

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
BOTAANIKA OSAKOND

Lauri Laaspere

**Punase aruheina (*Festuca rubra* L.) vastus põuale ja mulla mikrobioomi roll
põuataluvuse kujundamisel**

Bioloogia ja ökoinnovatsioon

Magistritöö (30 EAP)

Juhendajad:

Prof. Marina Semtšenko

Kaasprof. John Alexander Davison

Tartu 2026

Sisukord

Infoleht	3
Sissejuhatus	5
1. Kirjanduse ülevaade	6
1.1 Taimede kasvustrateegiad.....	6
1.2 Taimede vastus põuastressile	6
1.3 Mulla mikrobioom	8
1.4 Taim-muld süsteem ja juureeritised	10
1.5 Uurimisküsimused ja hüpoteesid	11
2. Metoodika.....	13
2.1 Liik punane aruhein (<i>Festuca rubra</i> L.)	13
2.2 Katse ülesehitus	13
2.3 Katse käik ja mõõdetud tunnused	15
2.4 Andmeanalüüs	18
3. Tulemused.....	20
3.1 CO ₂ vood.....	20
3.2 Veekasutus	22
3.3 Taimede tunnused	24
3.4 Pottide mullanõrutised	25
3.5 Mullarespiratsioon	26
3.6 Arbuskulaarse mükoriisa kolonisatsioon	28
4. Arutelu	29
Kokkuvõte	34
Summary.....	36
Tänuavaldused	38
Kasutatud kirjandus	39
Lisad	51
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks	56

Infoleht

Punase aruheina (*Festuca rubra* L.) vastus põuale ja mulla mikrobioomi roll põuataluvuse kujundamisel

Kliimamuutuste tõttu prognoositakse maailmas põudade sagenemist ja intensiivistumist. Kuivast kliimast pärit taimedel ja mulla mikrobioomil on kujunenud erinevad kohastumused põuastressi üle elamiseks, samas kui niiskest kliimast pärit taimedel ja mullakooslustel puuduvad spetsiifilised kohastumused põua talumiseks. Siiski niiske kliimaga kohastunud organismid võivad omada head taastumisvõimet põuajärgsel perioodil tänu nende kiirele kasvustrategiale. Samuti on taim-muld interaktsioonid tagasisidestatud, kus mulla mikrobioomil on oluline roll taimede põuataluvuse kujundamisel ja vastupidi, kuid taimede ja mullakoosluste kohastumuste koosmõju põuavastuse kontekstis on veel suuresti uurimata. Antud töös uuriti punase aruheina (*Festuca rubra* L.) näitel kuidas taimede ja mullakoosluste päritolu eri sademete hulgaga kliimast mõjutab taimede ja mikroobikoosluste aktiivsust põua ajal ja sellest taastumisel.

Kuivast kliimast pärit mullakooslustega inokuleerimine tagas taimedel parema põuataluvuse, kus fotosünteesi tase oli kõrgem võrreldes niiskest kliimast pärit mullaga. Põuast taastumine oli kiirem kuivast kliimast pärit taimede ja mullakoosluste puhul. Taimede vastus põuale oli plastiline, kus põua järgselt tootsid taimed vähem kaitstud kudesid, samas juurte koetihedus oli suurem kuivast kliimast pärit taimedel, mis viitab taime päritolu mõjule. Kuivemast kliimast pärit mulla mikrobioom oli niisketes tingimustes vähem aktiivne ja reageeris põuajärgsele ressurside vabanemisele pikemalt kui niiskest kliimast pärit mikrobioom. Kuivemast kliimast pärit taimede kujundatud muldade respiratsioon oli stabiilsem pärast põuda, samas kui niiskematelt aladelt pärit taimed stimuleerisid tugevalt mullakoosluste aktiivsust põua järel läbi suurenenud orgaanilise süsiniku voo mulda. Taimede ja mullakoosluste päritolu mõjutavad oluliselt teineteise vastust põuale. Sagenevad põuad võivad destabiliseerida põuale tugevalt reageerivaid taime- ja mullakooslusi, kus põuajärgne ressurside rohkus toob kaasa reaktsioone, mis on soodsad haruldasest põuast taastumisel, kuid mis viivad pikemas perspektiivis stressitaluvuse vähenemiseni. Mitme lühikeste ajaliste vahedega ja/või intensiivse põua järel võib koosluse püsimine ohustatud olla ning mullakooslus võib nihkuda, mõjutades omakorda laiemalt ökosüsteemi toimimist.

Märksõnad: punane aruhein, taim-muld tagasiside, mulla mikrobioom

CERCS teadusala kood: B230 Mikrobioloogia, bakterioloogia, viroloogia, mükoloogia; B270 Taimeökoloogia

The response of *Festuca rubra* L. to drought and the role of the soil microbiome in shaping drought tolerance

Due to climate change, droughts are projected to become more frequent and severe worldwide. Plants and soil microbiomes originating from dry climates have developed various adaptations to tolerate drought stress, whereas plants and soil communities originating from wet climates lack specific adaptations for drought tolerance. However, organisms adapted to wet climates may possess better post-drought resilience due to their fast life history strategies. Plant-soil interactions are also driven by feedbacks, with both plants and soil microbiome playing a key role in shaping plant drought tolerance. However, these combined effects of both plant and soil community adaptations to drought remain largely unexplored. This thesis used red fescue (*Festuca rubra* L.) as a model species to investigate how plants and soil communities originating from climates with varying precipitation levels affect the activity of plants and microbial communities during drought and recovery.

Inoculation with soil communities from dry climates provided plants with better drought tolerance, with photosynthesis levels remaining higher compared with soils from wet climates. Recovery from drought was faster in plants and soil communities originating from dry climates. Plant responses to drought were plastic, producing less protected tissues after drought. However root tissue density remained higher in plants from dry climates, indicating an effect of plant origin. Soil microbiomes originating from drier climates were less active under moist conditions and responded to post-drought release of resources more slowly than those from wet climates. Soils conditioned by plants from drier climates were more stable in their respiration following drought, whereas plants from wetter sites strongly stimulated soil microbiome activity following drought through increased organic carbon flux into the soil. The origins of both plants and soil communities jointly influence their responses to drought. Increasing drought frequency may destabilise plant and soil communities that respond strongly to drought, as post-drought resource pulses trigger responses that aid recovery from rare drought events but could erode stress tolerance over time. Consecutive droughts occurring at short intervals and/or high intensity might disrupt community stability and cause community shifts, that in turn, affect ecosystem functioning.

Keywords: *Festuca rubra*, plant-soil feedback, soil microbiome

CERCS research field code: B230 Microbiology, bacteriology, virology, mycology; B270 Plant ecology

Sissejuhatus

Kliimamuutusi iseloomustavad ekstreemsed ilmastikutingimused nagu kõrgenenud temperatuur, tugevad sajuhood ja pikenenud või sagenenud põuaperioodid (*Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC), 2023). Põud mõjub peamiselt vee kättesaadavuse defitsiidina nii taimedele kui ka mulla mikrobioomile. Taimede võimalikud vastused põuale sõltuvad mitmest aspektist: füsioloogilised reaktsioonid põuastressile, kohanemine plastilisuse kaudu, kohastumused põuastressi taluda või ka üldse põuda vältida kiire arengutsükli kaudu. Samuti esineb taimedel erinevaid elustrateegiaid, kus kiire strateegia ressursside piisava kättesaadavuse korral on kohasem (Ryser, 1996). Samas piiratud ressursside ja erinevate stressorite korral võib olla kasulikum aeglane strateegia, millele on omane rohkem kaitstud kudede tootmine, tagades ka parema põuataluvuse (Ryser, 1996).

Samas põuataluvuse kujundamisel ja põuast taastumisel on roll ka mulla mikrobioomil, sealhulgas arbuskulaarmükoriissetel seentel, mis on olulise mõjuga rohumaade kontekstis. Mulla mikrobioom on samuti võimeline kohastuma ekstreemsete ilmastikutingimustega hõlmates sarnaselt taimedele erinevaid elustrateegiaid (Knight et al., 2024). Taimede ja mulla mikrobioomi vahel tekkiv tagasiside mõjutab samuti põuajärgset taastumist, kus taimed mõjutavad mulla mikrobioomi juureeritiste kaudu, indutseerides mikroobset aktiivsust ning tagades seeläbi kiirem taastumine (Hou et al., 2025).

Tüüpiliselt on võrreldud kohanemist põuaga eri liikide vahel, kuid sama liigi eri populatsioonide vahel esinevad samuti kohastumused lokaalsete olude ja kliimaga. Selles töös valiti mudelliigiks punane aruhein (*Festuca rubra* L.), mille populatsioonide ja kaasneva mulla mikrobioomi erinevusi vaadeldi mööda looduslikku ariidsuse gradienti, et selgitada põua mõjusid taimedele ja mikrobioomile sõltuvalt päritoluala kliimast.

1. Kirjanduse ülevaade

1.1 Taimede kasvustrateegiad

Taimedel on kujunenud erinevad kasvustrateegiad sõltuvalt neid ümbritsevast keskkonnast. Piiratud toitainete kättesaadavuse korral on kasulikum omada aeglast kasvustrateegiat, tagades ellu jäämise ning kohasuse, ja toitainete külluse korral kiiret strateegiat, võimaldades ressursse kiirelt omastada ning olla konkurentsivõimeline (Ryser, 1996). Sellised strateegiad ei ole piiratud vaid toitainete omastamisega, vaid hõlmavad ka teiste ressursside omastamist ja kasutust nagu näiteks vesi, valgus või fosfor (Reich, 2014). Aeglast kasvustrateegiat iseloomustavad tunnused nagu suurem juurte ja lehtede koetihedus, pikem kudede eluiga ja toitainete aeglasem omastamine, et säilitada elumus keskkonna madalamate ressursside sisalduse korral (Reich, 2014; Ryser, 1996). Kiire kasvustrateegia puhul on tunnused vastupidised: juurte ja lehtede koetihedus on väiksem, kudede eluiga on lühem ning toitaineid omastatakse kiirelt, et tagada kiire kasv (Reich, 2014; Ryser, 1996). Kuigi kiire strateegia taimed omastavad toitaineid kiiremini ja suudavad kasvada suuremaks, tingib see kasvustrateegia madalama investeeringu kudede kaitsesse, mis omakorda vähendab taluvust herbivooria, patogeenide ja ebasoodsate keskkonnatingimuste vastu (Herms & Mattson, 1992). Ebasoodsad keskkonnatingimused nagu põud on üldiselt seostatud aeglase kasvustrateegiaga ning põua vältimine kiirega (Blumenthal et al., 2020; Oram et al., 2023; Reich, 2014). Kasvustrateegiad on laiendatavad ka koosluse ja ökosüsteemi tasemele, võimaldades selgitada koosluse kujunemist ja ökosüsteemi toimimist. Kiire strateegiaga seostatakse orgaanilise aine kiiremat lagundamist, kiiremat toitainete ringlust ja kõrgemat primaarproduksiooni, samas kui aeglane strateegia on omakorda seotud aeglase ökosüsteemi protsessidega (Reich, 2014). Tüüpiliselt on uuritud tunnuste erinevusi liikide vahel, paigutades liike kiire-aeglase kasvustrateegia teljele, kuigi on leitud ka liigisisest erinevust kasvustrateegiates (Gorné et al., 2022; Westerband et al., 2021).

1.2 Taimede vastus põuastressile

Kliimamuutuste kontekstis võivad taimed uute oludega nagu põuaga kohaneda läbi fenotüübilise plastilisuse, kohastuda uute lokaalsete tingimustega ja/või migreeruda (Bachofen et al., 2021; Jump & Peñuelas, 2005; Nicotra et al., 2010; Vitasse et al., 2010). Fenotüübiline plastilisus on siinkohal genotüübi võimekus luua erinevaid fenotüüpe vastavalt keskkonna tingimustele (Gratani, 2014). Franks et al., (2014) ülevaate artiklis, milles vaadeldi taimede evolutsioonilisi ja plastilisi vastuseid kliimamuutustele, leiti, et evolutsioonilised protsessid nagu ka lokaalne kohastumine ja fenotüübiline plastilisus võivad toimuda samal ajal. Tüüpiliselt on vaadeldud

kohastumist ja plastilisust liikide vahel, aga esineb ka liigisisene lokaalne kohastumine eri populatsioonide vahel (Hamann et al., 2016; Kawecki & Ebert, 2004; Münzbergová et al., 2017). Lokaalset kohastumist soodustavad ökoloogilised tegurid on piiratud isendite levik populatsioonide vahel, tugevad ja vastandlikud valikusurved elupaikade vahel, valiku madal ajaline varieeruvus ja geneetilised piirangud või liiga suur energiakulu fenotüübilise plastilisuse ülalpidamiseks (Kawecki & Ebert, 2004).

Põud mõjub taimedele kui vee defitsiit, mille kättesaadavusest oleneb taime kasv ja ellujäämine (Gupta et al., 2020). Põuastressi üle elamiseks on taimedel kujunenud erinevaid strateegiad: 1) vältimine kui põgenemine põua eest ehk lõpetada elutsüklil enne mõjude avaldumist 2) talumine kui füsioloogilised ja morfoloogilised muutused taimes, et põud üle elada (Salehi-Lisar & Bakhshayeshan-Agdam, 2016).

Taimed on võimelised reageerima põuastressile nii morfoloogiliste, biokeemiliste kui ka füsioloogiliste muutuste kaudu, millest üks esimesi on õhulõhede sulgemine, mis omakorda limiteerib CO₂ ja toitainete omastamist ning taimede kasvu (Kumar et al., 2018). Üks peamisi hormone taime reageerimisel abiootilisele stressile nagu põud on abstsissihape ehk ABA, mis reguleerib taime arengut, füsioloogiat, seemnete puhkeperioodi ja varuainete sünteesi ning mille kaudu aktiveeritakse ka põua spetsiifilisi transkriptsioonifaktoreid (Ilyas et al., 2021). Vähenenud õhulõhede juhtivus vähendab omakorda vee transpiratsiooni läbi taime, mis võib sundida isendeid parendama veekasutust (*water use efficiency*), et säiliks fotosünteesivõimekus (Xu et al., 2010).

Muutused põua tõttu taime fenotüübis ja tunnustes avalduvad mitut moodi. Näiteks vähenenud lehe eripind on tüüpiline reaktsioon vähendamaks vee kadu lehtedest ja omane kuivade kasvukohtade taimedele (Fonseca et al., 2000; Ramírez-Valiente et al., 2010). Taimed allokeerivad põua tingimustes ka rohkem süsinikku juurtesse, et suurendada juurte kasvu ja parendada vee omastamist mullast (Salehi-Lisar & Bakhshayeshan-Agdam, 2016).

Liikide üleselt on põua mõju taimede maapealsete tunnuste muutusele sarnasem kui maa-alustele tunnustele ning muutused võivad olla fülogeneetiliselt klasterdunud (Lozano et al., 2020). Lozano et al., (2020) tehtud uurimuses leidsid autorid, et enamus liike suurendas süsiniku allokatsiooni juurtesse ja juurte diameeter kasvas põua tingimustes, samas kui juurte spetsiifiline eripind ja eripikkus vähenesid. Punase aruheina puhul, mis oli üks katses uuritud liik ja mis on rohumaadel laialt levinud, juurte koetihedus suurenes, samas kui võsu ja juurte biomassid, juurte eripikkus, juurte spetsiifiline eripind ning lämmastiksisaldus vähenesid võrdluses kontrolliga. Samas autorid toovad välja, et muutused sõltuvad liigi omadustest ja elustrateegiast ning vaja oleks

rohkem uurida, kuidas muutuvad tunnused välitingimustes ja kuidas sõltuvad muutused muudest biootilistest ning abiootilistest teguritest. Samuti on leitud, et madalam juurte eripikkus ja vähenenud lämmastikuisaldus võiks olla seotud sugukonna kõrrelised (*Poaceae*) puhul aeglase kasvustrateegiaga ja pikema elueaga (Fort et al., 2013; Tjoelker et al., 2005).

Teises ülevaate artiklis, kus vaadeldi juuretunnuste muutumist eri intensiivsusega põua tingimustes üle mitme taimede funktsionaalse grupi, leiti, et üldiselt juurte pikkus, juurediameeter ja juurte pindala vähenesid, kuid juurte koetihedus suurenes intensiivse põua tingimustes, mis on seostatud taime parema põuataluvusega (Sun et al., 2024). Kõrreliste grupi (*grasses*) puhul leidsid autorid, et pikaajalise põua korral juurte pikkus vähenes, kuid mõju juurediameetrile ei tuvastatud.

Kuigi põud limiteerib saadavalolevat süsiniku ning juurestik on tüüpiliselt väiksem, siis maapealse biomassi vähenemine võib olla suurem, mille tõttu juure ja võsu biomassi suhe suureneb põua korral (Zhou et al., 2018). Siiski põua peamine mõju taime morfoloogiale on põhjustatud aeglustunud kasvust (Salehi-Lisar & Bakhshayeshan-Agdam, 2016).

1.3 Mulla mikrobiom

Mulla mikrobiom on kompleksne ja mitmekesine süsteem, olles oluline süsiniku sidumises, toitainete ringluses ning mullastiku elujõulisuses, samuti hõlmates palju ja erinevaid organisme, kus seened ja bakterid on üldjuhul enimesinevad rühmad (Fierer, 2017). Mulla vahendatud toitainete ringlus ja süsiniku allokatsioon on oluline koosluste toimimises ning seotud globaalsel skaalal CO₂ kontsentratsiooni muutustega atmosfääris (Ryan & Law, 2005). Maailma mullastik on ka väga varieeruv: mitmed tunnused nagu pH, soolsus, tekstuur, süsiniku- ja lämmastikuisaldus on erinevad ning võimaldavad sama mullaprofiili sees luua erinevaid mikrokeskkondi, olles muutuvad ka ajaskaalas (Fierer, 2017).

Mikrobioomi mõjutavaid abiootilisi ja biootilisi tegureid on mitmeid ning nende uurimine ja mõju kokkuvõtmine on keeruline (Rillig et al., 2019). Fierer, (2017) toob abiootiliste teguritena välja mulla pH, mulla koostise ja tüübi, toitainete kättesaadavuse, geograafilised ja kliimaatilised faktorid (sealhulgas temperatuur, UV radiatsioon ja CO₂ sisaldus), mis kõik mõjutavad mullakoosluste biomassi, struktuuri ja interaktsioone. Näiteks optimaalne pH ja elutegevuseks sobilik vahemik võib erineda bakterite ja seente vahel. On leitud, et põllumaa seened tolereerivad laiemat pH vahemikku kui põllumaa bakterid, kus nende koosluste struktuur sõltub tugevalt pH-st (Rousk et al., 2010). Kuigi ükski biootiline või abiootiline faktor üksi ei määra mulla mikrobioomi koosluse struktuuri, valitseb osaline konsensus selles, millised keskkonnategurid mõjutavad tõenäoliselt kõige enam mulla mikrobioomi mitmekesisust ja arvukust (Fierer, 2017).

