

# Utjecaj klimatskih promjena na korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama

---

**Mlinac, Antonia**

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2024**

*Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:* **University of Zagreb, Faculty of Agriculture / Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet**

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:204:615126>

*Rights / Prava:* [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

*Download date / Datum preuzimanja:* **2025-01-08**



*Repository / Repozitorij:*

[Repository Faculty of Agriculture University of Zagreb](#)



**AGRONOMSKI FAKULTET**

**Utjecaj klimatskih promjena na korisne  
asocijacije biljaka i mikroorganizama**

ZAVRŠNI RAD

Antonia Mlinac

Zagreb, rujan, 2024.

# **AGRONOMSKI FAKULTET**

Preddiplomski studij: Agroekologija

## **Utjecaj klimatskih promjena na korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama**

ZAVRŠNI RAD

Antonia Mlinac

Mentor: doc.dr.sc Ivana Rajnović

Zagreb, rujan, 2024.

# AGRONOMSKI FAKULTET

## IZJAVA STUDENTA

### O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI

Ja, **Antonia Mlinac**, JMBAG 0178127497, izjavljujem da sam samostalno izradila/izradio završni rad pod naslovom:

#### **Utjecaj klimatskih Promjena na korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama**

Svojim potpisom jamčim:

- da sam jedina autorica/jedini autor ovoga završnog rada; – da su svi korišteni izvori literature, kako objavljeni tako i neobjavljeni, adekvatno citirani ili parafrazirani, te popisani u literaturi na kraju rada;
- da ovaj završni rad ne sadrži dijelove radova predanih na Agronomskom fakultetu ili drugim ustanovama visokog obrazovanja radi završetka sveučilišnog ili stručnog studija;
- da je elektronička verzija ovoga završnog rada identična tiskanoj koju je odobrio mentor; – da sam upoznata/upoznat s odredbama Etičkog kodeksa Sveučilišta u Zagrebu (Čl. 19).

U Zagrebu, dana \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_

*Potpis studenta / studentice*

# AGRONOMSKI FAKULTET

## IZVJEŠĆE

### O OCJENI I OBRANI ZAVRŠNOG RADA

Završni rad studenta/ice Antonia Mlinac, JMBAG 0178127497, naslova

#### **Utjecaj klimatskih promjena na korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama**

mentor je ocijenio ocjenom \_\_\_\_\_.

Završni rad obranjen je dana \_\_\_\_\_ pred povjerenstvom koje je prezentaciju ocijenilo ocjenom \_\_\_\_\_, te je student/ica postigao/la ukupnu ocjenu<sup>1</sup> \_\_\_\_\_.

# Sadržaj

1. Uvod .....	1
1.1. Cilj .....	1
2. Korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama .....	2
2.1. Korisne asocijacije biljaka i bakterija .....	2
2.1.1. PGPB (Plant Growth-Promoting Bacteria) .....	3
2.1.2. Bakterije – fiksatori dušika .....	4
2.2. Korisne asocijacije biljaka i gljiva .....	5
2.2.1. Mikorize .....	5
2.2.2. PGPF (Plant Growth-Promoting Fungi) .....	8
3. Klimatske promjene .....	10
3.1. Utjecaj povišenih temperatura .....	11
3.1.1. Topljenje permafrosta .....	12
3.2. Utjecaj suše .....	14
3.3. Požari .....	16
3.4. Utjecaj povišene razine CO <sub>2</sub> .....	16
3.5. Utjecaj vlage .....	19
3.5.1. Utjecaj padalina i poplava .....	20
4. Moguća rješenja za pomoć mikrobiomu biljaka u prevladavanju stresa izazvanog klimatskim promjenama .....	21
4.1. Mikroorganizmi kao korisni biljni inokulanti .....	22
5. Zaključak .....	23
6. Popis literature .....	24
Životopis .....	27

# Sažetak

Završnog rada studenta/ice **Antonia Mlinac**, naslova

## Utjecaj klimatskih promjena na korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama

Klimatske promjene imaju značajan utjecaj na korisne asocijacije između biljaka i mikroorganizama poput bakterija i gljiva koje potiču rast biljaka (PGPB i PGPF), mikoriza i rizobija. Promjene u temperaturi, razini ugljičnog dioksida, količini padalina te učestalosti ekstremnih vremenskih događaja mogu nepovoljno utjecati na ove odnose. Primjerice, povišene temperature i suša mogu smanjiti efikasnost rizobija u fiksaciji dušika, dok kod mikoriza mogu dovesti do poremećaja unosa vode i hranjivih tvari za biljku. Promjene u reakciji i sastavu tla te dostupnosti hranjivih tvari uvjetovane klimatskim promjenama mogu smanjiti broj korisnih mikroorganizama ili promijeniti njihove funkcije. U ovo radu sabrana su dosadašnja istraživanja o utjecaju pojedinih klimatskih čimbenika na biljke i njihove mikrobne partnere što je važno za održavanje stabilnosti ekosustava, produktivnosti usjeva te za razvoj održive poljoprivredne prakse.

**Ključne riječi:** klimatske promjene, PGPB, PGPF, mikorize, rizobije

## Summary

Of the final work - student **Antonia Mlinac**, entitled

### The Impact of Climate Change on Beneficial Plant-Microorganism Associations

Climate change has a significant impact on beneficial associations between plants and microorganisms such as plant growth-promoting bacteria and fungi (PGPB and PGPF), mycorrhizae and rhizobia. Changes in temperature, carbon dioxide levels, rainfall and the frequency of extreme weather events can adversely affect these relationships. For example, elevated temperatures and drought can reduce the efficiency of rhizobia in nitrogen fixation, while in the case of mycorrhizae they can lead to disturbances in the intake of water and nutrients for the plant. Changes in the reaction and composition of the soil and the availability of nutrients caused by climate change can reduce the number of beneficial microorganisms or change their functions. This paper summarizes previous research on the influence of certain climatic factors on plants and their microbial partners, which is important for maintaining ecosystem stability, crop productivity and for the development of sustainable agricultural practices.

**Keywords:** climate change, PGPB, PGPF, mycorrhizae, rhizobia



# 1.Uvod

Opće je poznato da korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama potiču rast biljaka te poboljšavaju njihovu rezistentnost na bolesti i abiotske stresove. Utjecaj klimatskih promjena na ove asocijacije sve se više istražuje, što nam omogućuje dobivanje odgovora; pojavljuju li se neki opći obrasci, te reagiraju li različite skupine mikroorganizama na promjene klime različito ili na isti način. S obzirom na to da bakterije povezane s biljkama ovise o izlučevinama korijena ili biljnim metabolitima te su značajno pod utjecajem okolišnih parametara zbog fizioloških promjena biljaka, može se očekivati da će uvjeti okoliša povezani s klimatskim promjenama utjecati na ove zajednice. Bakterijske endofitne populacije, koje koloniziraju unutarnja biljna tkiva kao što su korijenje, stabljike, izbojci, listovi, cvjetovi, plodovi i sjemenke, mogu biti pogođene na sličan način. Klimatske promjene znatno utječu na distribuciju vrsta, a time i interakcije među organizmima. Mikroorganizmi žive u asocijacijama zajedno s tisućama drugih vrsta, od kojih su neke korisne, neke patogene, a neke imaju malo ili nimalo učinka u složenim zajednicama. Budući da su biocenoze sastavljene od raznih organizama s vrlo različitim životnim karakteristikama i sposobnosti širenja; mala je vjerojatnost da će svi reagirati na klimatske promijene na isti ili sličan način. Razlike u nekim interakcijama kao npr. između biljaka i oprašivača ili biljaka i biljojeda pod utjecajem klimatskih promjena relativno su dobro opisane, ali odnosi biljaka i mikroorganizama u tlu te mikroorganizama međusobno u tlu još nisu dobro istraženi. Organizmi u tlu djeluju međusobno kao i s biljkama na bezbroj načina koji oblikuju i održavaju ekosustav. Budući da mikroorganizmi tla reguliraju transformacije hranjivih tvari, omogućuju njihov suživot s drugim organizmima i kontroliraju populacije biljaka te promjene u tlu interakcije mikroorganizam-biljka mogle bi imati značajne posljedice za sastav biljne zajednice i njihovu funkciju, a najznačajnije asocijacije su nam mikorize, fiksacija dušika, endofiti i biofilmi u rizosferi.

## 1.1. Cilj

U ovom radu cilj je iznijeti dosad prikupljena znanja o utjecaju klimatskih promjena na asocijacije biljaka i mikroorganizama. Razradit će se njihova važnosti i shvaćanje u današnje vrijeme. U središtu će biti saznanja o utjecaju klimatskih promjena na ove mikrobne asocijacije i njihove podjele te će biti priložena prirodna rješenja za pomoć biljkama u prevladavanju stresa izazvanog klimatskim promjenama.

## 2. Korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama

U tlu je zastupljen velik broj mikroorganizama. Rizosfera i sama biljka žarišta su mikroba s kritičnom ulogom održavanja globalne ravnoteže hranjivih tvari i ekosustava te su razne skupine ovih mikroba, koje čine funkcionalne mikrobiocenoze prilagođene uvjetima u tlu; zajedno s florom i faunom tlu daju svojstva živog organizma. Rizosfera obuhvaća zonu tla uz korijen biljke (što uključuje tkivo te samu površinu korijena) te predstavlja područje odvijanja složenih interakcija između mikroorganizama, biljaka i tla.

