

oksidoreduktaasi = entsyymi, joka siirtää elektroneja molekyylistä toiseen. Siirto hapettaa yhdisteen tai atomin ja samalla pelkistää toisen yhdisteen tai atomin; *oxidoreductase*

oogaaminen = eliö, jonka naarassukusolu on liikkumaton ja usein suuri; *oogamous, oogamic*

oogamia = liikkumattoman munasolun ja pienen liikuntakykyisen koirassukusolun yhtyminen; *oogamy*

operkulaatti = kannella avautuva itiökotelo; *operculate*

ora = orakkaan itiölävan piikki; *spine, "tooth"*

orakkaat = kantasienten muotoryhmä, jossa sienten itiöemissä on alapinnalla oria. Itiöt sijaitsevat orien pinnalla; *hydroid fungi, tooth fungi*

orkideamykorritsa = ks. **kämmekkäsienijuuri**

orpo geeni = geeni, joka löytyy vain yhdestä lajista; *orphan gene*

ortologinen (geeni) = toisen kanssa samankaltainen geeni, joka on eronnut sisargeenistään lajiutumisen; *orthologic (genes)*

orvakat = kantasienten muotoryhmä, joiden itiöemät ovat litteitä, pillittömiä, sileitä, ryppyisiä tai nystyisiä ja usein vaatimattomia ja joiden itiöt sijaitsevat itiöemän alapinnalla; *corticoid fungi*

PAH-yhdisteet = monirenkaisia aromaattisia hiilivetyjä. Aromaattisia renkaita on yleensä 2–5, esimerkiksi kahden bentseenirenkaan muodostamasta yhdisteestä on naftaleeni ja viiden renkaan yhdisteestä bento(a)pyreeni; *PAH compounds*

painerihma = appressorio = tartuntarihma = alustaa vasten painunut sienirihma, jonka sisäisen turgoripaineen avulla sieni kykenee läpäisemään isäntäeliön soluseinän; *appressorium*

pallosolu = haperoilla ja rouskuilla esiintyvä mallon solutyyppejä, joka erottaa mallon rakenteen selvästi muiden kantasienten pitkittäissäikeisestä rakenteesta; *sphaerocyst*

panimohiiva = leivinhiiva = *Saccharomyces cerevisiae*; *baker's yeast*

- parafylettinen** = eliöryhmä, joka ei sisällä kantamuodon kaikkia jälkeläisiä;
paraphyletic
- parafyysi** = ks. **lisärihma** tai **nesterihma**
- parasiitti** = ks. **loinen**
- parentosomi** = ks. **kaitsinkalvo**
- pariutumisalue** = paikka kromosomissa tai genomissa, jossa pariutumista säätelevät geenit sijaitsevat; *mating loci*
- pariutumistyyppi** = sienien ”sukupuoli”;
mating type, mating strain
- parveilija** = **tsoospori** = **zoospori** = ks. **parveiluitiö**
- parveiluitiö** = **parveilija** = **tsoospori** = **zoospori** = uintisiimallinen itiö, siimensa avulla liikkumaan kykenevä pesäkeitiötyyppi; *zoospore*
- parveiluitiöpesäke** = **tsoosporangio** = **zoosporangio** = paikka, jossa parveiluitiöt syntyvät; *zoosporangium*
- patogeeni** = ks. **taudinaiheuttaja**
- peittaus** = sementen päällystäminen taudinaiheuttajia torjuvalla aineella; *seed disinfection, seed dressing*
- pektiini** = erilaisista sokereista koostuva suuri molekyyli, joka keitetäessä hyytelöi mehun; *pectin*
- pektinaasi** = pektiiniä hajottava entsyymi;
pectinase
- Penicillium-suku** = **pensselihomeet**; *genus Penicillium*
- pensselihomeet** = **Penicillium-suku**; *genus Penicillium*
- peptidi** = lyhyt aminohappoketju; *peptide*
- peridioli** = eräiden kupusienten itiömallon osasta muodostuva erillinen, itiöitä sisältävä ja ”leipämäinen” leviäin; *peridiole*
- perifyysi** = lyhyt, karvamainen rihma kotelopullon suuaukon sisäpuolella; *periphysis*
- periteekio** = ks. **kotelopullo**
- permeaasi** = proteiini, joka kuljettaa aineita solukalvon läpi; *permease*
- peroksidaasi** = entsyymi, joka pelkistää vetyperoksidia vedeksi ($\text{H}_2\text{O}_2 + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$); *peroxidase*
- peroksisomi** = solulimassa sijaitseva lipidikaksoiskalvon ympäröimä pallonen, jossa hajotetaan orgaanisia molekyyliä hapettamalla; *peroxisome*
- peroksyyl** = R-OOH-ryhmä; *peroxyl*
- peroksyyliradikaali** = R-OO^{*}, kahden happiatomin muodostama reaktiivinen happiradikaali, joka muodostuu useimmiten molekulaarisen hapen (O₂, O=O) liitetyessä orgaanisessa molekyylissä olevaan hiiliatomiin, jolla on pariton elektroni; *peroxyl radical*
- perusaine** = perusaineenvaihduntatuote, jonka puute johtaa eliön kuolemaan;
primary metabolite
- perusaineenvaihduntageeni** = perusaineenvaihduntatuotetta koodaava geeni; *house-keeping gene*
- peräsiimaiset (Opisthokonta)** = taksonominen ryhmä, johon kuuluvat sekä sienet että eläimet; *opisthokonts*
- pesäkeitiö** = **sporangiospori** = itiöpesäkkeessä muodostuva suvuton itiö;
sporangiospore
- pienrakkula** = **mikrobodi** = solulimassa sijaitseva lipidikaksoiskalvon ympäröimä pallonen, jolla on usein hajotukseen liittyviä tehtäviä; *microbody*
- pikkukuroma** = **pykniospori** = **pyknospori** = **spermaatio** = ks. **pikkukuromaitiö**
- pikkukuromaitiö** = **pikkukuroma** = **pykniospori** = **pyknospori** = **spermaatio** = ruostesienen suvullinen itiö, siimaton koirassukusolu, joka on syntynyt pykniossa; *pycniospore, pycnospore, spermatium*
- pilkekuromaperä** = **tallinen kuromaperä** = rihmasta pilkkoutumalla itiöitä muodostava solu; *thallic conidium bearing cell*
- pikkukuromapullo** = **pyknio** = **spermagonio** = ruostesienen pullomainen itiöpesäke, jossa kehittyy sekä koiraspuolisia sukusoluja (spermaatioita l. pikkukuromia) että naaraspuolisia sukusoluja (reseptiivisiä rihmoja); *pycnium, spermagonium*
- pileaattinen** = sienestä, jolla on hyllymäinen itiöemä; *pileate*
- pilus** = bakteerin pintasäie, jonka avulla se voi siirtää perintöainesta toiseen bakteeriin; *pilus*

pinta-aktiivinen aine = surfaktantti = pintajännitystä vähentävä molekyyli, jonka toinen pää on vettä hylkivä ja toinen vesihakuinen; *surfactant*

pintasienijuuri = ektomykorritsa = kanta- ja kotelosienten puiden kanssa muodostama sienijuurityyppi, jossa sienirakenteet eivät kasva kasvien soluseinien sisäpuolelle ja juuren pinnalle muodostuu näkyvä sieni-vaippa; *ectomycorrhiza*

PKA = ks. **proteiinikinaasi-A**

plasmalemma = ks. **solukalvo**

plasmidi = itsenäisesti kahdentuva, kromosomin ulkopuolinen DNA-molekyyli; *plasmid*

plasmogamia = kahden solun sytoplasmojen yhtyminen; *plasmogamy*

pleomorfinen = monimuotoinen; sienissä pleomorfisuus näkyy useiden eri muotojen tai vaiheiden esiintymisenä elin-kierrössä (ks. anamorf ja teleomorf); *pleomorphic*

plesiomorfinen = ryhmiä yhdistävä alkeellinen piirre, jota ei voi käyttää ryhmän rajaamisessa ja joka on esiintynyt jo eliöiden yhteisellä kantamuodolla; *plesiomorphic*

podeetio = jäkälän sekovarresta kasvava pysyvä etenkin torvi- ja poronjäkälillä; *podetium*

poikilohydrinen = rakenteesta tai eliöstä, jonka kosteuspitoisuus seuraa ilmakehän tilaa; *poikilohydrin*

polaarinen = kasvu tai liike, joka tapahtuu tiettyä napaa (suuntaa) kohti; *polar*

polyfenolioksideasi = entsyymi, joka katalysoi monofenolien hydroksylaatiota difenoleiksi ja joka voi myös katalysoida edelleen difenolin reaktiota kinoniksi; *polyphenol oxidase*

polyfosfaatti = useasta fosforihappotähteestä muodostunut suurikokoinen molekyyli, jonka sidoksissa on varastossa huomattava määrä energiaa; *polyphosphate*

polyfyleettinen = ryhmästä, joka sisältää useita eri esi-isistä polveutuvia taksoniteita, tai ryhmästä, jonka jäsenten yhteinen kantamuoto jää sen ulkopuolelle; *polyphyletic*

polyketidi = monimuotoinen aineryhmä, johon kuuluu esimerkiksi sienimyrkkyjä ja antibiootteja; *polyketide*

polyketidisyntaasi = polyketidejä valmistava entsyymi, *polyketide synthase* (PKS); *polyketide synthetase*

polymeeri = lukuisista (yleensä) samanlaisista osista koostunut suurimolekyylinen yhdiste; *polymer*

polymeraasi = entsyymi, joka rakentaa uuden DNA- tai RNA-molekyylin olemassa olevan DNA- tai RNA-juosteen mallin mukaan; *polymerase*

polyploidi = eliö, jolla on moninkertainen kromosomisto; *polyploid*

polyporoidi = kääpämäinen; *polyporoid*

polysakkaridi = useasta sokerimolekyylistä koostunut yhdiste; *polysaccharide*

polysentrinen = rihmasta, josta kehittyi monta itiöpesäkettä; *polycentric*

primaasi = entsyymi, joka rakentaa RNA-alkukeet replikaation aloituskohtiin; *primase*

prioni = pienikokoinen proteiini, joka avustaa muita samanlaisia proteiineja laskostumaan mallinsa mukaan; *prion*

probasidio = [**alkeisrihma**] = kantasiemen rakenne tai vaihe, jossa haploidit tumat yhtyvät ennen itiökannan muodostumista; *probasidium*

progametangio = ks. **esisukusolupesäke**

prokaryootti = esitumallinen = alkeistumallinen = ks. **tumaton**

promoottori(alue) = geenin ilmenemistä säätelevä alue DNA:ssa; *promoter region*

promyseeli = [**alkeisrihma**] = lyhyt rihma, joka kasvaa ruostesienen tai nokisienen itiöstä ja josta syntyvät edelleen varsinaiset kantaitiot (vastaa itiökantaa); *promycelium*

proteaasi = proteiineja hajottava entsyymi; *protease*

proteasomi = sylinterinmuotoinen partikkeli, jonka keskiosassa on proteiineja hajottavia entsyymejä ja päissä ubikitiiniä sitovia alueet; *proteasome*

proteiini = **valkuaisaine** = aminohapoista muodostunut solun toiminnallinen perusyksikkö; *protein*

proteiinikinaasi-A = PKA = entsyymi, jonka toimintaa säätelee siihen kiinnittyvä solujen sisäinen lähettimolekyyli, syklinen AMP. PKA-ryhmään kuuluu monia solun toimintoja sääteleviä entsyymejä; *protein kinase A*

proteomi = tietynä ajankohtana solussa tuotettu proteiinijoukko; *proteome*

protonisymporttisiirtäjä = kuljetusproteiini, joka siirtää molekyyliä solukalvon läpi käyttäen apunaan solun ulkopuolelta solun sisään pyrkiviä protoneja; *proton symport*

pseudohyyfi = ks. **valerihma**

pseudoparafyyssi = ks. **valelisärihma**

pseudoparenkyyymi = ks. **valesolukko**

pseudoteekio = ks. **valekotelopullo**

puhdasviljelmä = vain yhtä ainoaa eliötä sisältävä viljelmä; *pure culture*

punahomeet = *Fusarium*-suku; *genus*
Fusarium

puuaines = **puusolukko** = **ksyleemi** = kasvin johtosolukon osa; *xylem*

puukuidut = yhteisnimitys usealle puusolukon solutyypille. Kuituja ovat putkisolut eli trakeidit, puusyyt sekä kuitutrakeidit; *wood fibers*

puusolukko = **puuaines** = **ksyleemi** = kasvin johtosolukon osa; *xylem*

pyknidio = ks. **kuromapullo**

pyknidiospori = kuromapullossa syntynyt suvuton kuromaitiö; *pycnidiospore*

pyknio = ks. **pikkukuromapullo**

pykniospori = **pyknospori** = **spermaatio** = **pikkukuroma** = ks. **pikkukuromaitiö**

pyknospori = **pykniospori** = **spermaatio** = **pikkukuroma** = ks. **pikkukuromaitiö**

pyrenomykeetti = kotelosieni, jonka itiöemä on kotelopullo; *pyrenomycete*

rakeinen endoplasminen retikulumi (RER) = ks. **rakeinen solulimakalvosto**

rakeinen solulimakalvosto = **rakeinen endoplasminen retikulumi (RER)** = solulimakalvosto, johon on kiinnittynyt ribosomeja; *rough endoplasmic reticulum*, RER

rasva-aine = **lipidi**; *lipid*

reduktaasi = pelkistävä eli elektroneja luovuttava entsyymi tai pelkistymistä (elektronien vastaanottamista) katalysoiva entsyymi; *reductase*

rekombinaatio = **uudelleenyhdistyminen** = ks. **uudelleenjärjestäytyminen**

rengaskuromaperä = **annelidi** = kuroutumalla itiöitä muodostava solu, jonka kärkeen muodostuu renkaita jokaisen uuden kuromaitiön syntyessä; *annelide*

replikaatio = DNA:n kahdentuminen; *replication*

replikoni = itsenäinen alue, jossa DNA:n kahdentuminen tapahtuu; *replicon*

repressori = ks. **vaimentaja**

resupinaattinen = ks. **alustanmyötäinen**

R-geeni = kasvin kestävyysgeeni, jonka tuotama proteiini tunnistaa taudinaiheuttajan tai tartunnan synnyttämän muutoksen solussa ja laukaisee yliherkkyysovasteen; *R gene*

ribosomaalinen DNA = ribosomaalista-RNA:ta koodaava DNA-alue; *ribosomal DNA*

ribosomaalinen RNA = ribosomin RNA-rakenteet. Sienten ribosomeihin liittyviä ribosomaalisia RNA-molekyyliä kutsutaan 5.8S-, 18S- ja 28S-ribosomaaliseksi RNA:ksi; *ribosomal RNA*

ribosomi = solun rakenne, joka liittyy valmistettavaan proteiinin aminohapot. Ribosomi rakentuu sekä proteiineista että ribosomaalisesta RNA:sta; *ribosome*

rihmamaiset sienet = sieniä, jotka kasvavat pääasiallisesti monisoluisina rihmoina; *filamentous fungi*

rihmastojänne = **ritsomorfi** = pitkänmatkankuljetukseen erikoistunut sienirihmoista muodostunut kaapeli, jonka sisällä on yleensä onttola ja päällä eläviä soluliman täyttämiä rihmoja; *rhizomorph, hyphal strand*

rihmastopahka = **sklerootio** = tiivis ja kova sienirihmojen muodostama rakenne, jossa on usein erilaistunut paksu kuori. Talvehtimiseläin, josta voi syntyä itiöemä, alustapahka tai sienirihma; *sclerotium*

rihmastosilta = **anastomoosi** = rakenne, joka yhdistää erilliset rihmat tai rihmastot; *anastomosis*

ripsisiimasienet (Hypochytridiomycota) = sienikuntaan kuulumaton, nykyään sukasiimaisiin (Stramenopila) kuuluva eliöryhmä, jolla on sekä liikkuva siimallinen parveilumuoto että rihmamainen muoto; *hyphochytridiomycetes*

ritsoidi = ks. **juurtumahapsi**

ritsomorfi = ks. **rihmastojänne**

RNA-hiljennys = **RNA-interferenssi** = solunsisäisen kaksijuosteisen RNA:n aktiivoina mekanismi, joka suojaa tumallisia eliöitä viruksia ja transposoneja vastaan sekä säätelee proteiineja koodaavien geenien ilmentymistä. Mekanismi hajottaa geenin RNA-kopion pienen RNA:han sitoutuvan vastin-RNA:n avulla; *RNA silencing, RNA interference, RNAi*

RNA-interferenssi = ks. **RNA-hiljennys**

RNA-polymeraasi = RNA-sekvenssiä DNA-koodin perusteella tuottava entsyymi; *RNA polymerase*

RNA-sekvenssi = emästen järjestys RNA:ssa; *RNA sequence*

ruskolaho = erityisesti selluloosaa hajottavan sienien jälkeensä jättämä puuaines, joka koostuu pääosin ligniiniä; *brown rot*

ruskolahottaja = erityisesti selluloosaa hajottava sieni; *brown rot fungus*

salisyylihapo = aromaattinen karboksyylihapo; *salicylic acid*

samasyntyinen = **homologinen** = geneettiseltä informaatioltaan samanlaisesta geenistä tai geenialueesta; *homologous*

samatumainen = **homokaryootinen** = rihmasto, jonka kaikki tumat ovat geneettisesti samanlaisia; *homokaryotic*

saprotrofi = **saprobi** = ”hajottaja” = kuollutta ainesta ravinnokseen käyttävä; *saprotroph, saprobe*

seittivyö = helttasienien suojuksesta yleisimmän jalkaan jäävä vyömäinen rengas; *velar region*

sekatuotekäyminen = **heterofermentatiivinen käyminen** = käyminen, jossa muodostuu useampaa kuin yhtä lopputuotetta, esimerkiksi alkoholia ja maitohappoa; *heterofermentation*

sekatyypin sienijuuri = **ektendomykorritsa** = sienijuuriyyppi, jossa on havaittavissa sekä pinta- että sisäsienijuurien rakenteita. Sekatyypin sienijuuria on kolmenlaisia: talvikkisienjuuria, mäntykukkasienijuuria sekä puilla ja varpukasveilla havaittua tyyppiä, jota kutsutaan toistaiseksi epämääräisesti samalla termillä kuin koko joukkoa eli sekatyypin sienijuureksi; *ectendomycorrhiza*

sekovarsi = sienten (tai kasvien) kasvullinen osa, josta ei voida erottaa pitkälle erikoistuneita osia

sekvenssi = emästen järjestys RNA:ssa tai DNA:ssa tai aminohappojen järjestys proteiinissa; *sequence*

sellobiohydraasi = selluloosaa hydrolysoiva entsyymi, joka irrottaa kahden glukoosiyksikön muodostamia sellobioosiyksiköitä selluloosaketjun jommas-takummasta päästä; *cellobiohydrolase*

sellobioosi = selluloosan rakenneosia, sellobioosin polymeroitussa muodostuu selluloosaa; *cellobiose*

sellobioosidehydrogenaasi (CDH) = sellobioosia hapettava hemo-flavoentsyymi, joka voi myös pelkistää kinoneja ja fenoksidiradikaaleja; *cellobiodehydrogenase (CDH)*

sellulaasi = selluloosaa hajottava entsyymi; *cellulase*

selluloosa = glukoosimolekyyleistä koostuva suora pitkäketjuinen molekyyli; *cellulose*

sentromeeri = DNA:n toistojaksoista ja proteiineista koostuva kromosomin alue, johon sukkularihmaston säikeet kiinnittyvät tumanjakautumisen aikana; *centromere*

septiini = GTP:tä energianlähteenään käyttäviä proteiineja, jotka rakentavat tukirakenteita uusien rihmastohaarojen aloituskohtiin tai hiivojen kuroumakohtiin; *septin*

septum = ks. **väliseinä**

sidosrihma = tavallisimmin kääväkkäillä esiintyvä, voimakkaasti haaraunut rihmatyyppi, joka toimii muiden rihmatyyppien sidoksena; *binding hypha*

sienijuuri = **mykorritsa** = rihmamaisen sienien ja juuren yhdessä muodostama symbionttinen rakenne; *mycorrhiza*

sienijuurisienten auttajabakteerit = mykorrhizasientien auttajabakteerit = bakteerit, jotka edistävät kasvin sienijuuren muodostumista; *mycorrhiza helper bacteria*, MHB

sienikanta = kaikki sienirihmastot, joiden ominaisuudet ja genomit ovat täsmälleen samanlaiset; *fungal strain*

sienimyrkky = mykotoksiini = sienien tuottama myrkky; *mycotoxin*

sienimö = sientenviljelylaitos

sienirihma = hyfy = useasta peräkkäisestä sienisolusta muodostuva rakenne; *hypha*

signaalinvälitysketju = signaalinvälitysreitti = ks. *viestinvälitysketju*

signaalinvälitysreitti = signaalinvälitysketju = ks. *viestinvälitysketju*

siirtymä = translokaatio = DNA-jakson siirtyminen toiseen paikkaan genomissa; *translocation*

siirtäjä-RNA = lyhyt RNA-molekyylä, joka osallistuu proteiinisynteesiin; *transfer-RNA (t-RNA)*; *transfer RNA*

siitosrihma = trikogyyni = munapesäkkeen lisäke, jonka kautta koirassukusolut vaeltavat siittiöpesäkkeestä munapesäkkeeseen; *trichogyne*

siittiöpesäke = anteridio = elin, jossa siittiösolut syntyvät; *antheridium*, *antherid*

sileä endoplasminen retikulumi (SER) = ks. **sileä solulimakalvosto**

sileä solulimakalvosto = sileä endoplasminen retikulumi (SER) = solulimakalvosto, jonka pintaan ei ole kiinnittynyt suurta määrää ribosomeja; *smooth endoplasmic reticulum*

silmikoiminen = suvuton lisääntyminen, jossa uusi yksilö syntyy pullistamalla emosolusta; *budding*

silmukointi = proteiinia koodaamattomien jaksujen poistuminen esilähetti-RNA:sta; *splicing*

sinkilä = kantasiemen rihmaston solun ”käyristymä”, jonka kautta toinen solun tumista siirtyy jäljempänä olevaa soluun; *clamp*

sisäsienijuuri = endomykorritsa = sienijuurityyppi, jossa sienirihmasto läpäisee soluseinän ja sieni muodostaa rakenteita kasvin soluseinän ja solukalvon väliin. Sisäsienijuuret jaotellaan kolmeen tyyppiin: kerä-, kanerva- ja orkideasienuuriin; *endomycorrhiza*

sisäsuojus = sienien itiölavaa aluksi suojaava rakenne, josta lakin laajentuessa jää jalkaan tai lakkiin suojusjäänteitä (esim. seittivyö); *inner veil*, *partial veil*

sisäsyntyinen = endogeeninen = 1) toisen solun sisään muodostuvasta rakenteesta, 2) toisen sisällä elävästä eliöstä; *endogenous*