Olulisemateks teguriteks peetakse mulla pH-d, orgaanilise süsiniku sisaldust, temperatuuri ja redokstingimusi (Fierer, 2017).

Mulla mikrobiom on võimeline ka kohastuma. Knight et al., (2024) leidsid, et vaatamata erinevustele mullatüüpides, saab ühist vastust ekstreemsetele kliimatingimustele, nagu põud, üleujutus, jäätumine ja kuumus, siiski kvantifitseerida, kui hinnatakse piisavalt laia valikut erinevast kliimast pärit muldasid. Autorid leidsid ka, et põud ja külmumine olid mulla prokariotide ja seente kooslusele sarnase mõjuga. Samuti hindasid nad mikrobiomi vastupanuvõimet metagenoomi kaudu, kus kuivemast ja soojemast kliimast pärit mullakooslused olid põua ja kõrgema temperatuuri suhtes vastupidavamad. Lisaks esines kuivemast kliimast pärit mikrobiomil rohkem geene, mis olid seotud dormantsuse ja sporulatsiooniga, mis viitab kohastumusele ebasobivate tingimuste üleelamiseks.

Vastusena põuale ehk vee kättesaadavuse vähenemisele saavad mullamikroobid suurendada rakusisest ainete kontsentratsiooni, et säilitada oma veepotentsiaal sarnasena ümbritsevale keskkonnale ning vältida seeläbi rakusisest vee kadu, ning ka eritada rakuväliseid aineid biofilmi moodustamiseks, et vähendada vee kadu lähedalasuvast mikrokeskkonnast, parandades põuataluvust (Schimel, 2018). Eritatavateks aineteks võivad olla ekstratsellulaarsed polümeersed ained (EPS – *extracellular polymeric substances*), mis peamiselt koosnevad erinevatest polüsahhariididest, kuid sisaldavad ka DNA-d, valke ja muid aineid elus ning ka surevatelt rakkudelt (More et al., 2014). EPS sarnaneb geelile, aeglustades kuivamist ja on võimeline säilitama vett ning mikrobiomi aktiivsust ka madala veepotentsiaali juures (Schimel, 2018). Samuti võivad panustada bakterid paksemasse rakuseina, et vältida osmootse rõhu kadumist, mis võib lõpuks põhjustada rakusurma (Schimel, 2018). Näiteks Evans & Wallenstein, (2014) tehtud katses rakendati muldadele kuivamist ja taas-niisutamist, mille järel leiti, et muldade mikrobiomi kooslused muutusid stressitolerantsemaks.

Sarnaselt taime elustrateegiatele on võimalik paigutada mulla mikrobiomi elustrateegiate raamistikku. Malik et al., (2020) on välja pakkunud Y-A-S strateegiad, milles Y tähistab kiiret kasvu (*high growth yield*), A ressursside hankimist (*resource aquisition*) ja S stressitolerantsust (*stress tolerance*) ning antud strateegiad on omavahel lõivsuhtes. Panustamine näiteks S strateegiasse tagab parema taluvuse abiootiliste stressorite vastu, näiteks säilitades raku osmolaarsust ja suurendades kaitset veekao vastu põua tingimustes. Samas S strateegia on energeetiliselt kallis, mille tõttu ei saa mikroobid panustada energiat Y strateegiasse ehk kasvu. Keskkondades, kus on saadaval rohkem polümeerseid ühendeid oleksid edukamad A strateegid, investeerides keerulisemate ühendite lagundamisse. Kliimamuutuste tõttu muutuvad abiootilised

tingimused, sealhulgas mikrobioomi reguleeritud biokeemilised tsüklid, mille tõttu võivad muutuvast kliimas strateegiad vahetuda.

Enamikes ökosüsteemides, välja arvatud liigniisketes tingimustes, põua tõttu mulla respiratsioon langeb (Du et al., 2020; Wang et al., 2014). Põua tõttu aeglustub ka lahustunud süsiniku difusioon, mis omakorda pärsib mikrobioomi aktiivsust ja aeglustab orgaanilise aine lagundamist (Liu et al., 2016; Wang et al., 2014). Mulla mikrobioomil on oluline roll taimede stressitaluvuse tagamisel, parandades ka taimede veekasutust põua tingimustes (Bandopadhyay et al., 2024; Carter et al., 2023). Samas mulla mikrobioomi aktiivsuse taastumisel pärast põuda on oluline roll taimedel ja nende eritatud juureeritistel (Hou et al., 2025). Seega paremaks taimede ja mullakoosluste põuavastuse arusaamiseks peab neid käsitlema koos kui tagasisidestatud süsteemi.

1.4 Taim-muld süsteem ja juureeritised

Taimede kasvu mõjutavad samuti mulla keemilised, füüsikalised kui ka mikrobioomi omadused (van der Putten et al., 2013). Taimed kujundavad aktiivselt enda risosfääri ja mullakeskkonda taim-muld tagasiside kaudu, mille käigus avaldavad taimed mõju mullatingimustele ning selle kaudu kandub mõju ka edasisele taime ellujäämusele ja kohasusele (Bennett & Klironomos, 2019). Tagasiside kaudu modifitseerivad taimed mulla võimet toetada sama isendi edasist kasvu, sama liigi teisi isendeid või ka teiste liikide isendeid või ka neid maha suruda, moduleerides seeläbi ka taimeliikide koosseisistumist (Tederloo et al., 2020; van der Putten et al., 2013).

Taimedega seotud mulla mikrobioom moduleerib biootiliste ja abiootiliste stressitegurite mõju taimede kohasusele (Trivedi et al., 2022). Mikrobioom saab indutseerida muutusi taimede füsioloogias ja hormonaalses talitluses, näiteks suurendada aminohapete eritamist või suurendades spetsiifiliste lenduvate orgaaniliste ühendite (VOC – *volatile organic compounds*) tootmist, mis parandavad taimede resistentsust nii patogeenide kui ka põua vastu (Ali & Khan, 2021; D. A. Phillips et al., 2004; Poudel et al., 2021). Üks peamisi viise, kuidas taimed reguleerivad oma juurte mikrobioomi, on läbi juureeritiste, mis sisaldab mitmekesist segu metaboliite ning mis võivad juurtest väljuda aktiivse või passiivse transpordi käigus (Vives-Peris et al., 2020). Juureeritistel on oluline roll ka mulla pH muutumises ja taime toitainete omastamises (Vives-Peris et al., 2020). Ligikaudu 11% fotosünteesi käigus omastatud süsinikust ja 27% juurtesse suunatud süsinikust võib liikuda juureeritiste kaudu taime risosfääri, olenevalt taimeliigist, vanusest ja saadavalolevatest toitainetest (Bais et al., 2006; Jones et al., 2009). Erinevatest stressoritest tingitud juureeritiste muutumine võimaldab taimedel indutseerida mikrobioomi aktiivsust, et vähendada toitainete puudust ja selle kaudu ka stressori mõju (R. P. Phillips et al., 2011; Williams

& de Vries, 2020). Taimed võivad suurendada juureeritisi pärast põuda, indutseerides mikrobioomi aktiivsust ja suurendades mulla respiratsiooni, suurendades ka süsiniku mineralisatsiooni mikrobioomi poolt (de Vries et al., 2019; Hou et al., 2025).

Taimed saavad juureeritiste kaudu mulla mikrobioomi kooslust ka selekteerida (Sasse et al., 2018). See hõlmab juureeritistega bakterikoosluste selekteerimist põuataluvuse parandamiseks, aga ka koostöö tõhustamist krohmseentega (ehk arbuskulaarse mükoriisa seened, AM seened) (Williams & de Vries, (2020). Enamus maailma soontaimi moodustavad mükoriisseid sümbioose ning enimlevinud neist (72% mükoriisestest taimedest) on arbuskulaarne mükoriisa, mis on oluline taimede toitainete omastamises (Brundrett & Tedersoo, 2018; Smith & Read, 2010). Arbuskulaarsel mükoriisil on ka potentsiaalselt oluline roll põuataluvuses, parandades taime stressitaluvust (Augé, 2001; Ren et al., 2019) ja panustades otse vee transpordiga taime (Abdalla et al., 2023; Kakouridis et al., 2022). Samuti võib kohaliku kliimaga kohastunud AM seente inokulaat suurendada toitainete omastamise efektiivsust võrreldes agroökosüsteemidest pärit inokulaadiga (Pérez-Redondo et al., 2026). Allsup et al., (2023) tehtud katses leidsid autorid, et mulla mikrobioomi vahendatud taimede taluvus erinevatele stressoritele nagu põud, kuumus või külm, paranes kui puuseemikuid oli eelnevalt inokuleeritud uue ala mikrobioomiga, samuti oli mikrobioomi vahendatud põuataluvus seotud suurema AM seente mitmekesisusega.

1.5 Uurimisküsimused ja hüpoteesid

Tulenevalt põua mõjust taimede tunnustele ja nii taimede kui ka mulla kohastumustest põuaga, otsiti selles töös vastuseid uurimisküsimustele: kas taimede ja mullakoosluste kliimaatiline päritolu mängib olulist rolli nende põuataluvuse ja põuast taastumise kujundamisel ning kas taimede tunnused muutuvad sõltuvalt kliimast ja/või põuast?

Töö hüpoteesideks oli:

- 1) Taimede kliimaatiline päritolu mõjutab mullakoosluste põuataluvust ja taastumisvõimet ning mullakoosluste kliimaatiline päritolu mõjutab vastastikku taimede talitlust põua ajal ja järel.
- 2) Kuivast kliimast pärit taimede tunnused nihkuvad põua mõjul aeglase kasvustrateegia ja suurema juurte tootmise suunas, tagades paremat põuataluvust, samas kui niiskemast kliimast taimede tunnused nihkuvad kiirema kasvustrateegia suunas parandades konkurentsivõimet põuajärgsel perioodil.

3) Kuivast kliimast pärit mullakooslused on kõrgema põuataluvusega, kuid aeglasema taastumisvõimega, samas kui niiskest kliimast pärit mullakooslused on põuatundlikumad, kuid on kiirema taastumisvõimega ja aktiivsemad niisketes tingimustes.

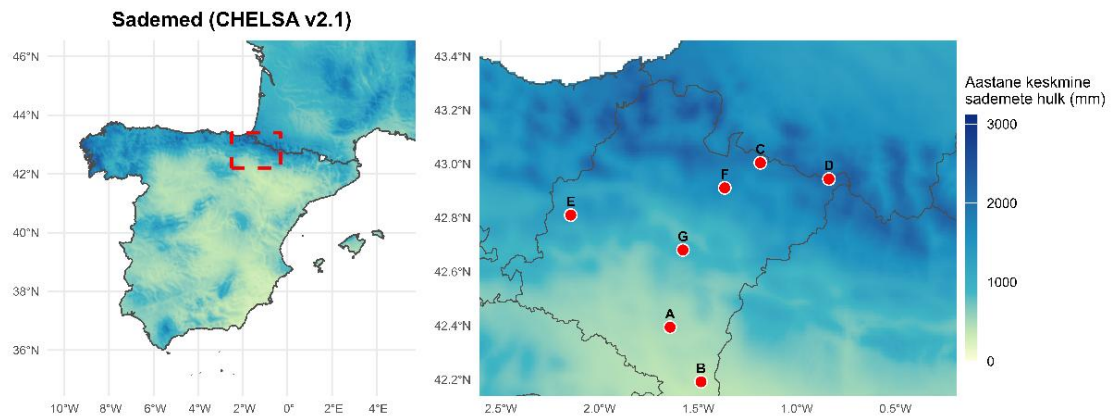
2. Metoodika

2.1 Liik punane aruhein (*Festuca rubra* L.)

Punane aruhein (*Festuca rubra* L.) kuulub kõrreliste (*Poaceae* Barnhart) sugukonda aruheina (*Festuca* Tourn. ex L) perekonda (*Plants of the World Online* | *Kew Science*, s.a.). Taime lehed on tume- või sinakasrohelistes, läbimõõdult 1-3mm, ristlõikes enam-vähem kolmnurkjad, pealt pikakarvased, keeleke lühike või peaaegu puudub (Krall et al., 2010). Taime kõrgus on 20-80 cm ja pööris on 6-10 cm pikk, rohekaslillakas, sageli ühe suhteliselt pika haruga (Krall et al., 2010). Haploidne kromosoomi number punasel aruheinal on $n=7$ ning looduses esineb erineva polüploidisuse astmega isendeid (Dirihan et al., 2016; Moore, 1982). Liik on levinud üle põhjapoolkera ja on fenotüübiliselt varieeruv (Dirihan et al., 2016). Samuti käsitletakse punast aruheina liigikompleksina, tulenevalt erinevatest geograafilistest kohastumustest, hübriidiseerumisest ja alamliikide kirjeldustest (Saikkonen et al., 2019). Liigi lai levik ning hea kohastumisvõime keskkonnamuutustele teeb selle sobivaks mudelliigiks evolutsioonilise taimeökoloogia uurimiseks (Saikkonen et al., 2019).

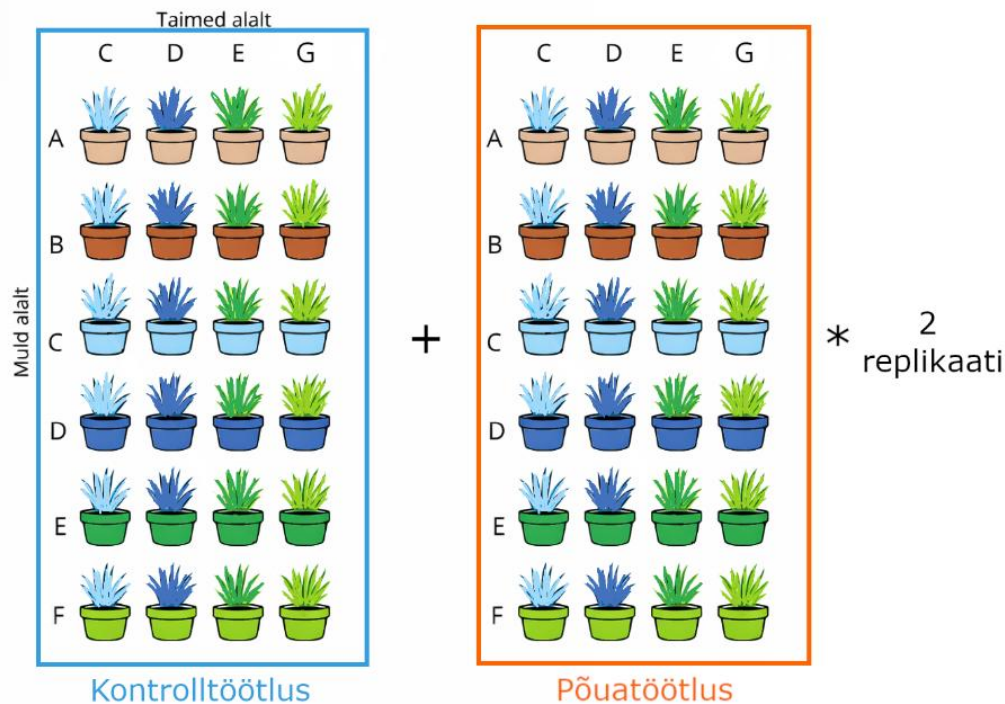
2.2 Katse ülesehitus

Mudelliigiks valitud punase aruheina (*Festuca rubra* L.) seemned ja mullad, mida kasutati potikatses mikrobioomi inokulaadina, koguti 2024. aasta suve alguses ning need pärinevad Hispaania põhjaosast, kus esineb looduslik tugev ariidsuse gradient. Seemneid koguti neljast kasvukohatüübist: 2 niiske ja 2 keskmise sademete hulgaga kasvukohta. Kogutud mullad pärinesid kuult alalt, mis osaliselt kattusid seemnete päritoluga: 2 niisket, 2 keskmise ning 2 kuiva kliimaga kasvukohta. Seemnete ja muldade asukohtade aastane sademete hulk määrati koordinaatide järgi CHELSA v2.1 Climatologies andmestiku põhjal (Joonis 1; Karger et al., 2021). Taimepopulatsioonide sademete hulgad olid keskmiselt 2150, 1800, 1300 ja 960 millimeetrit aastas, mullatüüpidel keskmiselt 2150, 1800, 1590, 1300, 520, 390 millimeetrit aastas (Karger et al., 2021).



Joonis 1. Katses kasutatud muldade ja taimepopulatsioonide päritolukohad koos sademetega CHELSA v2.1 andmestiku järgi (Karger et al., 2021).