Glavna uloga mikroorganizama u tlu je transformacija organske tvari i stvaranje humusa odnosno humifikacija, zatim mineralizacija humusa odnosno dehumifikacija, što dovodi do stvaranja biljnih asimilativa. U procesima humifikacije i dehumifikacije najveća uloga pripada bakterijama i heterotrofnim gljivama, oni su odgovorni za biorazgradnju i kruženje tvari.

Ovi mikroorganizmi mogu biti endofiti (mikroorganizmi koji su nastanjeni u biljnim tkivima) i egzofiti (mikroorganizmi nastanjeni na površini biljnih organa). Mikroorganizmi egzofiti se mogu nalaziti na površini biljke (PGPB i PGPB) ili mogu tvoriti simbiozu, odnosno nove organe na biljci (mikorize i simbiotski fiksatori).

### 2.1. Korisne asocijacije biljaka i bakterija

Asocijacije biljaka s korisnim mikroorganizmima imaju vrlo značajnu ulogu u funkcioniranju raznih ekosustava, a pokazale su se i kao važan i koristan alat u suvremenom konceptu održive poljoprivrede koja teži smanjenju primjene agrokemikalija, što većem iskorištavanju prirodnih procesa te zaštiti okoliša. Rizosferni mikroorganizmi su komponenta mikrobioma koji se formiraju oko korijena biljke. Ti rizosferni mikrobiomi smatraju se nekim od najkompleksnijih ekosustava na Zemlji. Bakterije koje potiču rast biljaka (*eng. Plant Growth Promoting Bacteria*, PGPB) su bakterije koje žive slobodno u tlu a pozitivno utječu na rast biljaka, poboljšavaju biljni rast. Raznolike su i prilagođene različitim uvjetima okoliša, te mogu rasti čak i u ekstremnim uvjetima kao što su biljke koje sadrže visoke razine teških metala. Mnogi od njih imaju potencijal inducirati više učinaka na poticanje rasta biljaka nego bakterije ograničene na rizosferu, i mogu ublažiti biotičke i abiotičke stresove putem aktivacije specifičnih biljnih gena pod stresnim uvjetima (Hallmann i Berg 2007).

### 2.1.1. PGPB (Plant Growth-Promoting Bacteria)

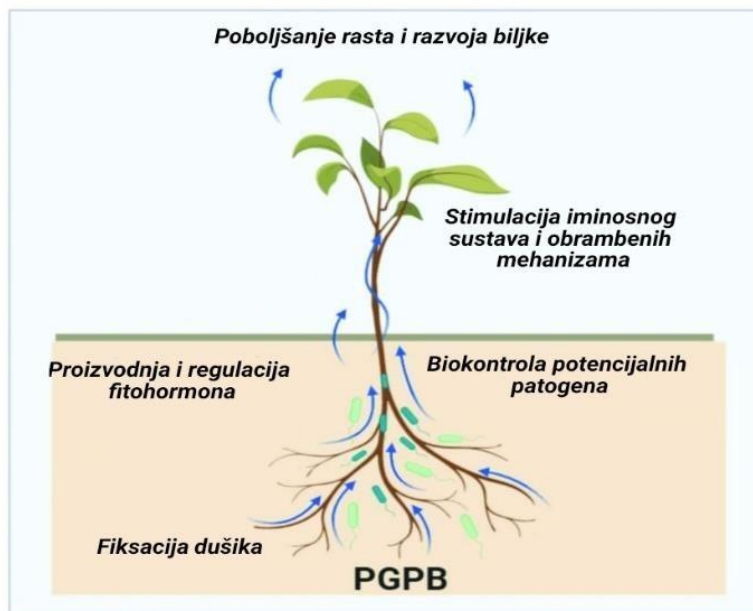
PGPB su bakterije koji žive u tlu ili na površini korijena biljaka te poboljšavaju rast biljaka kroz različite mehanizme. Ove bakterije mogu biti prirodno prisutne u tlu ili se mogu primijeniti kao dio strategije za održivo upravljanje biljnim uzgojem te direktno utjecati na rast biljaka putem poboljšanja dostupnosti hranjivih tvari, sinteze fitohormona, te zaštite od patogena i abiotičkih stresova (Glick 2012).

Mehanizmi djelovanja PGPB bakterija:

1. Poboljšanje dostupnosti hranjivih tvari: PGPB bakterije pomažu biljkama apsorbirati esencijalne hranjive tvari poput fosfora, dušika, željeza i kalija
2. Proizvodnja fitohormona: PGPB bakterije proizvode biljne hormone poput auksina, citokinina i giberlina koji reguliraju rast i razvoj biljaka
3. Biološka kontrola bolesti: Neke vrste PGPB mogu djelovati kao antagonisti patogenih mikroorganizama, pružajući biljkama zaštitu od bolesti putem konkurencije za resurse ili proizvodnje antimikrobijalnih spojeva
4. Povećanje otpornosti na stresne uvjete: PGPB bakterije pomažu biljkama da bolje podnesu abiotičke stresove, poput suše, slanosti i temperaturnih ekstrema. Ove bakterije stimuliraju biljke da proizvode osmoregulacijske spojeve, poput prolina, koji povećavaju otpornost na stres

Korištenje PGPB bakterija u poljoprivredi ima mnoge prednosti, može smanjiti potrebu za sintetskim gnojivima jer one omogućuju biljkama lakši pristup hranjivim tvarima, poput dušika i fosfora te samim time značajno povećati prinose poljoprivrednih kultura poboljšanjem rasta biljaka i otpornosti na bolesti i stres (Lugtenberg i Kamilova 2009).

Također smanjuju potrebu za pesticidima i kemijskim sredstvima za zaštitu biljaka, čime doprinose održivosti poljoprivrednih sustava. Upravo zbog takvog djelovanja PGPB bakterije sve se češće koriste u obliku bioloških inokulanta, koji se dodaju u tlo ili na sjeme kako bi se poboljšao rast i zdravlje biljaka. Ova tehnologija je posebno učinkovita u organskoj i održivoj poljoprivredi, gdje se nastoji smanjiti uporaba sintetskih agrokemikalija.



Slika 2.1.1.1. Mehanizmi djelovanja PGPB  
(prilagođeno iz Orozco-Mosqueda i sur. 2021)

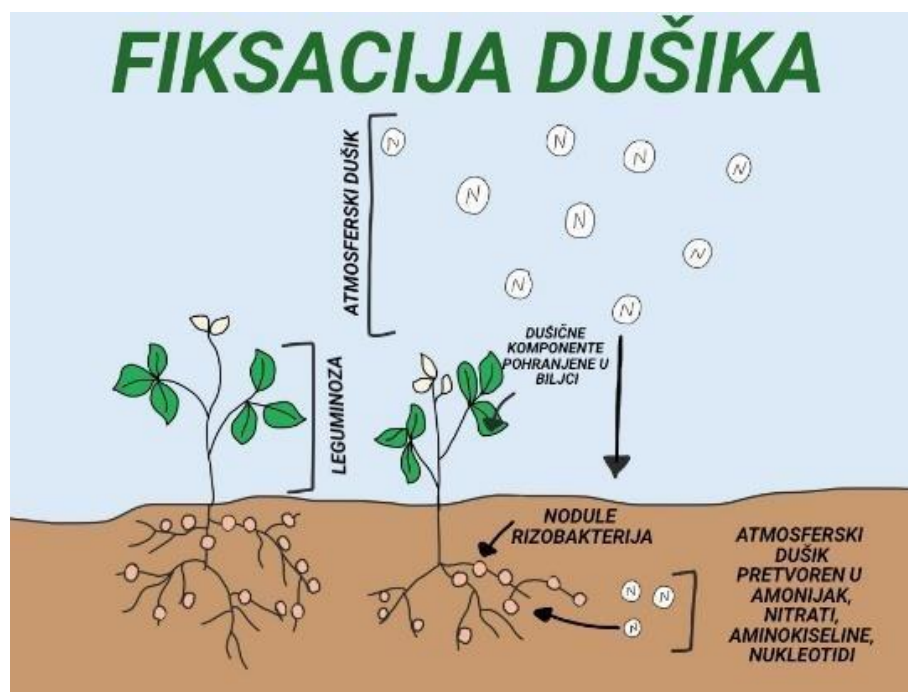
## 2.1.2. Bakterije – fiksatori dušika

Fiksatori dušika su mikroorganizmi, većinom bakterije, koji imaju sposobnost fiksacije dušika, odnosno pretvarati atmosferski dušik ( $N_2$ ), koji biljke ne mogu direktno koristiti, u oblike poput amonijaka ( $NH_3$ ) koji su dostupni biljkama. Ovaj proces, poznat kao biološka fiksacija dušika, ključan je za obnavljanje dušika u tlu, čime doprinosi plodnosti tla i omogućuje rast biljaka bez potrebe za umjetnim dušičnim gnojivima.

Vrste fiksatora dušika:

1. Simbiotski fiksatori dušika – To su mikroorganizmi koji žive u simbiozi s biljkama, obično leguminozama (mahunarkama). Ove bakterije formiraju kvržice na korijenju biljaka i u njima fiksiraju dušik. Jedna od najpoznatijih skupina ovih bakterija je rod *Rhizobium* koje žive u simbiozi s mahunarkama poput graha, soje i djeteline te unutar kvržica na korijenju ovih biljaka, bakterije pretvaraju atmosferski dušik u amonijak, koji biljka može koristiti.
2. Slobodnoživući fiksatori dušika – To su bakterije koje ne trebaju živjeti u simbiozi s biljkama kako bi fiksirale dušik. Oni obitavaju u tlu i sami provode proces fiksacije.
3. Cijanobakterije (plavo-zelene alge) – Ove fotosintetske bakterije su također poznate po svojoj sposobnosti fiksacije dušika, posebice u vodenim ekosustavima i u simbiozi s biljkama poput paprati iz roda *Azolla*.