sitruunahappokierto = krebsin sykli = mitokondriossa tapahtuva hiiliyhdisteiden hajottaminen, joka vapauttaa energian solun käyttöön ja tuottaa hiilidioksidia; *citric acid cycle*, *tricarboxylic acid cycle*, *Kreb's cycle*

sklerootio = ks. **rihmastopakha**

solukalvo = plasmalemma = solua ympäröivä rasvahapoista muodostunut kaksoiskalvo; *plasmalemma*

solukko = erilaistunut sienirihmastoista koostuva rakenne; *tissue*

solulimakalvosto = endoplasminen retikulumi = putkimaisista ja säkkimaisista fosfolipidikaksoiskalvoista muodostunut verkosto, joka erottaa luumeniksi kutsutun sisätilan muusta solulimasta; *endoplasmic reticulum*, ER

solulimakkosienet (Acrasio gymnomycota) = sienikuntaan kuulumaton vanhentunut taksonominen yksikkö, johon kuuluivat tämänhetkisen Acrasida-lahkon solulimakkoiset, jotka kuuluvat nykyään taksoniin Excavata; *acrasid cellular slime molds*

solulimasienet (Dictyostelidae) = ameebiin (Amoebozoa) kuuluvia eliöitä, jotka voivat kerääntyä yhteen suuremmaksi kokonaisuudeksi; *dictyostelids*

solun tukiranka = sytoskeleton = solunsisäisen proteiinisäikeiden ja niihin kiinnittyvien proteiinien muodostama rakenne, joka huolehtii solun osien sijainnista ja solunsisäisestä liikenteestä; *cytoskeleton*

somatogamia = suvullisen lisääntymisen muoto, jossa kasvulliset (somaattiset) solut yhtyvät; *somatogamy*

soraali = ks. **jäkälämururyhmä**

soredio = ks. jäkälämuru

sorus = tiettyjen sienten itiöpesäke (esim. ruostesienet); paikka jossa syntyy itiöitä; *sorus*

spermaatio = pikkukuroma = pykniospori = pyknospori = ks. pikkukuromaitiö

spermagonio = pyknio = ks. pikkukuromapullo

spermi = liikuntakykyinen koirassukusolu; *sperm*

spindle pole body = ks. sukkulanapa

spitzenkörper = ks. kärkitihentymä

sporangio = ks. itiöpesäke

sporangiofori = ks. itiöpesäkkeenkannatin

sporangiooli = pieni sporangio, jossa vain muutama itiö; *sporangiole*

sporangiospori = ks. pesäkeitiö

spori = ks. itiö

sporidio = ruostesientien kantaitiöistä käytetty nimitys; myös nokisienten muu itiö kuin noki-itiö; *sporidium*

sporinen meioosi = meioosi, joka ajoittuu tsygootin myöhempisiin kehitysvaiheisiin, ts. tapahtuu vasta sen jälkeen, kun tsygootti on jakautunut monta kertaa mitoottisesti ja kasvanut sporofyytiksi; *sporic meiosis*

sporodokio = ks. kuromapahka

sporofyytti = diploidi (2c, 2n) suvuton elämänvaihe (yleensä kasveilla), sienillä lähinnä *Allomyces*-suvussa; *sporophyte*

statoliitti = ks. tasapainokivi

stefanokystidi = sukkulamatomyydyksenä toimiva tammenterhomainen tahmea uloke sienirihmassa; *stephanocystid*

sterigma = ks. itiöperä

steroidi = ryhmä rasva-aineita, jotka sisältävät nelirenkaisen syklisen hiiliketjun; *steroid*

steroli = steroidi, jossa on neljän renkaan lisäksi vähintään kahdeksan hiiliatomin pituinen hiiliketju ja vähintään yksi hydroksyyliiryhmä; *sterol*

steryyliesteri = esteröitynyt steroli tai rasvahappo; *steryl ester*

strigolaktoni = karotenoidipohjainen kasvi-hormoni, joka saa sienirihmat haaroittumaan. Sama hormoni vähentää kasvin verson haaroittumista; *strigolactone*

strooma = 1) ks. alustapahka, 2) viherhiukkasen kalvojen välitila

suberiini = rasvahappoketjuja ja aromaattisia renkaita sisältävä vettähylkivä aine kasveissa; *suberin*

sukessio = lajiston vähittäinen muuttuminen, kun organismit seuraavat toisiaan olosuhteiden muuttuessa; *succession*

sukkulanapa = spindle pole body = sukkularihmasto organisoiva keskus tuman- ja solunjakautumisessa; *spindle pole body, nucleus associated organelle*

sukularihmasto = mikrotubulusten ja muiden proteiinien muodostama rakenne, joka vetää kromosomit erilleen tumanjaossa; (*nuclear*) *spindle*

sukuhaara = minkä tahansa tason sukuhaara eliöiden sukulaisuussuhteita kuvaavassa puussa; *clade*

sukupolvenvuorottelu = suvullisen ja suvutoman elämänvaiheen säännöllinen vuorottelu; *alternation of generations*

sukusolu = gameetti = solu, jossa on vain yksi yksinkertainen kromosomisto (1c, 1n); *gamete*

sukusolupesäke = gametangio = elin tai solu, jossa sukusolut syntyvät (ks. anteridio, askogonio); *gametangium*

sukusoluyhtymä = tsygootti = sukusolujen yhtymisestä muodostuva solu, jonka tuma on kromosomistoltaan kaksinkertainen (2c, 2n); *zygote*

suomukiehkura = lakkisienen jalan tyvässä oleva muodostuma, joka syntyy, kun tuppikasvaa jalan pintaan kiinni; *volval remnant*

surfaktantti = ks. pinta-aktiivinen aine

suvullinen lisääntyminen = hedelmöityksen välityksellä tapahtuva lisääntyminen. Useimmilla eliöillä on naaras- ja koiras-sukusolut, mutta hedelmöitys voi tapahtua myös erilaistumattomien solujen yhtyessä; *sexual reproduction*

suvuton lisääntyminen = lisääntymismuoto, joka ei edellytä hedelmöitystä; *asexual reproduction*

syklinen AMP = adensiinitrifosfaatin rengasmainen johdannainen (3'-5'-syklinen adensiinimonofosfaatti), joka toimii viestinvälittäjänä solunsisäisessä viestinnässä; *cyclic AMP*, cAMP

sybioosi = eliöiden yhteiselämä, josta ei ole haittaa kummallekaan. Voidaan määritellä myös laajemmin tai yhteiselon tiiviyden mukaan; *symbiosis*

synapomorfia = tiettyä ryhmää sekä niiden kantamuotoa yhdistävä kehittynyt tekijä; *synapomorphy*

synergia = yhteistoiminta = molempia hyödyttävä toiminta; *synergy*

synnema = ks. **kuromankannatinpylväs**

synteeminen alue = genomien alue, jonka geenisisältö ja -järjestys ovat samankaltaiset sukulaislajeissa; *syntenic block*

synteemiset geenit = samassa kromosomissa sijaitsevat geenit; *syntenic genes*

systeminen = solukkoihin laajalti leviävä, eipaikallinen (esim. infektio); *systemic*

systematiikka = tiede, joka tutkii eliöiden sukulaisuussuhteiden ja luokittelun teorian sekä niiden sovelluksia; *systematics*

sytokromi-P450-mono-oksigenaasi = erilaisten orgaanisten yhdisteiden hapettumista katalysoivaan sytokromi-P450-entsyymiperheeseen kuuluva hapetus-pelkistysentsyymi. Se lisää happimolekyylin toisen happiatomin orgaaniseen yhdisteeseen, jolloin toinen happiatomi pelkistyy vedeksi; *cytochrome P450 monooxygenase*

sytoskeleton = ks. **solun tukiranka**

sädesienet (Actinomycota) = vanhentunut nimitys sienikuntaan kuulumattomille rihmamaisilla rakenteilla muodostaville sädebakteereille; *actinomycetes*

taksoni = yhteinen nimitys kaikille luokitellun eri tasoilla oleville ryhmille (esim. laji, heimo); *taxon*

taksonomia = systematiikan periaatteiden soveltaminen käytännössä; *taxonomy*

tallinen = kuromista, jotka syntyvät pilkkoutumalla olemassa olevasta kasvullisesta rihmasta; *thallic*

tallinen kuromaperä = ks. **pilkekuromaperä**

tallus = eliön, kuten sienien tai levän, erilaistumaton kasvullinen osa, *thallus*

talvi-itiö = ruostesienen talvea kestävä lepoitiö; *teliospore of rust fungus*

talvi-itiöpesäke = paikka, jossa ruostesienen talvi-itiöt syntyvät; *telium of rust fungus*

talvikkisienijuuri = **arbutoidimykorrhiza** = tyypillisesti pintasienujuuria muodostavien sienilajien ja talvikkikasvien (esim. sianpuolukka, mansikkapuu) muodostama sekatyypin sienijuuri; *arbutoid mycorrhiza*

tandemgeenikopioituminen = geenin kopioituminen, jossa sama geeni on kopioitunut useita kertoja vieretysten kromosomiin; *tandem gene duplication*

tanniini = kasvien fenolinen flavonoidi, joka sitoo ja saostaa proteiineja; *tannin*

tartuke = tautia aiheuttava sienien leviäin, kuten itiö tai rihmaston osa. Käytetään lähinnä kasvitautien yhteydessä; *inoculum*

tartuntarihma = **appressorio** = ks. **painerihma**

tasapainokivi = **statoliitti** = painovoimaa aistiva solunosa, jonka liikkeet saavat aikaan solun orientaation muutoksen, kuten epäsymmetrisen kasvun; *statolith*

tasapainotunnistin = **gravisuspektori** = solun osa, joka tunnistaa painovoiman ja aloittaa solun orientaation muutoksen, kuten epäsymmetrisen kasvun; *gravisuspecter*

TATA-alue = geenin yläpuolelle, 50–150 emäsparia ylävirtaan transkription aloituskohdasta sijaitseva yleisten säätelytekijöiden ja histonien sitoutumispaikka. Alueen sekvenssi on yleensä TATAAA; *TATA-box*

tatit = kantasiementen muotoryhmä, jossa sienien mehevissä itiöemissä on jalka ja lakkijä ja lakin alapinnalla on pilliä. Itiöt sijaitsevat pillien pinnalla; *boletes*

taudinaiheuttaja = **patogeeni** = toiselle eliölle tautia aiheuttava eliö; *pathogen*

tehostaja-alue = DNA-sekvenssi, johon tarttuvan transkriptiotekijän voimistavat geenin transkriptiota; *enhancer*

teleomorfi = kaksimuotoisen sienien suvullinen, meiosporinen muoto; *teleomorph*

teleutospori = **teliospori** = 1) nokisien noki-itiö, 2) ruostesienen talvi-itiö; molemmat ovat lepoitiöitä, joista itiökanta kehittyy myöhemmin; *teleutospore*, *teliospore*

telio = itiöpesäke, jossa syntyy teliosporeja, talvi-itiöitä; *telium*

teliospori = **teleutospori** = 1) nokisien noki-itiö, 2) ruostesienen talvi-itiö; molemmat ovat lepoitiöitä, joista itiökanta kehittyi myöhemmin; *teleutospore*, *teliospore*

telomeeri = tumallisten eliöiden kromosomin pää, jossa lyhyet DNA-toistojaksot suojaavat kromosomia pilkkoutumiselta; *telomer*

telomeraasi = entsyymi, joka lisää viimeisen DNA-jakson syntyvän tytärkromosomin päähän; *telomerase*

terminus = lopetuskohta, esimerkiksi molekyylin pää; *terminus*

tetrapolaarinen = kantasienten suvullisen lisääntymisen yhteydessä käytettävä ilmaus tilanteesta, jossa kahden lokuksen geenien erilaisuus on suvullisen lisääntymisen edellytys; *tetrapolar*

toisilähetti = solun viestintäketjun viestimolekyyli, joka toimii solun sisällä ulkoisen viestimolekyylin aktivoimana; *second messenger*

toistojaksojen mutatoiminen = sienille tyypillinen mekanismi, jossa samankaltaisia DNA-jaksoja ja niitä ympäröiviä alueita mutatoidaan DNA:n kopioitumisen yhteydessä vaihtamalla kaksijuosteisen DNA:n G:C-vastinpareja A:T-vastinpareiksi; *repeat induced point mutations* (RIP)

topoisomeraasi = entsyymi, joka estää DNA:n kaksoiskierteen avaamisesta syntyvän jännitteen syntymistä; *topoisomerase*

trakeidi = puun putkisolu, yksi puukuitutyypeistä; *tracheid*

transferaasi = entsyymi, joka katalysoi jonkin kemiallisen ryhmän siirtoa molekyyliä toiselle; *transferase*

transkriptio = **geenin ilmentyminen** = DNA-sekvenssin perusteella tuotettu RNA-sekvenssi. Transkriptiossa RNA-polymeraasi kopioi tuman DNA:ssa olevaa geneettistä koodia RNA:ksi. Transkriptiossa syntyy sekä lähetti-RNA-, siirtäjä-RNA-, ribosomaalisia RNA- että mikro-RNA-molekyyliä; *transcription*, *gene expression*

transkriptiofaktori = ks. **transkriptiotekijä**

transkriptiotekijä = **transkriptiofaktori** = DNA:n säätelyjaksoihin tarttuva proteiini, joka säätelee DNA:n kopioimista lähetti-RNA:ksi; *transcription factor*

transkriptomi = solun tai eliön lähetti-RNA-molekyylien muodostama kokonaisuus; *transcriptome*

translaatio = RNA-sekvenssin emäsjärjestyksen muuntaminen proteiinin aminohappojärjestykseksi; *translation*

translokaatio = ks. **siirtymä**

transposoni = DNA-jakso, jolla on kyky siirtyä kromosomistossa paikasta toiseen. Transposonit pystyvät myös siirtymään eliöstä ja lajista toiseen; *transposone*

triglyseridi = yhdestä glyseroliketjusta ja kolmesta rasvahappoketjusta muodostunut rasvamolekyyli; *triglycerid*

trikogyyni = ks. **siitosrihma**

trisporihappo = feromoni *Phycomyces blakesleeanus* -sienen suvullisessa lisääntymisessä; *trisporic acid*

toosporangio = **zoosporangio** = ks. **parveilutiöpesäke**

toospori = **parveilija** = **zoospori** = ks. **parveilutiö**

tsygootti = **sukusoluyhtymä** = sukusolujen yhtymisestä muodostuva solu, jonka tuma on kromosomistoltaan kaksinkertainen (2c, 2n); *zygote*

tsygoottinen meioosi = meioosi, jossa tsygootti ei jakaudu mitoottisesti vaan menee meioosiin välittömästi; *zygotic meiosis*

tsygospori = ks. **yhtymäitiö**

tumajyvänen = **nukleolus** = tuman osa, jossa tuotetaan ribosomeja; *nucleolus*

tumallinen = **aitotumallinen** = **eukaryootti** = eliö, jonka solussa on tumakelmun eristämä tuma; *eukaryote*

tumaton = **esitumallinen** = **prokaryootti** = **alkeistumallinen** = eliö, jolla ei ole tumaa, joten kromatiini on vapaana solulimassa; *prokaryote*

tuppi = lakkisien jalan tyvessä oleva säkkinäinen, irtoreunainen rakenne; *sheath*

turgorpaine = paine, joka syntyy, kun soluseinällisen solun sisus veisi vapaana enemmän tilaa kuin soluseinän rajamaana. Se painaa solukalvon tiiviisti soluseinään kiinni; *turgor pressure*

tynnyrihuokonen = kantasienten väliseinäessä oleva aukko, joka voidaan avata ja sulkea; *gap in dolipore septum*

täsmätuotekäyminen = homofermentaatiivinen käyminen = käyminen, jossa muodostuu vain yhtä lopputuotetta, esimerkiksi alkoholia tai maitohappoa; *homofermmentation*

ubikitiini = lyhyt peptidi, joka liittyessään proteiiniin merkitsee sen hajotettavaksi. Ubikitiiniä toisiin proteiineihin kiinnittävät entsyymit merkitsevät, mitkä proteiinit tulee kuljettaa proteasomeihin, joissa hajotus tapahtuu; *ubichitin*

ulkosyntyinen = eksogeeninen = rakenne, joka syntyy solun ulkopuolelle; *exogenous*

unitunikaatti = 1) yksiseinämainen itiökotelo, 2) eliö, jolla on yksiseinämainen itiökotelo; *unitunicate*

uredinio = uredio = ks. **kesäitiöpesäke**

urediniospori = urediospori = ks. **kesäitiö**

uredio = uredinio = ks. **kesäitiöpesäke**

urediospori = urediniospori = ks. **kesäitiö**

ustilospori = ustospori = ks. **noki-itiö**

uudelleenjärjestäytyminen = uudelleenyhdistyminen = rekombinaatio = tapahtumasarja, jossa DNA-molekyyli (tai RNA-molekyyli) katkeaa ja liittyy toiseen DNA-molekyyliin (tai RNA-molekyyliin). Erityisesti suvullisessa lisääntymisessä uudelleenyhdistyminen tuottaa jälkeläisille tehokkaasti uusia ominaisuuksia (geeni) yhdistelmiä; *recombination*

uudelleenyhdistyminen = rekombinaatio = ks. **uudelleenjärjestäytyminen**

vaihtoehtoinen silmukointi = tapahtumasarja, jossa transkription yhteydessä geeneistä tuotetaan erilaisia lähetti-RNA:n muotoja. Intronisekvenssistä sisältävästä esilähetti-RNA:sta voidaan tällöin poistaa sekä intronit että osa eksoneista; *alternative splicing*

vaiillinaissienet (Deuteromycota) = vanhentunut taksonominen yksikkö, johon kuului sieniä, joilta tunnettiin vain suvuton muoto; *deuteromycetes*

vaimentaja = repressori = proteiini, jonka tarttuminen DNA-juosteeseen operaattori-osaan estää lähetti-RNA:n tuottamisen operaattoriosan hallitsemista geeneistä; *repressor*

vakuoli = yleensä suurehko varastointiin käytettävä kaksoiskalvopussi solulimassa; *vacuole*

valejuuri = itiöemän alla oleva paksu juurelta näyttävä rihmastojaanne, jonka syvemällä sijaitseva sienirihmasto kasvattaa muodostaakseen itiöemän maan pinnalle; *pseudorrhiza*

valekotelopullo = pseudoteekio = kotelopullon näköinen itiöemä, jossa itiökotelot syntyvät alustapahkan sisään; *pseudothecium*

valelisärihma = pseudoparafyysi = molemmista päästään kiinni oleva steriili rihma valekotelopullossa; *pseudoparaphysis*

valerihma = pseudohyfy = hiivasolujen ketju, jossa solut ovat erillisiä eikä niillä ei ole solulimayhteyttä; *pseudohypha*

valesolukko = pseudoparenkyyymi = sienirihmojen muodostama rakenne, joka soluseinien yhteensulautumisen seurauksena muistuttaa aitoa solukkoa; *pseudoparenchyma*

valinnainen loinen = ehdollinen loinen = fakultatiivinen parasiitti = eliö, joka tiettyissä olosuhteissa voi esiintyä loisena; *facultative parasite*

valkolaho = ligniiniä hajottavan sienen jäljelle jättämä puuaines, joka koostuu pääosin selluloosasta, *white rot*

valkolahottaja = erityisesti ligniiniä hajottava sieni; *white rot fungi*

valkuaisaine = ks. **proteiini**

vastinemäket = DNA:n tai RNA:n emäket, jotka pariutuvat keskenään. Adeniini pariutuu tyymiinin (DNA:ssa) ja urasiilin (RNA:ssa) kanssa, guaniini sytosiinin kanssa; *complementary bases*

vastinjuoste = DNA- tai RNA-jakso, jonka jokainen emäs pariutuu toisen (vastin) jakson kanssa; *complementary sequence*

verkkolimasienet (Labyrinthulomycota)
= sienikuntaan kuulumaton vanhentunut taksonominen yksikkö, johon sisältyneet Labyrinthulida-lahkon eliöt luetaan nykyään sukasiimaisiin, Stramenopila); *labyrinthulomycetes*

versatiiliperoksidaasi = aktiivisuudeltaan monipuolinen peroksidaasi; *versatile peroxidase*

vesikkeli = kalvorakkula, jota käytetään solunsisäisessä kuljetuksessa, pieni kaksoiskalvopussi solulimassa; *vesicle*

vetyperoksidi = HOOH; *hydrogen peroxide*

vierre = mäskistä saatava nestemäinen suodos, joka sisältää kaikki mäskin vesiliukoiset komponentit, kuten käymiskelpoiset hiilihydraatit. Käytetään oluenvalmistuksen raaka-aineena; *wort*

viestinvälitysketju = signaalinvälitysketju = signaalinvälitysreitti = useista molekyyleistä koostuva tarkasti säädeltävä solun ulko- ja sisäpuolisten viestien kuljetusjärjestelmä. Viestinvälitysketjujen avulla ohjaillaan mm. geenien ilmentymistä, solun tukirangan toimintaa ja monia muita solun toimintoja; *signalling cascade*

virioni = kokonainen viruspartikkeli, joka yleensä koostuu proteiinihuoaresta ja sen sisälle pakatusta nukleiinihappogenomista; *virion*

vyötärökuromaperä = blastinen kuromaperä = rihman kärkisolun päästä kuroutumalla itiöitä muodostava solu; *blastic conidium bearing cell*

välikokoiset filamentit = ks. **välikokoiset säikeet**

välikokoiset säikeet = välikokoiset filamentit = halkaisijaltaan 8–12 nm:n paksuisia solunsisäisiä säikeitä, joiden merkitys sienissä on vielä epäselvä; *intermediate filaments*

väliseinä = septum = seinä, joka erottaa sienirihman solut toisistaan; *septum*

väliseinätön = kenosyyttinen = monitumainen ja väliseinätön (rihma); *coenocytic*

Woroninin kappale = rihmassa oleva rasva-ainepallonen, joka on yleensä kärkitihentymän tai väliseinän läheisyydessä. Voi toimia väliseinän huokostulppana; *Woronin body*

yhteisevoluutio = koevoluutio = kahden tai useamman lajin evoluutiokehitys, jossa lajeissa tapahtuvat perinnölliset muutokset vaikuttavat vastavuoroisesti toisiinsa; *coevolution*

yhteisliukoinen = amffiilinen = aine, jolla on sekä vesiliukoinen että rasvaliukoinen (vettä hylkivä) osa; *amphiphilic*

yhteistoiminta = synergia = molempia hyödyttävä toiminta; *synergy*

yhtymäitiö = tsygospori = itiö, joka syntyy kahden sukusolupesäkkeen yhtyessä; *zygospore*

yhtymäsienet (Zygomycota) = nykyisestä luokituksesta poistunut sienten taksoni, joka sisälsi nykyään muihin sienitaksoneihin kuuluvia ryhmiä; *zygomycetes*

yksikotinen = monoikkinen = eliö, jonka koiras- ja naarassukusolupesäkkeet ovat samassa yksilössä; *monoecious*

zoosporangio = tsoosporangio = ks. **parveiluitiöpesäke**

zoospori = parveilija = tsoospori = ks. **parveiluitiö**

LIITE: SIENISYSTEMATIikka

Seuraavassa taulukossa esitetään koko sienten systemaattinen taksonominen luokittelu lahkotasolle saakka sekä suvuista ja lajeista ne, jotka esiintyvät kirjassa. Taulukossa käytetään aina sienen suvullisen muodon nimeä, jos sellainen tunnetaan. Mikäli suvuttoman muodon nimeä käytetään yleisesti, se esitetään suluissa suvullisen muodon nimen jälkeen. Monessa tapauksessa suvuton suku ei ole luonnollinen ryhmä eli se voi kuulua useampaan eri sukuun. Tällöin suluissa olevan suvuttoman nimen edellä on useampia sukunimiä. Joissain tapauksissa suvuttoman muodon laji- tai sukutason suvullista vastinetta ei tiedetä. Merkintä *incertae sedis* tarkoittaa, että taksonominen paikka on epäselvä. Luokittelu on tehty Hibbett ym:n (2007) mukaan lukuun ottamatta seuraavia ryhmiä: Mortierellomycotina (Hoffman ym. 2011), Lobulomycetales (Simmons ym. 2009), Holtermanniales (Wuczkowski 2011) ja Archaeorhizomycetes (Rosling ym. 2011).