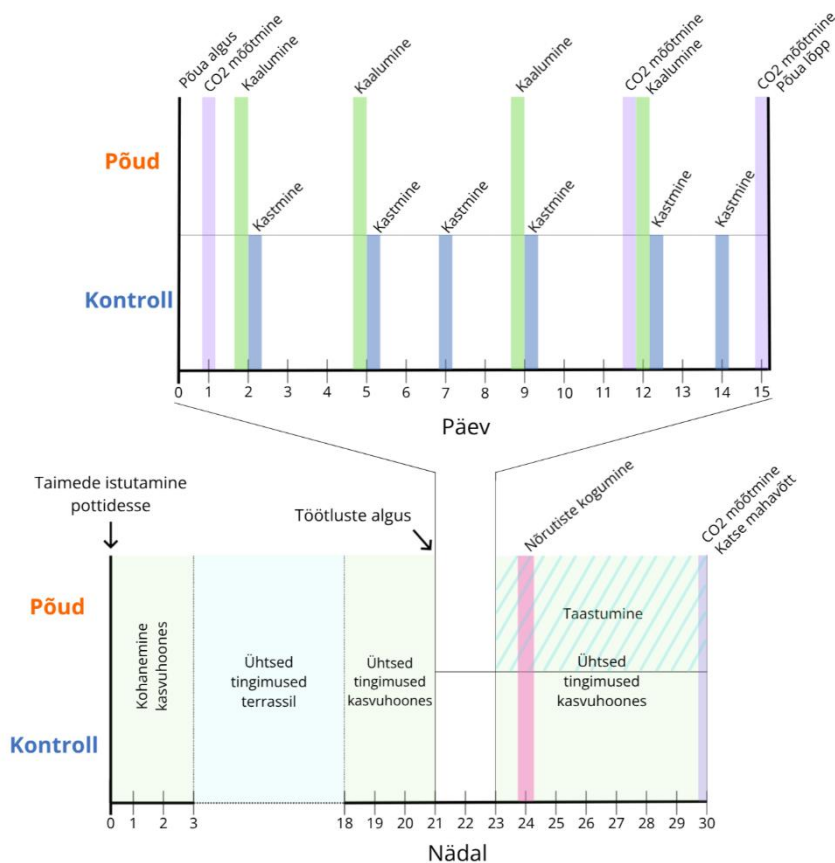
Täitsin iga poti 45 grammi kruusa, 315 grammi gamma kiirgusega kiiritatud mulla ja 35 grammi ühelt alalt pärit mulla inokulaadiga. Igalt alalt pärit mullainokulaati lisati kokku 16 potti. Potid olid neljakandilised, ülemine külj oli 8 cm, alumine 7 cm, kõrgus 9,5 cm ja maht 535 ml. Taimede seemned idandati kasvukambrites steriliseeritud liivas ning istutati 07.06.2024 muldadega inokuleeritud pottidesse. Igalt alalt korjatud mullainokulaadiga pottidesse istutati kolm ühest kasvukohast pärit idandit ning potid jagati kontroll- ja põuatöötluks. Iga töötluks ja mulla ning taime päritolu kombinatsiooni kohta oli kaks replikaati ehk kokku 96 potti ning lisaks kontrollpott ilma taimedeta evaporatsiooni jälgimiseks (Joonis 2). Taimi kasvatati 3 nädalat kasvuhoones ja seejärel viidi potid välistingimustesse kasvama. Kolm kuud hiljem ehk 07.10.2024 viidi taimed tagasi kasvuhoone sisetingimustesse.



Joonis 2. Katse disain muldade ja taimede kombinatsioonidega. Kokku oli 4 taimepopulatsiooni ja 6 mullainokulaati. Kuna asukohast F ei leitud punase aruheina (*Festuca rubra* L.) seemneid, siis kombineeriti see sarnase sademete hulga asukohaga G.

2.3 Katse käik ja mõõdetud tunnused

Enne põuatöötlust algust leiti mulla 100% veemahutavus kaalu kaudu, mis oli 770 grammi ja kõik potid kasteti selle kaaluni. Töötlusega alustati 06.11.2024, mille ajal hoiti kontrolltöötluste potte 80% veemahutavuse juures (719 g), kastes neid lisaks 6 korda: teisel (08.11), viiendal (11.11), seitsmendal (13.11), üheksandal (15.11), kaheteistkümnendal (18.11) ja neljateistkümnendal (20.11) töötluste päeval, neljal korral kaaluti potid enne kastmist (teisel, viiendal, üheksandal ja kaheteistkümnendal). Põuatöötluste potte ei kastetud, mõlema töötluste potte kaaluti samal ajahetkel. Töötlus lõpetati 15 päeva möödudes (21.11), milleks kaaluti kõik potid, mõõdeti CO₂ vood ja seejärel lisati kõigile pottidele 200 ml vett ning järgneval päeval (22.11) lisaks 100 ml (Joonis 3).



Joonis 3. Katse käik ja peamised tegevused ajateljel.

Arvutati veekasutus perioodidel põua algus kuni teine põua päev (06-08.11), teine kuni viies (08-11.11), viies kuni üheksas (11-15.11), üheksas kuni kaheteistkümnes (15-18.11) ja kaheteistkümnes kuni põua lõpp (18-21.11), milleks kontrolltöötluste puhul lahutati mõõdetud kaal 80% veemahutavuse kaalust (719 g) ja jagati möödunud päevade arvuga ning põuatöötluste puhul lahutati eelnev kaal hetkekaalust ning jagati möödunud päevade arvuga. Põua lõpus arvutati ka allesjäänud vee osakaal põua lõpuks jagades poti kaalu 100% veemahutavuse kaaluga. Neli päeva pärast põua lõppu (25.11) koguti poti nõrutisi, kastes igat potti 200ml destilleeritud veega 50ml kaupa, kogudes nõrutised poti all olevatesse kaussidesse. Kirja pandi potist läbi imunud vee ruumala ja filtreeriti kuni 12ml vedelikku 15ml tuubi, mis külmutati -18°C juures ja kuni 40ml vedelikku 50ml suurusesse tuubi, mis kuivkülmutati.

Põua töötlustest taastumine võttis kaks kuud (8 nädalat), mille ajal hoiti kõiki potte 80% veemahutavuse juures, enne katse maha võtmist vähendati kastmist ning päev enne olid potid 60% veemahutavuse juures. Katse lõpus oli põuatöötluste potte elus 23 ehk põua suremus oli ligikaudu 52%. Pärast taastumist (21.01) mõõdeti CO₂ vood, eraldati taimede maapealsed osad ja juured, mis pesti veega, 30 g mulda koguti perforeeritud plastikkottidesse, mis külmutati.

Maapealsetest osadest eraldati prooviks kuni 5 lehte lehtede kuivaine sisalduse määramiseks. Proovi hoiti märjaks tehtud salvräti sees, mis omakorda pandi osaliselt veega täidetud plastkoti sisse ning hoiti külmruumis 24 tundi. Seejärel mõõdeti proovi märgkaal ning proov pandi kuivatusahju 40°C juurde 48 tunniks ja mõõdeti kuivkaal, mis jagati märgkaaluga saades lehe kuivaine sisalduse. Ülejäänud maapealsed osad kuivatati kuivatusahjus 40°C juures 48 tundi ning kaaluti.

Juurtest eraldati esinduslik proov ja skaneeriti Epson Perfection V850 skanneriga 800 DPI resolutsiooniga 16-bit mustvalges skaalas (Seiko Epson Corporation, Nagano, Japan). Saadud pildid analüüsiti Rhizovision Explorer v 2.0.3 programmiga (Seethepalli et al., 2021). Skaneeritud juured kuivatati kuivatusahjus 40°C juures 48 tundi ja kaaluti. Tulemusi kasutati juurte diameetri, eripikkuse, eripindala ja koetiheduse arvutamiseks. Samuti osa kogutud juurtest värviti sinise tindi ja äädika lahuses Vierheilig et al., (1998) järgi AM seente kolonisatsiooni määramiseks. Kolonisatsioon määrati juurelõikudes arbuskulite, hüüfide ja vesiikulite loendamisel sajas juhuslikult valitud vaateväljas (McGongile et al., 1990). Kõik proovideks eraldatud juured kuivatati 40°C juures 48 tundi, kaaluti ning liideti kokku juurte massiks.

Neljal korral (07.11, 18.11, 21.11 ja 21.01) mõõdeti valgus- ja pimeduskambris iga poti CO₂ vood PP Systems EGM-5 gaasianalüsaatoriga (PP Systems, Amesbury, MA, USA). Ökosüsteemi süsiniku netovahetuse (NEE) mõõtmiseks kasutati silindriga sarnanevat läbipaistvast plastikust valguskambrit (alumine diameeter: 13,4 cm, ülemine: 12,6 cm, kõrgus: 20,4 cm). Respiratsiooni mõõtmisel oli kasutusel samade mõõtudega pimeduskamber, mis oli kaetud fooliumteibiga, vooge mõõdeti 120 sekundi jooksul, valguskambris salvestas seade paralleelselt fotosünteesiliselt aktiivset kiirgust (PAR). CO₂ kontsentratsiooni ajaline muutus määrati ainult ajavahemikust, kus kontsentratsiooni muutus oli lineaarne ehk mittelineaarsed kõikumised mõõtmisperioodi algul või lõpus eemaldati arvutustest Pirk et al., (2016) järgi. Ökosüsteemi süsiniku netovahetus (NEE) ja respiratsioon (g m⁻² h⁻¹) arvutati valemiga:
$$FCO_2 = \frac{dCO_2}{dt} \times \frac{P}{1013} \times \frac{273}{273+T} \times \frac{1}{22,414} \times \frac{V}{A} \times 10^3 \times \frac{1}{6,312}$$
, kus FCO_2 tähistab CO₂ voogu, $\frac{dCO_2}{dt}$ on CO₂ kontsentratsiooni lineaarne muutumiskiirus, $\frac{P}{1013}$ on õhurõhu korrigeerimine, kus P on rõhk mõõdetud millibaarides (mbar), $\frac{273}{273+T}$ on õhutemperatuuri korrigeerimine, kui väärtus T on Celsiuse skaalal, $\frac{1}{22,414}$ on ideaalse gaasi molaarruumala normaaltingimustel, V on kambri õhu ruumala (0,00163 m³), A mulla pinna pindala (0,0064 m²) ja $\frac{1}{6,312}$ on ühikute teisendustegur. Fotosüntees arvutati lahutades ökosüsteemi süsiniku netovahetusest respiratsioon.

Mulla respiratsioon määrati MicroResp katsekomplektiga (Campbell et al., 2003). Iga poti mullaga täideti kokku kuusteist MicroRespi plaadi auku, millesse läks keskmiselt kuivkaalult 0,26 g mulda. Mulla niiskussisaldus homogeniseeriti eri proovide vahel 7 päeva enne respiratsiooni mõõtmisi. Respiratsiooni mõõtmiseks kasutati eri substraate: destilleeritud vesi, D(+)-glükoos, oblikhape, L-tsüsteiin hüdrokloriid, 4-aminobutaanhape (aminovõihape) ja samast potist kogutud kuivkülmutatud mullanõrutis (50 ml kuivkülmutatud nõrutist resuspenseeritud 1 ml destilleeritud vees). Igale mullale lisati substraadid 25 µl lahusena, mis kunstlike substraatide puhul vastas 3,56 mg substraadi lisamisele kuivkaaluna ja mullanõrutiste puhul kuivaine kogus varieerus sõltuvalt proovist. Proove inkubeeriti 22°C juures 5 tundi. Peale inkubeerimist mõõdeti geelplaate 570 nm juures ning arvutati CO₂ eraldumise kiirus mulla kuivkaalu kohta. Lisaks kaks MicroRespi plaati täideti kõikide muldade seguga ja substraadina kasutati iga poti nõrutist kahes korduses, et testida eri nõrutiste mõju respiratsioonile homogeniseeritud mullal

2.4 Andmeanalüüs

Statistilisteks analüüsideks kasutasin tarkvara R v4.5.1 (R Core Team, 2025) ja RStudiot (Posit team, 2026). Andmetabelite lugemiseks ja töötlemiseks kasutasin Ri sisseehitatud funktsioone ning pakette *readxl* (Wickham & Bryan, 2025), *dplyr* (Wickham et al., 2023) ja *here* (Müller, 2025).

Töötluste, mulla inokulaadi ja taime päritolu mõju hindamiseks mõõdetud ja arvutatud tunnustele kasutasin lineaarseid tava- ja segamudeleid R paketist *lme4* (Bates et al., 2015). Mudeli sõltuv faktor oli tunnus, fikseeritud faktorid olid töötlus, mulla päritolu sademete hulk ja taimede päritolu sademete hulk. Juhuslike faktoritena lisasin mulla asukoha ja taime asukoha. Mulla respiratsiooni mudelites lisandus juhuslike faktorite hulka plaadi number. Tsüsteiini puhul tuvastasin statistiliselt olulise plaadi mõju, mille jätsin faktorina mudelisse. AM kolonisatsiooni puhul kasutasin üldiseid ja null-täiendatud üldiseid lineaarseid segamudeleid (*zero inflated generalized linear mixed models*) paketist *glmmTMB* (Brooks et al., 2017). Mudelite jääke hindasin visuaalselt paketiga *DHARMA* (Hartig, 2024). Mudelite eelduste rahuldamiseks logaritmi transformeerisin järgnevad tunnused: respiratsioon põua ajal, NEE põua ajal, fotosüntees põua ajal, NEE põua lõpus, fotosüntees põua lõpus, taimede kogu mass, juurte eripikkus, juurte mass, juurte eripind, leostunud lämmastik, leostunud orgaaniline süsinik, veekasutus perioodil 18.-21. novembril ja mulla respiratsioon tsüsteiiniga. Ruutjuur teisendust kasutasin tunnustel: respiratsioon põua lõpus, juure ja võsu masside suhe, juurte eripikkus ja veekasutus perioodil 15-18. novembril.

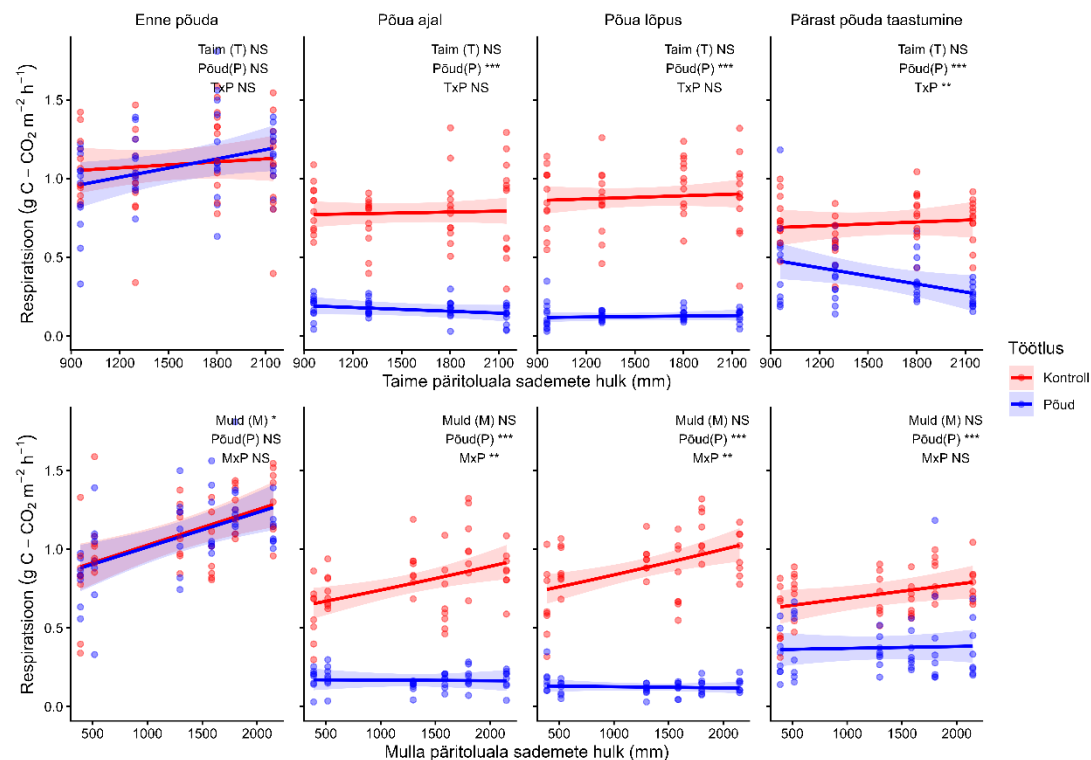
Dispersioonanalüüsi läbiviimiseks kasutasin paketti *car* (Fox & Weisberg, 2019). Jooniste loomiseks kasutasin pakette *ggplot2* (Wickham, 2016), *patchwork* (Pedersen, 2025) ja *ggeffects* (Lüdecke, 2018). Kaardiga joonise puhul kasutasin lisaks pakette *geodata* (Hijmans, 2025), *sf* (Pebesma & Bivand, 2023) ja *scales* (Wickham et al., 2025). Andmeanalüüsi skripti koostamisel ja teksti sõnastuse parandamisel kasutasin tehisaru Claude abi (Anthropic, 2025).

3. Tulemused

3.1 CO₂ vood

Enne põuda sõltus respiratsioon mulla päritolust, mis oli statistiliselt oluline ($F_{1,4} = 17,27$; $p = 0,014$), kus niiskemast kliimast pärit muldade respiratsioon oli kõrgem (Joonis 4). Põua ajal respiratsioon langes ning esines interaktsioon põua ning mulla päritolu vahel ($F_{1,86} = 10,54$; $p < 0,01$), kus vahe respiratsioonis kontroll- ja põuatöötluste vahel oli suurem niiskemast kliimast pärit muldade puhul.

Sama trend oli nähtav ka põua lõpus, kus samuti esines oluline interaktsioon põua ja mulla päritolu vahel ($F_{1,81} = 10,36$; $p < 0,01$) (Joonis 4). Pärast põuda taastumisel oli statistiliselt oluline interaktsioon põua ja taime päritolu vahel ($F_{1,84} = 8,9$; $p < 0,01$), kus kuivemast kliimast pärit taimedega pottide respiratsioon oli taastunud kontrolltöötluste taseme lähedale, samas kui niiskemast kliimast pärit taimede puhul oli respiratsioon põuda kogenud pottides endiselt madalamal tasemel kui kontrolltingimustes (Joonis 4).