Fiksacija dušika je od velikog značaja jer pomaže u održavanju plodnosti tla, pretvara atmosferski dušik u oblik koji biljke mogu koristiti za rast te smanjuje potrebe za gnojivima, posebice kemijskim, čime se smanjuje zagađenje okoliša i štetni učinci na ekosustave.



Slika 2.1.2.1. Fiksacija dušika

Izvor:

prilagođeno iz <https://carmeninthegarden.com/how-nitrogen-fixation-works-in-your-garden/>

## 2.2. Korisne asocijacije biljaka i gljiva

Asocijacije biljaka i gljiva, posebno kroz mikorizne simbioze, ključne su za zdravlje i produktivnost biljaka. Gljive i biljke razvile su tisućljetni simbiotski odnos koji poboljšava apsorpciju hranjivih tvari, otpornost biljaka na stresne uvjete, te doprinosi općoj stabilnosti ekosustava tla.

### 2.2.1. Mikorize

Mikorizne asocijacije su simbiotski odnosi između gljiva i korijenja biljaka, koje su ključne za zdravlje i rast biljaka. Ove asocijacije se razvijaju kada gljive koloniziraju korijenje biljaka, omogućujući biljkama bolje iskorištavanje hranjivih tvari i vode iz tla. Postoje dvije glavne vrste mikoriza: arbuskularne mikorize (AM) i ektomikorize (EM).

Arbuskularne mikorize su najčešće i javljaju se kod većine vaskularnih biljaka te prodiru u korijenje biljaka i formiraju strukture zvane arbuskule unutar stanica korijena, koje omogućuju efikasnu razmjenu hranjivih tvari između gljiva i biljaka. Gljive AM su bitne za povećanje apsorpcije fosfora, ali i drugih minerala kao što su dušik, cink i bakar. Pored toga, AM gljive pomažu biljkama da se nose sa stresom uzrokovanim sušom, teškim metalima i patogenima. AM pripadaju koljenu Glomeromycota, koje ima približno 316 vrsta opisanih na globalnoj razini. Fosilni i molekularni dokazi sugeriraju da je ova skupina gljiva koevoluirala zajedno s biljkama otprilike 400 milijuna godina (Strullu-Derrien i sur. 2014). Danas su široko rasprostranjene u većini ekosustava i stvaraju međusobne zajednice s pravim mahovinama, papratnjačama, crvotočinama, golosjemenjačama i cvjetnicama (Varma i sur. 2017). Različite AM gljive razlikuju se po svojim učincima na biljke domaćine, a nekoliko istraživanja je izvijestilo kako neki AM imaju specifičnu nišu u kojoj preferiraju povezivanje s određenim biljkama domaćinima ili se javljaju pod specifičnim uvjetima (npr. vrsta tla, upravljanje, vrsta ekosustava) (Verbruggen i sur. 2010). Prema tome, različiti mikorizni sojevi, genotipovi biljaka ili specifične asocijacije mogu drugačije reagirati na promijenjene uvjete okoliša.

Ektomikorize (EM) su specifične za drvenaste biljke, kao što su mnoge vrste drveća. EM gljive formiraju mrežu hifa oko korijenja biljaka, ali ne prodiru u stanice korijena. Umjesto toga, one formiraju vanjske ovojnice (mantle) i Hartigovu mrežu, što omogućuje razmjenu hranjivih tvari između gljiva i biljaka. EM gljive igraju važnu ulogu u poboljšanju apsorpcije fosfora i dušika, te pomažu biljkama u suzbijanju stresa uzrokovanog sušom i patogenima.

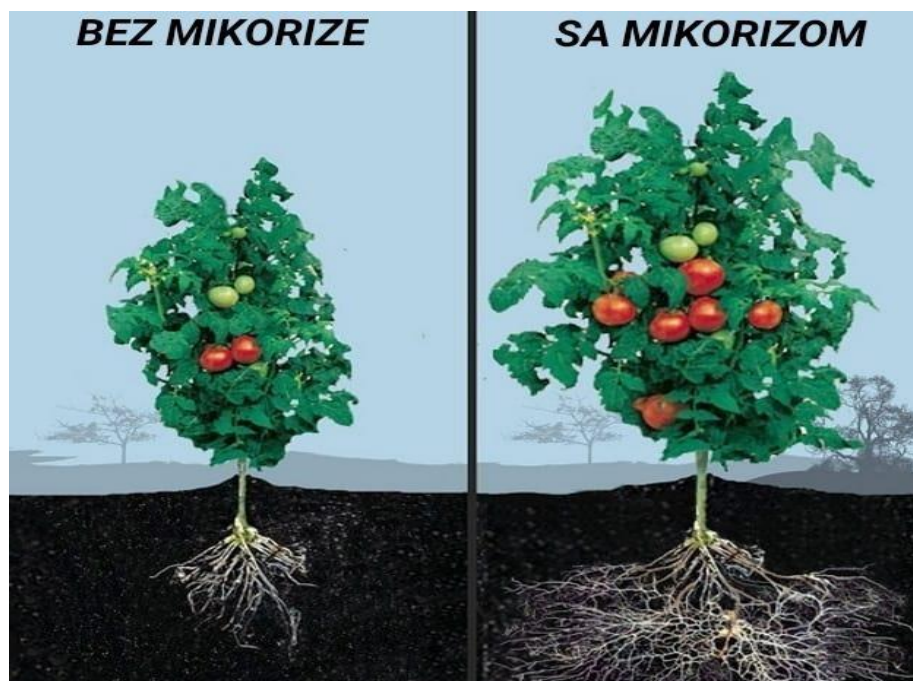
Prednosti mikoriznih asocijacija:

1. Povećana apsorpcija hranjivih tvari: Mikorizne gljive povećavaju površinu korijena biljaka za apsorpciju hranjivih tvari i vode. Ovo je posebno važno za apsorpciju fosfora, koji je često ograničen u tlu
2. Poboljšana otpornost na stres: Biljke s mikoriznim asocijacijama pokazuju veću otpornost na sušu, teške metale i patogene. Gljive pomažu biljkama u usvajanju vode i smanjenju oksidativnog stresa.
3. Poboljšana struktura tla: Mikorizne gljive poboljšavaju strukturu tla formiranjem agregata koji povećavaju zadržavanje vode i prozračnost tla.
4. Ekološke koristi: Mikorizne asocijacije su ključne za održavanje ekosustava, poboljšavajući plodnost tla i održivost biljnih zajednica

Mikorizne asocijacije igraju vitalnu ulogu u održavanju zdravlja biljaka i ekosustava. Razumijevanje ovih odnosa može pomoći u razvoju održivih poljoprivrednih praksi i očuvanju prirodnih staništa.

Postoji nekoliko glavnih tipova mikoriza:

1. Ektomikorize – Ove gljive formiraju vanjski omotač oko korijena biljaka, što je karakteristično za mnoge drvenaste vrste, poput hrastova, bora i bukvi. Ektomikorizne gljive ne prodiru u stanice korijena, nego samo omataju korijenje.
2. Endomikorize ili arbuskularne mikorize (AM) – Ove gljive ulaze unutar stanica korijena i uspostavljaju kontakt s njihovom unutrašnjošću. Endomikorize su najčešće i javljaju se kod većine zeljastih biljaka.
3. Erikoidne mikorize – Ova vrsta mikorize karakteristična je za biljke iz porodice Ericaceae, koje rastu u kiselim i hranjivo siromašnim tlima. Erikoidne mikorize pomažu biljkama u apsorpciji hranjivih tvari iz ovakvih nepovoljnih uvjeta.
4. Orhidejske mikorize – Specifične za orhideje, ove mikorize pomažu sjemenkama da prokljaju i rastu, s obzirom na to da orhideje ovise o gljivama za dobivanje hranjivih tvari.