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
CRYPTOMYCOTA/OPHISTOSPORIDIA				
			Rozellales	<i>Rozella</i>
			Microsporidia = harppuunasienet	<i>Encephalitozoon cuniculi</i> <i>Fibrillanosema crangonycis</i>
BLASTOCLADIOMYCOTA = itusienet				
			Blastocladiomycetes	
			Blastocladales	<i>Allomyces:</i> <i>Allomyces macrogynus</i> <i>Blastocladiella:</i> <i>Blastocladiella emersoni</i>
CHYTRIDIOMYCOTA = piiskasiemasienet				
			Chytridiomycetes	
			Chytridiales	<i>Synchytrium endobioticum</i> = perunasyöpä
			Lobulomycetales	
			Rhizophydiales	<i>Batrachochytrium dendrobatidis</i>
			Spizellomycetales	<i>Caulochytrium</i> <i>Spizellomyces punctatus</i>
			Monoblepharidomycetes	
			Monoblepharidales	
NEOCALLIMASTIGOMYCOTA = pötsisienet				
			Neocallimastigomycetes	
			Neocallimastigales	<i>Neocallimastix</i> <i>Piromyces communis</i>
OLPIDIOMYCOTA				
			Olpidiomycetes	
			Olpidiales	<i>Olpidium Brassicae</i>
ZOOPAGOMYCOTA				
			Entomophthoromycotina	

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
			Entomophthorales	<i>Basidiobolus</i> <i>Conidiobolus</i> <i>Entomophthora muscae</i> = kärpäshome
		Kickxellomycotina		
			Asellariales	
			Harpellales	
			Dimargaritales	
			Kickxellales	<i>Coemansia</i>
		Zoopagomycotina		
			Zoopagales	<i>Zoopagus</i> <i>Rhopalomyces elegans</i>
MUCOROMYCOTA				
		Mortierellomycotina		
			Mortierellales	
		Mucoromycotina		
			Endogonales	<i>Endogone</i>
			Mucorales	<i>Cunninghamella elegans</i> <i>Mucor</i> : <i>Mucor circinelloides</i> <i>Phycomyces</i> : <i>Phycomyces blakesleeana</i> <i>Pilobolus</i> = sinkohome <i>Rhizopus</i> = rönsyhomet (aiemmin leipähomet): <i>Rhizopus microsporus</i> <i>Rhizopus arrhizus</i> <i>Rhizopus stolonifer</i>
		Glomeromycotina = keräsienet		
			Archaeosporomycetes	
			Glomeromycetes	
			Glomerales	<i>Geosiphon pyriformis</i> <i>Rhizophagus intraradices</i>
			Paraglomeromycetes	
ENTORRHIZOMYCOTA				
		Entorrhizomycetes		
			Entorrhizales	<i>Entorrhiza casparyana</i> = rantavihvilänjuurio
ASCOMYCOTA (= kotelosienet)				
		Taphrinomycotina		
			Archaeorhizomycetes	
			Neoelectomycetes	
			Neoelectales	<i>Neoelecta</i>
		Pneumocystidomycetes		
			Pneumocystidales	<i>Pneumocystis</i> : <i>Pneumocystis jirovecii</i>
		Schizosaccharomycetes		
			Schizosaccharomycetales	<i>Schizosaccharomyces</i> = halkihiivat: <i>Hasegawaea japonica</i> <i>Schizosaccharomyces octosporus</i> <i>Schizosaccharomyces pombe</i> = halkihiiva

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
Taphrinomycetes				
			Taphrinales	<i>Taphrina</i> = tuulenpesäsienet: <i>Taphrina betulina</i> = tuulenpesäsieni
Saccharomycotina				
Saccharomycetes				
			Saccharomycetales	(<i>Candida</i>): (<i>Candida albicans</i> = sammashiiva) (<i>Candida dubliniensis</i>) (<i>Candida glabrata</i>) (<i>Candida parapsilosis</i>) (<i>Candida tropicalis</i>) <i>Clavispora (Candida) lusitaniae</i> <i>Debaryomyces hansenii</i> <i>Dipodascopsis</i> <i>Endomyces</i> <i>Eremothecium gossypii</i> <i>Galactomyces</i> Kluyveromyces: <i>Kluyveromyces lactis</i> Lachancea: <i>Lachancea kluyveri</i> <i>Lachancea waltii</i> <i>Meyerozyma (Candida) guilliermondii</i> Saccharomyces: <i>Saccharomyces bayanus</i> = viinihiiva <i>Saccharomyces cerevisiae</i> = leivinihiiva <i>Saccharomyces kudriavzevii</i> <i>Saccharomyces mikatae</i> <i>Saccharomyces paradoxus</i> <i>Saccharomyces pastorianus</i> = pohjahiiva Torulaspora: <i>Torulaspora delbrueckii</i> <i>Zygosaccharomyces rouxii</i> <i>Yarrowia lipolytica</i>
Pezizomycotina				
Arthoniomycetes				
			Arthoniales	<i>Arthonia incarnata</i> = raidanpiilojäkälä
Coniocybomycetes				
			Coniocybales	<i>Chaenotheca</i> <i>Sclerophora</i>
Dothideomycetes				
			Capnodiales	<i>Cystocoleus ebeneus</i> = lankajäkälä <i>Mycosphaerella (Cladosporium)</i> <i>Piedraia hortae</i>
			Dothideales	
			Myriangiales	<i>Elsinoë brasiliensis (Sphaceloma manihoticola)</i>
			Patellariales	
			Pleosporales	<i>Alternaria</i> <i>Cochliobolus (Curvularia) protuberata</i> Phaeosphaeria: <i>Phaeosphaeria nodorum</i> = ruskolaikkusieni <i>Pyrenophora teres</i> = verkkolaikkusieni <i>Pyrenophora tritici-repentis</i> = pistelaikkusieni
			Botryosphaerales	
			Hysteriales	
			Jahnulales	
			Dothideomycetes <i>incertae sedis</i>	<i>Epibryon plagiochilae</i>

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
Eurotiomycetes				
			Chaetothyriales	(<i>Phialophora</i>)
			Pyrenulales	
			Verrucariales	<i>Verrucaria</i> = mustuaiset
			Coryneliales	
			Eurotiales	<i>Byssochlamys</i> (<i>Paecilomyces</i>) <i>Emericella</i> , <i>Eurotium</i> , <i>Neosartorya</i> (<i>Aspergillus</i> = nuijahomeet): (<i>Aspergillus flavus</i>) (<i>Aspergillus fumigatus</i> = savunuijahome) (<i>Aspergillus nidulans</i>) (<i>Aspergillus niger</i>) (<i>Aspergillus oryzae</i>) <i>Elaphomyces</i> = maahikkaat <i>Eupenicillium</i> , <i>Talaromyces</i> (<i>Penicillium</i> = pensselihomeet): (<i>Penicillium camemberti</i>) (<i>Penicillium chrysogenum</i>) (<i>Penicillium nalgiovense</i>) (<i>Penicillium subrubescens</i>)
			Onygenales	<i>Ajelomyces capsulatus</i> (<i>Histoplasma capsulatum</i>) = kottaraishome <i>Arachnomycetes</i> <i>Arthroderma</i> (<i>Trichophyton</i> , <i>Myceliophthora</i>) <i>Ctenomyces</i> (<i>Myceliophthora</i>) (<i>Paracoccidioides brasiliensis</i>)
			Mycocaliciales	
			Geoglossomycetes	
			Geoglossales	<i>Geoglossum</i> <i>Sarcoleotia</i> <i>Trichoglossum</i>
			Laboulbeniomycetes	
			Laboulbeniomycetes	
			Pyxidiophorales	
			Lecanoromycetes	
			Acarosporales	<i>Sarcogyne</i>
			Lecanorales	<i>Arctoparmelia centrifuga</i> = kaarrekarve <i>Bryoria</i> = tummalupot: <i>Bryoria fuscescens</i> = tummaluppo <i>Bryoria capillaris</i> = harmaaluppo <i>Cetraria</i> = hirvenjäkälet: <i>Cetraria islandica</i> = isohirvenjäkäle <i>Cladonia</i> = torvijäkälet: <i>Cladonia arbuscula</i> = valkoporonjäkäle <i>Cladonia deformis</i> = harmaatorvijäkäle <i>Cladonia sulphurina</i> = keltatorvijäkäle <i>Evernia</i> = hankajäkälet: <i>Evernia prunastri</i> = valkohankajäkäle <i>Hypogymnia physodes</i> = sormipaisukarve <i>Lecanora conizaeoides</i> = puistokehrjäkäle <i>Lepraria</i> = jauhejäkälet: <i>Lepraria membranacea</i> = liuskajauhejäkäle <i>Letharia vulpina</i> = takkujäkäle <i>Pseudevernia furfuracea</i> = hankakarve <i>Psora</i> = paanujäkälet <i>Puttea</i> <i>Stereocaulon</i> = tinajäkälet <i>Usnea</i> = naavat

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
			Peltigerales	<i>Collema</i> = hyytelöjäkälät <i>Leptogium</i> = kesijäkälät <i>Peltigera</i> = nahkajäkälät <i>Peltula</i> : <i>Peltula radicata</i>
			Teloschistales	<i>Xanthoria</i> = keltajäkälät: <i>Xanthoria parietina</i> = haavankeltajäkälä
			Agyriales	<i>Agyrium</i>
			Baeomycetales	
			Ostropales	<i>Absoconditella</i>
			Pertusariales	<i>Ochrolechia</i> = kermajäkälät
			Candelariales	<i>Candelaria</i> = voijäkälät <i>Candelariella</i> = keltuaisjäkälät
			Umbilicariales	
			Lecanoromycetidae <i>incertae sedis</i>	<i>Epilichen</i>
			Rhizocarpaceae	<i>Rhizocarpon geographicum</i> = keltakarttajäkälä
			Leotiomycetes	
			Cyttariales	<i>Cyttaria</i> = kennopallot
			Erysiphales	<i>Erysiphe alphitoides</i> = tammenhärmä <i>Erysiphe palczewskii</i> = hernepensaanhärmä <i>Erysiphe trifoliorum</i> = apilanhärmä
			Helotiales	<i>Botryotinia</i> (<i>Botrytis</i>): (<i>Botrytis cinerea</i> = harmaahome) <i>Botryotinia fabae</i> <i>Crociceras</i> <i>Dematiocypha richonis</i> (<i>Glarea</i>) (<i>Glarea lozoyensis</i>) <i>Gremmeniella abietina</i> <i>Leotia lubrica</i> = rustonupikka <i>Monilinia fructigena</i> = omenanmuumiosieni <i>Sclerotinia homoeocarpa</i> <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> = homepahkasieni (<i>Scytalidium</i>) <i>Stromatinia cepivora</i>
			Rhytismatales	<i>Lophodermium</i> <i>Rhytisma acerinum</i> = vaahterantervätäplä
			Thelebolales	<i>Thelebolus terrestris</i>
			Lichinomycetes	
			Lichinales	
			Orbiliomycetes	
			Orbiliales	<i>Orbilina</i> = kuultomaljakkaat (<i>Arthrobotrys</i>)
			Pezizomycetes	
			Pezizales	<i>Aleuria</i> = oranssimaljakkaat: <i>Aleuria aurantia</i> = oranssimaljakas <i>Ascobolus</i> = pilkkumaljakkaat: <i>Ascobolus immersus</i> <i>Gyromitra</i> = korvasienet: <i>Gyromitra esculenta</i> = korvasieni <i>Helvella</i> = mörskyt: <i>Helvella elastica</i> = silojalkamörsky <i>Morchella</i> = huhtasienet: <i>Morchella elata</i> = kartiohuhtasieni

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
				<i>Pachyphloeus</i> = kuopsukat <i>Peziza retrocurvata</i> <i>Sarcoscypha austriaca</i> = punamaljakas Tuber = tryffelit: <i>Tuber aestivum</i> = kesätryffeli <i>Tuber borchii</i> = kalkkitryffeli <i>Tuber melanosporum</i> = mustatryffeli
			Sordariomycetes	
			Coronophorales	
			Hypocreales	(<i>Acremonium</i>): (<i>Acremonium chrysogenum</i>) Claviceps: <i>Claviceps purpurea</i> = torajyväsieni (<i>Clonostachys</i>): (<i>Clonostachys rosea</i> f. <i>catenulata</i>) ent. (<i>Gliocladium catenulatum</i>) Cordyceps = loisikat: <i>Cordyceps capitata</i> = himmeäloisikka <i>Epichloë</i> = käämikät (<i>Neotyphodium</i>) <i>Gibberella</i> , <i>Haematonectria</i> (<i>Fusarium</i> = punahomeet): (<i>Fusarium graminearum</i>) (<i>Fusarium venenatum</i>) <i>Gibberella fujikuroi</i> <i>Haematonectria haematococca</i> (<i>Fusarium martii</i>) <i>Hypocrea</i> = pistepielukset (<i>Trichoderma</i>): <i>Hypocrea jecorina</i> <i>Hypocrea (Trichoderma) reesei</i> <i>Hypocreopsis lichenoides</i> = liuskapielus <i>Hypomyces</i> = sienenriesat: <i>Hypomyces completus</i> <i>Ilyonectria (Neonectria) radiculicola</i> (<i>Lecanicillium</i>): (<i>Lecanicillium fungicola</i>) (<i>Metarhizium</i>) (<i>Stachybotrys</i>): (<i>Stachybotrys chartarum</i>)
			Melanosporales	
			Microascales	<i>Microascus</i> <i>Pseudallescheria</i>
			Xylonomycetes	
			Xylonomycotales	<i>Xylona</i>
			Hypocreomycetidae incertae sedis	(<i>Verticillium</i>)
			Boliniales	
			Chaetosphaeriales	
			Coniochaetales	
			Diaporthales	<i>Cryphonectria parasitica</i> = kastanjansurma
			Ophiostomatales	<i>Grosmannia clavigera</i> <i>Klasterkya acuum</i> Ophiostoma: <i>Ophiostoma ulmi</i> = hollanninjalavansurma <i>Ophiostoma novo-ulmi</i> = jalavansurma
			Sordariales	<i>Brachysporiella</i> <i>Chaetomium</i> <i>Humicola</i> <i>Neurospora crassa</i> <i>Thielavia</i>

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
			Calosphaerales	
			Xylariales	<i>Discosphaerina</i> (<i>Aureobasidium</i>): (<i>Aureobasidium pullulans</i>) <i>Hypoxylon</i> = syylät <i>Xylaria</i> = sarvisienet: <i>Xylaria hypoxylon</i> = haarasarvisieni <i>Xylaria polymorpha</i> = nuijasarvisieni
			Lulworthiales	
			Meliolales	
			Phyllachorales	
			Trichosphaerales	
			Pezizomycotina <i>incertae sedis</i>	
			Lahmiales	
			Medeolariales	
			Triblidiales	
				<i>Blastomyces dermatitidis</i> (<i>Taxomyces andreanae</i>)
		Ascomycota <i>incertae sedis</i>		(<i>Saitoella</i>): (<i>Saitoella coloradoensis</i>) (<i>Saitoella complicata</i>) <i>Trizodia acrobia</i>
BASIDIOMYCOTA (= kantasienet)				
			Pucciniomycotina	
			Agaricostilbomycetes	
			Agaricostilbales	
			Atractiellomycetes	
			Atractiellales	
			Classiculomycetes	
			Classiculales	
			Cryptomycocolacomycetes	
			Cryptomycocolacales	
			Cystobasidiomycetes	
			Cystobasidiales	
			Erythrobasidiales	
			Naohideales	
			Microbotryomycetes	
			Heterogastridiales	
			Leucosporidiales	<i>Leucosporidium</i>
			Microbotryales	
			Sporidiobolales	<i>Rhodospodium</i> (<i>Rhodotorula</i>) <i>Sporidiobolus</i> (<i>Sporobolomyces</i>)
			Mixiomycetes	
			Mixiales	<i>Mixia osmundae</i>
			Pucciniomycetes	
			Helicobasidiales	
			Pachnocybales	
			Platyglaoeales	

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
			Pucciniales	<i>Chrysomyxa ledi</i> = kuusen-suopursunruoste <i>Coleosporium tussilaginis</i> = männyn-leskenlehdenuoste <i>Cronartium flaccidum</i> (<i>Peridermium pini</i>) <i>Gymnosporangium cornutum</i> = pihlajankatajuruoste <i>Puccinia graminis</i> = mustaruoste <i>Puccinia recondita</i> = ruskearuoste <i>Puccinia striiformis</i> = keltaruoste
			Septobasidiales	<i>Septobasidium</i>
			Spiculogloeomycetes	
			Spiculogloales	
			Tritirachiomycetes	
			Ustilaginomycotina	
			Exobasidiomycetes	
			Doassansiales	
			Entylomatales	
			Exobasidiales	<i>Exobasidium vaccinii</i> = puolukanpöhö
			Georgesfischeriales	
			Microstromatales	
			Tilletiales	
			Malasseziomycetes	
			Malasseziales	(<i>Malassezia</i>)
			Moniliellomycetes	
			Moniliellales	(<i>Moniliella</i>)
			Ustilaginomycetes	
			Urocystales	
			Ustilaginales	<i>Anthracoidea</i> = pullakkonoet (<i>Pseudozyma</i>) <i>Ustilago maydis</i> = maissinnoki
			Agaricomycotina	
			Agaricomycetes	
			Agaricales	<i>Agaricus</i> = herkkusienet: <i>Agaricus bisporus</i> = viljelyherkkusieni <i>Agrocybe</i> = piennarsienet: <i>Agrocybe chaxingu</i> <i>Agrocybe praecox</i> = kesäpiennarsieni <i>Amanita caesarea</i> = keisarikärpässieni <i>Amanita franchetii</i> = rikkikärpässieni <i>Amanita muscaria</i> = punakärpässieni <i>Amanita phalloides</i> = kavalakärpässieni <i>Amanita tanzanica</i> <i>Amanita virosa</i> = valkokärpässieni <i>Armillaria</i> = mesisienet: <i>Armillaria borealis</i> = pohjanmesisieni <i>Armillaria gallica</i> <i>Armillaria mellea</i> = keltamesisieni <i>Asterophora</i> = haperonvieraat: <i>Asterophora parasitica</i> = silohaperonvieras <i>Attamyces</i> <i>Bovista</i> = maamunat: <i>Bovista nigrescens</i> = nurmimaamuna <i>Calvatia</i> = kuukuset <i>Clitocybe</i> = malikat: <i>Clitocybe clavipes</i> = nuijamalikka <i>Clitocybe nebularis</i> = härmämalikka

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
				<p><i>Collybia</i> = rahkajuurekkaat: <i>Collybia tuberosa</i> = ruskopahkajuurekas <i>Coprinus</i> = mustesienet: <i>Coprinus comatus</i> = suomumustesieni <i>Coprinopsis cinerea</i> = sittamustesieni <i>Cortinarius caperatus</i> = kehnäsieni <i>Cortinarius multiformis</i> = mesinuppiseitikki <i>Cortinarius rubellus</i> = suippumyrkkyseitikki <i>Crucibulum laeve</i> = leipäkorisieni <i>Flammulina velutipes</i> = talvijuuerekas <i>Gymnopus</i> = juurekkaat: <i>Gymnopus confluens</i> = tupasjuurekas <i>Gymnopus perforans</i> = kuusenneulasnahikas <i>Hebeloma crustuliniforme</i> = kalvastympönen <i>Hohenbuehelia</i> = hytyvinokkaat <i>Hygrocybe</i> = helovahakkaat: <i>Hygrocybe coccinea</i> = punavahakas <i>Hygrophorus</i> = metsävahakkaat <i>Hygrophorus camarophyllus</i> = mustavahakas <i>Hypholoma</i> = lahotat: <i>Hypholoma capnoides</i> = kuusilahokka <i>Kuehneromyces</i> = kantosienet: <i>Kuehneromyces mutabilis</i> = koivunkantosieni <i>Laccaria bicolor</i> = kangaslohisieni <i>Lentinula edodes</i> = siitake <i>Lepista</i> = rusomalikat: <i>Lepista nuda</i> = sinivalmuska <i>Lycoperdon</i> = tuhkelot: <i>Lycoperdon echinatum</i> = piikituhkelo <i>Lycoperdon perlatum</i> = känsätuhkelo <i>Lycoperdon pyriforme</i> = ryhmätuhkelo <i>Marasmius</i> = nahikkaat: <i>Marasmius oreades</i> = nurminahikas <i>Marasmiellus</i> = risunahikkaat <i>Mycena</i> = hiipot: <i>Mycena epipterygia</i> = keltajalkahiippo <i>Mycena galopus</i> = valkomaitohiippo <i>Mycena lampadis</i> <i>Panaeolina</i> (ent. <i>Panaeolus</i>) <i>foeniseii</i> = nurmikirjohelta <i>Panaeolus</i> = kirjohelmat <i>Pleurotus</i> = osterivinokkaat: <i>Pleurotus eryngii</i> = putkivinokas <i>Pleurotus ostreatus</i> = osterivinokas <i>Psilocybe</i> = madonlakit: <i>Psilocybe cubensis</i> = huumadonlakki <i>Psilocybe semilanceata</i> = suippumadonlakki <i>Rhodocollybia butyracea</i> = valkoviirujuurekas <i>Schizophyllum commune</i> = halkiheltha <i>Squamanita</i> = pahkajalat <i>Stropharia</i> = kaulussienet: <i>Stropharia hornemannii</i> = isokaulussieni <i>Stropharia rugosoannulata</i> = viljelykaulussieni <i>Termitomyces</i> = termiittisienet <i>Tricholoma</i> = valmuskat: <i>Tricholoma matsutake</i> = tuoksuvalmuska <i>Volvariella volvacea</i> = viljelytuppisieni</p>
			Atheliales	<i>Piloderma fallax</i> = kultaorvakka
			Auriculariales	<p><i>Auricularia</i> = puunkorvat: <i>Auricularia auricula-judae</i> = juudaksenkorva</p>