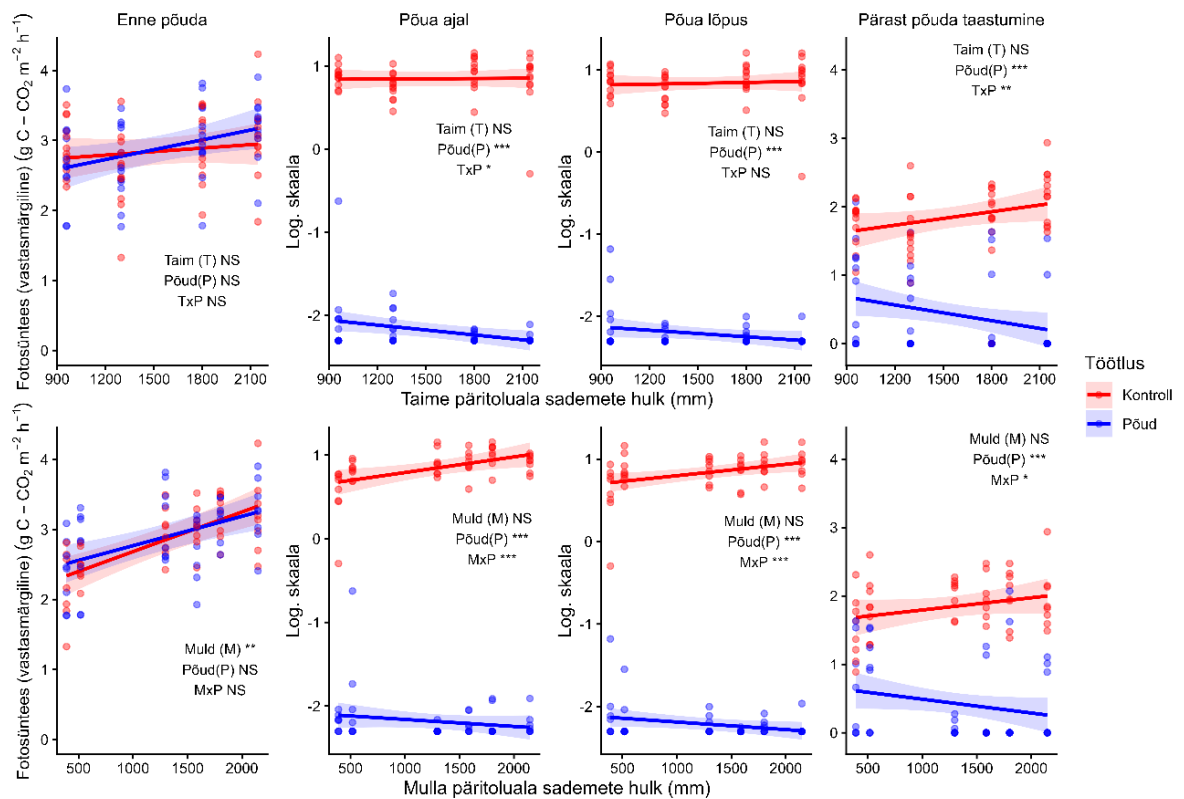


Joonis 4. Pottide respiratsiooni reageerimine põuale, mõõdetuna CO₂ voogudena, sõltuvalt taime päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast ja mulla päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned,

heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Märkitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

Fotosünteesil oli enne põuda statistiliselt oluline mulla päritolu mõju ($F_{1,4} = 31,02$; $p < 0,01$), kus niiskema kliimaga aladelt pärit muldadega pottidel oli fotosünteesi tase kõrgem (Joonis 5). Põua ajal töötuse pottide fotosüntees langes ($F_{1,86} = 4513,43$; $p < 0,001$) ning esines statistiliselt oluline interaktsioon taimede päritolu ja põua vahel ($F_{1,86} = 14,91$; $p < 0,001$) ning mulla päritolu ja põua vahel ($F_{1,86} = 4,4$; $p = 0,039$). Mõlema interaktsiooni korral oli kontrolltöötuses niiskemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottide fotosüntees kõrgem võrreldes kuivemast kliimast pärit taimede ja muldadega. Põuatöötuse pottide puhul oli trend vastupidine, kus kuivemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottide korral oli fotosüntees kõrgem võrreldes niiskemast kliimast pärit taimede ja muldadega.

Põua lõpus esines sarnase iseloomuga interaktsioon mulla päritolu ja põua vahel ($F_{1,88} = 12,26$; $p < 0,001$). Pärast põuda olid statistiliselt olulised interaktsioon mulla päritolu ja põua vahel ($F_{1,90} = 4,96$; $p = 0,028$) ning interaktsioon taimede päritolu ja põua vahel ($F_{1,90} = 8,68$; $p < 0,01$). Mõlemal interaktsioonil esinesid sarnased trendid, kus kontrolltöötuses niiskemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottide fotosüntees oli suurem kuivemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottidest. Põuatöötuse puhul oli kuivemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottide fotosüntees taastunud rohkem ja sarnasemale tasemele kontrolltöötusega kui niiskemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottidel.



NB: Y-telje skaalad erinevad

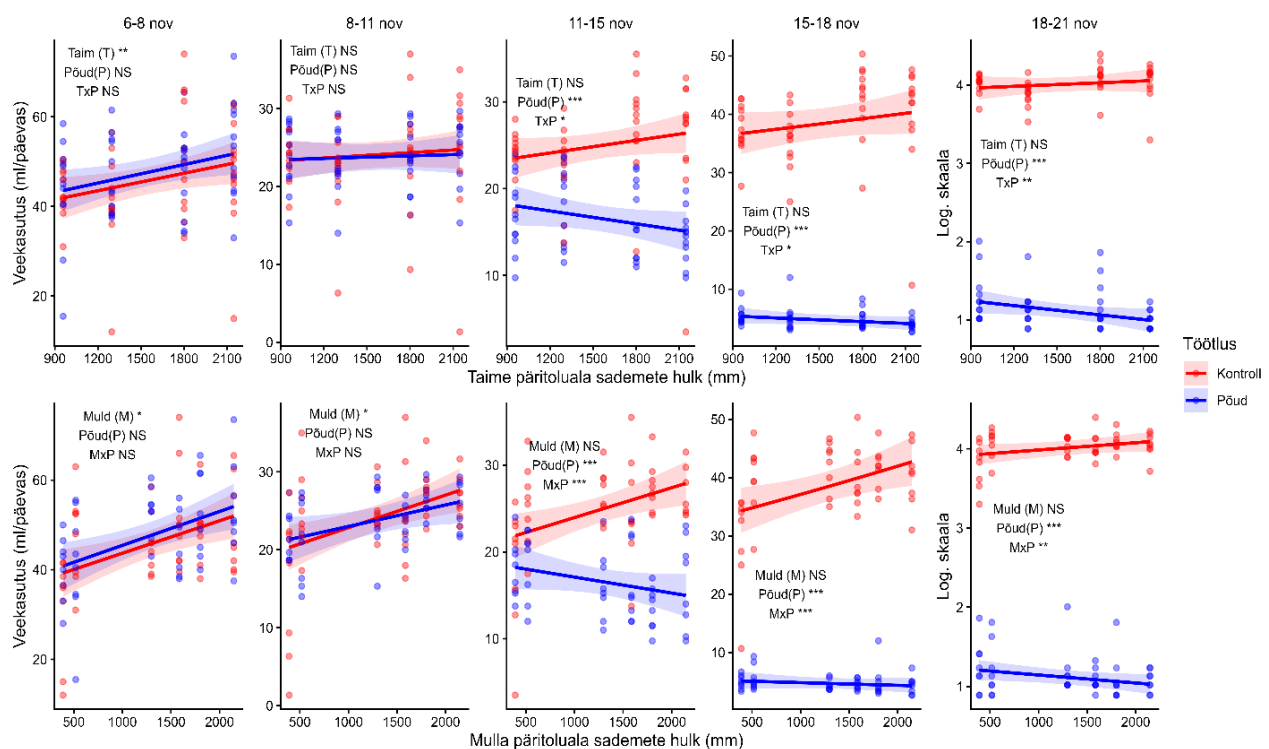
Joonis 5. Fotosünteesi reageerimine põuale, mõõdetuna CO₂ voogudena, sõltuvalt taime päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast ja mulla päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Märgitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

3.2 Veekasutus

Taimede veekasutust arvutati põua ajal viies ajavahemikus (Joonis 6). Esimesel perioodil (6.-8. nov) oli statistiliselt oluline mõju veekasutusele mulla päritolul ($F_{1,4} = 15,32$; $p = 0,017$) ja taimede päritolul ($F_{1,86} = 9,92$; $p < 0,01$), kus mõlemal juhul oli veekasutus suurem niiskemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottidel. Järgneval perioodil (8.-11. nov) oli statistiliselt oluline vaid mulla päritolu ($F_{1,4} = 10,28$; $p = 0,033$), kus niiskematelt aladelt muldadega pottide veekasutus oli suurem.

Kolmandal perioodil (11.-15. nov) lisandusid statistiliselt olulised interaktsioonid põua ja taimede päritolu vahel ($F_{1,83} = 5,82$; $p = 0,018$) ning põua ja mulla päritolu vahel ($F_{1,83} = 13,22$; $p < 0,001$). Kontrolltöötleses veekasutus püsis varasemal tasemel, kuid põuatöötleses veekasutus langes rohkem niiskemast kliimast pärit taimede ja muldade puhul. Sarnane veekasutuse muster püsis põua jätkudes neljandal mõõtmisperioodil (11.-15. nov), kus esinesid olulised interaktsioonid põua

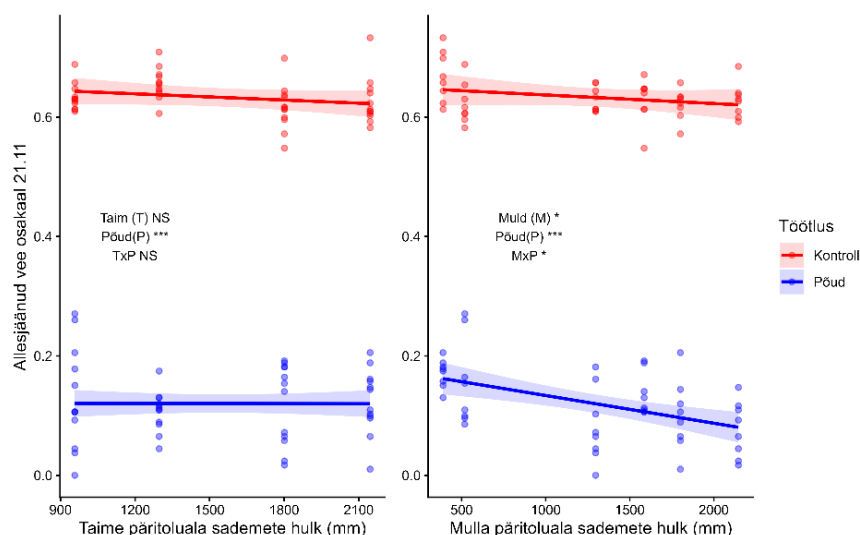
ja taimede päritolu vahel ($F_{1,84} = 5,97$; $p = 0,017$) ning põua ja mulla päritolu vahel ($F_{1,84} = 12,22$; $p < 0,001$). Viimasel mõõdetud perioodil (18.-21. nov) olid statistiliselt olulised interaktsioonid põua ja taimede päritolu ($F_{1,88} = 7,39$; $p < 0,01$) ning põua ja mulla päritolu vahel ($F_{1,88} = 7,27$; $p < 0,01$). Põuatöötuse puhul veekasutus oli väga madal, kuid kuivemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottide veekasutus püsis kõrgemal niiskemast kliimast pärit taimede ja muldadega pottidest.



NS: Y-telje skaalad erinevad

Joonis 6. Veekasutuse reageerimine põuale viies ajavahemikus sõltuvalt taime päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast ja mulla päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Märgitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

Põua lõpus allesjäänud vee osakaalul esines statistiliselt oluline interaktsioon põua ja mulla päritolu vahel ($F_{1,86} = 5,17$ $p = 0,025$). Põuatöötuse puhul oli allesjäänud vee osakaal suurem kuivemast kliimast pärit muldadega pottidel võrreldes niiskemast kliimast pärit muldadega (Joonis 7).



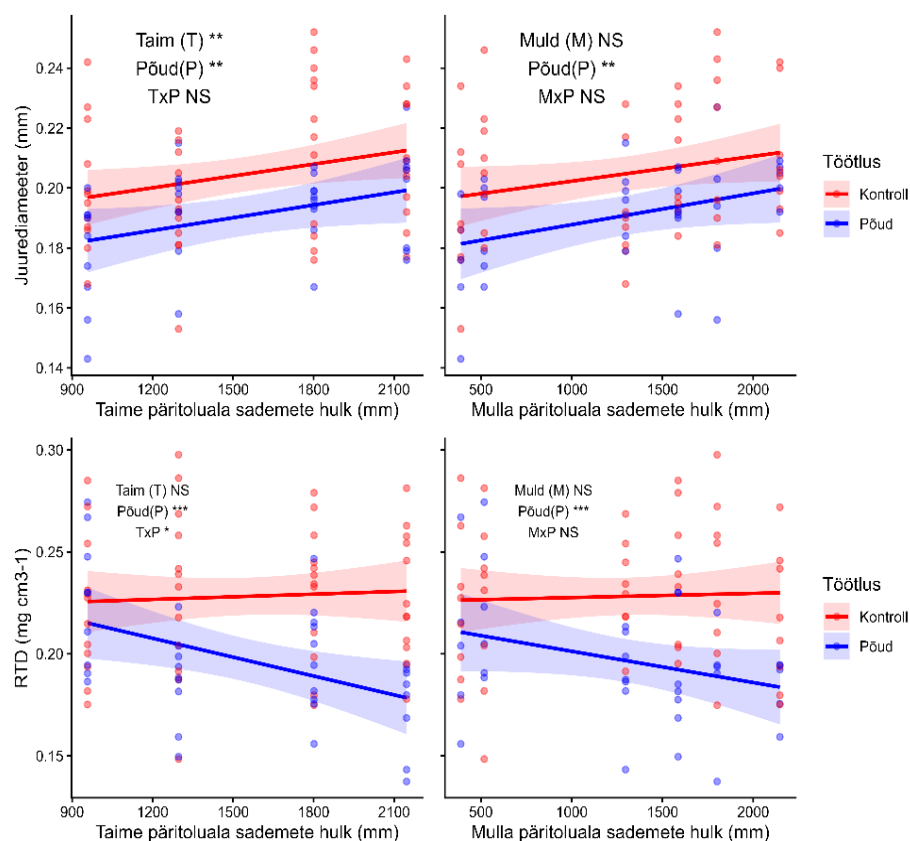
Joonis 7. Allesjäänud vee osakaal võrreldes mulla 100%-se veehoidmisvõimega põua lõpus vastavalt töötlusele ning sõltuvalt taime päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast ja mulla päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Märgitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

3.3 Taimede tunnused

Põua töötlus alandas oluliselt taimede kogu massi ($F_{1,84} = 179,13$; $p < 0,001$), lehtede kuivaine sisaldust ($F_{1,57} = 64,78$; $p < 0,001$), juure ja võsu biomassi suhet ($F_{1,88} = 123,01$; $p < 0,001$), juurte massi ($F_{1,84} = 187,61$; $p < 0,001$), ja tõstis juurte eripikkust ($F_{1,73} = 36,84$; $p < 0,001$), sõltumata taimede ja mulla päritolust (Lisa 2).

Taimede juurediameetrile esines põua töötluse mõju ($F_{1,75} = 10,52$; $p < 0,01$) ja taime päritolu mõju ($F_{1,75} = 8,41$; $p < 0,01$). Põuatöötlust kogenud taimede juurediameeter oli väiksem võrreldes kontrolltöötlusega ja niiskematelt aladelt pärit taimede juurediameeter oli suurem võrreldes kuivemate aladega (Joonis 8).

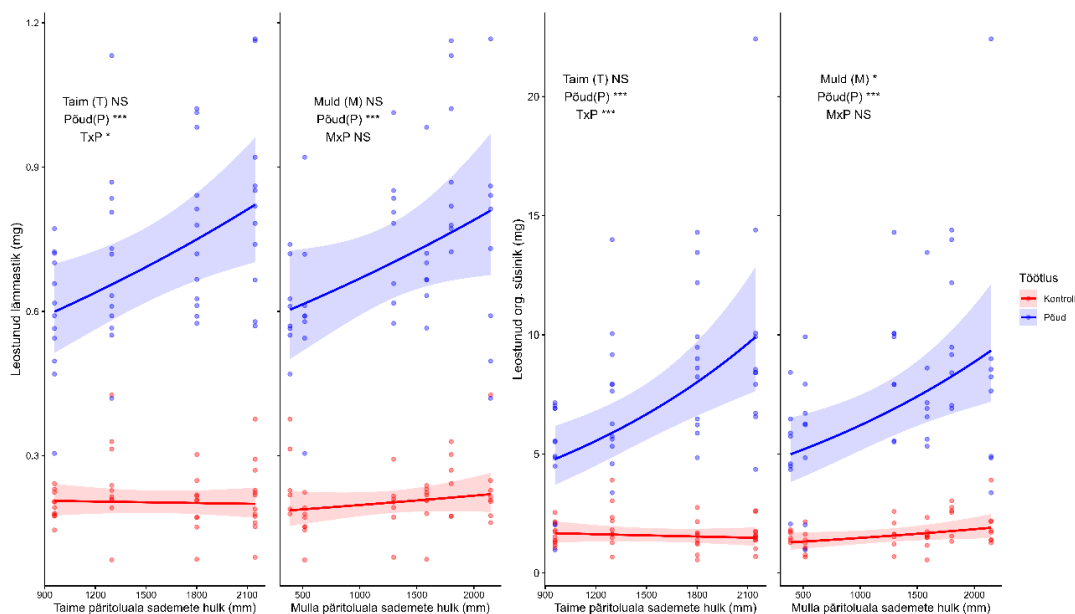
Juure koetihedusel esines interaktsioon põua ja taime päritolu vahel ($F_{1,78} = 4,92$; $p = 0,030$), kus niiskemast kliimast pärit taimed reageerisid põuatöötlusele alandades koetihedust, samas kui kuivemast kliimast pärit taimede koetihedus põuale oluliselt ei reageerinud (Joonis 8).



Joonis 8. Juurediameeter ja juure koetihedus (RTD – *Root tissue density*) kontroll- ja põuatöötlustes sõltuvalt taime ja mulla päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Märgitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

3.4 Pottide mullanõrutised

Nõrutistes leiduva orgaanilise lämmastiku ja süsiniku hulga puhul esines statistiliselt oluline interaktsioon põua ja taime päritolu vahel (vastavalt $F_{1,78} = 5,68$; $p = 0,020$ ja $F_{1,78} = 17,45$; $p < 0,001$), kus niiskemast kliimast pärit taimedega pottidest leostus põua korral rohkem orgaanilist lämmastikku ja süsinikku kui kuivemast kliimast pärit taimede puhul (Joonis 9).