Slika 2.2.1.1. Utjecaj mikoriza

Izvor:

prilagođeno iz <https://grama.com.hr/ucinci-koristenja-mikoriznih-mikroorganizama-na-proizvodnju-i-kvalitetu/>

## 2.2.2. PGPF (Plant Growth-Promoting Fungi)

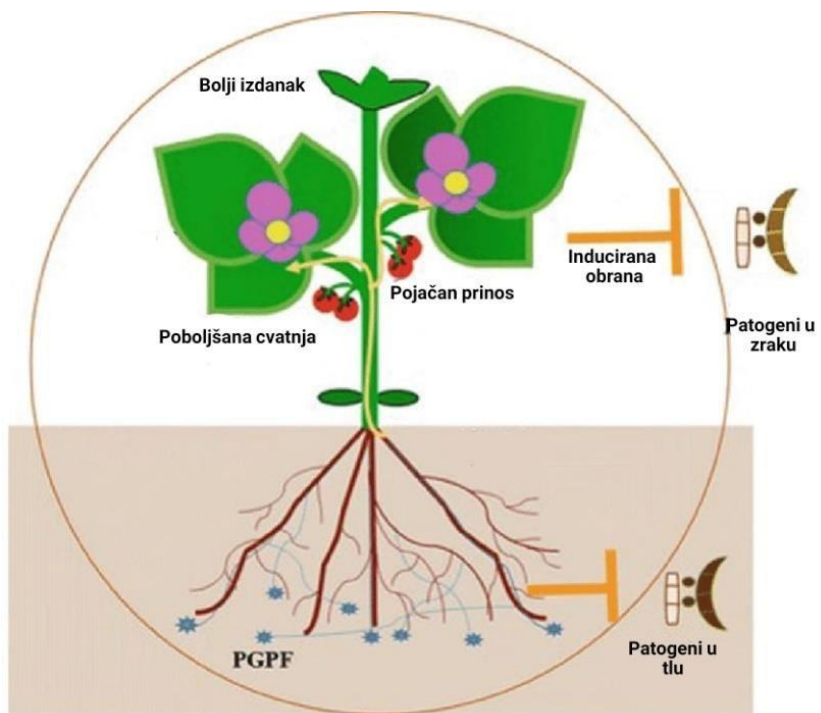
PGPF su mikroorganizmi koji žive u tlu i u interakciji s biljkama poboljšavaju njihov rast i razvoj. Ove gljive djeluju na različite načine, uključujući poboljšanje apsorpcije hranjivih tvari, proizvodnju fitohormona, zaštitu od patogena te povećanje otpornosti na stresne uvjete kao što su suša i slanost tla (Khan i sur. 2013).

Glavne funkcije PGPF gljiva

1. Poboljšanje apsorpcije hranjivih tvari: PGPF gljive poboljšavaju unos esencijalnih hranjivih tvari kao što su dušik, fosfor i kalij. To postižu širenjem mreže hifa u tlu, čime povećavaju površinu korijena biljke i dostupnost hranjivih tvari.
2. Proizvodnja fitohormona: PGPF gljive sintetiziraju fitohormone poput auksina, giberelina i citokinina, koji reguliraju rast biljaka i njihov razvoj. Ovi hormoni potiču elongaciju korijena, cvjetanje, rast izdanaka te otpornost na stresne uvjete
3. Indukcija sistemske otpornosti: Neke PGPF gljive aktiviraju obrambene mehanizme biljaka, čime ih čine otpornijima na patogene poput gljivičnih, bakterijskih ili virusnih infekcija. Ova pojava poznata je kao inducirana sistemska otpornost (ISR)
4. Biokontrola patogena: PGPF gljive također djeluju kao biokontrolni agensi, što znači da mogu suzbiti razvoj štetnih organizama koji napadaju biljke.

PGPF gljive sve se više koriste u održivoj poljoprivredi zbog njihove sposobnosti da poboljšaju rast biljaka i povećaju prinose bez uporabe kemijskih gnojiva ili pesticida. Ova vrsta bioloških agensa smanjuje ekološki otisak poljoprivrede i poboljšava zdravlje tla te predstavljaju iznimno važan resurs za održivu poljoprivredu i ekološki pristup uzgoju biljaka (Jansa i sur. 2002).





Slika 2.2.2.1. Način djelovanja PGPF  
(prilagođeno iz Jahagirdari sur. 2019)

### 3. Klimatske promjene

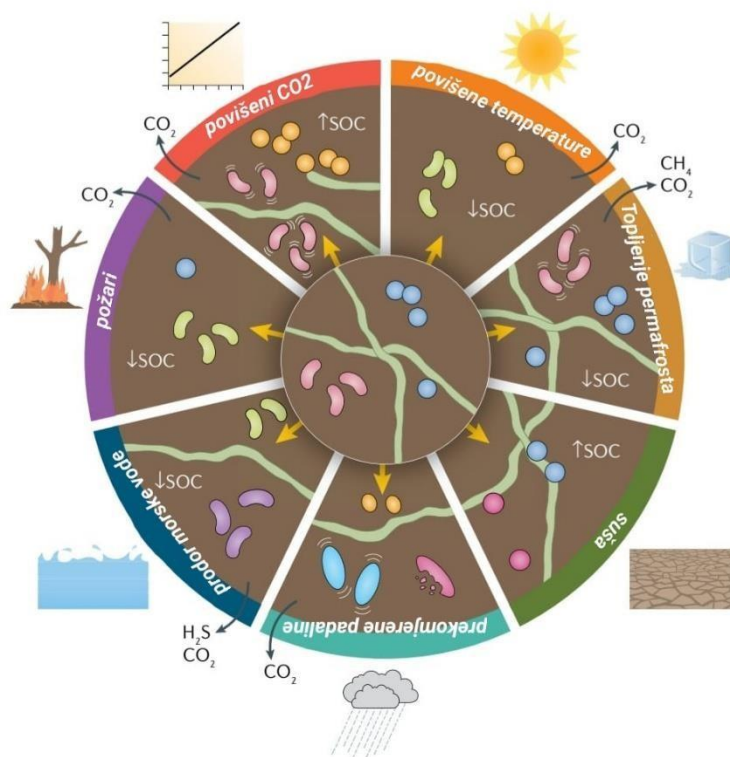
Klimatske promjene odnose se na trenutačne promjene obrazaca klime u različitim dijelovima svijeta uzrokovane zagrijavanjem zemljine atmosfere, tla i oceana ljudskom aktivnosti. Brzo zagrijavanje Zemljine klime uzrokovano je porastom koncentracija stakleničkih plinova u atmosferi što je posljedica antropogenog djelovanja na Zemlji.

Globalni eksplozivni rast ljudske populacije i prekomjerna potrošnja fosilnih goriva u industrijskoj eri uzrokovali su prekoračenje emisije antropogenih stakleničkih plinova. Klimatske promjene, karakterizirane hladnim temperaturnim ekstremima, toplim temperaturnim ekstremima, povećanom učestalosti i amplitudom toplinskih valova, kao i promijenjeni obrasci padalina a u nekoliko regija širom svijeta, postalo je jedno najvažnijih pitanja našeg vremena (IPCC 2014).

Najvidljiviji efekti klimatskih promjena uključuju:

1. Globalno zagrijavanje: Prosječna globalna temperatura raste, što dovodi do topljenja ledenih kapa i ledenih pokrova na polovima, što podiže razinu mora.
2. Promjene u oborinama: Oborine postaju nepravilnije i intenzivnije u nekim područjima, dok druga područja postaju sušnija. Ovo može imati ozbiljne posljedice na poljoprivredu, vodne resurse i ekosustave.
3. Povećanje učestalosti ekstremnih vremenskih događaja: To uključuje češće i intenzivnije uragane, poplave, suše i požare, što dovodi do velikih ekonomskih i ljudskih gubitaka.
4. Oceanografske promjene: Povećanje temperature oceana uzrokuje promjene u morskim strujama, toplinskom sadržaju i kiselosti vode, što utječe na morske ekosustave i riblje populacije.
5. Gubitak bioraznolikosti: Promjene u temperaturi i oborinama mogu poremetiti ekosustave i prirodna staništa, što dovodi do migracija vrsta i smanjenja bioraznolikosti
6. Ekonomski i društveni utjecaji: Klimatske promjene mogu imati široke društvene i ekonomske posljedice, uključujući smanjenje poljoprivrednih prinosa, prijetnje zdravlju ljudi, migracije stanovništva te povećane troškove za prilagodbu i ublažavanje posljedica promjena.

Međunarodni naponi, poput Pariškog sporazuma, usmjereni su na smanjenje emisije stakleničkih plinova i prilagodbu na klimatske promjene kako bi se ograničili njihovi negativni utjecaji na planet i ljudsko društvo.



Slika 3.1. Shema utjecaja klimatskih promjena na mikroorganizme

(prilagođeno iz Jansson i sur. 2020)

### 3.1. Utjecaj povišenih temperatura

AM i EM reagiraju na povećane temperature na različite načine, što utječe na njihovu interakciju s biljkama domaćinima.

AM, poput vrsta *Glomus intraradices* i *Glomus mossae*, često pokazuju poboljšani rast i kolonizaciju biljaka pri višim temperaturama (Fitter i sur. 2000). Također, temperature mogu promijeniti strukturu njihove mreže hifa, smanjiti broj vezikula u hladnijim tlima te poticati formiranje ekstra-mikorizne mreže hifa u toplijim tlima (Hawkes i sur. 2008). Ovi učinci mogu utjecati na brzinu premještanje ugljika u rizosferi i respiraciju ektramikoriznog micelija.

S druge strane, EM, poput *Cenococcum geophilum*, *Suillus intermedius* i *Lactarius cf. pubescens*, pokazuju varijabilne odgovore na povećane temperature. Na primjer, neki morfortipovi *C. geophilum* mogu imati smanjenu kolonizaciju u uvjetima povišene temperature (Kasai i sur. 2000), dok je kod drugih vrsta poput borovca (*Pinus edulis*

Engelm.) zabilježeno povećanje ukupne EM kolonizacije (Swaty i sur. 1998). Dodatno, zagrijavanje može utjecati na biomasu korijena i nadzemnu biljnu biomasu, što može promijeniti dinamiku kolonizacije finih korijena EM-om (Clemmensen i sur. 2006).

Neka istraživanja, poput Rygielwicz i sur. (2000) istražuju kako povišene temperature mogu utjecati na različite morfotipove EM-a, što ukazuje na kompleksne interakcije između tih gljiva i njihovih biljnih domaćina. U konačnici, kako AM tako i EM mogu biti osjetljivi na promjene temperature, što može imati značajan utjecaj na njihove funkcije u ekosustavima i njihove interakcije s biljkama domaćinima.