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
			Boletales	<p><i>Boletus</i> = kivitatti: <i>Boletus edulis</i> = herkkutatti <i>Boletus pinophilus</i> = männynherkkutatti <i>Boletus reticulatus</i> = tammenherkkutatti <i>Coniophora puteana</i> = kellarikesikkä Hygrophoropsis = valevahverot: <i>Hygrophoropsis aurantiaca</i> = valevahvero <i>Leccinum aurantiacum</i> = haavanpunikkittatti <i>Leccinum versipelle</i> = koivunpunikkittatti <i>Leccinum vulpinum</i> = männynpunikkittatti <i>Leucogyrophana</i> = ryppykesikät <i>Paxillus involutus</i> = pulkkosieni <i>Rhizopogon</i> = jänönmukulat <i>Serpula lacrymans</i> = lattiasieni <i>Suillus bovinus</i> = nummitatti <i>Suillus luteus</i> = voitatti <i>Suillus variegatus</i> = kangastatti <i>Xerocomus subtomentosus</i> = samettitatti</p>
			Cantharellales	<p><i>Cantharellus cibarius</i> = keltavahvero <i>Cantharellus lutescens</i> = kosteikkovahvero <i>Craterellus cornucopioides</i> = mustatorvisieni <i>Craterellus tubaeformis</i> = suppilovahvero Hydnum = vahvero-orakkaat: <i>Hydnum repandum</i> = vaaleorakas <i>Hydnum rufescens</i> = rusko-orakas <i>Thanatephorus (Rhizoctonia)</i> = seitit <i>Thanatephorus cucumeris</i> = ruohoseitti (<i>Rhizoctonia solani</i>) <i>Tulasnella</i> = liivakat</p>
			Corticiales	
			Gaeastrales	<p><i>Gaeastrum</i> = maatahdet: <i>Gaeastrum fimbriatum</i> = ripsimaatahti</p>
			Gloeophyllales	<p><i>Gloeophyllum sepiarium</i> = aidaskääpä <i>Gloeophyllum trabeum</i> = saunakääpä</p>
			Gomphales	
			Hymenochaetales	<p><i>Inonotus</i> = lepänkäävät: <i>Inonotus obliquus</i> = pakurikääpä <i>Phellinus</i> = arinakäävät: <i>Phellinus alni</i> = lepänarinakääpä <i>Phellinus ellipsoideus</i> <i>Trichaptum abietinum</i> = kuusenkynsikääpä</p>
			Hysterangiales	
			Phallales	<p><i>Phallus</i> = haisusienet: <i>Phallus impudicus</i> = haisusieni</p>
			Polyporales	<p><i>Antrodia</i> = rivikäävät Bjerkandera = tuhkakäävät: <i>Bjerkandera adusta</i> = tuhkakääpä <i>Cerrena unicolor</i> = pörrökääpä <i>Dichomitus squalens</i> = salokääpä Fomes = taulakäävät: <i>Fomes fomentarius</i> = taulakääpä Fomitopsis = kantokäävät: <i>Fomitopsis pinicola</i> = kantokääpä <i>Ganoderma</i> = lattakäävät: <i>Ganoderma lucidum</i> = lakkakääpä <i>Gelatoporia subvermispora</i> = karstakääpä <i>Laetiporus sulphureus</i> = rikkikääpä <i>Obba rivulosa</i> = talikääpä</p>

Kaari	Alakaari	Luokka	Lahko	Esimerkkisuku/laji
				<i>Phanerochaete</i> = nukkaorvakat: <i>Phanerochaete sanguinea</i> = helo-orvakka <i>Phanerodontia</i> (ent. <i>Phanerochaete</i>) <i>chryso sporium</i> <i>Phlebia radiata</i> = rusorypykkä <i>Phlebia tremellosa</i> = hytyrypykkä <i>Phlebiopsis gigantea</i> = harmaaorvakka <i>Piptoporus betulinus</i> = pötkelökääpä <i>Pycnoporus cinnabarinus</i> = punakääpä <i>Trametes</i> = vyökäävät: <i>Trametes hirsuta</i> = karvavyökääpä <i>Trametes versicolor</i> = silkkiwyökääpä
			Russulales	<i>Albatrellus ovinus</i> = lampaankääpä <i>Amylostereum</i> = kuusinahakat <i>Heterobasidion</i> = juurikäävät: <i>Heterobasidion annosum</i> = männynjuurikääpä <i>Heterobasidion parviporum</i> = kuusenjuurikääpä <i>Lactarius</i> = rouskut: <i>Lactarius deliciosus</i> = männynleppärousku <i>Lactarius deterrimus</i> = kuusenleppärousku <i>Lactarius rufus</i> = kangasrousku <i>Lactarius torminosus</i> = karvarousku <i>Lactarius trivialis</i> = haaparousku <i>Lactarius utilis</i> = kalvashaaparousku <i>Russula</i> = haperot: <i>Russula claroflava</i> = keltahapero <i>Russula decolorans</i> = kangashapero <i>Russula paludosa</i> = isohapero <i>Russula vinosa</i> = viinihapero
			Sebacinales	
			Thelephorales	
			Trechisporales	
			Dacrymycetes	
			Dacrymycetales	
			Geminibasidiomycetes	
			Geminibasidiales	<i>Basidioascus</i> <i>Geminibasidium</i>
			Tremellomycetes	
			Cystofilobasidiales	
			Filobasidiales	<i>Filobasidium</i> <i>Syzygospora</i>
			Holtermanniales	<i>Holtermanniella</i>
			Tremellales	(<i>Bullera</i>) (<i>Fellomyces</i>) <i>Filobasidiella</i> (<i>Cryptococcus</i>) = limahiivat: <i>Filobasidiella neoformans</i> (<i>Kockovaella</i>) <i>Tremella</i> = poimuhytykät: <i>Tremella encephala</i> (= <i>Naematelia</i> <i>encephala</i>) = loishytykkä <i>Tremella fuciformis</i> = valkohytykkä
			Trichosporonales	(<i>Trichosporon</i>)
			Wallemiomycetes	
			Wallemiales	<i>Wallemia sebi</i>

KIITOKSET

Sienet ovat hyvin laaja ja monimuotoinen eliöryhmä, ja niitä käsittelevän kattavan tieteellisen perusteoksen tuottaminen ei olisi ollut mahdollista ilman erikoisosaamista. Onneksi meillä Suomessa on ollut talkoisiin valmiita erinomaisia asiantuntijoita. Koko kirjoittajajoukko ansaitsee lämpimät kiitokset kirjoitusurakasta, upeista kuvista sekä yhteistyöstä kirjan tekemisen kaikissa vaiheissa.

Erityisesti on syytä mainita Vanamo Salon, Hilkka Koposen ja Otto Miettisen sanastotyöskentely, Kristiina Hildénin korvaamaton työpanos selkeän molekyylibiologisen kokonaisuuden aikaansaamiseksi, Leena Myllyksen näkemä vaiva sienten nimien kokoamisessa ja järjestämisessä johdonmukaisesti, Vanamo Salon huolellinen sanaston oikeellisuuden tarkistaminen sekä kaikkien uupumaton aherrus lukuisten muiden tarkistamisten parissa.

Käsitteistöä kommentoineet Teuvo Ahti, Noora Hyrkäs, Otto Miettinen, Leena-Maija Niemi, Annika Öhberg, Pirkko Koukila-Kähkölä ja Anders Albrecht sekä perusaineenvaihduntakaaviot tarkastanut Paula Jouhten antoivat monia hyödyllisiä kommentteja ja kehittämissideoita. Tästä heille kaikille lämpimät kiitokset!

Suomen Kulttuurirahastolta ja Helsingin yliopiston Opettajien akatemialta saatu apu on edesauttanut kirjan ulkoasun ja luettavuuden kehittämistä. Yhteistyö asiantuntevan ja kokeneen kustantajan kanssa on ollut miellyttävää ja avartavaa. Kieliasu ja kirjan ulkoasu ovat muokkautuneet edelleen kustantajan varmassa otteessa, mistä erityiskiitokset kustannustoi-
mittaja Teemu Ojanteelle.

Kirjan kuvitus on pääosin kirjoittajien, mutta sitä on täydennetty muualta saaduilla kuvilla. Kiitämme kirjoittajien lisäksi seuraavia kuviaan käyttömme luovuttaneita: Donald Barr / Mycological Society of America, Neil Bell, Dominique Blancard / INRA, Bálint Dima, Martin Hofrichter, Jos Houbraken, Grit Kabiersch, Hanna Kortemaa, Lasse Kosonen, Pirkko Koukila-Kähkölä, Mikael Kukkonen, Mikko Kuusinen, Nelly Llerena, Garry Maguire, Guy Marson, Dan Molter, Tuomo Niemelä, Hannu Nousiainen, Eeva-Liisa Nurmiaho-Lassila, Pertti Salo, Outi Sietiö, Adrian Stacey, Jukka Vauras, Wikimedia Commons: Libero Ajello / Centers for Disease Control and Prevention, Bob Blaylock, Damon Brunette, Eduardo Esquivel Rios, Lucille Georg / Centers for Disease Control and Prevention, Jason Hollinger, William Kaplan / Centers for Disease Control and Prevention, Keisotyo, Jerzy Opiola, Michael Plagens, Yale Rosen, Y Tambe, US Forestry Service of the United States Department of Agriculture, Erich Vallery, Leon White.

TEKIJÄT

- Ahti, Teuvo*, FT, professori (emeritus), Luonnontieteellinen keskusmuseo, kasvitieteen yksikkö. Tutkimusala: jäkälien ja muiden sienten systematiikka ja biogeografia.
- Aro, Nina*, FT, erikoistutkija, Teknologian tutkimuskeskus VTT. Tutkimusala: sellulaasit, heterologisten proteiinien tuotto.
- Arvas, Mikko*, FT, erikoistutkija, Teknologian tutkimuskeskus VTT, Solutehdas. Tutkimusala: mikrobien perimät ja tuotantomikrobien kehittäminen geneettisen tiedon perusteella.
- Hannukkala, Asko*, MMT, yliopistonlehtori, Helsingin yliopisto, maataloustieteiden osasto; erikoistutkija, Luonnonvarakeskus, Kasvinterveys. Tutkimusala: kasvin-suojelu, kasvipatologia.
- Hantula, Jarkko*, FT, professori, Luonnonvarakeskus. Tutkimusala: metsäpuiden taudinaiheuttajien populaatiobiologia, virologia, torjunta ja hyödyntäminen.
- Hatakka, Annele*, MMT, professori (emerita), Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: ympäristöbiotekniikka, sienten ja uusiutuvien luonnonmateriaalien biotekniikka.
- Heinonsalo, Jussi*, FT, dosentti, Helsingin yliopisto, ilmakehätieteiden keskus INAR / Metsätieteet ja Ilmatieteen laitos, ilmastojärjestelmätutkimus. Tutkimusala: sienijuurisienet, maamikrobiologia, metsämaatie.
- Helander, Marjo*, FT, dosentti, Turun yliopisto, biologian laitos. Tutkimusala: mikrosienten ekologia, kasvien ja niihin assosioituneiden eliöiden vuorovaikutussuhteet.
- Hildén, Kristiina*, FT, dosentti, Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: sienten molekyylibiologia, mikrobibiotekniikka.
- Huhtinen, Seppo*, FT, dosentti, museonhoitaja, Turun yliopisto, Kasvimuseo, biodiversiteettiyksikkö. Tutkimusala: sienitaksonomia ja -systematiikka.
- Härkönen, Marja*, FT, professori (emerita), Helsingin yliopisto, bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta. Tutkimusala: limasienten systematiikka ja ekologia sekä etnomykologia.
- Issakainen, Jouni*, FT, biologi, Turun yliopisto, kasvimuseo, biodiversiteettiyksikkö. Tutkimusala: sieniviljely, sienten ja kasvien biologia.
- Jäntti, Jussi*, FT, dosentti, Teknologian tutkimuskeskus VTT. Tutkimusala: synteettinen biologia, proteiinien erityy.
- Kasanen, Risto*, MMT, dosentti, yliopistonlehtori, Helsingin yliopisto, metsätieteiden osasto. Tutkimusala: metsäpuiden sienitaudit ja niiden torjunta.
- Koponen, Hilikka*, FL, amanuenssi (emerita), Helsingin yliopisto, maataloustieteiden osasto. Tutkimusala: kasvien sienitaudit.
- Korhola, Matti*, FT, teollisen mikrobiologian dosentti, Helsingin yliopisto, bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta. Tutkimusala: bioteknologiassa käytettävien hiivojen, rihmamaisten sienten ja bakteerien genetiikka sekä fysiologia.
- Laine, Anna-Liisa*, FT, professori, Helsingin yliopisto, bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta, Tutkimusala: evoluutioekologia, lois-isäntä-vuorovaikutussuhteet.

Lankinen, Pauliina, MMT, yliopistonlehtori, Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: hajottajasisien biotekniikka.

Lehto, Tarja, PhD, dosentti, Itä-Suomen yliopisto, metsätieteiden osasto. Tutkimusala: maaperän ja metsäkasvillisuuden vuorovaikutus, sienijuuret, puiden kivennäisravitseminen.

Lundell, Taina, MMT, dosentti, yliopistonlehtori, Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: lahosienten entsymologia, genomiikka ja ekofysiologia.

Miettinen, Otto, FT, intendentti, Helsingin yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo. Tutkimusala: kantasienten systematiikka.

Myllys, Leena, PhD, dosentti, intendentti, Helsingin yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo. Tutkimusala: jäkälöityneiden sienten evoluutiohistoria ja systematiikka sekä jäkäläiden ja niillä kasvavien sienten vuorovaikutussuhteet.

Mäkelä, Miia, MMT, dosentti, akatemiantutkija, Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: sienten molekyylibiologia ja entsymologia.

Niskanen, Tuula, FT, dosentti, Helsingin yliopisto, bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta. Tutkimusala: sienten systematiikka, monimuotoisuus ja ekologia.

Oksanen, Ilona, FT, dosentti, product compliance specialist, Ikea Saksa. Tutkimusala: laadunarviointi, mikrobien monimuotoisuus, ekologia ja hyötykäyttö.

Pennanen, Taina, FT, dosentti, johtava tutkija, Luonnonvarakeskus. Tutkimusala: maaperämikrobiologia, metsätaimien sienijuurisienet.

Raudaskoski, Marjatta, FT, professori (emerita), Helsingin yliopisto, bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta. Tutkimusala: sienten solu- ja molekyylibiologia.

Rikkinen, Jouko, FT, professori, Helsingin yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo / bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta. Tutkimusala: kasvien ja sienten monimuotoisuus ja ekologia.

Ruohonen, Laura, FT, vanhempi johtava tutkija, tiimipäällikkö, Teknologian tutkimuskeskus VTT. Tutkimusala: teollinen biotekniikka, biojalostamojen kantakehitys.

Saikkonen, Kari, FT, tutkimusprofessori, Luonnonvarakeskus. Tutkimusala: ilmastonmuutoksen vaikutus kasvinsuojeluun, agroekologia ja -evoluutio.

Salo, Vanamo, FM, tutkija, Helsingin yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo, kasvitieteen yksikkö. Tutkimusala: mikrosienten systematiikka ja biologia.

Steffen, Kari, MMT, dosentti, Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: ympäristömikrobiologia ja -biotekniikka.

Stenroos, Soili, FT, professori, Helsingin yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo. Tutkimusala: sienten systematiikka.

Tarkka, Mika, FT, dosentti, Helmholtz-Centre for Environmental Research (UFZ), Halle, Saksa & Institute of Biology (University of Leipzig), Leipzig, Saksa. Tutkimusala: kasvien ja mikrobien väliset vuorovaikutukset.

Timonen, Sari, FT, dosentti, yliopistonlehtori, Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: maaperämikrobiologia, mikrobiekologia, mikrobien väliset vuorovaikutukset, sienijuurisienet.

Tuomela, Marja, FT, Helsingin yliopisto, mikrobiologian osasto. Tutkimusala: ympäristö- ja sienitekniikat, pilaantuneet maat.

Valkonen, Jari, MMT, professori, Helsingin yliopisto, maataloustieteiden osasto. Tutkimusala: kasvitautit ja kasvien taudinkestävyys.

Wilson, Paula, FT, seniorianalyttikko, K Digital Kesko Oyj. Tutkimusala: sienitautien epidemiologia, matemaattinen mallinnus.

HAKEMISTO

- 3'-pää 137, 139–140, 400
5'-pää 136, 139–140, 400
abiottinen 287, 400
Absconditella 38, 428
Acarosporales 427
Acrasiogymnomycota, ks. soluli-
makkosienet
Acremonium 429
Acremonium chrysogenum 112, 429
Actinomycota, ks. sädesienet
aflatoksiini 37, 114, 147, 316, 400
Agaricales 45–47, 203, 406, 431–432
Agaricomycetes 19, 44–46, 432,
myös esim. 134, 264, 431
Agaricomycotina (avokantaiset) 19,
40, 44, 431, myös esim. 260, 292
Agaricostilbales 430
Agaricostilbomycetes 19, 41, 430
Agaricus, ks. herkkusienet
Agaricus bisporus, ks. viljelyherk-
kusieni
Agrocybe, ks. piennarsienet
Agrocybe chaxingu 357, 361, 431
Agrocybe praecox, ks. kesäpiennar-
sieni
Agyriales 428
Agyrium 37, 428
aidaskääpä (*Gloeophyllum se-
piarium*) 281, 367, 433
aineenvaihdunnallinen geeniryppäs
143, 146–148, 400
aistiminen 119
aitolimakkosienet
(Plasmodiogymnomycota) 400,
410
aitolimasienet (*Myxogastridae*)
400, 410
aitotumallinen (eukaryootti), ks.
tumallinen
Ajelomyces capsulatus, ks. kotta-
raishome
A-kromosomi (alfakromosomi) 400
aktiinifilamentti (mikrofilamentti),
ks. aktiinisäie
aktiinisäie (aktiinifilamentti, mik-
rofilamentti) 60, 66–71, 400, myös
esim. 124, 412
akvaporini 193, 400
alalokus 173, 176–177, 400
Albatrellus ovinus, ks. lampaankääpä
Aleuria, ks. oranssimaljakkaat
Aleuria aurantia, ks. oranssimaljakas
alfakromosomi (A-kromosomi) 400
alkaloidi 112–114, 186, 242, 376
alkeisrihma, ks. probasidio
alkeistumallinen (esitumallinen,
prokaryootti), ks. tumaton
alkueliö 400
alkulimasienet (Protostelidae) 400,
410
alleeli 173–174, 176–177, 400, myös
esim. 157
Allomyces 20, 172–174, 405, 419, 424
Allomyces macrogynus 172, 424
Alternaria 312–313, 330, 426
alustanmyötäinen (resupinaattinen)
91, 93, 400, 412
alustapahka (strooma) 37, 91–92,
164, myös esim. 34, 400
Amanita caesarea, ks. keisarikärpäs-
sieni
Amanita franchetii, ks. rikkikärpäs-
sieni
Amanita muscaria, ks. punakärpäs-
sieni
Amanita phalloides, ks. kavalakär-
pässieni
Amanita tanzanica 343, 431
Amanita virosa, ks. valkokärpässieni
amatoksiini 113
amffiliinen, ks. yhteisliukoinen
aminohappo 46, 72, 108–114, 122,
123, 138, 146, 152, 275, 249, 305, 400
aminoterminaali 401
ammonium 108, 122, 123, 299
ampuitiö (ballistospori) 401
ampukuroma (ballistokonidio), ks.
ampukuromaitiö
ampukuromaitiö (ampukuroma,
ballistokonidio) 171, 401
amylaasi 372, 374–375, 379, 401
Amylostereum, ks. kuusinahakat
anaerobinen 21–22, 299, 401
anafaasi 127–129
anamorfi 159, 401
anastomoosi, ks. rihmastosilta
aneuploidi 299, 401
angiokarpainen 401
anisogaaminen 160, 401
annelidi, ks. rengaskuromaperä
antagonisti 318, 401
anteridio, ks. siittiöpesäke
Anthracoidea, ks. pullakkonoet
antibiootti 103, 112, 113, 146–147, 150,
229, 230, 244, 310, 324, 350, 372,
376, 401
Antrodia, ks. rivikäävät
Aphelidea 18
apikaalisolu, ks. kärkisolu
apilanhärmä (*Erysiphe trifoliorum*)
236, 428
apomorfinen 401
apoteekio, ks. kotelomalja
appressorio (tartuntarihma), ks.
painerihma
Arachnomycetes 229, 427
arbuskelimykorrhitsa, ks. keräsie-
nijuuri
arbutoidimykorrhitsa, ks. talvikki-
sienijuuri
Archaeorhizomycetes 19, 27,
424–425
Archaeosporomycetes 19, 425
Arctoparmelia centrifuga, ks. kaar-
rekarve
arinakäävät (*Phellinus*) 433
arkeoni 51, 199, 265, 321, 327, 401
Armillaria, ks. mesisienet
Armillaria borealis, ks. pohjanme-
sisieni
Armillaria gallica 40, 431
Armillaria mellea, ks. keltamesisieni
aromaattinen 401, myös esim. 266,
284
aromaattiset toksiniitit 114
Arthonia incarnata, ks. raidanpiilo-
jäkälä
Arthoniales 426
Arthoniomycetes 19, 32, 202, 426
Arthrotrichum 228, 428
Arthroderma (Trichophyton,
Myceliophthora) 228, 230, 427
artospori, ks. katkoitiö
Ascobolus, ks. pilkkumaljakkaat
Ascobolus immersus 96, 428
Ascomycota *incertae sedis* 430
Ascomycota, ks. kotelosienet
Asellariales 425
aseptiset menetelmät 355, 362
asetyylikoentsyymi-A 66, 104–107,
109–112, 213
askogeeninen rihma 76, 163–164,
401, 405, 412
askogonio, ks. munapesäke
askokarppi (askoma) 401