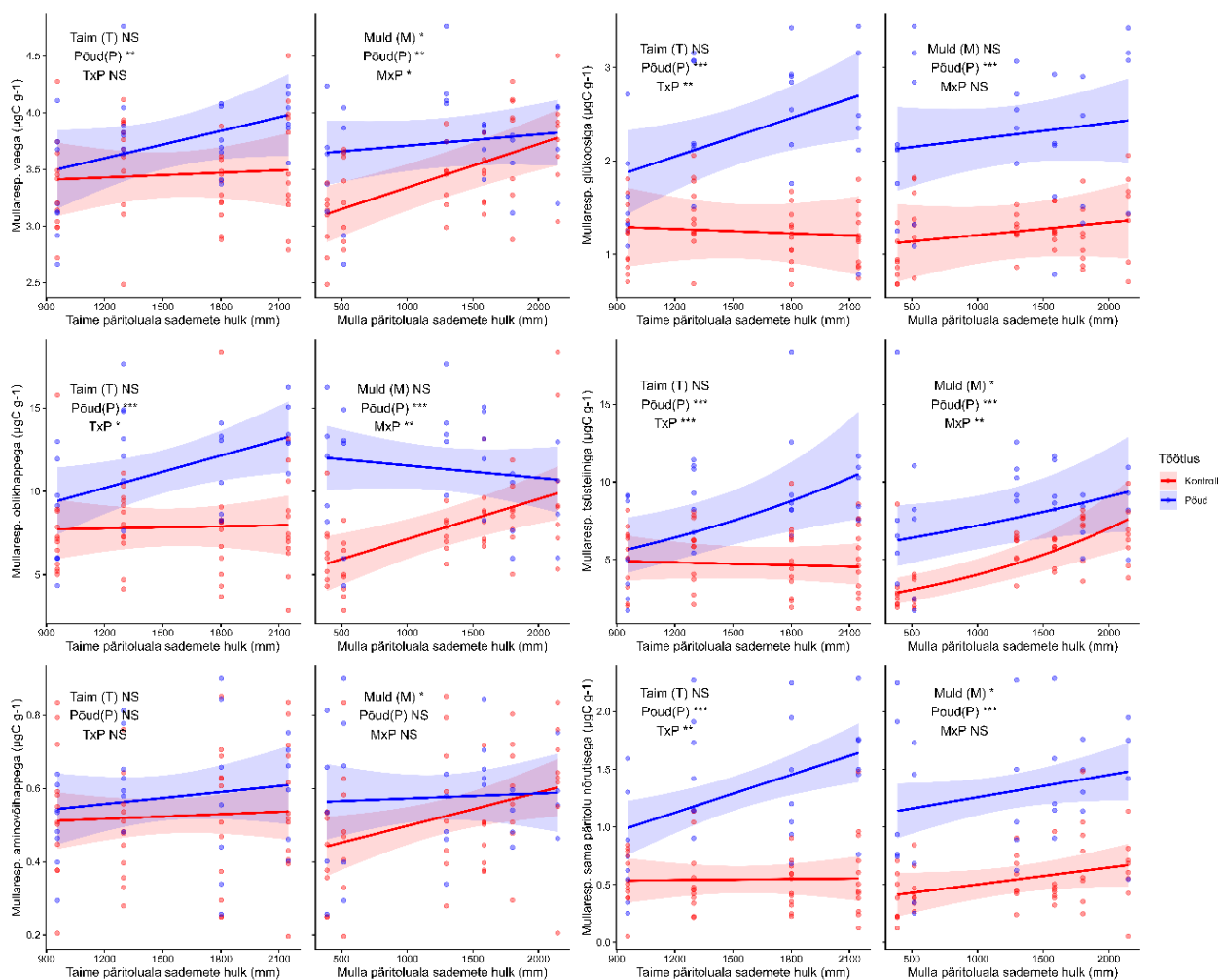


Joonis 9. Leostunud lämmastik ja orgaaniline süsinik töötluste järgi sõltuvalt taime ja mulla päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Märgitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

3.5 Mullarespiratsioon

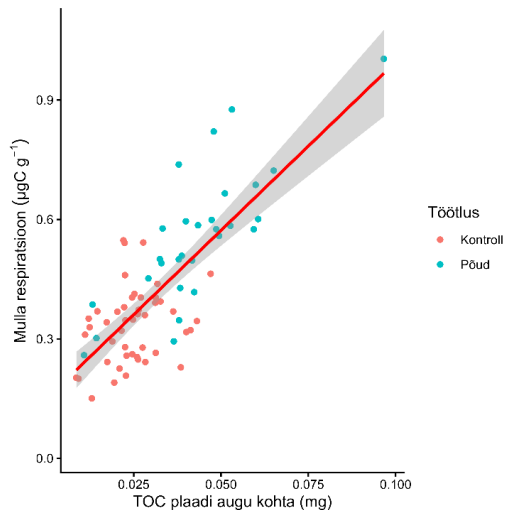
Mullarespiratsiooni analüüsid esines statistiliselt oluline interaktsioon põua ja mulla päritolu mõjude vahel kui mullale lisati destilleeritud vett ($F_{1,64} = 4,57$; $p = 0,036$), oblikhapet ($F_{1,64} = 10,14$; $p < 0,01$) ja tsüsteiini ($F_{1,58} = 8,43$; $p < 0,01$). Kõigi kolme substraadi puhul oli kuivematelt aladelt pärit muldade respiratsioon kõrgem põuatöötlustes kui kontrollis, kuid sademete hulga suurenedes jõudis mõlema töötluste respiratsioon sarnasele tasemele (Joonis 10).

Põua ja taime päritolu oluline interaktiivne mõju mulla respiratsioonile esines glükoosi ($F_{1,64} = 10,89$; $p < 0,01$), oblikhappe ($F_{1,64} = 4,74$; $p = 0,033$), tsüsteiini ($F_{1,58} = 13,97$; $p < 0,001$) ja sama poti päritolu nõrutise puhul ($F_{1,68} = 7,29$; $p < 0,01$). Kõigil juhtudel tagasid kuivemast kliimast pärit taimed stabiilse mikroobse respiratsiooni (respiratsioon on sarnane kontrolli ja põua töötluste vahel), samas kui niiskemast kliimast pärit taimede kujundatud mullakooslus näitas oluliselt kõrgendatud respiratsiooni põuatöötlustes võrreldes kontrolliga (Joonis 10).



Joonis 10. Mullarespiratsioon erinevate substraatidega kontroll- ja põuatöötlustes sõltuvalt mulda kujundanud taime päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast ja mulla päritoluala keskmisest aastasest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Tähistatud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

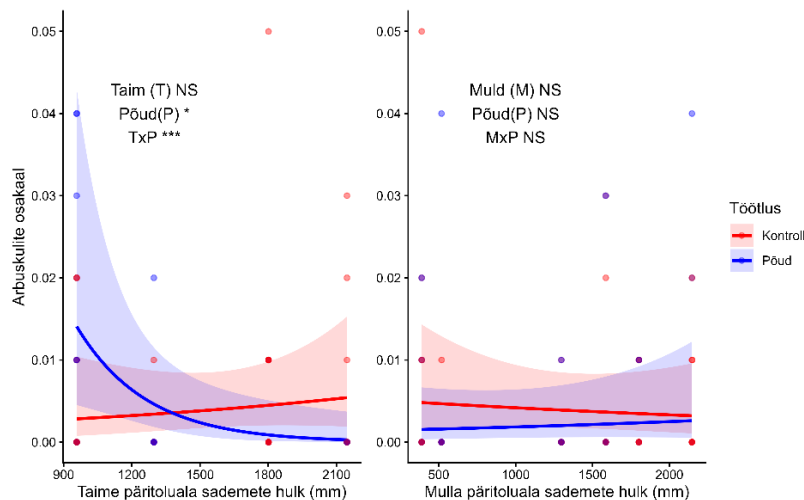
Kui igast potist korjatud mullanõrutisi lisati substraadina ühtsele mullasegule, leiti tugev positiivne korrelatsioon mulla respiratsiooni ja nõrutises sisalduva orgaanilise süsiniku hulga vahel (Pearsoni korrelatsioon $r = 0,77$, $p < 0,001$) (Joonis 11). Respiratsioon nõrutises sisalduva orgaanilise süsiniku ühiku kohta ei erinenud oluliselt ei põuatöötluste vahel ega taime ja muldade päritolude vahel ($p > 0,05$) ehk nõrutistes sisalduv süsiniku kogus seletas erinevusi respiratsioonis.



Joonis 11. Korrelatsioon kõikide muldade segu respiratsiooni ja poti nõrutise kogu orgaanilise süsiniku (TOC) MicroRespi plaadi augu kohta vahel. Punktid tähistavad poti nõrutisi, punase joonega tähistatud lineaarregressioon, halli alaga 95% usaldusintervall.

3.6 Arbuskulaarse mükoriisa kolonisatsioon

Arbuskulaarse mükoriisaseente arbuskulite osakaalus esines statistiliselt oluline interaktsioon põua ja taime päritolu vahel ($Df = 1$, $\chi^2 = 11,54$; $p < 0,001$), kus kuivematelt aladelt pärit taimede puhul oli põua järel juurtes arbuskuleid rohkem kui niiskest kliimast pärit taimede puhul (Joonis 12).



Joonis 12. Arbuskulaarse mükoriisa arbuskulite osakaal taimede juurtes kontrolli ja põua töötlustes sõltuvalt taime päritoluala aasta keskmisest sademete hulgast ja mulla päritoluala aasta keskmisest sademete hulgast. Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud üldise segamudeli regressioonijoon, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Tärnid tähistavad mudeli parameetrite olulise nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

4. Arutelu

Antud katses kasutati eri sademete hulgaga aladelt pärit taimepopulatsioone ja mullakooslusi selgitamaks taime lokaalse kohastumuse ning mikroobioomi rolli põuataluvuse kujunemisel. Leidsin, et nii taimede kui mulla mikroobioomi koosluse päritolu mõjutasid oluliselt süsiniku voogu nii enne põuda, põua jooksul kui ka sellest taastumise perioodil. Üldiselt avaldas põud CO₂ voogudele tugevat negatiivset mõju, kuid kuivematelt aladelt pärit muldadega põuatöötlaste potid suutsid säilitada kõrgemat respiratsiooni ja fotosünteesi taset põua ajal. Rohkemate sademetega aladelt pärit muldadega pottidel oli enne põuda kõrgem produktioon, mis ühtib ka varasemate uuringutega (Austin, 2002; Austin & Sala, 2002; Bai et al., 2008). Põua ajal kõrgema süsiniku voo tagamine kuivemast kliimast pärit mikroobioomi poolt võib tuleneda mikroobioomi paremast kohastumusest põua- ja muude stressitingimustega (Evans & Wallenstein, 2014; Knight et al., 2024; Malik et al., 2020). Samuti on leitud, et kuiva kliimaga kohastunud mikroobioomiga inokuleeritud puuseemikute elumus on suurem põua tingimustes (Allsup et al., 2023). Vee kättesaadavuse vähenemisel on kohastunud mikroobid võimelised suurendama oma rakusisest lahustunud ainete kontsentratsiooni, et vältida vee kadu keskkonda (Malik et al., 2020; Schimel, 2018).

Leidsin, et põua ajal ja lõpus püsis kuivematelt aladelt pärit mulla mikroobioomiga pottide veekasutus kõrgem, mis viitab transpiratsiooni jätkumisele vaatamata põuale. Samuti oli põua lõpus allesjäänud vee osakaal suurem kuivemast kliimast pärit muldadega pottide puhul, mis viitab kuivade oludega kohastunud mullamikroobioomi võimele indutseerida ka säästlikumat veekasutust (Carter et al., 2023). Mikroobioom on võimeline eritama ka ise aineid, et vähendada vee kadu enda ümber asuvast mikrokeskkonnast (Malik et al., 2020; Schimel, 2018). Samuti on näidatud, et arbuskulaarmükoriissed seened parandavad taimede veekasutuse efektiivsust (Pérez-Redondo et al., 2026; Ren et al., 2019) ja panustavad vee transpordiga taime (Abdalla et al., 2023; Kakouridis et al., 2022).

Põua ajal ja lõpus oli taime päritolu mõju olulisus respiratsioonile ja fotosünteesile väiksem kui mulla päritolu mõju. Samas põuast taastumisel oli lisaks mulla päritolule oluline ka taime päritolu, kus kuivemast kliimast pärit taimedega potid taastusid rohkem, mis viitab taimede lokaalsele kohastumisele kliima ja põuaga. Sarnast mõju on leitud ka varasemates töödes, kus vastupidavus põuastressile oli parem ning pärast põuda taastus gaasivahetus kiiremini kuivemast kliimast pärit taimedel (Berger et al., 2020; Bi et al., 2023).

Põud vähendas tugevalt taimede fotosünteesivõimekust ja biomassi tootmist ning mõjutas oluliselt ka lehe ja juurte tunnuseid. Põua tingimustes võiksid taimed suurendada süsiniku allokatsiooni juurte kasvu, et parandada vee omastamise võimet, ja suurendada juurte koetihedust ning lehe kuivaine sisaldust, kuna need tunnused vähendavad veestressi mõju taimede funktsioonidele (Bongers et al., 2017; de Vries et al., 2016; Lozano et al., 2020; Sun et al., 2024). Samas antud töös leidsin, et lehe kuivaine sisaldus ja juure ning võsu biomassi suhe hoopis vähenesid põuatöötuses. Selles töös mõõdeti tunnuseid kaks kuud peale põua lõppu, mistõttu võib selline muutus tunnustes peegeldada taimede vastust põuajärgsetele tingimustele. Pärast põuda veega kastmisel toimub mullast toitainete leostumine, kus toitained nagu süsinik, fosfor ja lämmastik võivad muutuda ka rohkem kättesaadavaks (nn *Birch effect*) (Birch, 1958; Cabrera, 1993; Gordon et al., 2008). Taimed saavad juureeritistega ka aktiveerida kasulikku mulla mikrobioomi, et võimaldada toitainete kiire mineralisatsioon ja kiirem kasv pärast põuda ning olla konkurentsivõimeline edukamad (de Vries et al., 2023; Williams & de Vries, 2020). Seetõttu võib olla kasulikum põuast taastumisel lülituda kiiremale kasvustrateegiale, millele on iseloomulik suure hulga aga vähem kaitstud lehtede ja juurte tootmine. Lülitumine kiirele kasvustrateegiale võib olla kohane, kui peale põuda järgneb pikem niiske periood, kus tuleb konkureerida kiirekasvuliste liikidega. Siiski madalama stressitaluvusega lehtede ja juurte tootmine võib korduvate põuatsüklite korral muuta taimi põuatundlikumaks (Oram et al., 2023; Wilcox et al., 2021).

Põua järgselt kasvasid niiskemast kliimast pärit taimed madalama koetihedusega juuri, samas kui kuivemast kliimast pärit taimedel selline reaktsioon puudus. See võib viidata, et kuigi vastus põuale oli plastiline, siis kuivematelt aladelt pärit taimedel oli kohastumus säilitada kõrgem juurte koetihedus, mis ühtib aeglase kasvustrateegiaga (Ryser, 1996). Teisisõnu plastilised reaktsioonid põuale sisaldavad geneetilist komponenti, kus kliimaomane põua sagedus määrab plastilisuse iseloomu. Samuti võis mulla mikrobioom mõjutada tunnuste avaldumist, kus kuivema kliima mikrobioom vähendas juurte koetiheduse plastilist reaktsiooni põuale. Münzbergová et al., (2017) tehtud katses samuti punase aruheinaga, kus vaadeldi temperatuuri- ja sademete gradienti hindamiseks taimede edukust ja lokaalset kohastumust, leiti samuti plastilisuse ja kohastumise koosmõju, kus tunnused, mis olid seotud ressursside hankimisega, olid rohkem seotud päritolukliimaga.

Juurediameetril esines taime päritolu mõju, kus rohkemate sademetega aladelt pärit taimede juurediameeter oli suurem. Suurem juurediameeter võimaldab suuremat AM seente kolonisatsiooni, mis omakorda aitab põuda paremini üle elada (Al-Karaki et al., 2004; Brundrett, 2002). Antud töös mõõdetud juurte diameeter oli põuatöötuses ja kuivematelt aladelt pärit

taimedel väiksem vastupidiselt oodatule. Siiski esines kuivema kliima taimede juurtes rohkem arbuskuleid põuatingimustes kui niiskema kliima taimede juurtes. Juurediameeter võib olla liigisiselt varieeruv ja võib olla seotud juurte muude funktsioonidega, mille tõttu ei pruugi see selles töös olla seotud kolonisatsiooniga (Rodríguez-Alarcón et al., 2024). Näiteks suurem diameeter võib peegeldada vee ja toitainete transpordi võimekust või juureeritiste hulka (Hou et al., 2025; Williams et al., 2022). Samas arbuskulite osakaal juurtes on heaks indikaatoriks vastastikku kasulikust sümbioosist, kuna arbuskulid on keskse tähtsusega ressursside vahetamisel (Johnson et al., 2010).

Antud katses oli mullakooslustel võimalik mitu nädalat põuast taastuda. Põuajärgselt oli tõenäoliselt mikroobne aktiivsus väga madal, mida peegeldas ka madal süsiniku voog (Du et al., 2020). Neli päeva pärast põua lõppu tuvastasime mullanõrutusi kogudes suurenenud süsiniku ja lämmastiku kättesaadavuse mullas, mis ilmselt tulenes taimejuurte suurenenud eritistest, aga ka põua tagajärjel surnud rakkude lagunemisest (Hou et al., 2025; Lellei-Kovács et al., 2025). Mullas süsiniku kättesaadavuse suurenemine polnud aga ühtlane, vaid sõltus taime päritolust, kus niiskemast kliimast pärit taimedele oli omane järsem tõus võrreldes kuivemast kliimast pärit taimedega. Süsiniku suurenenud hulk nõrutistes oli tugevalt seotud mikrobioomi suurenenud aktiivsusega, mis võib viidata, et niiskemast kliimast pärit taimed rakendavad kiiret kasvustrateegiat, eritades rohkem juureeritisi, mille kaudu jõuab mulda rohkem orgaanilist süsinikku, suurendades ka poti nõrutiste lämmastiku ja süsiniku hulka. Mulla mikrobioomi suurem aktiveerimine on osa kiirest kasvustrategiast, kus niiskemast kliimast pärit taimede põuataluvus on madalam, kuid mulla mikrobioomi aktiveerimine on intensiivsem, võimaldades kiiremat orgaanilise aine mineralisatsiooni ning kasvu pärast põuda (de Vries et al., 2023; Koziol et al., 2012; Williams & de Vries, 2020). Sarnast erinevust kiire-aeglase elustrategia vahel juureeritistes on leitud ka eri liikidel, kus kiire elustrategiaga suur parthein (*Glyceria maxima*) investeeris rohkem eritistesse, mõjutades mulla toitaineringlust rohkem võrreldes saleda tarna (*Carex acuta*) aeglase strateegiaga (Kaštovská et al., 2015). Hou et al., (2025) artiklis, kus uuriti seoseid juureeritiste ja põua vahel rohumaa eri liikide puhul, tuuakse samuti välja, et kõrgem juureeritiste tootmine tõstis mulla respiratsiooni pärast põuda. Samuti leidsid autorid, et suurenenud juureeritised võivad parendada mikrobioomi ja taimede taastumist pärast põuda ning olla seotud kiire kasvustrategiaga. Selles töös oli mulla basaalne mikroobne respiratsioon (respiratsioon veega) ja ka respiratsioon eri substraatidega põuatöötlustes niiskemast kliimast pärit taimede puhul kõrgemad võrreldes kuiva kliima taimedega. Lisaks, kui iga poti mullale lisati sellest potist pärinevaid nõrutisi, siis oli mikroobne respiratsioon põuatöötlustes eriti kõrge just

niiskemast kliimast pärit taimede puhul. Sellised mullad olid oma basaalse respiratsiooni poolest aktiivsemad ja said lisaenergiat kõrge süsinikusisaldusega nõrutistest. Seega kõrgendatud respiratsioon tulenes nii aktiivsemast mikroobikooslusest kui ka eri taimedelt pärinevate nõrutiste süsinikusisalduse erinevustest.