Neke bakterije rizosfere i endofiti su pokazali sposobnost ublažavanja stresa temperature na biljkama, a ove vrste mogu potaknuti rast različitih usjeva na različitim klimama, tlima i temperaturama (Bashan i Holguin 1998.). Egamberdiyeva i Hoflich (2003.) su, međutim, izvijestili da temperatura i vrsta tla mogu utjecati na performanse bakterija korisnih biljkama. *Mycobacterium* sp. izolirani iz polu-kontinentalne klime pokazali su značajan porast rasta korijena i nadzemnog dijela zimske pšenice u pješčanoj ilovači (s 16 °C na 26 °C). Međutim, *Mycobacterium phlei* kao i *Mycoplana bullata*, oba iz pustinjske klime, pokazali su dobar rast u oba uvjeta, što ukazuje na preferencije genotipa za određene uvjete okoliša. Ovo treba uzeti u obzir prilikom budućeg odabira bakterijskih inokulanata radi poboljšanja performansi biljaka. Neke vrste PGPB mogu bolje rasti pri visokim temperaturama nego pri niskim temperaturama, što može biti posebno zanimljivo za primjenu u poljoprivredi izloženoj povećanim temperaturama. U ranom istraživanju, Waldon i sur. (1989.) jasno su pokazali da su rizobije izolirane iz kvržica pustinjske drvenaste leguminoze *Prosopis glandulosa* bolje rasle na 36 °C nego na 26 °C. Međutim, ovi sojevi su bili fiziološki različiti od drugih sojeva iste vrste, što ukazuje da su se razvili visoko prilagođeni sojevi. Osim toga, bakterije koje koloniziraju različita područja mogu reagirati različito na određene uvjete okoliša.

### 3.1.1. Topljenje permafrosta

Jedna od ozbiljnih posljedica globalnog zagrijavanja je otapanje permafrostnih tla u Arktiku. Budući da permafrostna tla pohranjuju ogromne rezerve ugljika, potencijalni povratni učinak na klimu nakon odmrzavanja permafrosta također je ogroman (Turetsky i sur. 2019). Klimatske promjene uzrokuju povećanje dubine sezonski odmrznutog aktivnog sloja na račun osnovnog permafrosta. Kako se permafrost odmrzava, tekuća voda postaje dostupnija, a mikroba aktivnost se povećava, što može dovesti do povećanog raspada organskog ugljika u tlu (SOC) i povećanja proizvodnje stakleničkih plinova CO<sub>2</sub> i CH<sub>4</sub> (Mackelprang i sur. 2016).

Opća značajka odmrzavanja permafrosta je promjena vlažnosti tla koja uvelike upravlja mikrobnom aktivnošću. Na primjer, sposobnost proizvodnje CH<sub>4</sub> razlikuje određena

okruženja odmrznutog permafrosta, ovisno o hidrologiji krajolika, dubini tla i redoks uvjetima. Eksperimentalno zagrijavanje u terenskim uvjetima rezultiralo je nižim redoks potencijalom na granici permafrosta i povećanjem metanogena. Nasuprot tome, redoks uvjeti u mineralnim slojevima permafrosta mogu pogodovati redukciji željeza. Istraživanje prekidnog permafrosta na Aljasci ukazalo je na važnost sadržaja Fe(II) kao direktnog pokretača sastava mikrobnih zajednica (Bottos i sur. 201) Ova hipoteza je potkrijepljena pronalaskom obilnih proteina povezanih s bakterijama koje reduciraju željezo u permafrostu na Aljasci (Hultman i sur. 2015).

Nekoliko istraživanja koristilo je molekularne pristupe kako bi otkrilo reakcije mikrobnih zajednica na odmrzavanje permafrosta. Sekvenciranje metagenoma otkrilo je da se članstvo mikrobnih zajednica i njihov funkcionalni potencijal u permafrostu razlikuju od onih u aktivnom sloju, te da se mikrobna zajednica permafrosta brzo mijenja nakon odmrzavanja. Uz to, mikrobne zajednice permafrosta nisu iste svugdje, a pronađeni su različiti sastavi vrsta na različitim lokacijama uzorkovanja u Arktiku. Većina studija bilježi povećanje broja *Actinobacteria* s dubinom u permafrostu, no vrste se mogu razlikovati ovisno o lokaciji.

Kako bi se razumjelo kako su mikroorganizmi permafrosta genetski prilagođeni za preživljavanje u permafrostu i odgovor na odmrzavanje, sastavljeni su genomi iz metagenoma permafrosta, uključujući one iz prethodno nekarakteriziranih taksona. Genomi sezonski odmrznutih tla otkrili su osobine potrebne za preživljavanje u uvjetima prekidnog smrzavanja i odmrzavanja, uključujući sposobnost proizvodnje proteina za hladni i toplinski šok, krioprotektanta i mehanizama popravka DNA. Analiza tih genoma također je pružila naznake o tome kako specifični članovi mikrobne zajednice tla reagiraju na promjene u dostupnosti resursa tijekom odmrzavanja permafrosta.

Iako se manje izvještava o gljivama u permafrostu, postoje izvješća o povećanju nekih taksona u sekvencijskim podacima, uključujući mikorizne gljive nakon odmrzavanja. Jedna studija otkrila je razlike u sastavu gljivičnih zajednica u zoni ukorjenjivanja permafrosta u usporedbi s obližnjim močvarnim područjem zasićenim vodom, s povećanjem saprotrofnih i patogenih gljiva nakon odmrzavanja. Funkcionalno, ove promjene u gljivičnim sekvencama uglavnom su bile povezane s promjenama u vrstama biljaka zbog zagrijavanja.

## 3.2. Utjecaj suše

Stres uzrokovan sušom, još jedna je posljedica globalnih klimatskih promjena, smanjuje stvaranje dodatnih mikoriznih micelija u korijenu biljke (Jansa i sur. 2002). Različiti PGPBovi, ekto ili endo mikorizni sojevi, međutim, različito reagiraju na suše u smislu gustoće njihovih populacija (Khan i sur. 2013). Primjeri su iz mediteranskog grmlja kao što je *Pinus muricata* i *Pinus oaxacana* itd. gdje je suša značajno smanjila proces mikrobne kolonizacije (Harman i sur. 2004). Također je poznato da suša uzrokuje gubitke u spojevima koji se nakupljaju u biljkama tijekom fotosinteze. U stresu u poljoprivredi, rizobakterijski inokulanti se stoga mogu koristiti kao biognojivo, sredstvo za jačanje biljaka, fitostimulatori ili biopesticidi, ovisno o njihovom načinu djelovanja i učinkovitosti.

Dobro je dokumentirano da endofitske gljive pružaju kompetitivnu prednost svojim biljkama domaćinima poboljšavanjem otpornosti na okolišne stresove. Neki endofiti, štoviše, mogu poboljšati rast biljaka tijekom izloženosti stresu zbog suše kao što je pronađeno za AM i EM (Rodriguez i sur., 2008). Infekcija endofitima pružila je stabilnost populacije u visokom ljuju (*Festuca arundinacea* Schreb.) tijekom stresa zbog suše poboljšavajući preživljavanje busenova i cijele biljke (West i sur. 1988, 1993). Takvi endofiti pokazali su da induciraju mehanizme izbjegavanja suše, tolerancije na sušu i oporavak od suše kod zaraženih trava (Malinowski i Belesky 2000). Ove karakteristike mogle bi biti korisne za postojanost biljaka ili za ponovni uzgoj usjeva, osobito na mjestima gdje je voda ograničavajući čimbenik rasta. Međutim, to može biti problematično zbog činjenice da su neke trave zasađene bez endofita kako bi se smanjila kontaminacija biljojeda toksinima iz endofita.

Jednim istraživanjem otkriveno je da su korisna asocijacija *Neotyphodium* sp. i arizonskog ljuja (*Festuca arizonica* Vasey), pri niskoj dostupnosti vode, bili povezani s višim neto stopama asimilacije, kao i s proizvodnjom manje gustog lišća i većom površinom lišća po ukupnoj biljnoj biomasi (Morse i sur. 2002). Ovo može objasniti dijelove mehanizama uključenih u toleranciju na sušu. Međutim, važno je napomenuti da učinak tolerancije na stres zbog suše varira s genotipovima biljaka i sojevima endofita (Hill i sur. 1996). Okolišni uvjeti izvornih staništa biljaka mogu utjecati na simbiotsku interakciju između endofitskih gljiva i njihovih domaćina. Tri genotipa *Lolium perenne* L. sakupljena iz različitih prirodnih staništa testirana su na ovaj način radi učinaka njihovog gljivičnog endofita *Neotyphodium* sp. na rast biljaka i prinos sjemena. Kod genotipa sakupljenog sa suhih mjesta, infekcija endofitom smanjila je rast biljaka pri adekvatnoj opskrbi vodom, ali je povećala ponovni rast tijekom suše. Kod genotipa sakupljenog s povremeno poplavljenih ili suhih mjesta, infekcija endofitom značajno je potaknula razvoj reproduktivnih busenova i proizvodnju sjemena (učinci povezani s prilagodbom na sušu). Suprotno tome, genotip koji potječe s vlažnog mjesta pokazao je veću osjetljivost na stres zbog suše kada je bila prisutna

infekcija endofitom (Hesse i sur. 2004). Za neke genotipove biljaka domaćina, prisutnost endofita može imati metabolički trošak u uvjetima stresa zbog suše (Cheplick i sur. 2000).