- askolokulaarinen, ks. kotelo-onteloinen
askoma (askokarppi) 401
askospori, ks. koteloitiö
askus, ks. itiökanta
aspergilloosi 229
Aspergillus, ks. nuijahomeet
Aspergillus flavus 147
Aspergillus fumigatus, ks. savunuijahome
Aspergillus nidulans 112, 149, 152, 427
Aspergillus niger 111, 147, 149, 375–376, 427
Aspergillus oryzae 145, 147, 149, 318, 375, 427
Asterophora, ks. haperonvieraat
Asterophora parasitica, ks. silohaperonvieraas
Atheliales 203, 432
Atractiellales 430
Atractiellomycetes 19, 41, 430
Attamyces 46, 431
auksiini 115, 125, 322, 407
Aureobasidium pullulans 430
Auricularia, ks. puunkorvat
Auricularia auricula-judae, ks. juudaksenkorva
Auriculariales 49, 432
auttajabakteerit 322–323, 325, 417, myös esim. 321, 329
avokantaiset (Agaricomycotinalakaari) 19, 40, 44, myös esim. 264, 431
avokuromaperä (fialidi) 401
avustajaentsyymi 138, 401
Azospirillum 322
Azotobacter 322
- Bacillus 322–324, 328
Baeomycetales 428
bakteerit rihmojen sisällä 325
ballistokonidio (ampukuroma), ks. ampukuromaitiö
ballistospori, ks. ampuitiö
basidio, ks. itiökanta
Basidioascus 44, 434
Basidiobolus 224, 425
basidiokarppi (basidioma) 402
basidioma (basidiokarppi) 402
Basidiomycota, ks. kantasienet
basidiospori, ks. kantaitiö
Batrachochytrium dendrobatidis 21, 224, 424
betaglykaani 60
betaglykaani 62
- betakromosomi (B-kromosomi) 65, 140, 142, 143, 145–146, 402
betalaktaami 112
betaproteobakteerit 324
biliverdiini 124, 125
biodiversiteetti, ks. monimuotoisuus
biofilmi 326, 327, 402
biologinen kasvinsuojelu 223
bioottinen 287, 402
biopulppaus 264, 279, 376, 402
biosurfaktantti 402
biotrofi 402
bipolaarinen 157, 402
bitunikaatti 402
Bjerkandera, ks. tuhkakäävät
Bjerkandera adusta, ks. tuhkakääpä
B-kromosomi (betakromosomi) 65, 140, 142, 143, 145–146, 402
blastinen 402
blastinen fialidi (fialidi), ks. avokuromaperä
blastinen kuromaperä, ks. vyötärökuromaperä
Blastocladales 20, 424
Blastocладиella 20, 424
Blastocладиella emersoni 20, 424
Blastocladiomycetes 19, 424
Blastocladiomycota, ks. itusienet
Blastomyces dermatitidis 116, 430
Boletales 46, 48, 259, 264, 433
Boletus, ks. kivitatti
Boletus edulis, ks. herkkutatti
Boletus pinophilus, ks. männynherkkutatti
Boletus reticulatus, ks. tammenherkkutatti
Boliniales 429
Botryosphaerales 426
Botryotinia 428
Botryotinia fabae 219, 428
Botrytis 313, 428
Botrytis cinerea, ks. harmaahome
Bovista, ks. maamunat
Bovista nigrescens, ks. nurmimaamuna
Brachysporiella 429
Bryoria, ks. tummalupot
Bryoria capillaris, ks. harmaaluppo
Bryoria fuscescens, ks. tummaluppo
bufoteniini 114
Bullera 292, 293, 434
Burkholderia 323
Byssoschlamys 427
- Calosphaerales 430
Calvatia, ks. kuukuset
Candelaria, ks. voijäkälät
Candelariales 202, 428
Candelariella, ks. keltuaisjäkälät
Candida 29, 292, 426
Candida albicans, ks. sammashiiva
Candida dubliniensis 293, 426
Candida glabrata 149, 152, 294, 303, 426
Candida guilliermondii 426, myös 149, 293
Candida lusitanae 426, myös 147, 149, 293
Candida parapsilosis 293, 426
Candida tropicalis 293, 426
Cantharellales 203, 433
Cantharellus cibarius, ks. keltavahvero
Cantharellus lutescens, ks. kosteikkovahvero
Capnodiales 54, 426
Caulochytrium 424
cDNA 402
Cerrera unicolor, ks. pörrökääpä
Cetraria, ks. hirvenjäkälät
Cetraria islandica, ks. isohirvenjäkälä
Chaenotheca 32, 426
Chaetomium 272, 429
Chaetosphaerales 429
Chaetothyriales 427
Chrysomyxia ledi, ks. kuusen-suopur-suunruoste
Chytridiales 424
Chytridiomycetes 19, 21, 134, 424
Chytridiomycota, ks. piiskasiimasienet
Cladonia, ks. torvijäkälät
Cladonia arbuscula, ks. valkoporonjäkälä
Cladonia deformis, ks. harmaatorvijäkälä
Cladonia sulphurina, ks. keltatorvijäkälä
Cladosporium 150, 312, 313, 426, 444
Classicales 430
Classiculomycetes 19, 41, 430
Claviceps 114, 429
Claviceps purpurea, ks. torajyväsieni
Clavispora lusitanae 426
Clitocybe, ks. malikat
Clitocybe clavipes, ks. nuijamalikka
Clitocybe nebularis, ks. härmämalikka
Clonostachys 429
Clonostachys rosea f. *catenulata* (ent. *Glodiadium catenulatum*) 223, 318, 429

- Cochliobolus 313, 426
Cochliobolus protuberata 426, myös 186, 333
Coemansia 23, 425
Coleosporium tussilaginis, ks. männyn-leskenlehdenuoste
Collema, ks. hyytelöjäkälät
Collybia, ks. rahkajuurekkaat
Collybia tuberosa, ks. ruskopahkajuurekas
Conidiobolus 224, 425
 Coniochaetales 429
 Coniocybomycetes 19, 32, 426
Coniophora puteana, ks. kellarikesikka
Coprinopsis cinerea, ks. sittamustesieni
Coprinus, ks. mustesienet
Coprinus comatus, ks. suomumustesieni
Cordyceps, ks. loisikat
Cordyceps capitata, ks. himmeäloisikka
 Coronophorales 429
 Corticiales 203, 433
Cortinarius caperatus, ks. kehnäsieni
Cortinarius multififormis, ks. mesinupiseitikki
Cortinarius rubellus, ks. suippumyrkyseitikki
 Coryneliales 427
Craterellus cornucopioides, ks. mustatorvisieni
Craterellus tubaeformis, ks. suppilovahvero
Crociceras 230, 428
Cronartium flaccidum (*Peridermium pini*) 236, 431
Crucibulum laeve, ks. leipäkorisieni
Cryphonectria parasitica, ks. kastanjansurma
Cryptococcus 430
 Cryptomycocolocales 41, 430
 Cryptomycocolacomycetes 19, 41, 430
 Cryptomycota 18, 19, 424
Ctenomyces 427
Cunninghamella elegans 381, 425
(Curvularia) protuberata 333
 Cystobasidiales 430
 Cystobasidiomycetes 19, 41, 430
Cystocoleus ebeneus, ks. lankajäkälä
 Cystofilobasidiales 434
Cyttaria, ks. kennopallot
 Cyttariales 428
- Dacrymycetales 44, 434
 Dacrymycetes 19, 44, 434
Debaryomyces hansenii 147, 149, 293–294, 426
Dematiascypha richonis 88, 428
 deoksinivalenoli 316
 depsiidi 213, 402
 depsiidoni 213, 402
 Diaporthales 429
 dibentsofuraani, ks. dioksiinit
Dichomitus squalens, ks. salokääpä
 Dictyostelidae, ks. solulimasienet
 dikaryofaasi, ks. kaksitumavaihe
 dikaryoottinen, ks. kaksitumainen diktyosomi 402
 Dimargaritales 425
 dimorfinen, ks. kaksimuotoinen dioikkinen, ks. kaksikotinen dioksiinit (mm. dibentsofuraani) 213, 274, 381, 382, 402
 diplofaasi 158, 160–162, 402
 diploidit 65, 156, 402, myös esim. 158–160, 296–299
 diploidi kierto 160, 402
 diplontti, ks. diploidit
 diplonttinen kierto, ks. diploidit kierto
Dipodascopsis 29, 426
 disakkaridi 269, 402
Discosphaerina (*Aureobasidium*) 430
 diskomykeetti 402
 DNA-helikaasi 139–140, 402
 DNA-polymeraasi 139–140, 402
 DNA-sekvenssi 402
 Doassansiales 431
 doliporiväliseinä 402
 Dothideales 426
 Dothideomycetes 19, 33, 134, 264, 426
Dothideomycetes incertae sedis 426
 dsRNA, 331, 403
 dyneiini-moottori 64, 68, 403
- eetteri 403
 eetterisidos 286, 372
 efektori 150, 233, 403
 ehdollinen loinen (fakultatiivinen parasiitti), ks. valinnainen loinen
 ehdoton loinen (obligatorinen parasiitti) 21, 233–236, 403
 ei-ribosomaalinen peptidi 150, 403
 ei-ribosomaalinen peptidisyntetaasi 150, 403
 ei-synteettinen alue 403
 ekidio (ekio), ks. helmi-itiömalja
- ekidiospori (ekiospori), ks. helmi-itiö
 ekinokandiini 230
 ekio (ekidio), ks. helmi-itiömalja
 ekiospori (ekidiospori), ks. helmi-itiö
 eksogeeninen, ks. ulkosyntyinen
 eksoni 133–134, 137, 141, 403, 422
 ektendomykorritsa, ks. sekatyypin sienijuuri
 ektomykorritsa, ks. pintasienijuuri
Elaphomyces, ks. maahikkaat
 elinkierrot 158–171
 elinkierto 403
Elsinoë brasiliensis (*Sphaceloma manihoticola*) 426
 eläintautien aiheuttajasienet 223–231
 eläinten sienitaudit 223
Emericella 427
 emäspari 403
Encephalitozoon cuniculi 144, 424
 endofyyttiset sienet 100, 181–182, 184–189, myös esim. 53, 403
 endogeeninen 403
 endoglukanaasi 269–270, 277, 373, 403
 Endogonales 425
Endogone 26, 53, 425
Endomyces 53, 426
 endomykorritsa, ks. sisäsienijuuri
 endoplasminen retikulumi, ks. solulimakalvosto
 endosomi 64, 403
 endosytoosi 65, 403
 endosytosymbioosi 403
Entomophthora muscae, ks. kärpäshome
 Entomophthorales 23, 425
 Entomophthoromycotina 19, 23, 161, 224, 424
Entorrhiza casparyana, ks. rantavilänjuurio
 Entorrhizales 425
 Entorrhizomycetes 19, 425
 Entorrhizomycota 19, 26, 425
 Entylomatales 431
 epibasidio 403
Epibryon plagiochilae 90, 426
Epichloë, ks. käämikät
 epidemioiden mallintaminen 248
 epifyyttiset sienet 33, 38, 181–184, 187–188, 403
 epigenetiikka 151–152
Epilichen 38, 428
 epiteetti, ks. lajimääre 403
Eremothecium gossypii 295, 426

- ergosteroli 63, 403
 ergotamiini 114
 ergotoksiini 114
 erikoidimykorrhitsa, ks.
 kanervasienujuuri
 eritumainen (heterokaryootinen)
 157, 162, 166, 403, 406
 erityisaineenvaihdunta 111–117,
 212–213
 erityisaineenvaihduntatuote
 (erityisaine) 103, 111, 150, 212, 267,
 374, 376, 404
 Erysiphales 34–35, 428
Erysiphe alphitoides, ks. tammen-
 härmä
Erysiphe palczewskii, ks. hernepen-
 saanhärmä
Erysiphe trifoliorum, ks. apilanhärmä
 Erythrobasidiales 430
 erytropoietiini 310
 esilähetti-RNA 135–137, 404, 418,
 422
 esisukusolupesäke (progametan-
 gio) 161–162, 404
 esitumallinen (prokaryootti, alkeis-
 tumallinen), ks. tumaton
 esteraasi 110, 270, 278, 279, 372, 404
 esteri 404
 etyleeni 112, 115, 379
 eukaryootti (aitotumallinen), ks.
 tumallinen
 eukromatiini 152, 404
 Eumycetozoa (ent. Myxomycota),
 ks. limasienet
Eupenicillium 427
 Eurotiales 54, 112, 427
 Eurotiomycetes 19, 37, 134, 147, 202,
 264, 427
Eurotium 229, 427
Evernia, ks. hankajäkälät
Evernia prunastri, ks. valkohanka-
 jäkälä
 Exobasidiales, 431
 Exobasidiomycetes 19, 42–43, 134,
 431
Exobasidium, ks. pöhöt
Exobasidium vaccinii, ks. puolukan-
 pöhö
 fakultatiivinen parasiitti (ehdollinen
 loinen), ks. valinnainen loinen
 fallotoksiini 113, 114
Fellomyces 292–293, 434
 fenoksiradikaali 268, 275, 374, 404,
 411
 fenoli 271, 274–277, 404, myös esim.
 114, 284
 fenolinen rakenne 374, 404
 fenotyypipi, ks. ilmiäsu
 fenotyyppinen plastisuus 404
 Fenton-reaktiot 270, 271, 276–277
 fermentatiivinen 299, 404
 fermentoituminen (kääminen) 302,
 311, 380, 404
 feromoni 117, 172–179, 296, 404
 feromonien aistuminen 119, 124,
 172–179
 fialidi (blastinen fialidi), ks. avoku-
 romaperä
Fibrillanosema crangonycis 424
 Filobasidiales 434
Filobasidiella, ks. limahiivat
Filobasidiella neoformans 40, 44,
 179, 434
Filobasidium 292–293, 434
Flammulina velutipes, ks. talvijuu-
 rekas
 flaviini 124, 125
 flavoentsyymi 276, 404
Fomes, ks. taulakäävät
Fomes fomentarius, ks. taulakääpä
Fomitopsis, ks. kantokäävät
Fomitopsis pinicola, ks. kantokääpä
 formiini 75, 404
 fosfaatti 110, 118, 126, 139, 191, 323
 fosfatidyli-inositoli 118–119, 404
 fosfolipidi 62–63, 108, 404
 fosfolipidikaksoiskalvo 63–64, 404,
 418
 fosforiaineenvaihdunta 110
 fosforylaatio 120, 151, 404, myös
 esim. 70, 119
 fossiilisten polttoaineiden synty 260
 fotobiontti 202–205, 404
 fototropismi 96, 404
 fragmobasidiaatti 404
 fulvohappo 282, 404, 407
 fungisidi 204, 404
 furaanit, ks. dioksiinit
 fusaarihappo 323, 404
Fusarium, ks. punahomeet
Fusarium graminearum 145–147,
 149, 429
Fusarium martii 114, 429
Fusarium venenatum 318, 429
 fyllospääri 182, 405
 fylogenia 15, 405
 fytokromi 125
Galactomyces 426
 gallushappo 284, 287, 405
 gameetti, ks. sukusolu
 gametangio, ks. sukusolupesäke
 gametangiogamia 405
 gametofyytti 159, 405
 gametogamia 405
 gammatubuliini 71, 405
Ganoderma, ks. lattakäävät
Ganoderma lucidum, ks. lakkakääpä
 GC-osuus 134, 146, 405
 Geastrales 45–46, 433
Geastrum, ks. maatahdet
Geastrum fimbriatum, ks. ripsimaa-
 tähti
 geenin ilmentyminen (transkriptio)
 135–138, 405
 geenin siirtyminen 142–146, 148,
 149, 405
 geeniryypät 143, 146–148, 405
 geenit 133
Gelatoporia subvermispora, ks.
 karstakääpä
 Geminibasidiomycetes 19, 44, 434
Geminibasidium 44, 434
 genomien evoluutio 142
 genomien rakenne 144
 genomitutkimus 153
Geoglossum 32, 427
 Geogefischeriales 431
Geosiphon pyriformis 26, 425
Gibberella 429
Gibberella fujikuroi 115, 429
 gibberelliini 115
Glarea 428
Glarea lozoyensis 230, 428
 Gloeophyllales 430
Gloeophyllum sepiarium, ks. aidas-
 kääpä
Gloeophyllum trabeum, ks. sauna-
 kääpä
 Glomerales 425
 Glomeromycetes 19, 26, 425
 Glomeromycota, ks. keräsienet
 Glomeromycotina 19, 425
 glukoneogeneesi 107, 120–122,
 302–303, 405
 glutamiini 108–110, 115, 122
 glykaani 62–63, 405
 glykolyysi 120–121, 405
 glykoproteiini 60, 62–64, 275, 405
 glyksisomi 65, 107, 277, 405
 glyksylaattireitti 106, 121, 122
 glyseraldehydi 104–107, 110, 112
 Golgin laite 20, 60, 64, 138, 405
 Gomphales 433
 G-proteiinikytkentäinen reseptori
 119–121, 124, 174–176, 405

- Graphium 314
gravisuspektori, ks. tasapainotunnistin
Gremmeniella abietina 337, 428
Grosmannia clavigera 429
GTPaasi 70, 75, 405
gymnokarppinen 405
Gymnomycota, ks. limakkosienet
Gymnopus, ks. juurekkaat
Gymnopus confluens, ks. tupasjuurekas
Gymnopus perforans, ks. kuusenneulasnahikas
Gymnosporangium cornutum, ks. pihlajankatajaruoste
Gyromitra, ks. korvasienet
Gyromitra esculenta, ks. korvasieni
- haaparousku (*Lactarius trivialis*) 86, 348–349, 434
haarakkaat 14, 405, 410
haarasarvisieni (*Xylaria hypoxylon*) 36, 91, 264, 430
haarautuminen 75
haavankeltajäkälä (*Xanthoria parietina*) 209, 428
haavanpunikitatti (*Leccinum aurantiacum*) 433
Haematonectria 429
Haematonectria haematococca 429
haisusienet (*Phallus*) 45, 93, 433
haisusieni (*Phallus impudicus*) 95, 99, 352–353, 433
haittaborkeerit 323–324, 329
hajottaja (saprotrofi, saprobi) 182, 405, myös esim. 44, 356, 376–378
hajottajasisienet 228, 259–289, 315, 344
hakamuodostus 163–164, 167, 405
halkihelhta (*Schizophyllum commune*) 158, 168–169, 173, 176, 227, 432
halkihiiva (*Schizosaccharomyces pombe*) 28, 129–130, 293, 295, 303–305, 425
halkihiivat (*Schizosaccharomyces*) 27, 293, 425
hankajäkälät (*Evernia*) 209, 427
hankakarve (*Pseudevernia furfuracea*) 205, 212, 427
haperonvieraat (*Asterophora*) 221, 431
haperot (*Russula*) 196, 281, 434, myös esim. 16–17, 92
haplo–diploidinen kierto 160, 405
haplodiplonttinen kierto, ks. haplo–diploidinen kierto 405
haplofaasi 158, 160, 162, 171, 405
haploidi (haplontti) 65, 155–158, 406, myös esim. 76, 133
haploidi kierto (haplonttinen kierto) 160, 406
haplontti, ks. haploidi
haplonttinen kierto, ks. haploidi kierto
harmaahome (*Botrytis cinerea*) 81–82, 239–241, 428, myös esim. 223, 244
harmaaluppo (*Bryoria capillaris*) 211, 427
harmaorvakka (*Phlebiopsis gigantea*) 262, 364, 434
harmaatorvijäkälä (*Cladonia deformis*) 427
Harpellales 425
harppuunasienet (Microsporidia) 18, 223–224, 415, 416, 424
Hartigin verkko 195–196, 198, 406
Hasegawaea japonica 293, 425
haustorio, ks. imurihma
Hebeloma crustuliniforme, ks. kalvas-tympönen
Helicobasidiales 430
helmi-itiö (ekidiospori, ekiospori) 168, 170, 236, 406
helmi-itiömalja (ekidio, ekio) 168, 170, 406
helo-orvakka (*Phanerochaete sanguinea*) 434
Helotiales 34, 428
helovahakkaat (Hygrocybe) 286, 432
helttasisienet 14, 85, 167, 406, 417
Helvella, ks. mörskyt
Helvella elastica, ks. silojalkamörsky
hemiperoksidaasi 276, 406
hemisellulaasi 270, 278, 282, 372–373, 406
hemiselluloosa 262, 278, 406, myös esim. 266, 315
herkkusienet (*Agaricus*) 223, 285–286, 431, myös esim. 281, 370
herkkutatti (*Boletus edulis*) 343–344, 348–349, 433, myös esim. 92, 201
hernepensaanhärmä (*Erysiphe palczewskii*) 99, 428
Heterobasidion, ks. juurikäivät
Heterobasidion annosum, ks. männynjuurikäpää
Heterobasidion parviporum, ks. kuusenjuurikäpää
heterofermentatiivinen käyminen, ks. sekatuotekäyminen
Heterogastriales 430
heterokaryoottinen, ks. eritumainen
heterokonttinen 406, 412
heterokromatiini 65, 152, 406
heteropolymeeri 406
heteropolysakkaridi 278, 406
heterotallinen 157, 161, 172, 174–176, 298, 406
heterotsygootti 298–299, 406
hiilenlähteen aistiminen 120–122
hiilihydraattiainenvaihdunta 105–108
hiipot (*Mycena*) 117, 281, 285–286, 432
hiiva 291–311, 406, 425–426, myös esim. 129–130, 225–226
hiivagenetiikka 304–307
hiivan L-A-virus 333
hiivat 291–311
hiivat laboratoriossa 297–299
hiivat luonnossa 297–299
hiivojen biotekniikka 307–311
hiivojen molekyylibiologia 303–307
hiivojen perusaineenvaihdunta 299–303
hiljentäjä 136–137, 406
hiljentäjä-alue 136–137, 406
himmeläisikka (*Cordyceps capitata*) 227, 429
hirudiini 310
hirvenjäkälät (*Cetraria*) 209, 427
histoni 65, 152, 406, 412, 420
Histoplasma capsulatum 427
hiusvanuke 406
Hohenbuehelia, ks. hytyvinokkaat
hollanninjalavansurma (*Ophiostoma ulmi*) 34, 338, 429
holobasidiaatti 406
holomorfi 292, 406
Holtermanniales 44, 424, 434
Holtermanniella 44, 434
homeet 311–319
homeiden edut 317–318
homeiden ekologia 315
homeiden tunnistaminen 312–314
homeiden viljely 315
homeodomeeni 173–174, 406
homeongelmat 368–369
homepahkasieni (*Sclerotinia sclerotiorum*) 239–241, 334, 428
homofermentatiivinen käyminen, ks. täsmätuotekäyminen
homokaryoottinen, ks. samatuminen
homologinen, ks. samasyntyinen
homopolymeeri 406
homotallinen 157, 172, 298, 407