Mulla päritolul oli samuti oluline mõju mikroobsele aktiivsusele ning selle taastumisele pärast põuda. Kuivema kliima muld näitas jätkuvalt kõrgemat respiratsiooni 8 nädalat peale põuda, samas kui niiskema kliimaga muld näitas kõrgemat respiratsiooni kontrolltöötluses aga põuatöötluses oli lisaaktivatsioon katse lõpuks kadunud. Suurema aktiivsusega niiske koha mullakooslus võis juba taastumise ajaga jõuda lisaressursid ära tarbida ehk niiske kliima päritoluga mullas toimub taastumine kiiremini. Põuast taastumisel võib eksisteerida lõivsuhe või alternatiivsed strateegiad põuataluvuse ja taastumise vahel, kus mikroobloom võib olla kas põua suhtes taluv, aga samas aeglase taastumisega, või olla põuatundlik, kuid taastuda kiirelt (de Vries et al., 2019; Karlowsky et al., 2018; Williams & de Vries, 2020).

Selles töös leidsin, et kuivematelt aladelt pärit taimedel ja mulla mikroobloomil oli suurem põuataluvus, mida näitas fotosünteesi ja respiratsiooni säilimine põua ajal. Samuti parandas kuiva kliimaga kohastunud mulla mikroobloom taimede veekasutuse efektiivsust ja aitas põua lõpuks säilitada rohkem vett mullas. Põuajärgsel taastumisel oli oluline taime päritolu, kus kuivast kliimast pärit taimed suutsid taastada gaasivahetuse kiiremini kui niiskest kliimast pärit taimed. Samas põuajärgsed muutused tunnustes olid kõikidel taimedel sarnased, tootes vähem kaitstud lehtesid ja allokeerides vähem süsinikku juurte kasvu. Kuigi selline reaktsioon on soodne põuajärgses ressursikülluses konkurentsipüsimiseks, siis võib see kahandada taimede stressitaluvust sagenevate põudade korral. Samas juurte koetiheduse puhul oli taime päritolu oluline, kus kuivemast kliimast pärit taimed ei kahandanud juurte kaitset põua järel, mis viitab sagedaste põudadega kliima rollile stressitaluvuse kujunemisel pikemas perspektiivis. Põuda aitasid üle elada ka AM seened, mille arbuskulite rohkus kuivast kliimast pärit taimedel oli põuatöötluses suurem, viidates tugevamale mutualistlikule suhtele taime ja AM seente vahel. Samas aeglase kasvustrateegiaga taimed ei panustanud juureeritistega samal määral süsinikku mikroobloomi aktiveerimiseks peale põuda kui niiskema kliima päritoluga taimed. Lisaks reageerisid niiskemast kliimast pärit taimede kujundatud mullad suurenenud süsiniku hulgalet rohkem kui kuivemast kliimast pärit mullad ning jõudsid varasemale respiratsiooni tasemele kiiremini, viidates kiiremale stressist taastumise võimele. Samas kiire strateegia ei pruugi põuasündmuste sagenemisel enam toimida, kuna pärast põuda on süsiniku ja lämmastiku kadu süsteemist suur ning taimed ja mikroobloom ei suuda enam taastuda mitme järjestikulise põua puhul

(Ingrisch et al., 2018; Oram et al., 2025). Samuti ei pruugi suuta aeglase kasvustrateegiaga kooslused intensiivsemat põuaperioodi enam taluda, kus vee kättesaadavus võib langeda alla kriitilise piiri (Ingrisch et al., 2023; Oram et al., 2025). Mõlemal juhul võivad kooslused muutuda ja nihkuda alternatiivsesse olekusse (Bardgett & Caruso, 2020; Evans & Wallenstein, 2014). Selliste võimalike alternatiivsete olekute iseloomu ja tõenäosuse kirjeldamine on veel algjärgus ja vajab edasist uurimist.

Antud töö tulemuste põhjal võib järeldada, et nii taimede kui mulla mikrobioomi kliimaatiline päritolu mängib olulist rolli ökosüsteemi võimekuses põuaga toime tulla. Paremaks mikrobioomi rolli arusaamiseks oleks järgmise sammuna vajalik kirjeldada mulla mikrobioomi ja selle muutust molekulaarsel tasemel. DNA-põhiste meetoditega oleks võimalik määrata erinevate mullataksonte ohtrused ning millised taksonid korreleeruvad mullas taime põuataluvusega. Samuti võiks uurida juureeritiste keemilist koostist ja juureeritistest saadava süsiniku liikumist mikroobsesse biomassi näiteks isotoopmärgendite kaudu, et saada paremat ülevaadet taime ja mikrobioomi vahelisest interaktsioonidest.

Kokkuvõte

Taimedel ja mulla mikrobioomil on välja kujunenud erinevad kohastumused ja strateegiad põua üle elamiseks. Taimed on võimelised reageerima põuale nii läbi fenotüübilise plastilisuse kui ka kohastumuste, mis on omased päritolukliimale. Kuiva kliimaga kohastunud taimedel ja mulla mikrobioomil on üldjuhul kõrgem põuataluvus ja aeglane elustrateegia. Kontrastina rakendavad niiske kliimaga kohastunud taimed ja mulla mikrobioom kiiret elustrateegiat, mis on lõivsuhtes põuataluvusega, kuid seetõttu on põuast taastumine kiirem.

Selles töös tehti katse, kus erinevate sademete hulgaga aladelt pärit punase aruheina (*Festuca rubra*) taimi inokuleeriti eri sademete hulgaga aladelt pärit mullakooslustega. Taimed pärinesid neljalt alalt, kahelt rohkete ja kahelt keskmise sademete hulgaga alalt. Mullainokulaat pärines kuult alalt, kus lisaks eelnevale neljale alale lisandus inokulaat kahelt kuivalt alalt semiariidse kliimaga. Pooled kasvatatud taimed läbisid põuatöötlust, mille abil hinnati taimede ja mulla ning nende kombineeritud vastust põuale, mille hindamiseks mõõdeti CO₂ voogusid, taimede tunnuseid ja mulla respiratsiooni.

Töö tulemustest selgus, et pärast põuda oli taimede kasvuvastus plastiline, kus põuda kogenud taimede tunnused nihkusid kiirema elustrateegia suunas. Lehtede kuivaine sisaldus ja juure ning võsu biomassi suhe vähenesid vastupidiselt hüpoteesile, et põuaga kohastunud taimed peaksid suurendama oma kudede vastupidavust ja panustama rohkem maa-alustesse osadesse, et parandada vee kättesaadavust. See võib tuleneda pärast põuda suurenenud toitainete kättesaadavusest, kus kiirele elustrateegiale omased tunnused tagavad parema konkurentsivõime kui põuale järgneb pikem niiske periood. Samas juurte koetihedus püsis kuiva kliima päritoluga taimedel konstantsena, mis võib viidata lokaalsele kohastumisele pikematele ja sagedastele põuaperioodidele. Samuti oli AM seente arbuskulite osakaal juurtes suurem põuatöötluste kuiva kliima päritoluga taimedel, mis viitab, et AM seente sümbioos võis aidata tagada kõrgemat põuataluvust.

Samuti leidsin, et kuigi kuivematelt aladelt pärit muldade respiratsioon oli üldiselt madalam niisketes tingimustes, püsis kuiva kliima mullamikrobioomi aktiivsus peale põuda pikemalt kõrgena võrreldes niiskemast kliimast pärit muldadega. Selline erinevus võib tuleneda mikrobioomi strateegiate erinevustest, kus kuivema kliima mullad on põuataluvamad, kuid taastuvad aeglasemalt, samas kui niiskema kliimaga muldade puhul oli põuajärgne ajutine aktiivsuse tõus katse lõpuks juba kadunud. Lisaks leidsin, et kuivadelt aladelt pärit taimede kujundatud muldade respiratsioon oli stabiilsem pärast põuda, samas kui niiskest kliimast pärit

taimed kujundasid mulda reageerima põuale suurema respiratsiooniga, mis korreleerus juureeritiste suurenenud süsinikusisaldusega. Juureeritiste süsinikusisaldus viitab elustrateegiatele, taimed aktiveerivad mullamikrobioomi kõrgeenenud juureeritiste tootmisega, mille kaudu tagatakse kiirem põuast taastumine.

See töö näitas, et mulla päritolul on mõju taimede põuataluvusele ja taimede päritolul on mõju mulla mikrobioomi aktiivsusele ning nende vastastikune mõju peegeldab kohastumust kliimaoludega. Järjestikulised häiringud nagu põud võivad mõjutada negatiivselt tugevalt reageerivate taimede ja muldade koosluste stabiilsust, kuna mitme lühikese ajalise vahega põua esinemisel ei pruugi seni positiivselt mõjunud kohastumused enam optimaalset talitlust tagada. Kuigi kuiva kliimaga kohastunud taimed ja mullad on põuataluvamad, võivad intensiivsemad põuad ületada ka nende taluvuse kriitilisi piire. Muutused taimede ja mulla vahelistes interaktsioonides kliimamuutuste tõttu võivad mõjutada omakorda laiemalt ökosüsteemi toimimist ja toitainete ringlust, kus varasemad strateegiad ei pruugi samamoodi enam toimida.

Summary

Plants and soil microorganisms have various adaptations and strategies for drought survival. Plants can respond to drought through phenotypic plasticity and adaptations that are specific to their climate of origin. Reflecting a trade-off between tolerance and resilience, plants and soils adapted to dry climates tend to have higher drought tolerance and slower life history strategies than those adapted to wet climates.

In this study, an experiment was conducted in which plants of *Festuca rubra* originating from sites with different precipitation levels were inoculated with soils from sites with different precipitation levels. Plants originated from two sites with high precipitation and two with intermediate precipitation. Soil inoculum came from six sites; inoculum was collected from two dry areas in addition to the aforementioned high and intermediate precipitation areas. A drought treatment was imposed on half of the plants to assess the responses to drought of plants, soils, and their combination, as reflected in CO₂ fluxes, plant traits and soil respiration.

Plant responses to drought were plastic, such that droughted plants expressed traits associated with fast life history strategies. Traits such as leaf dry matter content (LDMC) and root-to-shoot biomass ratio decreased, contrary to the hypothesis that drought-adapted plants should increase their tissue protection and invest more in root biomass to improve water availability. This may result from increased nutrient availability following drought, such that plants switch to a fast life history strategy, producing less resilient tissues, which may increase plant competitive ability when a longer wet period follows drought. Nonetheless, root tissue density (RTD) declined in the drought treatment in wet climate plants but remained constant in plants originating from drier climate, which may indicate local adaptation to prolonged drought conditions. Similarly, the proportion of AMF (arbuscular mycorrhizal fungi) arbuscules in roots was higher in droughted plants from dry climates, suggesting that AMF symbiosis may have helped to improve their drought tolerance.

Although soil respiration was generally lower in soils from drier climates, soil microbiomes from dry climate maintained enhanced respiration following drought, whereas among soils originating from wetter climates, soil respiration levels stabilised at similar levels in drought and control treatments by the end of recovery period. This difference may reflect diverging strategies adopted by taxa comprising the different soil microbiome, such that taxa in soils from drier climates are adapted to droughts, but recover more slowly, while taxa in soils from wetter climates possess faster recovery but low drought tolerance. Similarly, soils conditioned by plants from dry climates

exhibited more stable respiration levels after drought, whereas soil conditioned by plants from wet climates responded to drought with higher respiration, which was associated with increased soil carbon inputs, indicating enhanced root exudation. The carbon content of soil leachates was linked to plant growth strategies, with plants originating from wet climates stimulating the soil microbiome through higher carbon content in root exudates, ensuring faster recovery from drought and higher resilience.

This experiment showed that soil origin has an important effect on plant drought tolerance while plant origin influences soil microbial activity, with their mutual influences reflecting climatic conditions. This highlights that plant and soil responses to drought cannot be fully understood in isolation. Consecutive disturbances such as drought can negatively affect the stability of plant and soil communities, with successive droughts causing community shifts. Although plants and soils adapted to dry climates are more drought tolerant, droughts are predicted to become more intense and may exceed critical thresholds. Current organismal strategies may prove maladaptive when faced with increasing climate change, and changes in plant-soil interactions may, in turn, affect ecosystem functioning and nutrient cycling.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajaid, Marinat ja Johni, toetuse ja juhendamise eest magistritöö valmimisel, eriti analüüsi ning kirjutamise etapis. Samuti olen väga tänulik Evolutsioonilise taimeökoloogia töörühma liikmetele abi eest katse läbiviimisel, eelkõige Miinale ja Piiale, ja töörühmale mind kaasamast oma tegemistesse.

Lisaks tänan oma toredaid kursusekaaslasi, kes tegid magistriõpingud märksa meeldivamaks ja lihtsamaks. Tänaksin veelkord Piiat, kellega oli Tšehhis veedetud vahetussemestri ajal tore eesti keeles suhelda ja muljeid jagada.

Kasutatud kirjandus

- Abdalla, M., Bitterlich, M., Jansa, J., Püschel, D., & Ahmed, M. A. (2023). The role of arbuscular mycorrhizal symbiosis in improving plant water status under drought. *Journal of Experimental Botany*, 74(16), 4808–4824. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad249>
- Ali, S., & Khan, N. (2021). Delineation of mechanistic approaches employed by plant growth promoting microorganisms for improving drought stress tolerance in plants. *Microbiological Research*, 249, 126771. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2021.126771>
- Al-Karaki, G., McMichael, B., & Zak, J. (2004). Field response of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress. *Mycorrhiza*, 14(4), 263–269. <https://doi.org/10.1007/s00572-003-0265-2>
- Allsup, C. M., George, I., & Lankau, R. A. (2023). Shifting microbial communities can enhance tree tolerance to changing climates. *Science*, 380(6647), 835–840. <https://doi.org/10.1126/science.adf2027>
- Anthropic. (2025). *Claude Sonnet 4.6* [Tehisintellekti mudel]. <https://www.anthropic.com>
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11(1), 3–42. <https://doi.org/10.1007/s005720100097>
- Austin, A. T. (2002). Differential effects of precipitation on production and decomposition along a rainfall gradient in Hawaii. *Ecology*, 83(2), 328–338. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083%5B0328:DEOPOP%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083%5B0328:DEOPOP%5D2.0.CO;2)
- Austin, A. T., & Sala, O. E. (2002). Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 13(3), 351–360. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02059.x>
- Bachofen, C., Perret-Gentil, A., Wohlgemuth, T., Vollenweider, P., & Moser, B. (2021). Phenotypic plasticity versus ecotypic differentiation under recurrent summer drought in two drought-tolerant pine species. *Journal of Ecology*, 109(11), 3861–3876. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13762>
- Bai, Y., Wu, J., Xing, Q., Pan, Q., Huang, J., Yang, D., & Han, X. (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 89(8), 2140–2153. <https://doi.org/10.1890/07-0992.1>

- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57(Volume 57, 2006), 233–266. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>
- Bandopadhyay, S., Li, X., Bowsher, A. W., Last, R. L., & Shade, A. (2024). Disentangling plant- and environment-mediated drivers of active rhizosphere bacterial community dynamics during short-term drought. *Nature Communications*, 15(1), 6347. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-50463-1>
- Bardgett, R. D., & Caruso, T. (2020). Soil microbial community responses to climate extremes: Resistance, resilience and transitions to alternative states. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1794), 20190112. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0112>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bennett, J. A., & Klironomos, J. (2019). Mechanisms of plant–soil feedback: Interactions among biotic and abiotic drivers. *New Phytologist*, 222(1), 91–96. <https://doi.org/10.1111/nph.15603>
- Berger, J. D., Ludwig, C., & Whisson, K. (2020). Changing water use and adaptive strategies along rainfall gradients in Mediterranean lupins. *Plant Biology*, 22(2), 298–308. <https://doi.org/10.1111/plb.13076>
- Bi, M.-H., Jiang, C., Yao, G.-Q., Turner, N. C., Scoffoni, C., & Fang, X.-W. (2023). Rapid drought-recovery of gas exchange in *Caragana* species adapted to low mean annual precipitation. *Plant, Cell & Environment*, 46(8), 2296–2309. <https://doi.org/10.1111/pce.14635>
- Birch, H. F. (1958). The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 10(1), 9–31. <https://doi.org/10.1007/BF01343734>
- Blumenthal, D. M., Mueller, K. E., Kray, J. A., Ocheltree, T. W., Augustine, D. J., & Wilcox, K. R. (2020). Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: The central roles of phenology and leaf dry matter content. *Journal of Ecology*, 108(6), 2336–2351. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13454>
- Bongers, F. J., Olmo, M., Lopez-Iglesias, B., Anten, N. P. R., & Villar, R. (2017). Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different microclimatic sites. *Plant Biology*, 19(3), 386–395. <https://doi.org/10.1111/plb.12544>
- Brooks, M., E., Kristensen, K., Benthem, K., J., van, Magnusson, A., Berg, C., W., Nielsen, A., Skaug, H., J., Mächler, M., & Bolker, B., M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility

- among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9(2), 378. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154(2), 275–304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), Article 4. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Cabrera, M. L. (1993). Modeling the flush of nitrogen mineralization caused by drying and rewetting soils. *Soil Science Society of America Journal*, 57(1), 63–66. <https://doi.org/10.2136/sssaj1993.03615995005700010012x>
- Campbell, C. D., Chapman, S. J., Cameron, C. M., Davidson, M. S., & Potts, J. M. (2003). A rapid microtiter plate method to measure carbon dioxide evolved from carbon substrate amendments so as to determine the physiological profiles of soil microbial communities by using whole soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(6), 3593–3599. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.6.3593-3599.2003>
- Carter, K. R., Nachtsheim, A. C., Dickman, L. T., Moore, E. R., Negi, S., Heneghan, J. P., Sabella, A. J., Steadman, C. R., Albright, M. B. N., Anderson-Cook, C. M., Comas, L. H., Harris, R. J., Heikooop, J. M., Lubbers, N., Marina, O. C., Musa, D., Newman, B. D., Perkins, G. B., Twary, S., ... Sevanto, S. (2023). Drought conditioning of rhizosphere microbiome influences maize water use traits. *Plant and Soil*, 492(1), 587–604. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06204-2>
- de Vries, F., Lau, J., Hawkes, C., & Semchenko, M. (2023). Plant–soil feedback under drought: Does history shape the future? *Trends in Ecology & Evolution*, 38(8), 708–718. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.03.001>
- de Vries, F. T., Brown, C., & Stevens, C. J. (2016). Grassland species root response to drought: Consequences for soil carbon and nitrogen availability. *Plant and Soil*, 409(1), 297–312. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2964-4>
- de Vries, F. T., Williams, A., Stringer, F., Willcocks, R., McEwing, R., Langridge, H., & Straathof, A. L. (2019). Changes in root-exudate-induced respiration reveal a novel mechanism through which drought affects ecosystem carbon cycling. *New Phytologist*, 224(1), 132–145. <https://doi.org/10.1111/nph.16001>
- Dirihan, S., Helander, M., Väre, H., Gundel, P. E., Garibaldi, L. A., Irisarri, J. G. N., Saloniemi, I., & Saikkonen, K. (2016). Geographic variation in *Festuca rubra* L. ploidy levels and systemic