Poboljšano osmotsko prilagođavanje u meristematskoj i zoni rasta može objasniti dio mehanizama uključenih u toleranciju na stres zbog suše, omogućujući preživljavanje busenova olakšavajući zaštitu apikalnog meristema. Pojačana regulacija različitih gena koji upravljaju otpornošću na sušu također može biti uključena kao što je pokazano kod modela *Piriformospora indica* i *Arabidopsis thaliana* (Sherameti i sur. 2008).

Gljivični endofiti mogu imati veliki potencijal za biljke u slučaju teške suše. Međutim, kao što je već navedeno, mogu se pojaviti problemi poput slučaja specifičnih endofita koji inficiraju travu. Ipak, ne samo gljivični endofiti i njihove interakcije s biljkama domaćinima mogu biti pogođeni, već i drugi mikroorganizmi povezani s biljkama mogu biti pod utjecajem uvjeta klimatskih promjena.

Simbiotska fiksacija N<sub>2</sub> kod mahunarki također je vrlo osjetljiva na nedostatak vode u tlu. Niz temperanih (umjerenog pojasa) i tropskih mahunarki, npr. *Medicago sativa*, *Pisum sativum*, *Arachis hypogaea*, *Vicia faba*, *Glycine max*, *Vigna sp.*, *Aeschynomene* i grmolika mahunarka *Adenocarpus decorticans* pokazuje smanjenje fiksacije dušika kada su izložene deficitima vlage u tlu. Iako se mogu odabrati mahunarke koje su otporne na sušu i koje fiksiraju N<sub>2</sub>, većina mahunarki osjetljiva je na stres izazvan sušom.

Stres zbog nedostatka vlage imao je mali ili nikakav učinak na fiksaciju N<sub>2</sub> kod nekih mahunarki za stočnu hranu, npr. *M. sativa*, žitarica, npr. kikiriki (*Arachis hypogaea*), i nekih tropskih mahunarki, npr. *Desmodium intortum*. Jedna mahunarka, guar (*Cyamopsis tetragonoloba*), otporna je na sušu i poznata je po prilagodbi uvjetima u suhim područjima. Utvrđena je varijabilnost u fiksaciji dušika pod stresom zbog suše među genotipovima *Vigna radiata* i *Trifolium repens*. Ovi rezultati naglašavaju značaj simbioza Rhizobiummahunarka u poboljšanju plodnosti tla u suhim i polusuhim staništima (Zahran 1999).

Nedostatak vlage u tlu ima izražen učinak na fiksaciju N<sub>2</sub> jer su inicijacija, rast i aktivnost nodula osjetljiviji na stres zbog vode nego što je opći metabolizam korijena i izdanaka. Odgovor nodulacije i fiksacije N<sub>2</sub> na stres zbog vode ovisi o stadiju rasta biljaka. Utvrđeno je da je stres zbog vode tijekom vegetativnog rasta bio štetniji za nodulaciju i fiksaciju dušika nego stres tijekom stadija razmnožavanja. Postojala je mala šansa za oporavak od stresa zbog vode u reproduktivnom stadiju. Koncentracije P u nodulama i učinkovitost upotrebe P-a linearno su opadale s vlažnošću tla i korijena tijekom perioda žetve simbioze soje i *Bradyrhizobiuma* (Zahran 1999).

### 3.3. Požari

Požari globalno rastu u učestalosti i/ili intenzitetu kao rezultat duljih i sušnijih sezona u kombinaciji s neodrživim praksama upravljanja zemljištem. Postoji nekoliko međudjelujućih poremećaja povezanih s utjecajem požara na mikroorganizme u tlu. Požar može izravno utjecati na klimu oslobađanjem velikih količina CO<sub>2</sub> u atmosferu. Intenzitet i trajanje požara utječu na karakteristike organskog ugljika u tlu, pri čemu veći intenzitet požara i dulje trajanje povećavaju prijenos topline u dublje slojeve tla. Kada organski sloj tla izgori, može se generirati dodatna toplina, a u tlima s višim sadržajem vlage zagrijavanje tla može biti odgođeno, ali može ubiti više mikroorganizama kroz proces pasterizacije (Hart i sur. 2005). Izuzetno intenzivni požari također mogu uništiti strukturu tla i smanjiti prozračnost tla.

Posljedice nakon požara uključuju degradaciju zemljišta i eroziju jer se tlo ispire u vodotoke, što dodatno pogoršava učinak na ekosustave tla. Požar također značajno smanjuje rezerve ugljika i dušika u tlu. Kao rezultat toga, mikrobiom tla se smanjuje nakon požara zbog iscrpljenja resursa potrebnih za mikrobni rast. U planinskim borealnim regijama, ozbiljan problem s požarom je potencijalno iscrpljenje ugljika iz tla uslijed odmrzavanja permafrosta nakon požara. Jedno istraživanje u području Nome Creek na Aljasci pokazalo je da je nakon intenzivnog požara ugljik iz tla većinom ispran zajedno s vodom iz tla niz padine, a osnovni sloj permafrosta se odmrznuo.

Nasuprot tome, u istraživanju šuma umjerenog pojasa dominiranih borovima, požar je doveo do novih unosa u sustav, poput drvenog ugljena i biljnih ostataka (Hart i sur. 2005). Izravni učinci požara na mikroorganizme tla uključuju smrt stanica zbog denaturacije proteina i lize stanica i/ili izgaranja, što dovodi do smanjenja mikrobne biomase. Međutim, kratkoročno povećanje dostupnih hranjivih tvari odmah nakon požara može dovesti do kratkotrajnog porasta mikrobne aktivnosti. Jedna studija pokazala je povećanu mikrobnu biomasu i aktivnost odmah nakon požara, uz povećanje relativnog broja arheja, s hipotezom da su stanične stijenke arheja otpornije na toplinu.

### 3.4 Utjecaj povišene razine CO<sub>2</sub>

Povećane razine CO<sub>2</sub> u okolini imaju značajan učinak na rast hifa i kolonizaciju korijena AM-om u većini istraživanja provedenih na ovu temu. Na primjer, Sanders i sur. (1998) pokazali su da pri 600 mL L1 CO<sub>2</sub>, vanjske hife AM sojeva pokazuju pojačan rast u rizosferi *Prunella vulgaris* (obična celinščica) u usporedbi s ambijentalnim CO<sub>2</sub> (350 mL L1), što se može objasniti povećanim premještanjem ugljika na njihove vanjske hife (Rillig



1999). Unutarnje hife AM-a pokazale su tendenciju povećanja, što može biti posljedica povećane biomase korijena kao rezultat povećanih razina CO<sub>2</sub> (Sanders i sur., 1998). Kontrastne rezultate o učincima CO<sub>2</sub> na povezanost biljaka i AM-a dobili su Gavito i sur. (2000), koji su pokazali, s *Pisum* sp. kao biljkom domaćinom, da CO<sub>2</sub> koncentracija kod mikoriza nije utjecala na razvoj nekih sojeva AM-a.

Biljne vrste i biljne funkcionalne skupine odgovaraju različito na povišene razine CO<sub>2</sub>. Razlike u fiziologiji biljaka i raspodjeli ugljika unutar biljaka mogu barem djelomično objasniti ove razlike. Štoviše, te razlike također mogu biti međusobno povezane s razinama mikorizne kolonizacije. AM kolonizacija C4 biljaka općenito se povećava pod povišenim CO<sub>2</sub>, ali za C3 biljke to nije slučaj (Tang i sur. 2009). C4 biljke mogu dodijeliti više ugljikohidrata AM-u kako bi imale više koristi od mikoriznih gljiva i mogu utjecati na selekciju AM kolonizatora, dok C3 biljke koriste dodatni ugljik za proizvodnju biomase. Ovaj primjer pokazuje da promijenjeni uvjeti okoliša, uzrokovani povišenim razinama CO<sub>2</sub>, ne samo da mogu utjecati na interakcije između biljaka i mikroorganizama, već također mogu promijeniti konkurenciju biljaka i strukturu biljne zajednice, djelomično zbog promijenjenih interakcija biljka-mikroorganizam.

Nekoliko istraživanja izvijestilo je o sličnim odgovorima EM-a i AM-a na klimatske promjene. Kao što je slučaj s AM-om, pokazalo se da povećane koncentracije CO<sub>2</sub> mogu izazvati promjene u EM kolonizaciji i/ili strukturi zajednice. Međutim, nema nužno utjecaj na interakcije između EM-a i biljaka. Zabilježeno je da je proizvodnja biomase micelija u sadnicama *Pinus sylvestris* bila znatno veća pod povišenim CO<sub>2</sub>, do trostruko veća u usporedbi s ambijentalnim uvjetima CO<sub>2</sub> (Fransson i sur. 2005). Ovo sugerira da je gljiva mogla proizvesti više micelija kao posljedica povećane dostupnosti ugljika

Ostala istraživanja pokazala su slične učinke povišenog CO<sub>2</sub>; na primjer, ekstramikorizni rast micelija povećan je pod povišenim razinama CO<sub>2</sub> za sadnice *Pinusa* (*P. sylvestris*) inokuirane s *Pisolithus arhizus*, *Paxillus involutus* ili *Suillus bovinus*. Mikorizna gljiva *Pisolithus tinctorius*, koja je u potpunosti ovisila o asimilatu biljke *Pinus silvestris* L., dodatno je rasla brže pri povećanom CO<sub>2</sub> – tri puta više mikoriznog korijena formiralo je nakupine i ekstramikorizni micelij imao je dvostruko veću biomasu u usporedbi s onim proizvedenim na ambijentalnim razinama CO<sub>2</sub>. Istraživanja jasno pokazuju da povišeni CO<sub>2</sub> može povećati EM kolonizaciju biljaka domaćina, što može biti vrlo relevantno za dostupnost hranjivih tvari biljkama.