- homotsygootti 407
 huhtasienet (*Morchella*) 30, 285–287, 343, 348–349, 428
Humicola 374, 429
 humiini 282, 407
 humuksen muodostuminen 282
 humus 271, 279, 282–283, 407
 humusaine 265, 271, 383, 407
 humushappo 282, 407
 huurumadonlakki (*Psilocybe cubensis*) 46, 432
Hydnum repandum, ks. vaaleorakas
Hydnum rufescens, ks. rusko-orakas
Hydnum, ks. vahvero-orakkaat
 hydrofobiini 61, 70, 81, 407
 hydrogenosomi 65, 407
 hydroksifenoli 284, 407
 hydrolaasi 65, 108, 269–270, 282, 372, 407
 hydrolyttiset sellulaasit 277–278, myös esim. 273, 373, 380
Hygrocybe, ks. helovahakkaat
Hygrocybe coccinea, ks. punavahakas
Hygrophoropsis, ks. valevahverot
Hygrophoropsis aurantiaca, ks. valevahvero
Hygrophorus, ks. metsävahakkaat
Hygrophorus camarophyllus, ks. mustavahakas
 hymeenio, ks. itiölava
 Hymenochaetales 49, 433
 hypersensitiivinen reaktio 407
 Hypochytridiomycota (ripsisiimasienet) 15, 416
Hypholoma, ks. lahokat
Hypholoma capnoides, ks. kuusilahokka
Hypocrea, ks. pistepielukset
Hypocrea jecorina 429
Hypocreales 221–223, 226, 429
Hypocreomycetidae incertae sedis 429
Hypocreopsis lichenoides, ks. liuskapielus
Hypogymnia physodes, ks. sormipaisukarve
Hypomyces, ks. sienenriesat
Hypomyces completus 222, 429
 hypovirulenssi 331–332, 334, 338, 407
 Hypoxylon, ks. syylät
 Hysterangiales 433
 Hysteriales 426
 hysteroteekio, ks. kotelopalko
 hytiryppykkä (*Phlebia tremellosa*) 434
 hytyvinokkaat (*Hohenbuehelia*) 228, 432
 hyyfi, ks. sienirihma
 hyytelöjäkälät (*Collema*) 205, 428
 hyytelösienet 14, 407
 hyödylliset sienivirukset 332
 hyönteisten taudinaiheuttajat 226, 227
 hyönteisten torjunta 226
 härmämälikka (*Clitocybe nebularis*) 289, 431
 ihmisen sienitaudit 223
 ihottuma 230
 ilmavintäiset taudinaiheuttajat 255
 ilmiasu (fenotyyppi) 146, 148, 151, 153, 304, 404, 407
Ilyonectria (Neonectria) radicola 332, 429
 imeytymisvyöhyke 72
 immuunikato 227
 immuunipuolustus 18, 219, 350
 imukeränen 26, 407
 imurihma (haustorio) 34, 77–78, 231, 233, 235, 407
in situ -hybridisaatio 407
incertae sedis 424
 indoli 112–114, 322, 407
 infektio, ks. tartunta
 infrapunavalo 124
Inonotus, ks. lepänkäävät
Inonotus obliquus, ks. pakurikäpä
 insuliini 310
 introni 133, 407, myös esim. 135, 141
 inversio (kääntymä) 407, 410
 invertaasientsyymi 190, 407
 isidio 205, 211–212, 407
 isogaaminen 407
 isohapero (*Russula paludosa*) 349, 434
 isohirvenjäkäliä (*Cetraria islandica*) 210, 427
 isokaulussieni (*Stropharia hornemannii*) 280, 286, 432
 isomeraasi 372, 407
 itiö (spori) 83–100, 407, myös esim. 151, 211, 355
 itiöemä 83–100, 407, myös esim. 117, 220, 341–362
 itiökanta (basidio) 179, 408, myös esim. 40, 85, 166–168
 itiökotelo (askus) 163–164, 408, myös esim. 27, 29, 34, 54, 85
 itiölava (hymeenio) 408, myös esim. 45–47, 85–86
 itiöperä (sterigma) 85, 166, 403, 408
 itiöpesäke (sporangio) 85, 314, 408, myös esim. 96, 168, 312
 itiöpesäkkeenkannatin (sporangiofori) 161–162, 408
 itsefertiili 157, 406, 408
 ituhuokonen 84, 408
 itusienet (Blastocladiomycota) 18–19, 20, 52, 74, 159–160, 223, 424
 Jahnulales 426
 jalavansurma (*Ophiostoma novoulmi*) 34, 429
 jauhejäkälät (*Lepraria*) 205, 207, 427
 joustinrihma (kapillitorihma) 97, 350, 406, 408
 juudaksenkorva (*Auricularia auricula-judae*) 59, 361, 432
 juurekkaat (*Gymnopus*) 221, 281, 285–286, 289, 432
 juurikasvain 26
 juurikäävät (*Heterobasidion*) 262, 434, myös esim. 244, 264, 339
 juurtumahapsi (ritsoidi) 199, 205, 213, 408
 jäkälien erityisaineenvaihdunta 212–213
 jäkälien kasvatus 214
 jäkälien kasvu 214
 jäkälien kehityshistoria 202–204
 jäkälien leviäminen 211
 jäkälien lisääntyminen 211
 jäkälien osakkaat 202–211
 jäkälät 202–216
 jäkälämuru (soredio) 205, 211, 408
 jäkälämururyhmä (soraali) 408
 jäkälät taloudessa 215–216
 jälkijuoste 139–140, 408
 jänönmukulat (*Rhizopogon*) 433
 jätteiden hyödyntäminen 362
 kaarrekarve (*Arctoparmelia centrifuga*) 37, 427
 kaitsinkalvo (parentosomi) 40–42, 44–45, 69, 408
 kaksikotinen 158, 408
 kaksimuotoinen (dimorfinen) 74, 159, 408, myös esim. 108, 226
 kaksitumainen (dikaryoottinen) 158–160, 408, myös esim. 75–76, 157, 179
 kaksitumavaihe (dikaryofaasi) 160, 408, myös esim. 27, 40
 kalkkitryffeli (*Tuber borchii*) 32, 121, 429
 kalsiumvälitteinen viestintä 118

- kalvashaaparousku (*Lactarius utilis*) 434
- kalvastympönen (*Hebeloma crustuliniforme*) 322, 432
- kanervasienujuuri (erikoidimykorrhiza) 191, 193–194, 200, 408
- kangashapero (*Russula decolorans*) 349, 434
- kangaslohisiini (*Laccaria bicolor*) 79, 135, 150, 177, 432
- kangasrousku (*Lactarius rufus*) 348–349, 434
- kangastatti (*Suillus variegatus*) 349, 433
- kantaitiö (basidiospori) 84–85, 166–167, 408, myös esim. 168, 179
- kantasienet (Basidiomycota) 19, 40–49, 430, myös esim. 53–56, 166–171
- kantokääpä (*Fomitopsis pinicola*) 48, 261–264, 271, 433
- kantokäävät (*Fomitopsis*) 49, 433
- kantosienet (*Kuehneromyces*) 356, 432
- kapillitorihma, ks. joustinrihma
- karboksyyliaterminaali 408
- karikkeenhajottajat 279–289
- karoteeni 116, 117, 172
- karotenoidi 112, 115, 116, 203, 419
- karstakääpä (*Gelatorporia subvermispora*) 377–378, 433
- kartiohuhtasiini (*Morchella elata*) 31, 286, 428
- karvarousku (*Lactarius torminosus*) 16, 47, 347–349, 434
- karvavyökääpä (*Trametes hirsuta*) 271, 434
- karyogamia 156, 168, 408
- kasmoteekio, ks. kotelopussi
- kastanjansurma (*Cryphonectria parasitica*) 331–332, 334, 337–338, 429
- kasvain 26, 234, 235
- kasvibiomassan hyödyntäminen 310–311, 379–381
- kasvien johtosolukkopatogeenit 243
- kasvien loiset 233, 239
- kasvihormonit 115
- kasvitautilien aiheuttajasienet 231–245
- kasvitautilien epidemiologia 245–256
- kasvualusta 11, 176, myös esim. 59, 228, 358
- kasvullinen yhteensopivuusryhmä 408
- katalyytti 275, 373, 404, 408
- katekolimelaniini 115
- katkoitiö (artospori) 408
- katkolaho 264, 269, 272
- katkolahottaja 272
- kaulussienet (*Stropharia*) 281, 286–287, 356, 432
- kauppasienet 201, 286, 344, 346, 348
- kavalakärpässiini (*Amanita phalloides*) 371, 431
- kefalodio 203–204, 408
- kefalosporiini 112
- kehityskierto 158–159, 408
- kehnäsiini (*Cortinarius caperatus*) 349, 432
- keisarikärpässiini (*Amanita caesarea*) 343, 431
- kelaatio 408
- kellarikesikkä (*Coniophora puteana*) 259, 264, 367, 433
- keltahapero (*Russula claroflava*) 349, 434
- keltajalkahiippo (*Mycena epipterygia*) 286, 432
- keltajakälät (*Xanthoria*) 213, 428
- keltakarttajäkälä (*Rhizocarpon geographicum*) 208, 428
- keltamesisiini (*Armillaria mellea*) 431
- keltaruoste (*Puccinia striiformis*) 236, 431
- keltatorvijäkälä (*Cladonia sulphurina*) 427
- keltavahvero (*Cantharellus cibarius*) 86, 116, 181, 349, 433
- keltuajisjäkälät (*Candelariella*) 213, 428
- kennopallot (*Cyttaria*) 34, 428
- kenosyytti 409
- kenosyyttinen, ks. väliseinätön
- keratiini 226, 229, 375
- kermajäkälät (*Ochrolechia*) 428
- keräsienet (Glomeromycota) 19, 25–26, 425, myös esim. 51–53
- keräsienujuuri (arbuskelimykorrhiza) 192–196, 409, myös esim. 51, 53, 327
- kesijäkälät (*Leptogium*) 203, 428
- keskipatsas (kolumella) 25, 314, 409
- kestomuoto (lepomuoto) 62, 155, 409
- kesäitiö (urediospori, urediniospori) 168, 170, 409
- kesäitiöpesäke (uredio, uredinio) 168, 170, 237, 409
- kesäpiennarsiini (*Agrocybe praecox*) 280, 286, 431
- kesätryffeli (*Tuber aestivum*) 345, 429
- Kickxellalla 425
- Kickxellomycotina 19, 23, 161, 425
- kinaasi 107, 126, 139, 409
- kinetokori 127–128, 409
- kinoni 115, 267, 268, 284, 409
- kinonireduktaasi 267, 268, 271, 276–277
- kirjoheltat (*Panaeolus*) 286, 432
- kitiini 62, 282, 409, myös esim. 60, 232, 350
- kitinaasi 150, 282, 323, 409
- kitosaani 409
- kivitaitit (*Boletus*) 46, 433
- kladi, ks. sukuhaara
- klamydiospori, ks. kätköitiö
- Klasterskya acuum 90, 429
- kleistoteekio, ks. kotelorakko
- Kluveromyces 292, 426
- Kluveromyces lactis 149, 294, 303, 426
- Kockovaella 292–293, 434
- kodoni 135, 146, 409
- koevoluutio (yhteisevoluutio) 337, 409
- koivunkantosieni (*Kuehneromyces mutabilis*) 155, 262, 432
- koivunpunikkittatti (*Leccinum versipelle*) 433
- kolumella, ks. keskipatsas
- konidio (kuroma), ks. kuromaitiö
- konidiofori, ks. kuromankannatin
- konidioma 409
- koro 331, 338, 409
- korvasienet (*Gyromitra*) 30, 285, 286, 428
- korvasiini (*Gyromitra esculenta*) 31, 286, 287, 348, 349, 371, 428
- kosteikkovahvero (*Cantharellus lutescens*) 348–349, 433
- koteloitiö (askospori) 27, 164–166, 409, myös esim. 85, 241
- kotelomalja (apoteekio) 30, 33–34, 81, 82, 85, 91, 409
- kotelo-onteloinen (askolokulaarinen) 33, 401, 409
- kotelopalko (hysteroteekio) 409
- kotelopullo (periteekio) 54, 409, myös esim. 34, 36–37, 164–166, 229–230
- kotelopussi 34, 235, 409
- kotelorakko (kleistoteekio) 37, 54, 409

- kotelosienet (Ascomycota) 19, 27–38, 425, myös esim. 53–56, 112, 163–166
- kottaraishome (*Ajelomyces capsulatus*) 226, 427
- kromatiini 122, 152, 409, 421
- kryptokromi 125
- ksantofylli 116
- ksylanaasi 270, 373, 409
- ksyleemi (puuaines), ks. puusolukko
- Kuehneromyces*, ks. kantosienet
- Kuehneromyces mutabilis*, ks. koivunkantosieni
- kultaorvakka (*Piloderma fallax*) 432
- kuopsukat (*Pachyphloeus*) 91, 429
- kupusienet 14, 97, 409, myös esim. 45, 93, 286
- kuromaitiö (kuroma, konidio) 84–85, 163–166, 410, myös esim. 177, 238
- kuromankannatin (konidiofori) 54, 85, 163, 312–314, 410
- kuromankannatinpylväs (synnema) 410
- kuromapahka (sporodokio) 314, 410
- kuromaperä 314, 410
- kuromapullo (pyknidio) 85, 88, 211, 312, 314, 410, 416
- kuromapylväs 314, 410
- kuromavaihe 222, 226, 228
- kuukuset (*Calvatia*) 98, 431
- kuultomaljakkaat (*Orbilia*) 30, 228, 428
- kuusenjuurikäpää (*Heterobasidion parviporum*) 190, 264, 329, 364, 434
- kuusenkynsikääpä (*Trichaptum abietinum*) 433
- kuusenleppärousku (*Lactarius deterrimus*) 434
- kuusenneulasnahikas (*Gymnopus perforans*) 432
- kuusen-suopursunruoste (*Chrysoomyxa ledi*) 99, 236, 431
- kuusilahokka (*Hypholoma capnoides*) 350, 432
- kuusinahakat (*Amylostereum*) 99, 434
- kystidi 85, 88, 410
- kämmekkäsienijuuri (orkideamykorritsa) 51, 191, 193–194, 196, 410
- känsätuhkelo (*Lycoperdon perlatum*) 286, 432
- kärkisolu (apikaalisolu) 70–71, 410, myös esim. 75–76, 162–164
- kärkitihentymä (spitzenkörper) 70–71, 75, 410, 423
- kärkivyohyke 70
- kärpäset 224
- kärpäshome (*Entomophthora muscae*) 23, 224, 425
- kätköitiö (klamydospori) 22, 85, 245, 410
- käyminen (fermentoituminen) 300–301, 410, myös esim. 105, 308–309
- käämikät (*Epichloë*) 186–187, 429
- kääntymä (inversio) 142, 410
- kääväkäs 93, 213, 410, 417
- käävät 14, 46, 49, 263, 278, 376
- La France -tauti 332
- Laboulbeniomycetes 19, 33, 427
- Laccaria bicolor*, ks. kangaslohisienei
- Lachancea* 292, 426
- Lachancea kluyveri* 426
- Lachancea waltii* 426
- Lactarius*, ks. rouskut
- Lactarius deliciosus*, ks. männynlep-pärousku
- Lactarius deterrimus*, ks. kuusenlep-pärousku
- Lactarius rufus*, ks. kangasrousku
- Lactarius torminosus*, ks. karvarousku
- Lactarius trivialis*, ks. haaparousku
- Lactarius utilis*, ks. kalvashaapa-rousku
- Laetiporus sulphureus*, ks. rikkikäpää
- Lahmiales 430
- lahokat (*Hypholoma*) 281, 356, 432
- laho-ongelmat 364–368
- lahottajat 259–273
- lahotuksen biokemia 273–279
- lahotusentsyymit 273–279
- lahotyypit 264, 265
- lajimääre (epiteetti) 12, 410
- lakkaasi 275–276, 410, myös esim. 267, 268, 281, 333, 372, 374
- lakkakääpä (*Ganoderma lucidum*) 350, 360, 376, 433
- lampaankääpä (*Albatrellus ovinus*) 93, 348–349, 434
- lankajakälä (*Cystocoleus ebeneus*) 33, 426
- laskostusentsyymi 138, 410
- lattakäävät (*Ganoderma*) 433
- lattiasieni (*Serpula lacrymans*) 366–367, myös esim. 49, 259, 264, 276, 363
- Lecanicillium* 429
- Lecanicillium fungicola* 223, 429
- Lecanora conizaeoides*, ks. puistokehräjäkälä
- Lecanorales 54–55, 427
- Lecanoromycetes 19, 37, 202, 427
- Lecanoromycetidae incertae sedis 428
- Leccinum aurantiacum*, ks. haavanpu-nikkittati
- Leccinum versipelle*, ks. koivunpu-nikkittati
- Leccinum vulpinum*, ks. männynpu-nikkittati
- leipäkorisienei (*Crucibulum laeve*) 99–100, 432
- leivinhiiwa (panimohiiva, *Saccharomyces cerevisiae*) 291–311, 426, myös esim. 27, 65, 120, 128, 142
- Lentinula edodes*, ks. siitake
- Leotia lubrica*, ks. rustonupikka
- Leotiomyces 19, 33–35, 134, 147, 260, 264, 428
- Lepista*, ks. rusomalikat
- Lepista nuda*, ks. sinivalmuska
- lepöitiö 20, 172, 179, 410, 420
- lepomuoto (kestomuoto) 162, 410
- Lepraria*, ks. jauhejäkälät
- Lepraria membranacea*, ks. liuskajau-hejäkälä
- Leptogium*, ks. kesijäkälät
- lepänarinakääpä (*Phellinus almi*) 83, 433
- lepänkäävät (*Inonotus*) 433
- Letharia vulpina*, ks. takkujäkälä
- Leucogyrophana*, ks. ryppykesikät
- Leucosporidiales 430
- Leucosporidium* 292–293, 430
- leväsienet (Mastigomycotina) 410
- Lichinales 428
- Lichinomycetes 19, 32, 202, 428
- ligaasi 139–140, 372, 410
- ligniini 410, myös esim. 117, 259–260, 262, 266–269, 271
- ligniini-peroksidaasi 268, 274, 276, 410
- ligninolytyttinen 287, 374, 410
- lignoselluloosa 275, 328, 379, 381, 410
- liivakat (*Tulasnella*) 193, 433
- likenikolinen 410
- limahiivat (*Filobasidiella*) 225, 434
- limakkosienet (Gymnomycota) 411
- limasienet (Eumycetozoa, ent. Myxomycota) 15–16, 400, 411
- linjarajoittunut geeni 148, 411
- lipaasi 279, 372, 374, 378, 411
- lipidi 411, myös esim. 64, 70, 73, 124, 245

- lipopeptidi 174, 176, 404, 411
lisärihma (parafyysi, nesterihma) 85, 411
liuskajauhejäkäälä (*Lepraria membranacea*) 207, 427
liuskapielus (*Hypocreopsis lichenoides*) 91–92, 429
Lobulomycetales 424
loinen 410, myös esim. 42, 145, 219–239
loisikat (*Cordyceps*) 5, 222, 226–227, 370, 429
loisshytykkä (*Tremella encephala*) 434
loissienet 77, 223, 235
lokus 410, myös esim. 157, 169, 173–197
Lophodermium 186, 428
Lulworthiales 430
luokittlemattomat kotelosienet 38
luokittelu 410, myös esim. 11–14, 84, 202, 232, 334
lusiferiini 117, 411
lyaasi 372, 411
Lycoperdon, ks. tuhkelot
Lycoperdon echinatum, ks. piikki-tuhkelo
Lycoperdon perlatum, ks. känsätuhkelo
Lycoperdon pyriforme, ks. ryhmätuhkelo
lysosomi 65, 411
lyytinen vakuoli 65, 108, 411
lähetti-RNA (mRNA) 135–138, 151, 411
lääkekäyttö 350
- maahikkaat (*Elaphomyces*) 226–227, 427
maalevintäiset taudinaiheuttajat 255
maamunat (*Bovista*) 350, 431
maanviljely 219, 341, 342, 362
maaperän puhdistus 362
maatähdet (*Gastrum*) 45, 93, 433
madonlakit (*Psilocybe*) 286, 351, 371, 432
maissinnoki (*Ustilago maydis*) 40, 42, 171, 173, 431
maitiaisrihma 93, 411
Malassezia 225, 292–293, 431
Malasseziales 431
Malasseziomycetes 19, 42, 431
malikat (*Clitocybe*) 285–286, 289, 431
mallas 308, 309, 315, 411
malonihapporeitti 112–114
- mangaaniperoksidaasi 274, 411, myös esim. 268, 382–383
mannanaasi 270, 373, 411
mannitoli 107, 108, 190, 299
mansikka 223
MAP-kinaasi 119, 411
MAP-kinaasikaskadi, ks. MAP-kinaasivälitteinen viestinvälitysketju
MAP-kinaasivälitteinen viestinvälitysketju (MAP-kinaasikaskadi, MAP-kinaasireitti, MAP-signaalinvälitysketju) 119, 122, 124, 175, 411
Marasmiellus, ks. risunahikkaat
Marasmius, ks. nahikkaat
Marasmius oreades, ks. nurminahikas
martisiini 114
MATA-lokus 157, 175–178
MATB-lokus 157, 169, 176–179
MAT-lokus 172–179, 411
Medeolariales 430
mediaattori 374, 376
mehiläiset 224
meioosi, 155–156, myös esim. 179
meiospori 412
melaniini 115, 183, 272
Melanosporales 429
Meliolales 430
merosporangio 412
mesinuppiseitikki (*Cortinarius multiformis*) 94, 432
mesisienet (*Armillaria*) 117, 263, 339, 349, 431
metabasidio 403, 412
metafaasi 127–129
Metarhizium 222, 429
Methylocella 323
metsänhoito 362
metsävahakkaat (*Hygrophorus*) 432
metylaatio 108, 111
mevalonihapporeitti 112, 114, 116, 213
Meyerozyma guilliermondii 426
Microascales 429
Microascus 229, 429
Microbotryales 41, 430
Microbotryomycetes 19, 41, 134, 430
Microsporidia, ks. harppuunasienet
Microstromatales 431
mikrobi (mikro-organismi) 412
mikrobodi (pienrakkula) 65, 412
mikrofilamentti (aktiinifilamentti), ks. aktiinisiäe
mikro-organismi, ks. mikrobi
mikropahka (mikrosklerootti) 83, 412
- mikro-RNA 135–136, 405, 412, 421
mikrosporidioosi 224
mikrotubulus 60, 64, 66–68, 412
mitogeeni 119, 411–412
mitokondrio 66, myös esim. 21, 60, 65, 67, 72, 105–107, 142
mitoosi 125–129, myös esim. 155
mitospori 12, 401, 412
Mixia osmundae 41, 430
Mixiales 430
Mixiomycetes 19, 41, 430
Moniliella 292–293, 299, 431
Moniliellales 431
Moniellomycetes 431
Monilinia fructigena, ks. omenanmuusiosieni
monimuotoisuus 412
monitumainen 23, 128, 157, 161, 162, 172, 177, 295
Monoblepharidales 424
Monoblepharidomycetes 19, 424
monofyleettinen 11, 18, 412
monoikkinen, ks. yksikotinen
monokaryoottinen 412
monosakkaridi 105, 407, 412
monotropoidimykorrhiza, ks. mättykukkasienuuri
Morchella, ks. huhtasienet
Morchella elata, ks. kartiohuhtasieni
morfologinen 412
Mortierellales 425
Mortierellomycotina 425
mRNA, ks. lähetti-RNA
Mucor 25, 105, myös esim. 173–174, 314
Mucor circinelloides 175, 425
Mucorales 85, 124, 172, 381, 425
Mucoromycota 18, 19, 24, 25, 425
Mucoromycotina 19, 23–25, myös esim. 53, 85, 134, 425
multialleelinen 157, 412
munapesäke (askogonio) 163, 173, 177, 412, 417
munasienet (Oomycota) 15, 52–53, 412
museot 38–39, myös esim. 215–216
mustaruoste (*Puccinia graminis*) 40, 167–168, 236, 246, 431
mustatorvisieni (*Craterellus cornucopioides*) 93, 349, 433
mustatryffeli (*Tuber melanosporum*) 429
mustavahakas (*Hygrophorus camarophyllus*) 349, 432
mustesienet (*Coprinus*) 83, 149, 277, 286–287, 432
mustauiset (*Verrucaria*) 427