- fungal endophyte frequencies. *PLOS ONE*, 11(11), e0166264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166264>
- Du, Y., Wang, Y.-P., Su, F., Jiang, J., Wang, C., Yu, M., & Yan, J. (2020). The response of soil respiration to precipitation change is asymmetric and differs between grasslands and forests. *Global Change Biology*, 26(10), 6015–6024. <https://doi.org/10.1111/gcb.15270>
- Evans, S. E., & Wallenstein, M. D. (2014). Climate change alters ecological strategies of soil bacteria. *Ecology Letters*, 17(2), 155–164. <https://doi.org/10.1111/ele.12206>
- Festuca rubra* L. | *Plants of the World Online* | *Kew Science*. (s.a.). Plants of the World Online. Vaadatud 19.04.2026 <http://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:30010036-2>
- Fierer, N. (2017). Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 15(10), 579–590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>
- Fonseca, C. R., Overton, J. McC., Collins, B., & Westoby, M. (2000). Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology*, 88(6), 964–977. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00506.x>
- Fort, F., Jouany, C., & Cruz, P. (2013). Root and leaf functional trait relations in *Poaceae* species: Implications of differing resource-acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology*, 6(3), 211–219. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts034>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression* (Third). Sage. <https://www.john-fox.ca/Companion/>
- Franks, S. J., Weber, J. J., & Aitken, S. N. (2014). Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, 7(1), 123–139. <https://doi.org/10.1111/eva.12112>
- Gordon, H., Haygarth, P. M., & Bardgett, R. D. (2008). Drying and rewetting effects on soil microbial community composition and nutrient leaching. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(2), 302–311. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.08.008>
- Gorné, L. D., Díaz, S., Minden, V., Onoda, Y., Kramer, K., Muir, C., Michaletz, S. T., Lavorel, S., Sharpe, J., Jansen, S., Slot, M., Chacon, E., & Boenisch, G. (2022). The acquisitive–conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Annals of Botany*, 129(6), 709–722. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa198>

- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, 2014(1), 208747. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Gupta, A., Rico-Medina, A., & Caño-Delgado, A. I. (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368(6488), 266–269. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
- Hamann, E., Kesselring, H., Armbruster, G. F. J., Scheepens, J. F., & Stöcklin, J. (2016). Evidence of local adaptation to fine- and coarse-grained environmental variability in *Poa alpina* in the Swiss Alps. *Journal of Ecology*, 104(6), 1627–1637. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12628>
- Hartig, F. (2024). *DHARMa: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.DHARMa>
- Hermis, D. A., & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, 67(3), 283–335. <https://doi.org/10.1086/417659>
- Hijmans, R. J. (2025). *geodata: Access Geographic Data*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.geodata>
- Hou, F., Hinojosa, L., Enderle, E., Jansen, B., Morriën, E., & de Vries, F. T. (2025). Root exudates from drought-affected plants increase soil respiration across a range of grassland species. *Soil Biology and Biochemistry*, 203, 109731. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2025.109731>
- Ilyas, M., Nisar, M., Khan, N., Hazrat, A., Khan, A. H., Hayat, K., Fahad, S., Khan, A., & Ullah, A. (2021). Drought tolerance strategies in plants: A mechanistic approach. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40(3), 926–944. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10174-5>
- Ingrisch, J., Karlowisky, S., Anadon-Rosell, A., Hasibeder, R., König, A., Augusti, A., Gleixner, G., & Bahn, M. (2018). Land use alters the drought responses of productivity and CO₂ fluxes in mountain Grassland. *Ecosystems*, 21(4), 689–703. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0178-0>
- Ingrisch, J., Umlauf, N., & Bahn, M. (2023). Functional thresholds alter the relationship of plant resistance and recovery to drought. *Ecology*, 104(2), e3907. <https://doi.org/10.1002/ecy.3907>
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (Ed.). (2023). Weather and climate extreme events in a changing climate. In *Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 1513–1766). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896.013>

- Johnson, N. C., Wilson, G. W. T., Bowker, M. A., Wilson, J. A., & Miller, R. M. (2010). Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5), 2093–2098. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906710107>
- Jones, D. L., Nguyen, C., & Finlay, R. D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: Carbon trading at the soil–root interface. *Plant and Soil*, 321(1), 5–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010–1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Kakouridis, A., Hagen, J. A., Kan, M. P., Mambelli, S., Feldman, L. J., Herman, D. J., Weber, P. K., Pett-Ridge, J., & Firestone, M. K. (2022). Routes to roots: Direct evidence of water transport by arbuscular mycorrhizal fungi to host plants. *New Phytologist*, 236(1), 210–221. <https://doi.org/10.1111/nph.18281>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhrer, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2021). *Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas* (Version 2.1). EnviDat. <https://doi.org/10.16904/ENVIDAT.228>
- Karlowsky, S., Augusti, A., Ingrisch, J., Hasibeder, R., Lange, M., Lavorel, S., Bahn, M., & Gleixner, G. (2018). Land use in mountain grasslands alters drought response and recovery of carbon allocation and plant-microbial interactions. *Journal of Ecology*, 106(3), 1230–1243. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12910>
- Kaštovská, E., Edwards, K., Pícek, T., & Šantrůčková, H. (2015). A larger investment into exudation by competitive versus conservative plants is connected to more coupled plant–microbe N cycling. *Biogeochemistry*, 122(1), 47–59. <https://doi.org/10.1007/s10533-014-0028-5>
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Knight, C. G., Nicolitch, O., Griffiths, R. I., Goodall, T., Jones, B., Weser, C., Langridge, H., Davison, J., Dellavalle, A., Eisenhauer, N., Gongalsky, K. B., Hector, A., Jardine, E., Kardol, P., Maestre, F. T., Schädler, M., Semchenko, M., Stevens, C., Tsiafouli, M. A., ... de Vries, F. T. (2024). Soil microbiomes show consistent and predictable responses to extreme events. *Nature*, 636(8043), 690–696. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-08185-3>

- Koziol, L., Rieseberg, L. H., Kane, N., & Bever, J. D. (2012). Reduced drought tolerance during domestication and the evolution of weediness results from tolerance–growth trade-offs. *Evolution*, 66(12), 3803–3814. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01718.x>
- Kumar, S., Sachdeva, S., Bhat, K. V., & Vats, S. (2018). Plant responses to drought stress: Physiological, biochemical and molecular basis. In S. Vats (Ed.), *Biotic and Abiotic Stress Tolerance in Plants* (pp. 1–25). Springer Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-10-9029-5_1
- Lellei-Kovács, E., Botta-Dukát, Z., Ónodi, G., Mojzes, A., & Kröel-Dulay, G. (2025). The negative legacy effect of extreme drought on soil respiration is unaffected by post-drought precipitation regime in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 31(2), e70083. <https://doi.org/10.1111/gcb.70083>
- Liu, L., Wang, X., Lajeunesse, M. J., Miao, G., Piao, S., Wan, S., Wu, Y., Wang, Z., Yang, S., Li, P., & Deng, M. (2016). A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global Change Biology*, 22(4), 1394–1405. <https://doi.org/10.1111/gcb.13156>
- Lozano, Y. M., Aguilar-Trigueros, C. A., Flaig, I. C., & Rillig, M. C. (2020). Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses. *Functional Ecology*, 34(11), 2224–2235. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13656>
- Lüdtke, D. (2018).ggeffects: Tidy data frames of marginal effects from regression models. *Journal of Open Source Software*, 3(26), 772. <https://doi.org/10.21105/joss.00772>
- Malik, A. A., Martiny, J. B. H., Brodie, E. L., Martiny, A. C., Treseder, K. K., & Allison, S. D. (2020). Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *The ISME Journal*, 14(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0>
- McGongile, T. P., Miller, M. H., Evans, D. G., Fairchild, G. L., & Swan, J. A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115(3), Article 3. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x>
- Moore, D. M. (Ed.). (1982). Check-list and Chromosome Index. In *Flora Europaea Check-List and Chromosome Index* (pp. 1–365). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511735493.002>

- More, T. T., Yadav, J. S. S., Yan, S., Tyagi, R. D., & Surampalli, R. Y. (2014). Extracellular polymeric substances of bacteria and their potential environmental applications. *Journal of Environmental Management*, 144, 1–25. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.05.010>
- Müller, K. (2025). *here: A simpler way to find your files*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.here>
- Münzbergová, Z., Hadincová, V., Skálová, H., & Vandvik, V. (2017). Genetic differentiation and plasticity interact along temperature and precipitation gradients to determine plant performance under climate change. *Journal of Ecology*, 105(5), 1358–1373. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12762>
- Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., & Kleunen, M. van. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Oram, N. J., Ingrisch, J., Bardgett, R. D., Brennan, F., Dittmann, G., Gleixner, G., Illmer, P., Praeg, N., & Bahn, M. (2023). Drought intensity alters productivity, carbon allocation and plant nitrogen uptake in fast versus slow grassland communities. *Journal of Ecology*, 111(8), 1681–1699. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14136>
- Oram, N. J., Praeg, N., Bardgett, R. D., Brennan, F., Caruso, T., Illmer, P., Ingrisch, J., & Bahn, M. (2025). Drought intensity shapes soil legacy effects on grassland plant and soil microbial communities and their responses to future drought. *Global Change Biology*, 31(9), e70495. <https://doi.org/10.1111/gcb.70495>
- Pebesma, E., & Bivand, R. (2023). *Spatial Data Science: With Applications in R* (1st ed.). Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9780429459016>
- Pedersen, T. L. (2025). *patchwork: The composer of plots*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.patchwork>
- Pérez-Redondo, M., Montesinos-Navarro, A., Jaizme-Vega, M. D. C., Reyes-Betancort, J. A., & González-Rodríguez, Á. M. (2026). Mycorrhizal inoculum selected under arid conditions promotes plant resource-use efficiency. *Journal of Applied Ecology*, 63(5), e70398. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.70398>

- Phillips, D. A., Fox, T. C., King, M. D., Bhuvaneswari, T. V., & Teuber, L. R. (2004). Microbial products trigger amino acid exudation from plant roots. *Plant Physiology*, *136*(1), 2887–2894. <https://doi.org/10.1104/pp.104.044222>
- Phillips, R. P., Finzi, A. C., & Bernhardt, E. S. (2011). Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecology Letters*, *14*(2), 187–194. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01570.x>
- Pirk, N., Mastepanov, M., Parmentier, F.-J. W., Lund, M., Crill, P., & Christensen, T. R. (2016). Calculations of automatic chamber flux measurements of methane and carbon dioxide using short time series of concentrations. *Biogeosciences*, *13*(4), 903–912. <https://doi.org/10.5194/bg-13-903-2016>
- Posit team. (2026). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. Posit Software, PBC. <http://www.posit.co/>
- Poudel, M., Mendes, R., Costa, L. A. S., Bueno, C. G., Meng, Y., Folimonova, S. Y., Garrett, K. A., & Martins, S. J. (2021). The role of plant-associated bacteria, fungi, and viruses in drought stress mitigation. *Frontiers in Microbiology*, *12*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.743512>
- R Core Team. (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Valiente, J. A., Sánchez-Gómez, D., Aranda, I., & Valladares, F. (2010). Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology*, *30*(5), 618–627. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq013>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, *102*(2), 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Ren, A.-T., Zhu, Y., Chen, Y.-L., Ren, H.-X., Li, J.-Y., Kay Abbott, L., & Xiong, Y.-C. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungus alters root-sourced signal (abscisic acid) for better drought acclimation in *Zea mays* L. seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, *167*, 103824. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103824>
- Rillig, M. C., Ryo, M., Lehmann, A., Aguilar-Trigueros, C. A., Buchert, S., Wulf, A., Iwasaki, A., Roy, J., & Yang, G. (2019). The role of multiple global change factors in driving soil functions and microbial biodiversity. *Science*, *366*(6467), 886–890. <https://doi.org/10.1126/science.aay2832>

- Rodríguez-Alarcón, S., Tamme, R., & Carmona, C. P. (2024). Intraspecific variation in fine-root traits is larger than in aboveground traits in European herbaceous species regardless of drought. *Frontiers in Plant Science*, 15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1375371>
- Rousk, J., Bååth, E., Brookes, P. C., Lauber, C. L., Lozupone, C., Caporaso, J. G., Knight, R., & Fierer, N. (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4(10), 1340–1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
- Ryan, M. G., & Law, B. E. (2005). Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 73(1), 3–27. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-5167-7>
- Ryser, P. (1996). The Importance of Tissue Density for Growth and Life Span of Leaves and Roots: A Comparison of Five Ecologically Contrasting Grasses. *Functional Ecology*, 10(6), 717–723. <https://doi.org/10.2307/2390506>
- Saikkonen, K., Dirihan, S., Väre, H., Saloniemi, I., Cräutlein, M., Leinonen, P. H., & Helander, M. (2019). Phenotypic and genetic variation in natural populations of *Festuca rubra* s.l. in Europe. *Plant Ecology & Diversity*, 12(5), 441–456. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1654551>
- Salehi-Lisar, S. Y., & Bakhshayeshan-Agdam, H. (2016). Drought Stress in Plants: Causes, Consequences, and Tolerance. In M. A. Hossain, S. H. Wani, S. Bhattacharjee, D. J. Burritt, & L.-S. P. Tran (Eds.), *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1: Physiology and Biochemistry* (pp. 1–16). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_1
- Sasse, J., Martinoia, E., & Northen, T. (2018). Feed Your Friends: Do plant exudates shape the root microbiome? *Trends in Plant Science*, 23(1), 25–41. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.003>
- Schimel, J. P. (2018). Life in dry soils: Effects of drought on soil microbial communities and processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49(Volume 49, 2018), 409–432. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062614>
- Seethepalli, A., Dhakal, K., Griffiths, M., Guo, H., Freschet, G. T., & York, L. M. (2021). RhizoVision Explorer: Open-source software for root image analysis and measurement standardization. *AoB PLANTS*, 13(6), plab056. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab056>
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press.
- Sun, Y., Robert, C. A., & Thakur, M. P. (2024). Drought intensity and duration effects on morphological root traits vary across trait type and plant functional groups: A meta-analysis. *BMC Ecology and Evolution*, 24(1), 92. <https://doi.org/10.1186/s12862-024-02275-6>

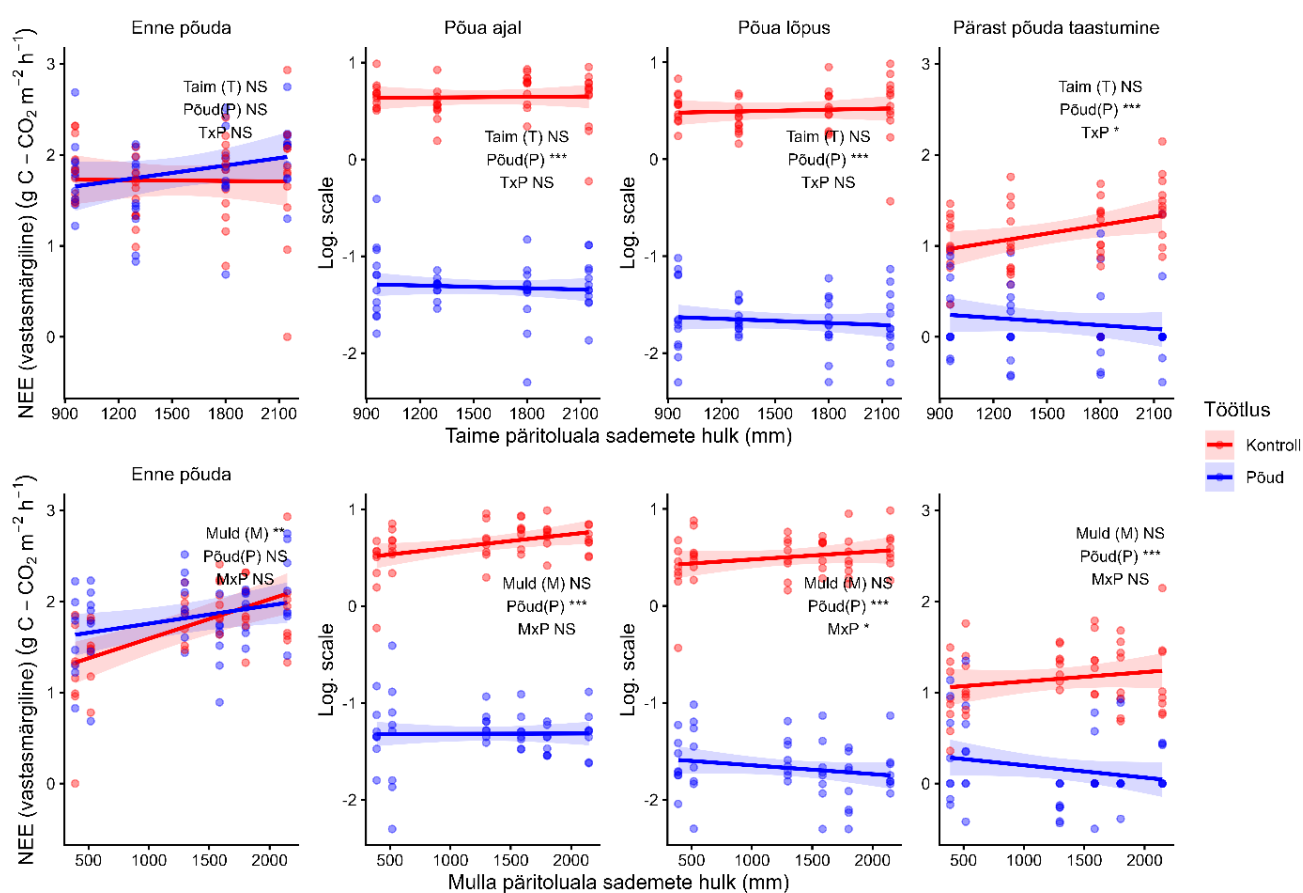
- Tedersoo, L., Bahram, M., & Zobel, M. (2020). How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367(6480), eaba1223. <https://doi.org/10.1126/science.aba1223>
- Tjoelker, M. G., Craine, J. M., Wedin, D., Reich, P. B., & Tilman, D. (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167(2), 493–508. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01428.x>
- Trivedi, P., Batista, B. D., Bazany, K. E., & Singh, B. K. (2022). Plant–microbiome interactions under a changing world: Responses, consequences and perspectives. *New Phytologist*, 234(6), 1951–1959. <https://doi.org/10.1111/nph.18016>
- van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., Van de Voorde, T. F. J., & Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12054>
- Vierheilig, H., Coughlan, A. P., Wyss, U., & Piché, Y. (1998). Ink and Vinegar, a Simple Staining Technique for Arbuscular-Mycorrhizal Fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(12), 5004–5007. <https://doi.org/10.1128/AEM.64.12.5004-5007.1998>
- Vitasse, Y., Bresson, C. C., Kremer, A., Michalet, R., & Delzon, S. (2010). Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology*, 24(6), 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>
- Vives-Peris, V., de Ollas, C., Gómez-Cadenas, A., & Pérez-Clemente, R. M. (2020). Root exudates: From plant to rhizosphere and beyond. *Plant Cell Reports*, 39(1), 3–17. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02447-5>
- Wang, Y., Hao, Y., Cui, X. Y., Zhao, H., Xu, C., Zhou, X., & Xu, Z. (2014). Responses of soil respiration and its components to drought stress. *Journal of Soils and Sediments*, 14(1), 99–109. <https://doi.org/10.1007/s11368-013-0799-7>
- Westerband, A. C., Funk, J. L., & Barton, K. E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: A renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany*, 127(4), 397–410. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab011>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>