Međutim, također je zabilježeno da je mikorizna formacija samo privremeno povećana zbog povišenog CO<sub>2</sub> (Lewis i sur. 1994). Nadalje, Markkola i sur. (1996) pokazali su da se biomasa gljiva u korijenju i u tlu, posebno vrste gljiva *Cenococcum geophilum* i *Suillus* sp. povezane s običnim borom (*Pinus sylvestris* L.), nije povećala u tim uvjetima. Štoviše, povišeni CO<sub>2</sub> imao je zanemariv učinak na razvoj *Pinus tinctorius* povezanog s *Pinus ponderosa*. Paralelno, drugo istraživanje s *P. ponderosa* i *P. tinctorius*, podvrgnute dvije razine CO<sub>2</sub>, pokazala je da nema promjena u kolonizaciji nakon 4 mjeseca, ali primjećena

je povećana kolonizacija na kraju eksperimenta, nakon godinu dana (Walker i sur. 1995). Ovo jasno pokazuje da interakcija između EM-a i biljaka može biti različito pogođena povišenim razinama CO<sub>2</sub>.

Meta-analiza pokazala je da se kolonizacija korijena općenito povećava pod povišenim CO<sub>2</sub>. Također postoji potencijal za biljne vrste. Brojne vrste koje formiraju ekstenzivni ekstramikorizni micelij povećane su pod povišenim CO<sub>2</sub> i povišeni CO<sub>2</sub> može povećati pojavu EM-a. Izmijenjene koncentracije CO<sub>2</sub> mogu također izazvati promjene u sastavu i strukturi EM zajednica, kao i u brojnosti nekoliko vrsta. Povišena koncentracija CO<sub>2</sub> osim na mikorize može utjecati i na korisne bakterijske zajednice koje koloniziraju rizosferu.

Većina informacija o učincima povišene koncentracije CO<sub>2</sub> na bakterije povezane s biljkama dobivena je iz studija provedenih unutar dugoročnog eksperimenta "Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE)" u Švicarskoj. U ovom eksperimentu, povišeni CO<sub>2</sub> potaknuo je interakciju leguminoza, kao i dodatnim aktivnostima poticanja rasta biljaka. Montealegre i sur. (2000.) dodatno su pokazali da je obogaćivanje atmosferskog CO<sub>2</sub> pogodovalo nekim sojevima *Rhizobium leguminosarum* u odnosu na druge u nekim biljkama. Zanimljivo je da su izolati favorizirani povišenim CO<sub>2</sub> proizveli 17 % više kvržica na korijenju nego izolati izloženi ambientalnim koncentracijama CO<sub>2</sub>, što sugerira da biljka usmjerava odabir specifičnih mikroorganizama u varijabilnim okolišnim uvjetima.

Haase i sur. (2007.) izvijestili su da su pod uvjetima povišenog CO<sub>2</sub> smanjene koncentracije dušika u tkivu običnog graha te da je to dovelo do simptoma nedostatka dušika. Povećano izlučivanje korijena i povezano poticanje rasta mikroorganizama u rizosferi pretpostavljaju se kao moguća objašnjenja za niži dušični status biljaka koje rastu pod povišenim atmosferskim koncentracijama CO<sub>2</sub>, što može biti rezultat poboljšane konkurencije biljaka i mikroba za dušik u rizosferi (Haase i sur. 2007.).

Eksperimenti FACE-a ne samo da su otkrili informacije o rizobakterijama već i o drugim bakterijama povezanim s biljkama, potencijalno PGPB kao što su *Pseudomonas* sp., *Actinobacteria* i *Deltaproteobacteria*. Drigo i sur. (2009.) također su izvijestili o genotipskim i specifičnim učincima povišenog CO<sub>2</sub> na *Pseudomonas* i *Burkholderia* sp., kao i na gene za proizvodnju antibiotika. Međutim, *Actinomycetes* i *Bacillus* sp., koji su također snažni proizvođači antibiotika, nisu bili pogođeni. Specifične bakterije ili bakterijske skupine čini se da različito reagiraju na obogaćivanje atmosferskog CO<sub>2</sub> u suradnji s različitim biljkama.

Osim diferenciranih učinaka Drigo i sur. (2009.) pokazali su da povišeni CO<sub>2</sub> povećava dominaciju *Pseudomonas* sp.. U drugim istraživanjima, udio jsojeva *Pseudomonas*, koji se smatraju potencijalnim inhibitorima gljivica koje parazitiraju korijenje, izoliranih iz bukve i rizosfere tla te iz frakcija korijena dvaju višegodišnjih livadnih sustava (*L. perenne* i *Medicago coerulea*), bio je smanjen pod povišenim CO<sub>2</sub> uvjetima (Tarnawski i Aragno

2006.). Međutim, udio nitrificirajućih sojeva povećao se. Ovo je primjer koji pokazuje da povišene razine atmosferskog CO<sub>2</sub> mogu imati diferencirane utjecaje na korisne bakterije biljaka, što može imati daljnje implikacije za njihovu primjenu u poljoprivredi ili fitoremedijaciji.

U slučaju povišenih koncentracija CO<sub>2</sub>, različiti sojevi inokulanta za primjenu u poljoprivredi možda će morati biti odabrani zbog različitih PGP svojstava pod ambientalnim i povišenim CO<sub>2</sub> uvjetima. Kohler i sur. (2009.) nedavno su izvijestili da je soj *Pseudomonas mendocina*, koji potiče rast biljaka, povećao rast biljaka salate pod povišenim CO<sub>2</sub> uvjetima. Primijenjene su dvije razine navodnjavanja i dvije razine atmosferskog CO<sub>2</sub> kako bi se utvrdili učinci na fiziološke parametre biljaka. Inokulacija *P. mendocina* inducirala je najveću proizvodnju biljne biomase pod svim ispitivanim tretmanima, kao i najvišu koncentraciju kalija u lišću i relativni sadržaj vode u lišću pod uvjetima povišenog CO<sub>2</sub> i suše (Kohler i sur. 2009.). Ovo pokazuje potencijal PGPB-a za ublažavanje novih i atipičnih stresova koji mogu biti nametnuti klimatskim promjenama, što može biti relevantno za budućnost pod povećanim koncentracijama CO<sub>2</sub>.

### 3.5. Utjecaj vlage

Zadržavanje vode u tlu ima značajan utjecaj na korisne asocijacije biljaka i mikroorganizama, ključne za zdravlje i produktivnost biljaka. Kada je voda prisutna u odgovarajućoj količini, ona omogućava optimalne uvjete za rast biljaka i razvoj mikroorganizama koji žive u rizosferi, kao što su bakterije i mikorize. Kada tlo prekomjerno zadržava vodu, može doći do stvaranja anaerobnih uvjeta, što dovodi do smanjenja kisika u tlu. To može inhibirati rast korisnih mikroorganizama i potaknuti razvoj patogena. S druge strane, nedostatak vode smanjuje sposobnost biljaka da usvajaju hranjive tvari, a mikroorganizmi postaju manje aktivni zbog stresa suše.

Istraživanje Senko i sur. 2024 jedno je od rjeđih primjera istraživanja koja se bave utjecajem vlage na PGPB te je pokazalo da populacija korisnih PGPB (struktura i funkcija) promijenjena pod pritiskom prekomjernog zadržavanja vode, te bi to trebalo uzeti u obzir prilikom predviđanja poljoprivredne proizvodnje u budućim scenarijima klimatskih promjena. Četiri roda, *Peribacillus*, *Stenotrophomonas*, *Pseudomonas* i *Bacillus*, utvrđena su kao dominantna u tlima izloženima stresu uzrokovanom zadržavanjem vode, što dodatno implicira da je osnovna bakterijska zajednica još uvijek očuvana pod hidrološki stresnim uvjetima, no zadržavanje vode utjecalo je na brojnost ovih bakterijskih populacija, pri čemu je populacija *Stenotrophomonas*-a znatno smanjena nakon stresa uzrokovanog zadržavanjem vode. Bakterije roda *Stenotrophomonas* imaju važnu

ekološku ulogu u ciklusu dušika i sumpora i prisutne su u okolišu, pa promjene u njihovoj brojnosti mogu biti razlog za zabrinutost.

### 3.5.1. Utjecaj padalina i poplava

Neka područja doživljavaju povećanje vlažnosti tla zbog poplava i/ili ozbiljnih i nepredvidivih oborinskih događaja. Na primjer, predviđa se da će se učestalost jakih oborinskih događaja povećati u vlažnim tropskim regijama (IPCC 2014). Klimatske promjene također predviđaju pomak oborina u sjevernim područjima, pri čemu će više kiša zamijeniti snijeg, što će dovesti do smanjenja snježnog pokrivača i povećanja ciklusa smrzavanja i otapanja. Kako se povećava vlažnost tla, pore tla postaju ispunjene vodom i anaerobne, stvarajući povoljne uvjete za metanogenezu i denitrifikaciju, te potencijal za oslobađanje CH<sub>4</sub> i N<sub>2</sub>O (Jansson i Hofmockel 2020). Razlike u vlažnosti tla i vegetaciji zbog promjena u obrascima oborina mogu dovesti do različitih odgovora mikrobnih zajednica. Stoga su potrebni prediktivni metabolički modeli za preciznije simulacije pod budućim klimatskim scenarijima.