- mutualismi 186, 412
 muurahaiset 46, 99, 227
Myceliophthora 376, 427
Mycena, ks. hiipot
Mycena epipterygia, ks. keltajalka-
 hiippo
Mycena galopus, ks. valkomaito-
 hiippo
Mycena lampadis 103, 432
 Mycocaliciales 54, 427
Mycosphaerella (*Cladosporium*) 426
 mykobiontti 202, 204, 412
 mykoproteiini 318
 mykorritsa, ks. sienijuuri
 mykorritsasiesten auttajabakteerit,
 ks. sienijuurisienten auttajabak-
 teerit
 mykorritsosaääri 412
 mykotoksiini, ks. sienimyrkky
 myosiini 68, 70, 412
 Myriangiales 426
 myrkyt 113
 myrkytykset 370, myös esim. 113–114
 myseeli 412
 Myxogastridae, ks. aitolimasienet
 Myxomycota (vanh.),
 Eumycetozoa, ks. limasienet
 männynherkkutatti (*Boletus pino-
 philus*) 433
 männynjuurikäpää (*Heterobasidion
 annosum*) 262, 264, 434
 männynleppärousku (*Lactarius
 deliciosus*) 434
 männyn-leskenlehdenuoste
 (*Coleosporium tussilaginis*) 41, 431
 männynpunikkittatti (*Leccinum
 vulpinum*) 433
 mäntykukkasienuuri (monotro-
 poidimykorrhiza) 80, 195, 198, 412,
 417
 mäskäys 309, 413
 möhö sienet
 (Plasmodiophoromycota) 15, 413
 mörskyt (*Helvella*) 30, 285–286, 428
- naavat (*Usnea*) 17, 209–211, 213, 427
 nahakkaat 413
 nahikkaat (*Marasmius*) 17, 285–286,
 289, 432
 nahkajäkälät (*Peltigera*) 203, 213, 428
 Naohideales 430
 N-asetyyliylukosamiini 62, 70, 108,
 409, 413
 nekrotrofi 233, 237–238, 413
 Neocallimastigales 22, 424
 Neocallimastigomycetes 19, 22, 424
 Neocallimastigomycota, ks. pötsi-
 sienet
Neocallimastix 21, 424
Neolecta 27, 425
 Neoelectales 425
 Neoelectomycetes 19, 27, 425
Neosartorya 223, 229, 427
Neotyphodium 186, 188–189, 429
 nesterihma (parafyysi, lisärihma)
 413
Neurospora crassa 35, 141, 143–144,
 147, 149, 152, 429
 nitraatti 108, 148, 152
 noki-itiö (ustilospori, ustospori)
 170–171, 413, 418, 421
 nosema (-tauti) 224
 nuijahomeet (*Aspergillus*) 37, myös
 esim. 105, 144, 229
 nuijamalikka (*Clitocybe clavipes*)
 286, 431
 nuijasarvisieni (*Xylaria polymorpha*)
 264, 430
 nukkaorvakat (*Phanerochaete*) 382,
 434
 nukleaasi 140, 413
 nukleolus, ks. tumajyvänen
 nukleosomi 65, 152, 413
 nummitatti (*Suillus bovinus*) 135,
 321, 433
 nurmikirjoheltha (*Panaeolina* (ent.
Panaeolus foeniseeii) 286, 432
 nurmimaamuna (*Bovista nigrescens*)
 97, 431
 nurminahikas (*Marasmius oreades*)
 286, 432
- Obba rivulosa*, ks. talikäpää
 obligatorinen parasiitti, ks. ehdoton
 loinen
Ochrolechia, ks. kermajäkälät
 ohutkerroskromatografia 413
 okratoksiini 316
 oksaalihappo 267, 274, 277, 328,
 378, 413
 oksidaasi 275–276, myös esim. 108
 oksidoreduktaasi 288, 411, 413
 Olpidiaceae 22
 Olpidiomycota 18, 19, 22, 424
Olpidium brassicae 22, 424
 omenanmuumiosieni (*Monilinia
 fructigena*) 34, 428
 Onygenales 112, 223, 226, 427
 oogaaminen 21, 160, 413
 Oomycota, ks. munasienet
 operkulaatti 413
Ophiostoma 264, 272, 429
Ophiostoma novo-ulmi, ks. jalavan-
 surma
Ophiostoma ulmi, ks. hollanninjala-
 vansurma
 Ophiostomatales 264, 429
 Ophistosporidia 18, 19, 424
Opisthokonta, ks. peräsiimaiset
 opportunistiset taudinaiheuttajat
 229
 opsiini 125
 ora 413
 orakkaat 85, 285, 356, 410, 413
 oranssimaljakas (*Aleuria aurantia*)
 286, 428
 oranssimaljakkaat (*Aleuria*) 286, 428
Orbiliala, ks. kuultomaljakkaat
 Orbiliales 428
 Orbiliomycetes 19, 30, 428
 orkideamykorritsa, ks. kämmekkä-
 sienijuuri
 ortologinen (geeni) 294, 413
 orvakat 14, 260, myös esim. 382,
 410, 413
 orvot geenit 148, 413
 osterivinokkaat (*Pleurotus*) 274,
 344, 382, 432
 osterivinokas (*Pleurotus ostreatus*)
 79, 228, 271, 356, 380, 432
 Ostropales 428
- paanujäkälät (*Psora*) 427
 Pachnocybales 430
Pachyphloeus, ks. kuopsukat
Paecilomyces 264, 272, 427
 Paenibacillus 322
 pahkajalat (*Squamanita*) 221, 432
 PAH-yhdisteet 374, 381–382, 413
 painerihma (appressorio, tartunta-
 rihma) 77–78, 162, 232, 235, 407, 413
 painovoima 124
 pakurikäpää (*Inonotus obliquus*)
 350–351, 364, 376, 433
 pallosolu 46, 92, 413
Panaeolina (ent. *Panaeolus*) *foeniseeii*,
 ks. nurmikirjoheltha
Panaeolus, ks. kirjoheltha
 panimohiiva, ks. leivinhiiva
Paracoccidioides brasiliensis 116, 427
 parafyleettinen 414
 parafyysi, ks. lisärihma tai neste-
 rihma
 Paraglomeromycetes 19, 425
 parasiitti, ks. loinen
 parentosomi, ks. kaitsinkalvo
 paritutumisalue 169, 178, 414

- pariutumistyyppi 155–171, 414, myös esim. 297
- pariutumisviestintä 177
- parveilija (tsoospori, zoospori), ks. parveilutiö
- parveilutiö (tsoospori, zoospori) 414, myös esim. 20–22, 79, 99, 160
- parveilutiöpesäke (tsoosporangio, zoosporangio) 160–161, 414
- Patellariales 426
- patogeeni, ks. taudinaiheuttaja
- patuliini 114, 316
- Paxillus involutus*, ks. pulkkosieni
- peittaus 239, 244, 414
- pektiini 414, myös esim. 266, 269, 278
- pektinaasi 270, 278, 282, 328, 372, 374, 414
- Peltigera*, ks. nahkajäkälät
- Peltigerales 428
- Peltula* 205, 428
- Peltula radicata* 205, 428
- Penicillium*, ks. pensselihomeet
- Penicillium camemberti* 317, 427
- Penicillium chrysogenum* 37, 317, 427
- Penicillium nalgiovense* 318, 427
- Penicillium subrubescens* 314, 427
- penisilliini 37, 112, 113, 147, 317, 376
- pensselihomeet (*Penicillium*) 27, 313–317, myös esim. 113, 147
- peptidi 414, myös esim. 113, 135, 174
- peridioli 99, 414
- perifyysi 414
- periteekio, ks. kotelopullo
- permeaasi 72, 414
- peroksidaasi 273, myös esim. 115, 372
- peroksisomi 65, 414
- peroksyyli 273–274, 276, 414
- peroksyyliradikaali 414
- Pertusariales 428
- perunas yöpää (*Synchytrium endobioticum*) 21, 233–235, 424
- perusaine 414
- perusaineenvaihdunta 103
- perusaineenvaihduntageeni 135, 414
- peräsiimaiset (*Opisthokonta*) 15, 220, 223, 414
- pesäketiö (sporangiospori) 414, myös esim. 25, 155, 233, 312
- petosienet 228
- Peziza retrocurvata* 88, 429
- Pezizales 428
- Pezizomycetes 19, 29–31, 88, 91, 428
- Pezizomycotina 19, 29, 134, 147, 149–150, 292, 426
- Pezizomycotina *incertae sedis* 430
- Phaeosphaeria* 115, 426
- Phaeosphaeria nodorum*, ks. rusko-laikkusieni
- Phallales 45, 433
- Phallus*, ks. haisusienet
- Phallus impudicus*, ks. haisusieni
- Phanerochaete*, ks. nukkaorvakat
- Phanerochaete sanguinea*, ks. helo-orvakka
- Phanerodontia* (ent. *Phanerochaete chrysosporium*) 148–149, 434
- Phellinus*, ks. arinakäävät
- Phellinus alni*, ks. lepänarinakääpä
- Phellinus ellipsoideus* 263, 433
- Phialophora* 264, 272, 427
- Phlebia radiata*, ks. rusorypykkä
- Phlebia tremellosa*, ks. hytyrypykkä
- Phlebiopsis gigantea*, ks. harmaaorvakka
- Phycomyces* 124, 425
- Phycomyces blakesleeanus* 172, 175, 421, 425
- Phyllachorales 430
- Piedraia hortae* 230–231, 426
- piennarsienet (*Agrocybe*) 275, 281, 285–286, 356, 431
- pienrakkula (mikrobodi) 65, 414
- pigmentit 115
- pihlajankatajaruoste (*Gymnosporangium cornutum*) 236, 431
- piikkituhkelo (*Lycoperdon echinatum*) 98, 432
- piiskasiimasienet (Chytridiomycota) 18–21, myös esim. 52, 68, 69, 160
- pikkukuroma (pykniospori, pyknospori, spermaatio), ks. pikkukuumaitiö
- pikkukuumaitiö (pikkukuroma, pykniospori, pyknospori, spermaatio) 170, 414
- pikkukuromapullo (pyknio, spermagonio) 168, 170, 414
- pilaantuneen maan kunnostus 381, myös esim. 374
- pileaattinen 414
- pilkekuromaperä (tallinen kuromaperä) 414
- pilkumaljakkaat (*Ascobolus*) 99, 428
- Pilobolus*, ks. sinkohome
- Piloderma fallax*, ks. kultaorvakka
- pilottirihmat 77
- pilus 323, 414
- pinta-aktiivinen aine (surfaktantti) 323–324, 402, 415
- pintasienijuuri (ektomykorritsa) 191–198, myös esim. 51, 56, 259, 322
- Piptoporus betulinus*, ks. pötkelökääpä
- Piromyces communis* 22, 424
- pistelaikkusieni (*Pyrenophora tritici-repentis*) 238, 426
- pistepielukset (*Hypocrea*) 222, 272, 429
- PKA, ks. proteiinikinaasi-A
- plasmalemma, ks. solukalvo
- plasmidi 133, 142, 305–307, 415
- Plasmodiogyromycota, ks. aitoli-makkosienet
- Plasmodiophoromycota, ks. möhösienet
- plasmogamia 156, 415
- Platyloaeales 430
- pleomorfinen 415
- Pleosporales 426
- pleisiomorfinen 415
- Pleurotus ostreatus*, ks. osterivinokka
- Pleurotus*, ks. osterivinokkaat
- Pneumocystidales 425
- Pneumocystidomycetes 19, 425
- Pneumocystis* 27–28, 223–225, 292, 425
- Pneumocystis jirovecii* 12, 425
- podeetio 415
- pohjahiiva (*Saccharomyces pastorianus*) 300, 426
- pohjanmesisieni (*Armillaria borealis*) 262, 431
- poikilohydrinen 415
- poimuhytykät (*Tremella*) 221, 293, 434
- polaarinen 67, 173, 177, 415
- polyamiini 108, 109
- polyfenolioksidaasi 284, 415
- polyfosfaatti 64, 73, 111, 415
- polyfyleettinen 18, 415
- polyketidi 111–115, 150, 213, 215, 415
- polyketidisyntaasi 150, 415
- polymeeri 62, 265–266, 273, 282, 372, 407, 415
- polymeeraasi 333, 415
- polyploidi 299, 415
- Polyporales 48–49, 259, 264, 433
- polyporoidi 415
- polysakkaridi 415, myös esim. 60, 112, 269, 379
- polysentrinen 415
- primaasi 139–140, 415
- prioni 215, 415

- probasidio 411, 415
 profaasi 127, 129
 progametangio, ks. esisukusolu-
 pesäke
 prokaryootti (esitumallinen, alkeis-
 tumallinen), ks. tumaton
 promoottori (alue) 120, 136–137, 152,
 173, 406, 415
 promyseeli 403, 415
 proteaasi 279, 415, myös esim. 126,
 191, 318, 334
 proteasomi 108, 120, 415, 421
 proteiini 415, myös esim. 29, 60, 61
 proteiinikinaasi-A (PKA) 118–119,
 416
 proteiiniperheet 148–150, myös
 esim. 144, 146
 proteobakteerit 322–324, 327
 proteomi 151, 416
 protisti 400
 protonisympporttisiirtäjä 301, 416
Pseudallescheria 223, 429
Pseudevernia furfuracea, ks. hanka-
 karve
 pseudohyfy, ks. valerihma
Pseudomonas 322–325, 330
 pseudoparafyysi, ks. valelisärihma
 pseudoparenkyymi, ks. valesolukko
 pseudoteekio, ks. valemotelopullo
Pseudozyma 292–293, 431
Psilocybe, ks. madonlakit
Psilocybe cubensis, ks. huurumadon-
 lakki
Psilocybe semilanceata, ks. suippuma-
 donlakki
 psilosybiini 114, 286
Psora, ks. paanujäkälät
Puccinia graminis, ks. mustaruoste
Puccinia recondita, ks. ruskearuoste
Puccinia striiformis, ks. keltaruoste
 Pucciniales 13, 40–41, 431
 Pucciniomycetes 13, 19, 41–42, 134,
 430
 Pucciniomycotina 13, 19, 40, 292,
 430
 puhdasviljelmä 99, 315, 416
 puistokehräjäkälä (*Lecanora coniza-
 eoides*) 427
 pulkkosieni (*Paxillus involutus*) 46,
 80, 190, 197, 281, 371, 433
 pullakkonoet (*Anthracoidea*) 43, 431
 punahomeet (*Fusarium*-suku) 35,
 myös esim. 105, 114, 145, 241
 punaisen kuningattaren hypoteesi
 254
- punakärpässieni (*Amanita musca-
 ria*) 17, 121, 351, 431
 punakääpä (*Pycnoporus cinnabari-
 nus*) 375, 434
 punamaljakas (*Sarcoscypha austriaca*)
 30, 429
 punavahakas (*Hygrocybe coccinea*)
 286, 432
 puolukanpöhö (*Exobasidium vacci-
 nii*) 42–43, 431
 putreskiini 108
Puttea 38, 427
 puuaines (puusolukko, ksyleemi)
 259, 260, myös esim. 80, 231, 356
 puukuidut 266, 278, 416
 puunkorvat (*Auricularia*) 49, 344,
 356, 432
 puunlahottajat 259
 puusolukko (puuaines, ksyleemi)
 100, 260, 264–266, 273, 275, 278, 416
Pycnoporus cinnabarinus, ks. puna-
 kääpä
 pyknidio, ks. kuromapullo
 pyknidiospori 416
 pyknio (spermagonio), ks. pikkuku-
 romapullo
 pykniospori (pyknospori, spermaa-
 tio, pikkukuroma), ks. pikkukuro-
 maittiö
 pyknospori (pykniospori, spermaa-
 tio, pikkukuroma), ks. pikkukuro-
 maittiö
 pyrenomykeetti 415
Pyrenophora teres, ks. verkkolaik-
 kusieni
Pyrenophora tritici-repentis, ks. piste-
 laikkusieni
 Pyrenulales 427
 pyruvaatti 66, 104–112
 Pyxidiophorales 427
 pyyntirihmat 78
 pöhöt (*Exobasidium*) 42–43, 431
 pötkelökääpä (*Piptoporus betulinus*)
 271, 351, 434
 pörrökääpä (*Cerrena unicolor*) 271,
 433
 pötsisienet
 (Neocallimastigomycota) 18–22,
 160, 424
- Quorn 318
- rahkajuurekkaat (*Collybia*) 432
 raidanpiilöjäkälä (*Arthonia incarna-
 ta*) 32, 426
- rakeinen endoplasminen retikulumi
 (RER), ks. rakeinen solulimakal-
 vosto
 rakeinen solulimakalvosto (rakei-
 nen endoplasminen retikulumi
 RER) 64, 416
 rakennusten sieniongelmat 363
 rantavilvilänjuurio (*Entorrhiza
 casparyana*) 26, 425
 rasva-aine 62, 64, myös esim. 272,
 416
 ravintoalusta 312, 315, 355
 ravintoarvo 350
 reduktiaasi 416, myös esim. 117, 276
 rekombinaatio (uudelleenyhdisty-
 minen), ks. uudelleenjärjestäyty-
 minen
 rengaskuromaperä (annelidi) 416
 replikaatio 139–140, 416, myös esim.
 127, 138
 replikoni 139, 416
 repressori, ks. vaimentaja
 reseptiivinen rihma 168, 170, 414
 resupinaattinen, ks. alustanmyö-
 täinen
 retinaali 124, 125
 R-geeni 233, 407, 416
Rhizocarpaceae 428
Rhizocarpon geographicum, ks. kelta-
 karttajäkälä
Rhizoctonia 82, 193, 433
Rhizoctonia solani 82, 433
Rhizophagus intraradices 25, 425
 Rhizophydiales 424
Rhizopogon, ks. jänönmukulat
Rhizopus, ks. rönсыhomeet (aiem-
 min leipähomeet)
Rhizopus microsporus 318, 425
Rhizopus arrhizus 149, 175, 425
Rhizopus stolonifer 161, 425
Rhodocollybia butyracea, ks.
 valkoviirujuurekas
Rhodospidium (*Rhodotorula*)
 292–293, 430
Rhopalomyces elegans 24, 425
Rhytisma acerinum, ks. vaahterant-
 ervatäplä
 Rhytismatales 428
 ribosomaalinen DNA 14, 40, 416,
 421
 ribosomaalinen RNA 133, 136, 138,
 405, 416
 ribosomi 416, myös esim. 14, 60, 133
 rihmamaiset sienet 416, myös esim.
 74, 118

- rihmastojänne (ritsomorfi) 80–81, 416, myös esim. 125, 263, 366
- rihmastopakka (skleroottio) 81–83, 416, myös esim. 114, 164, 220
- rihmastosilta (anastomoosi) 177, 332, 416
- rikkiaineenvaihdunta 111
- rikkikärpässiäni (*Amanita franchetii*) 93, 431
- rikkikäpää (*Laetiporus sulphureus*) 11, 271, 433
- rinnakkaisten käyrien analyysi 251
- ripsimaatähti (*Geastrum fimbriatum*) 44, 433
- ripsisiimasienet (Hypochoytridiomycota) 15, 417
- risunahikkaat (*Marasmiellus*) 432
- ritsoidi, ks. juurtumahapsi
- ritsomorfi, ks. rihmastojänne
- rivikäävät (*Antrodia*) 271, 367, 433
- RNA lajit 138
- RNA-hiljennys (RNA-interferenssi) 143, 333, 417
- RNA-polymeraasi 136–137, 334–336, 417
- RNA-sekvenssi 335, 402, 405, 417, 421
- rouskut (*Lactarius*) 17, 46, 92–93, 196, 223, 281, 347–348, 413, 434
- Rozella* 18, 425
- ruohoseitti (*Thanatephorus cucumeris*) 74, 433
- ruokasienet 341–349, myös esim. 16, 40, 46, 201
- ruskearuoste (*Puccinia recondita*) 236–237, 431
- ruskolaho 271, 417
- ruskolahottaja 271, 417, myös esim. 259, 276, 281, 367
- ruskolaikkusieni (*Phaeosphaeria nodorum*) 238, 426
- rusko-orakas (*Hydnum rufescens*) 349, 433
- ruskopahkajuurekas (*Collybia tuberosa*) 432
- rusomalikat (*Lepista*) 286, 432
- rusorypykkä (*Phlebia radiata*) 264, 271, 378, 434
- Russula*, ks. haperot
- Russula claroflava*, ks. keltahapero
- Russula decolorans*, ks. kangashapero
- Russula paludosa*, ks. isohapero
- Russula vinosa*, ks. viinihapero
- Russulales 46–47, 92, 264, 434
- rustonupikka (*Leotia lubrica*) 428
- ryhmätuhkelo (*Lycoperdon pyriforme*) 432
- ryppykesikät (*Leucogyrophana*) 367, 433
- rönsyhomeet (aiemmin leipähomeet) (*Rhizopus*) 25, 161–162, 224, 425
- Saccharomyces* 292–294, 299–300, 302–303, 309, 381, 426
- Saccharomyces bayanus*, ks. viinihiiva
- Saccharomyces cerevisiae*, ks. leivinihiiva
- Saccharomyces kudriavzevii* 293, 426
- Saccharomyces mikatae* 293, 426
- Saccharomyces paradoxus* 293–294, 426
- Saccharomyces pastorianus*, ks. pohjahiiva
- Saccharomycetales 29, 426
- Saccharomycetes 19, 134, 146, 425–426
- Saccharomycotina 29, 147, 149–150, 203, 292, 299, 426
- sadotus 358
- Saitoella* 430
- Saitoella coloradoensis* 430
- Saitoella complicata* 430
- salisyylihappo 417
- salokääpä (*Dichomitus squalens*) 433
- samasyntyinen (homologinen) 417
- samatumainen (homokaryoottinen) 157, 168–169, 179, 417
- samettitatti (*Xerocomus subtomentosus*) 86, 433
- sammakkoeläimet 224
- sammashiiva (*Candida albicans*) 225–226, 293, 426
- saprotrofi (saprobi, ”hajottaja”) 417, myös esim. 23, 52, 182, 193, 252
- Sarcogyne 37, 427
- Sarcoscypha austriaca*, ks. punamallakas
- sarvisienet (*Xylaria*) 264, 272, 430
- saunakääpä (*Gloeophyllum trabeum*) 367–368, 433
- savunuijahome (*Aspergillus fumigatus*) 145, 229, 427
- Schizophyllum commune*, ks. halkiheltha
- Schizosaccharomyces octosporus 293, 425
- Schizosaccharomyces pombe*, ks. halkihiiva
- Schizosaccharomyces, ks. halkihiivat
- Schizosaccharomycetales 425
- Schizosaccharomycetes 19, 27–28, 134, 425
- Sclerophora* 32, 426
- Sclerotinia homoeocarpa* 428
- Sclerotinia sclerotiorum*, ks. homepakkasieni
- Scytalidium* 264, 272, 428
- Sebacinales 434
- seitit (*Thanatephorus*) 74, 433
- seittivyo 93–94, 417
- sekatuotekäyminen (heterofermentatiivinen käyminen) 105, 417
- sekatyypin sienijuuri (ektendomykorritsa) 191, 195, 198, 412, 417, 420
- sekovarsi 205
- sekvenssi 417, myös esim. 12, 331, 334–336, 402, 420
- sellobiohydrolaasi 269–270, 277, 373, 417
- sellobioosi 268–269, 277, 288, 417
- sellobioosidehydrogenaasi (CDH) 268, 276, 417
- sellulaasi 417, myös esim. 150, 277–278, 282, 328, 372–373
- selluloosa 417, myös esim. 150, 259, 266, 271–273
- sentromeeri 65, 128, 141, 144, 406, 409, 417
- septiini 75, 417
- Septobasidiales 431
- Septobasidium* 42, 430
- septum, ks. väliseinä
- Serpula lacrymans*, ks. lattiasieni
- sidosrihma 92, 417
- sienenriesat (*Hypomyces*) 222–223, 429
- sienestys Suomessa 347
- sienientsyymien tuotto 372, 373, 374, 375
- sienijuuri (mykorritsa) 190–201, 417, myös esim. 25, 50, 80, 135, 281, 321, 348
- sienijuurisienten auttajabakteerit (mykorritsasienten auttajabakteerit) 321–322, 417
- sienijuuristojen bakteerit 326–328
- sienijuurisymbioosi 190, myös esim. 53, 56, 327
- sienijuurityypit 191
- sienikanta 142, 175, 318, 331–332, 381, 418
- sienimyrkky (mykotoksiini) 103, 150, 184, 186, 189, 370, 400, 403, 415, 418
- sienimö 45, 356, 359–362, 418