- Wickham, H., & Bryan, J. (2025). *readxl: Read excel files*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.readxl>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). *dplyr: A grammar of data manipulation*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.dplyr>
- Wickham, H., Pedersen, T. L., & Seidel, D. (2025). *scales: Scale functions for visualization*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.scales>
- Wilcox, K. R., Blumenthal, D. M., Kray, J. A., Mueller, K. E., Derner, J. D., Ocheltree, T., & Porensky, L. M. (2021). Plant traits related to precipitation sensitivity of species and communities in semiarid shortgrass prairie. *New Phytologist*, 229(4), 2007–2019. <https://doi.org/10.1111/nph.17000>
- Williams, A., & de Vries, F. T. (2020). Plant root exudation under drought: Implications for ecosystem functioning. *New Phytologist*, 225(5), 1899–1905. <https://doi.org/10.1111/nph.16223>
- Williams, A., Langridge, H., Straathof, A. L., Muhamadali, H., Hollywood, K. A., Goodacre, R., & de Vries, F. T. (2022). Root functional traits explain root exudation rate and composition across a range of grassland species. *Journal of Ecology*, 110(1), 21–33. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13630>
- Xu, Z., Zhou, G., & Shimizu, H. (2010). Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling & Behavior*, 5(6), 649–654. <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11398>
- Zhou, G., Zhou, X., Nie, Y., Bai, S. H., Zhou, L., Shao, J., Cheng, W., Wang, J., Hu, F., & Fu, Y. (2018). Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: Evidence from a synthesis of global field trials. *Plant, Cell & Environment*, 41(11), 2589–2599. <https://doi.org/10.1111/pce.13356>

Lisad

Lisa 1. Ökosüsteemi süsiniku netovahetuse (NEE) dünaamika kontroll- ja põuatöötleses sõltuvalt taimede ja mulla päritoluala sademete hulgast.

Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Positiivsed väärtused joonisel tähistavad süsiniku sidumist, negatiivsed kadu. Märgitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

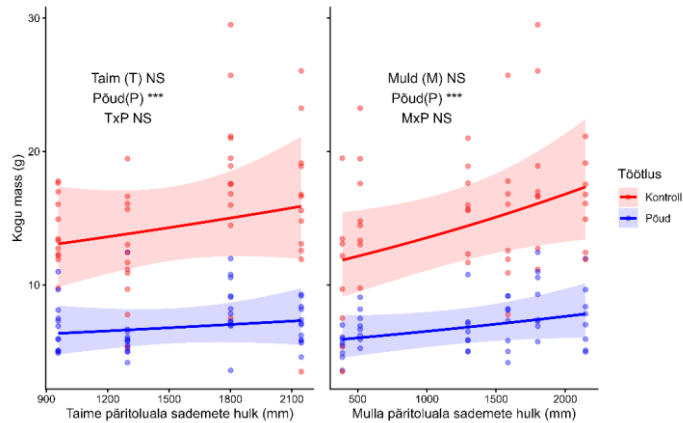


NB: Y-telje skaalad erinevad

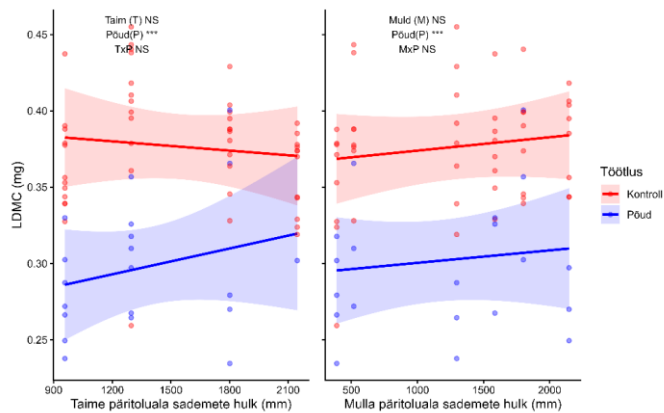
Lisa 2. Mõõdetud taimede tunnused kontroll- ja põuatöötleses sõltuvalt taimede ja mulla päritoluala sademete hulgast töötluste järgi.

Punktid tähistavad vaatlusi, värvilise joonega on märgitud regressioonijooned, heledam ala tähistab 95% usaldusintervalli. Märgitud on faktorite olulisuse nivood, kus NS - $p > 0,05$; * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$.

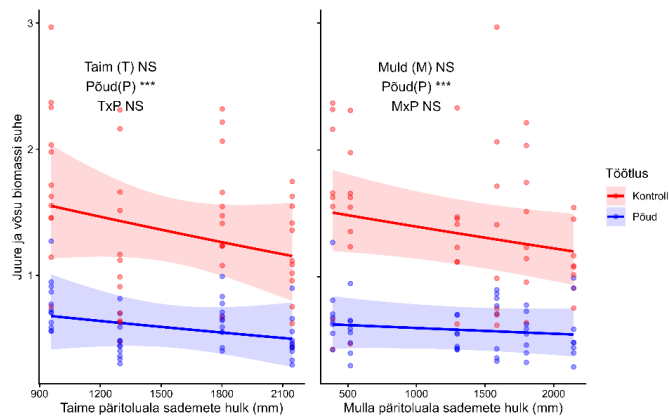
Taimede kogu biomass



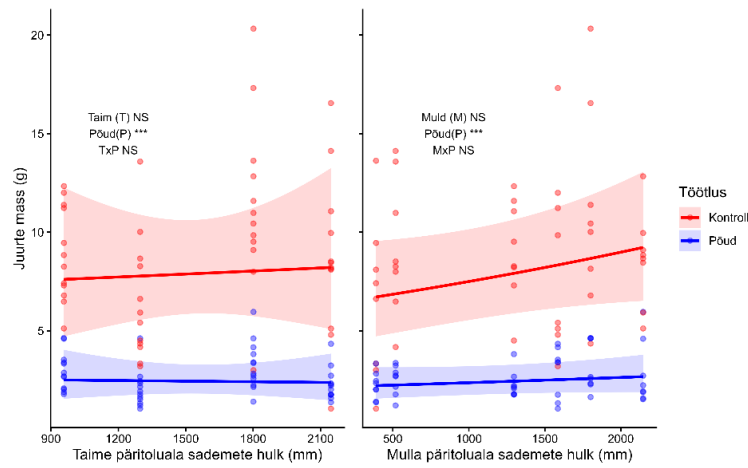
Lehe kuivaine sisaldus (LDMC)



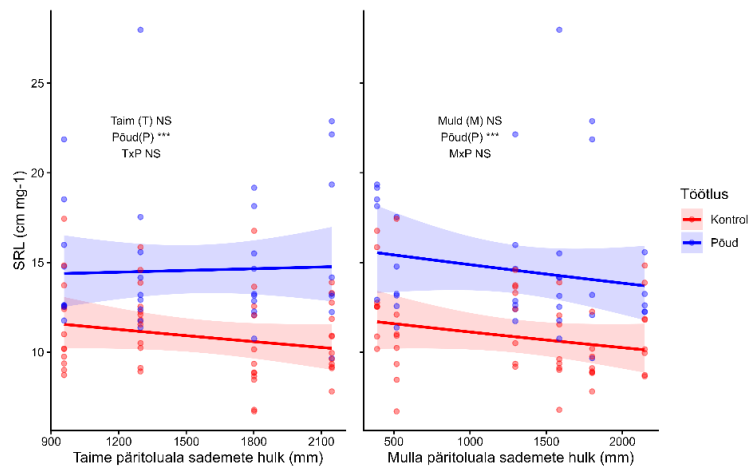
Juure ja võsu suhe



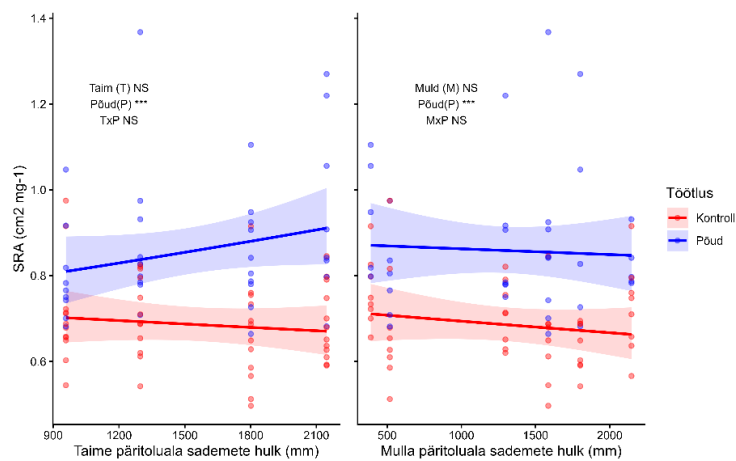
Juurte mass



Juurte eripikkus (SRL)



Juurte eripind (SRA)



Lisa 3. Põua, mulla ja taimede päritolu mõju katses mõõdetud süsiniku voogudele, taimede biomassile ja tunnustele, veekasutusele ja mikroobsele respiratsioonile eri substraatidega.

Näidatud on dispersioonianalüüsi tulemused: vabadusastmed (Df), F ja P väärtused.

Tunnus	Põud			Mulla päritolu			Taime päritolu			MxP			TxP		
	Df	F	p	Df	F	p	Df	F	p	Df	F	p	Df	F	p
Resp. 0711	1,84	0.1	0.752	1,4	17.27	0.014	1,2	2.73	0.240	1,84	0.01	0.932	1,84	1.93	0.168
Resp. 1811	1,86	611	< 0.001	1,4	2.9	0.164	1,86	0.39	0.532	1,86	10.54	< 0.01	1,86	1.39	0.241
Resp. 2111	1,81	955	< 0.001	1,4	3.85	0.119	1,2	0.57	0.527	1,81	10.36	< 0.01	1,81	0.01	0.936
Resp. 2101	1,84	110	< 0.001	1,4	2	0.230	1,2	1	0.423	1,84	2.38	0.127	1,84	8.9	< 0.01
NEE 0711	1,84	1.48	0.226	1,4	23.65	< 0.01	1,2	0.64	0.508	1,84	3.45	0.067	1,84	2.71	0.104
NEE 1811	1,90	1387	< 0.001	1,90	3.03	0.085	1,90	0.08	0.773	1,90	2.8	0.098	1,90	0.26	0.614
NEE 2111	1,86	1553	< 0.001	1,4	0.01	0.937	1,86	0.08	0.778	1,86	4.08	0.047	1,86	0.78	0.380
NEE 2101	1,88	142	< 0.001	1,88	0.07	0.795	1,2	0.88	0.447	1,88	3.43	0.068	1,88	5.97	0.017
Fotosün. 0711	1,83	0.22	0.637	1,4	31.02	< 0.01	1,2	3.57	0.198	1,83	1.32	0.255	1,83	2.8	0.098
Fotosün. 1811	1,86	4513	< 0.001	1,4	0.76	0.434	1,86	3.53	0.064	1,86	14.91	< 0.001	1,86	4.4	0.039
Fotosün. 2111	1,88	5201	< 0.001	1,88	0.49	0.485	1,2	0.51	0.549	1,88	12.26	< 0.001	1,88	3.27	0.074
Fotosün. 2101	1,90	165	< 0.001	1,90	0.02	0.893	1,90	0.05	0.822	1,90	4.96	0.028	1,90	8.68	< 0.01
Kogu mass	1,84	179	< 0.001	1,4	4.07	0.114	1,2	0.69	0.492	1,84	0.44	0.507	1,84	0.14	0.711
Juure ja võsu suhe	1,88	123	< 0.001	1,88	3.56	0.063	1,2	1.09	0.407	1,88	0.67	0.415	1,88	0.33	0.570
LDMC	1,57	65	< 0.001	1,4	0.66	0.464	1,2	0.03	0.882	1,56	0	0.969	1,60	1.96	0.167
SRL	1,73	37	< 0.001	1,4	2.09	0.218	1,2	0.65	0.501	1,72	0.02	0.898	1,73	1.37	0.246
Juure diameeter	1,75	11	< 0.01	1,4	6.29	0.061	1,75	8.41	< 0.01	1,74	0.1	0.756	1,75	0.01	0.917
Juurte mass	1,84	188	< 0.001	1,4	2.83	0.168	1,2	0	0.975	1,84	0.31	0.579	1,84	0.32	0.572
RTD	1,78	19	< 0.001	1,78	0.75	0.389	1,78	1.75	0.190	1,78	2.29	0.134	1,78	4.92	0.030
SRA	1,73	42	< 0.001	1,4	0.71	0.444	1,2	0.16	0.723	1,72	0.19	0.668	1,73	3.2	0.078
Leostunud TOC	1,78	348	< 0.001	1,4	8.67	0.043	1,2	3.52	0.204	1,78	1.23	0.271	1,78	17.45	< 0.001
Leostunud N	1,79	483	< 0.001	1,4	3.24	0.147	1,2	2.98	0.232	1,78	0.7	0.404	1,78	5.68	0.020
Allesj. vee osakaal	1,86	3185	< 0.001	1,4	9.33	0.038	1,86	0.8	0.374	1,86	5.17	0.025	1,86	0.72	0.397
Veekas. 6-8nov	1,86	0.9	0.345	1,4	15.32	0.017	1,86	9.92	< 0.01	1,86	0.01	0.917	1,86	0.01	0.931
Veekas. 8-11nov	1,86	0.07	0.797	1,4	10.28	0.033	1,86	0.6	0.441	1,86	0.84	0.362	1,86	0.07	0.785
Veekas. 11-15nov	1,83	81	< 0.001	1,4	0.66	0.463	1,2	0	0.976	1,83	13.22	< 0.001	1,83	5.82	0.018
Veekas. 15-18nov	1,84	1971	< 0.001	1,4	1.21	0.333	1,2	0	0.997	1,84	12.22	< 0.001	1,84	5.97	0.017

Veekas. 18-21nov	1,88	3975.01	< 0.001	1,88	0.02	0.901	1,2	0.48	0.561	1,88	7.27	< 0.01	1,88	7.39	< 0.01
Microresp. vesi	1,64	11.49	< 0.01	1,4	16.32	0.015	1,2	0.84	0.457	1,64	4.57	0.036	1,65	3.18	0.079
Microresp glük.	1,64	93.43	< 0.001	1,4	0.91	0.394	1,2	0.65	0.504	1,64	0.05	0.826	1,64	10.89	< 0.01
Microresp oksaalh.	1,64	31.18	< 0.001	1,4	4.84	0.092.	1,2	1.52	0.343	1,64	10.14	< 0.01	1,64	4.74	0.033
Microresp tsüs.	1,61	43.16	< 0.001	1,4	19.31	0.012	1,2	0.73	0.483	1,58	8.43	< 0.01	1,58	13.97	< 0.001
Microresp aminovõih.	1,70	1.84	0.179	1,70	4.5	0.037	1,70	0.65	0.424	1,70	1.57	0.215	1,70	0.14	0.707
Microresp nõrutis	1,68	70.89	< 0.001	1,68	5.87	0.018	1,2	3.63	0.197	1,68	0.12	0.735	1,68	7.29	< 0.01

Tabelis kasutatud lühendid:

Mõõtmise ajapunktide lühendid:

0711 – enne põuda

1811 – põua ajal

2111 – põua lõpus

2101 – taastumisel pärast põuda

Resp – Respiratsioon

NEE – Ökosüsteemi süsiniku netovahetus

Fotosün. – Fotosüntees

Kogu mass – Taimede kogu biomass

LDMC – lehe kuivaine sisaldus

SRL – Juurte eripikkus

RTD – Juurte koetihedus

SRA – Juurte eripind

Leostunud TOC – leostunud kogu orgaaniline süsinik

Leostunud N – leostunud lämmastik

Allesj. vee osakaal– Allesjäänud vee osakaal mullas

Veekas. – Taimede veekasutuse efektiivsus

Microresp vesi – mulla respiratsioon veega

Microresp glük. – mulla respiratsioon glükoosiga

Microresp oksaalh. – mulla respiratsioon oksaalhappega

Microresp tsüs. – mulla respiratsioon tsüsteiiniga

Microresp aminovõih. – mulla respiratsioon aminovõihappega

Microresp nõrutis – mulla respiratsioon sama poti nõrutisega

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Lauri Laaspere,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

„Punase aruheina (*Festuca rubra* L.) vastus põuale ja mulla mikrobioomi roll põuataluvuse kujundamisel“,

mille juhendajad on prof. Marina Semtsenko ja kaasprof. John Alexander Davison,

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

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Lauri Laaspere

22.05.2026