- sienirihma (hyyfi) 68–73, 418, myös esim. 34, 50, 52
sieniryhmät 18
sienisääsket 362, 370
sienitautien aiheuttajasienet 220–223
sienivalistus 346–349
sienivirusten evoluutio 337
sienivirusten hyödyntäminen 338
sienivirusten luokittelu 334
sienten bioteknologia 372–383
sienten evoluutio 11
sienten fossiilit 49–56
sienten genomit 140–153
sienten käytön historiaa 341–354
sienten luokittelu 11–49
sienten taudinaiheuttajat 220
sienten viljely 355–362
sienten virukset 330–339
signaalinvälitysketju (signaalinvälitysreitti), ks. viestinvälitysketju
signaalinvälitysreitti (signaalinvälitysketju), ks. viestinvälitysketju
siimalliset sienet 159–161, 172, 223, 410
siimattomat ei-kaksitumaiset sienet 161
siirros 335, 356, 358–362, 377
siirrostaminen 196, 199, 201, 331, 355, 382
siirtymä (translokaatio) 142, 148, 418
siirtäjä-RNA 136, 138, 142, 405, 418, 421
siitake (*Lentinula edodes*) 271, 344, 356, 432
siitosputki 170, 171, 178
siitosrihma (trikogyyni) 163, 173, 177, 418
siittiöpesäke (anteridio) 163, 418
siittiövaihe 220
sikimihapporeitti 111–115
sileä endoplasminen retikulumi (SER), ks. sileä solulimakalvosto
sileä solulimakalvosto 64, 418
silkkivyyökääpä (*Trametes versicolor*) 376, 382, 434
silmikoiminen 29, 155, 165–166, 291, 303–304, 406, 418
silmukointi 135, 137, 418
silohaperonvieras (*Asterophora parasitica*) 221, 431
silojalkamörsky (*Helvella elastica*) 286, 428
siliasienet 226, 228
sinistäjäsienet 272, 378, 382
sinivalmuska (*Lepista nuda*) 80, 286, 432
sinkilä 74–76, 177–178, myös esim. 40, 56, 128, 166–167, 169, 418
sinkohome (*Pilobolus*) 24–25, 96, 425
sisäsienuuri (endomykorritsa) 191–192, 408, 417–418
sisäsuojuus 93, 418
sisäsyntyinen (endogeeninen) 403, 410, 418
sitruunahappokierto 105–107, myös esim. 66, 109–110, 112, 277, 404, 410, 418
sittamustesieni (*Coprinopsis cinerea*) 148, 176–177, 179, 432
sklerootio, ks. rihmastopahka
sokeri, esim. 60–65, 72, 105–110, 150, 276–278, 297
solukalvo (plasmalemma) 63, myös esim. 59, 65, 70–72, 75, 105
solukko 418, myös esim. 69, 77, 82, 124, 162, 171, 182
solulimakalvosto (endoplasminen retikulumi) 63–65, 418, myös esim. 40, 60, 69, 118
solulimakkosienet (Acrosiogyromycota) 410, 418
solulimasienet (Dictyostelidae) 410, 418
solun tukiranka (sytoskeleton) 66–68, 418, myös esim. 118
solunjakautuminen 125–130, myös esim. 67, 139, 142, 155, 295
soluseinät 59–63, myös esim. 66, 69–71, 75, 84, 105
somatogamia 418
soraali, ks. jäkälämururyhmä
Sordariales 429
Sordariomycetes 19, 34, 36, 90, 134, 143–147, 260, 264, 429
soredio, ks. jäkälämuru
sormipaisukarve (*Hypogymnia physodes*) 205–206, 209, 427
sorus 408, 419
spermaatio (pikkukuroma, pykniospori, pyknospori), ks. pikkukuromaitiö
spermagonio (pyknio), ks. pikkukuromapullo
spermi 419
spermiini 108
spermiini 108
Spiculogloeales 431
Spiculogloeomycetes 19, 41, 431
spindle pole body, ks. sukkulanapa
spitzenkörper, ks. kärkitihentymä
Spizellomyces punctatus 21, 424
Spizellomyces 424
sporangio, ks. itiöpesäke
sporangiofori, ks. itiöpesäkkeen-annatin
sporangioili 419
sporangiospori, ks. pesäkeitiö
spori, ks. itiö
sporidesmiini 114
sporidio 171, 419
Sporidiobolales 430
Sporidiobolus (*Sporobolomyces*) 292–293, 430
sporinen meioosi 158–159, 419
sporodokio, ks. kuromapahka
sporofyytti 159, 419
Squamanita, ks. pahkajalat
Stachybotrys 114, 313, 429
Stachybotrys chartarum 369, 429
statiinit 112
statoliitti, ks. tasapainokivi
stefanokystidi 79, 419
Stereocaulon, ks. tinajäkälät
sterigma, ks. itiöperä
sterilointi 355, 360
steroidi 112, 419
steroli 62, 70, 299, 378, 419
steryyliesteri 378, 419
strigolaktoni 75, 419
Stromatinia cepivora 82, 428
strooma, ks. alustapahka
Stropharia, ks. kaulussienet
Stropharia hornemannii, ks. isokaulussieni
Stropharia rugosoannulata, ks. viljelykaulussieni
suberiini 282, 419
Suillus bovinus, ks. nummitatti
Suillus luteus, ks. voitatti
Suillus variegatus, ks. kangastatti
suippumadonlakki (*Psilocybe semilanceata*) 286, 432
suippumyrkkyseitikki (*Cortinarius rubellus*) 47, 94, 432
sukcessio 285, 419
sukkulamato 22, 24, 25, 78, 79, 199, 228, 318, 419
sukkulanapa (spindle pole body) 67–68, 126–130, 156, 296, 419
sukkularihmasto 20, 128, 156, 417, 419
suklaalaikku 219
sukuhaara 220–221, 223–224, 409, 419

- sukupolvenvuorottelu 159, 419
sukusolu (gameetti) 21, 126, 144, 156, 158–160, 172, 401, 405, 407, 411, 414, 419
sukusolupesäke (gametangio) 25, 156, 158, 160–162, 177, 404, 405, 419, 423
sukusoluyhtymä (tsygootti) 419, 421
sulfaatti 111
suomukiehkura 93, 419
suomumustesieni (*Coprinus comatus*) 98, 432
suositeltavat ruokasienet 349
suppilovahvero (*Craterellus tubaeformis*) 93, 348–350, 433
sulfaktantti, ks. pinta-aktiivinen aine
suvullinen lisääntyminen 155–158, 172–179, myös esim. 12, 26, 40, 84, 117, 142
suvuton lisääntyminen 155–159, myös esim. 12, 85, 97, 142, 160–162
syanobakteeri 26, 27, 32, 38, 202–205, 214
sykliini 126
syklinen AMP 118–119, 124, 415, 420
symbionttiset sienet 181–216
symbioosi 420, myös esim. 25–26, 53, 56, 150, 181–182, 186
synapomorfi 42, 420
Synchytrium endobioticum, ks. perunasäyöpä
synergia 288, 420, 423
synnema, ks. kuromankannatinsynteinen alue 145–146, 420
synteiset geenit 145, 420
systeminen 185–186, 188–189, 403, 420
systematiikka 38, 264, 420, 424
sytokiniini 115
sytokromi-P₄₅₀-mono-oksigenaasi 381–382, 420
sytoskeleton, ks. solun tukiranka
syylät (Hypoxylon) 272, 356, 430
Syzygospora 434
sädebakteeri 230, 317, 322–324, 327–330, 420
sädesienet (Actinomycota) 420
sähkön aistiminen 125
- takkujäkälä (*Letharia vulpina*) 427, 213
taksoni 420, myös esim. 12, 24, 45, 231, 410, 412, 418
- taksonomia 420, myös esim. 11, 38, 215, 292, 437
taksonomiset tasot 12, 13
Talaromyces 427
talikkääpä (*Obba rivulosa*) 264, 265, 377, 378, 433
tallinen 414, 420
tallinen kuromaperä, ks. pilkekuro-maperä
tallus 420
talvi-itiö 167, 168, 170, 171, 237, 420
talvi-itiöpesäke 170, 236, 420
talvijuurekas (*Flammulina velutipes*) 356, 432
talvikkisienijuuri (arbutoidimykorritsa) 191, 195, 198, 259, 417, 420
tammenherkkutatti (*Boletus reticulatus*) 433
tammenhärmä (*Erysiphe alphitoides*) 35, 428
tandemgeenikopioituminen 420
tanniini 282, 420
Taphrina, ks. tuulenpesäsienet
Taphrina betulina, ks. tuulenpesäsieni
Taphrinales 426
Taphrinomycetes 19, 27–29, 426
Taphrinomycotina 19, 27, 149, 203, 292, 425
tartuke 252, 253, 420
tartunta, ks. infektio
tartuntarihma (appressorio), ks. painerihma
tasapainokivi (statoliitti) 124, 420
tasapainotunnistin (gravisuspektori) 124, 420
TATA-alue 136, 420
tatit 46, 196, 222, 223, 281, 348, 357, 420
taudinaiheuttaja (patogeeni) 420, 219–245, myös esim. 18, 27, 29, 33–34
taudinaiheuttajasienet 219–245, myös esim. 196, 219, 220, 223, 229, 232
taula 351, 354
taulakääpä (*Fomes fomentarius*) 271, 351, 354, 433
taulakäävät (*Fomes*) 433
Taxomyces andreanae 188, 430
tehostaja-alue 136, 137, 420
teleomorf 159, 420
teleutospori 420
telio 421
teliospori 421
telofaasi 127–129
- telomeeri 141, 144, 145, 146, 151, 406, 421
telomeraasi 140, 421
Teloschistales 428
teollisuus 374–376, myös esim. 61, 188, 215, 272, 307, 379
termiitit 46, 99, 342, 356, 432
termiittisienet (*Termitomyces*) 46, 99, 342, 356, 432
terminus 421, myös esim. 400, 408
Termitomyces, ks. termiittisienet
terpenoidi 114, 116, 213, 376
tetrapolaarinen 157, 168, 171, 421
Thanatephorus, ks. seitit
Thanatephorus cucumeris, ks. ruohoseitti
Thelebolales 428
Thelebolus terrestris 33, 428
Thelephorales 434
Thielavia 376, 429
Tilletiales 431
tinajäkälät (*Stereocaulon*) 203, 209, 427
tiosulfaatti 111
toisilähetti 118, 120, 421
toistojaksojen mutatoiminen 143, 144, 421
toksiini, esim. 113, 114, 147, 184, 219, 241, 316, 333
topoisomeraasi 139, 140, 421
torajyväsieni (*Claviceps purpurea*) 35–36, 82, 114, 164, 241, 242, 247, 376, 429
Torulaspورا 426
Torulaspora delbrueckii 303, 426
torvijäkälät (*Cladonia*) 205, 213, 427
trakeidi 415, 421
Trametes, ks. vyökäävät
Trametes hirsuta, ks. karvavyökääpä
Trametes versicolor, ks. silkkivyökääpä
transferaasi 113, 336, 372, 421
transkriptio (geenin ilmentyminen) 135–138, 421, myös esim. 120–123, 152, 405, 411
transkriptiofaktori, ks. transkriptiotekijä
transkriptiotekijä (transkriptiofaktori) 139, 421, myös esim. 122, 135, 146, 169, 173
transkriptomi 151, 421
translaatio 121, 135, 138, 142, 146, 151, 409, 421
translokaatio, ks. siirtymä
transposoni 143, 144, 145, 337, 416, 421

- Trechisporales 434
trehaloosi 107, 190, 350
Tremella, ks. poimuhytykät
Tremella encephala, ks. loisshytykkä
Tremella fuciformis, ks. valkohytykkä
Tremellales 434
Tremellomycetes 19, 44–45, 134, 434
Triblidiales 430
Trichaptum abietinum, ks. kuusen-
kynsikääpä
Trichoderma 111, 272, 313, 429
Trichoderma reesei 143, 147, 149, 315,
373, 375, 429
Trichoglossum 32, 427
Tricholoma, ks. valmuskat
Tricholoma matsutake, ks. tuoksu-
valmuska
Trichosphaerales 430
Trichosporon 225, 292, 293, 434
triglyseridi 62, 378, 421
trikogyyni, ks. siitosrihma
trikotekeeni 114, 316
trisporihapo 172, 173, 174, 721
Tritirachiomycetes 19, 41, 431
Trizodia acrobata 38, 430
tryffelit (*Tuber*) 30, 32, 99, 196, 201,
343–345, 352, 357, 358, 429
tsoosporangio (zoosporangio), ks.
parveiluitiöpesäke
tsoospori (parveilija, zoospori), ks.
parveiluitiö
tsygootti (sukusoluyhtymä) 156, 158,
159, 408, 418, 419, 421
tsygoottinen meioosi 158, 159, 421
tsygospori, ks. yhtymäitiö
Tuber, ks. tryffelit
Tuber aestivum, ks. kesätryffeli
Tuber borchii, ks. kalkkitryffeli
Tuber melanosporum, ks. mustat-
ryffeli
tuhkakääpä (*Bjerkandera adusta*)
433
tuhkakäävät (*Bjerkandera*) 274,
281, 433
tuhkelot (*Lycoperdon*) 45, 97, 286,
350, 432
Tulasnella, ks. liivakat
tumajyvänen (nukleolus) 60, 65, 421
tumallinen (aitotumallinen, euka-
ryootti) 420, myös esim. 13–15
tuma 65, myös esim. 67, 76, 124,
128, 141
tumasukkula 67, 68, 126–130, 296
tumaton (esitumallinen, proka-
ryootti, alkeistumallinen) 421,
myös esim. 142, 401
tummalupot (*Bryoria*) 209, 427
tummaluppo (*Bryoria fuscescens*)
211, 427
tummaseinäiset sienet 182, 187
tuoksuvalmuska (*Tricholoma matsu-
take*) 344, 345, 346, 349, 352, 432
tupasjuurekas (*Gymnopus confluens*)
286, 432
tuppi 93, 419, 421
turgorpaine 71, 413, 422
tuulenpesäsienet (*Taphrina*) 27,
29, 426
tuulenpesäsieni (*Taphrina betulina*)
28–29, 426
tynnyrihuokonen 40, 44, 69, 402,
408, 422
typen lähteiden aistiminen 122–123,
myös esim. 119
typpiaineenvaihdunta 108–110
tytärsolu 125, 129, 158, 295–299, 303
täsmätuotekäyminen (homofer-
mentatiivinen käyminen) 422
ubikitiini 108, 139, 415, 422
uintisiima 52, 220, 223
ulkosyntyinen (eksogeeninen) 422
Umbilicariales 428
unitunikaatti 422
ureasykli 108, 109
uredinio (uredio), ks. kesäitiöpe-
säke
urediniospori (urediospori), ks.
kesäitiö
uredio (uredinio), ks. kesäitiö-
pesäke
urediospori (urediniospori), ks.
kesäitiö
Urocystales 42, 431
Usnea, ks. naavat
Ustilaginales 42, 431
Ustilaginomycetes 19, 42–43, 134,
148, 149, 431
Ustilaginomycotina 19, 40–42, 44,
299, 431
Ustilago maydis, ks. maissinnoki
ustilospori (ustospori), ks. noki-itiö
uudelleenjärjestäytyminen (uudel-
leenyhdistyminen, rekombinaatio)
84, 142, 143, 304, 422
uudelleenyhdistyminen (rekom-
binaatio), ks. uudelleenjärjestäy-
tyminen
vaahterantervatäplä (*Rhytisma
acerinum*) 35, 428
vaaleaorakas (*Hydnum repandum*)
86, 349, 433
vahvero-orakkaat (*Hydnum*) 433
vaihtoehtoinen silmukointi 137, 422
vaillinaissienet (Deuteromycota,
Fungi imperfecti, mitosporiset
sienet) 12, 422
vaimentaja (repressor) 122, 136,
137, 422
vakuoli 60, 64, 73, 118, 166, 167, 295,
422
valejuri 342, 422
valekotelopullo (pseudoteekio) 422
valelisärihma (pseudoparafyysi)
422
valeriikka (pseudohyfy) 166, 293,
295, 296, 297, 298, 422
valesolukko (pseudoparenkyyymi)
85, 422
valeyvahvero (*Hygrophoropsis auran-
tiaca*) 286, 433
valeyvahverot (*Hygrophoropsis*) 286,
433
valinnainen loinen (ehdollinen
loinen, fakultatiivinen parasiitti)
237, 239, 422
valkohankajakälä (*Evernia pru-
nastri*) 215, 427
valkohytykkä (*Tremella fuciformis*)
356, 358, 434
valkokärpässiäni (*Amanita virosa*)
46–47, 370, 431
valkolaho 266, 422, myös esim. 264,
267, 274, 282
valkolahottaja 267–271, 422, myös
esim. 103, 117, 259, 263, 274, 281, 374
valkomaitohiippo (*Mycena galopus*)
287, 432
valkoporonjäkäälä (*Cladonia arbuscu-
la*) 181, 427
valkosolut 223, 229
valkoviirujuurekas (*Rhodocollybia
butyracea*) 283, 432
valkuaisaine, ks. proteiini
valmuskat (*Tricholoma*) 281, 285,
350, 432
valo 24, 96, 99, 103, 117, 124, 125, 179,
212, 315, 359, 448
valon aistiminen 124, 125
valontuotanto 117
vanhenemisvyöhyke 73–74
varastointivyöhyke 73
vastinemäket 139, 140, 422
vastinjuoste (jälkijuoste) 139, 140,
408, 422

verkkolaikkusieni (*Pyrenophora teres*) 238, 426
 verkkolimasienet (Labyrinthulomycota) 15, 423
Verrucaria, ks. mustuaiset
 Verrucariales 427
 versatiiliperoksidaasi 267, 268, 274, 423
Verticillium 222, 243, 429
 vesikkeli (kuljetusrakkula) 64, 423, myös esim. 60, 62, 67–73, 75, 124, 138
 vetyperoksidi 423, myös esim. 267, 273–277, 372–375, 410–414
 vierre 308, 309, 423
 viestinvälitysketju (signaalinvälitysketju, signaalinvälitysreitti) 118–124, 423, myös esim. 151, 175, 177, 232
 viinihapero (*Russula vinosa*) 349, 434
 viinihiiva (*Saccharomyces bayanus*) 291, 293, 298, 300, 308, 309, 426
 viljelyherkkusieni (*Agaricus bisporus*) 79, 286, 287, 332, 356, 360, 431
 viljelykaulussieni (*Stropharia rugosoannulata*) 287, 432
 viljelykierto 358
 viljelytuppisieni (*Volvariella volvacea*) 356, 432
 virioni 336, 423
 voijäkälät (*Candelaria*) 213, 428
 voitatti (*Suillus luteus*) 348, 349, 433
Volvariella volvacea, ks. viljelytuppisieni
 vyökäävät (*Trametes*) 281, 434
 vyötärökuromaperä (blastinen kuromaperä) 423
 välikokoiset filamentit, ks. välikokoiset säikeet
 välikokoiset säikeet (välikokoiset filamentit) 66, 67, 423
 väliseinä (septum) 69, 423, myös esim. 15, 40–42, 76, 157, 164, 172
 väliseinätön (kenosyyttinen) 25, 40, 44, 53, 97, 295, 408, 423

Wallemia sebi 44, 434
 Wallemiales 434
 Wallemiomycetes 19, 44, 434
 Woroninin kappale 69, 423

Xanthoria, ks. keltajakälät
Xanthoria parietina, ks. haavankeltajakälä

Xerocomus subtomentosus, ks. sametitatti
Xylaria, ks. sarvisienet
Xylaria hypoxylon, ks. haarasarvisieni
Xylaria polymorpha, ks. nuijasarvisieni
 Xylariales 34, 54, 264, 430
Xylona 37, 429
 Xylonomycetes 19, 37, 429

Yarrowia lipolytica 149, 293, 294, 426
 yhteensopivuusryhmä 331, 332, 337, 338, 408
 yhteisevoluutio (koevoluutio) 204, 254, 337, 409, 423
 yhteisliukoinen (amffiliinen) 324, 423
 yhteistoiminta (synergia) 118, 288, 323, 328, 419, 423
 yhtymäitiö (tsygospori) 23, 161, 162, 423
 yhtymäsienet (Zygomycota) 18, 53, 423
 yksikotinen (monoikkinen) 158, 423

 Zoopagales 425
 Zoopagomycota 18, 19, 23, 424
 Zoopagomycotina 19, 23–24, 161, 425
Zoophagus 24, 425
 zoosporangio (tsoosporangio), ks. parveiluitiöpesäke
 zoospori (parveilija, tsoospori), ks. parveiluitiö
Zygosaccharomyces rouxii 303, 426