Poseban slučaj je povećanje slanosti tla uslijed porasta razine mora. Mnoge obalne zone doživljavaju prodor slane vode zbog porasta globalne razine mora, koja raste brzinom od  $3,2 \pm 0,4$  mm godišnje (Moomaw i sur. 2018). Prodor slane vode u ranjive obalne ekosustave tla unosi sol i sulfate, pri čemu sulfat djeluje kao terminalni akceptor elektrona i mijenja dinamiku redoks ciklusa sustava, što rezultira povećanjem mikrobne biomase u tlu i povećanjem mineralizacije organskog ugljika, što dovodi do većih razina proizvodnje CO<sub>2</sub>. Posljedično, očekuje se budući neto porast proizvodnje stakleničkih plinova zbog ovih promjena.

## 4. Moguća rješenja za pomoć mikrobiomu biljaka u prevladavanju stresa izazvanog klimatskim promjenama

Mikrobiom tla upravlja biogeokemijskim kruženjem makronutrijenata, mikronutrijenata i drugih elemenata od iznimne važnosti za rast biljaka. Razumijevanje utjecaja klimatskih promjena na mikrobiome tla i usluge ekosustava koje oni pružaju predstavljaju veliki izazov i veliku priliku dok dok su istraživanja usmjerena prema jednom od najvećih problema s kojima se suočava naš planet. Istražuju se potencijalni načini na koje se mikroorganizmi tla mogu iskoristiti za ublažavanje negativne posljedice klimatskih promjena na biljke. Veliku ulogu imaju biostimulatori, biljni ili sintetički proizvodi koji se u poljoprivredi koriste za poboljšanje rasta biljaka. U sklopu toga istražuju se različiti načini primjene PGP mikroorganizama za ublažavanje stresa uzrokovanog sušom kod biljaka, primjerice neke bakterije tla proizvode ekstracelularne polimerne tvari koje rezultiraju hidrofobnim biofilmovima koji mogu zaštititi biljke od isušivanja. Korisni mikroorganizmi tla također se mogu iskoristiti za povećanje otpornosti usjeva na sušu kroz proizvodnju fitohormona koji potiču rast biljaka, akumulaciju osmolita ili drugih zaštitnih spojeva, ili detoksikaciju reaktivnih vrsta kisika.

Na primjer, neke bakterije sintetiziraju indol-3-octenu kiselinu u rizosferi, što rezultira povećanom proizvodnjom korijena i može pomoći u ublažavanju stresa uzrokovanog nedostatkom vode. Mikroorganizmi rizosfere također su pokazali sposobnost lučenja metabolita koji se mogu akumulirati u biljnim stanicama i ublažiti osmotski stres. Otpornost na sušu i usvajanje hranjivih tvari također se može poboljšati povezivanjem s korisnim arbuskularnim mikoriznim gljivama, na primjer, reguliranjem biljne proizvodnje specifičnih molekula poznatih kao akvaporini koji smanjuju stres uzrokovan nedostatkom vode. Arbuskularne mikorizne gljive također mogu izravno pristupiti vodi produžavanjem svojih micelija u tlo ispunjeno vodom koje nije inače dostupno biljnim korijenima (Kumari i sur. 2018).

Sinkronizacija biljne potražnje s opskrbom dušika mikroorganizama također nudi veliki potencijal za ublažavanje mikrobne proizvodnje  $N_2O$ . Na primjer, arbuskularne mikorizne gljive mogu se koristiti za usvajanje amonijaka i ublažavanje proizvodnje  $N_2O$ . Ostale biološke strategije za ublažavanje emisija  $N_2O$  uključuju inokulaciju zajednicama koje konzumiraju  $N_2O$  ili blokiranje nitrifikacije korištenjem bioloških inhibitora puta oksidacije amonijaka. Ovi primjeri ilustriraju kako se korisna svojstva koja obavljaju mikroorganizmi u tlu mogu iskoristiti za održavanje ekosustavnih usluga u uvjetima promjenjive klime (Fadiji 2022).

## 4.1. Mikroorganizmi kao korisni biljni inokulanti

Mikroorganizmi kao korisni biljni inokulanti igraju ključnu ulogu u održivoj poljoprivredi i upravljanju tlom. Ovi mikroorganizmi uključuju bakterije, gljive, aktinomicete i druge mikrobiološke vrste koje žive u tlu i poboljšavaju zdravlje biljaka putem različitih mehanizama. Njihova primjena kao inokulanta može povećati dostupnost hranjivih tvari, poboljšati rast biljaka, zaštititi ih od patogena i pomoći u suočavanju s abiotičkim stresovima, poput suše i slanosti (Bashan i de-Bashan 2010).

Ključne grupe mikroorganizama kao biljnih inokulatora:

1. Bakterije koje potiču rast biljaka (PGPB):
2. Mikorizne gljive:
3. Aktinomicete:
4. Bakterije – fiksatori dušika:
5. Solubilizatori fosfata:

Prednosti primjene mikroorganizama kao biljnih inokulanata uključuju povećanu plodnost tla, zaštitu od patogena, povećanje otpornosti na stres: te smanjenje uporabe kemikalija u poljoprivredi. Primjena korisnih mikroorganizama kao inokulanata postala je sve važnija u modernoj poljoprivredi. Kroz proces inokulacije, sjemenke biljaka ili tlo tretiraju se odabranim mikroorganizmima kako bi se poboljšao rast biljaka i otpornost na stres. Ovaj pristup posebno je učinkovit u ekološkoj poljoprivredi, gdje je cilj smanjiti ovisnost o kemijskim sredstvima i povećati biološku raznolikost tla.

## 5. Zaključak

Ovaj završni rad naglašava važnost proučavanja mikroorganizama povezanih s biljkama u kontekstu klimatskih promjena i njihovog potencijala u promoviranju održive poljoprivrede i ekosustava. Klimatske promjene imaju značajan učinak na ove simbioze te često smanjuju njihovu učinkovitost u osiguravanju ključnih usluga poput fiksacije dušika, povećanja dostupnosti hranjivih tvari ili zaštite od patogena. Iako su korisni mikroorganizmi, poput mikoriza, pokazali sposobnost ublažavanja određenih negativnih utjecaja klimatskih promjena – primjerice, poboljšanjem sposobnosti biljaka da prežive sušu – dugoročni efekti i dalje su nepoznati. Ove promjene u interakcijama mogu smanjiti produktivnost biljaka i ugroziti poljoprivredne prakse koje ovise o simbiotskim mikroorganizmima. Kako bismo se uspješno suočili s izazovima koje donose klimatske promjene, potrebno je intenzivirati istraživanja ovih simbiotskih odnosa. Kroz dublje razumijevanje kako promjene u okolišu utječu na mikroorganizme i njihove interakcije s biljkama, možemo razviti strategije za optimizaciju tih odnosa, čime ćemo doprinijeti očuvanju poljoprivredne produktivnosti i otpornosti ekosustava. Također, razvojem biotehnoloških rješenja koja koriste ove prirodne procese, možemo omogućiti biljnoj proizvodnji da se prilagodi sve promjenjivijim uvjetima. Time bi se mogla smanjiti upotreba mineralnih gnojiva i pesticida te osigurati održiviji pristup uzgoju hrane u budućnosti.

## 6. Popis literature

1. Bashan Y., de-Bashan L. E. (2010). How the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* promotes plant growth—a critical assessment. *Advances in Agronomy*, 108, 77-136.
2. Bottos E. M., McDonald I. R., Fearnside P. M., Greer C. W. (2018). Dispersal limitation and thermodynamic constraints govern spatial structure of permafrost microbial communities. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 94, 1– 14.
3. Drigo B., van Veen J. A., Kowalchuk G. A. (2009) Specific rhizosphere bacterial and fungal groups respond to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *ISME J* 3: 1204–1217.
4. Fadji A. E., Babalola O. O., Santoyo G., Perazzolli M. (2022). The potential role of microbial biostimulants in the amelioration of climate change-associated abiotic stresses on crops. *Front. Microbiol.*, 12, 829099.
5. Fransson P. M. A., Taylor A. F. S., Finlay R. D. (2005) Mycelial production, spread and root colonisation by ectomycorrhizal fungi *Hebeloma crustuliniforme* and *Paxillus involutus* under elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Mycorrhiza* 15: 25–31.
6. Gavito M. E., Grierson P. F., Williams T. R. (2000). Influence of elevated CO<sub>2</sub> on mycorrhizal colonization and nutrient uptake in *Pisum sativum*. *New Phytologist*, 149(3), 529-538
7. Glick B. R. (1995). The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology*, 41(2), 109-117.
8. Glick B. R. (2012). Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica*, 2012, 1-15.
9. Harman G. E., Howell C. R., Viterbo A., Chet I., Lorito M. (2004). Trichoderma species— opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology*, 2(1), 43-56.
10. Hart S. C., DeLuca T., Newman G., MacKenzie D., Boyle (2005). Post-fire vegetative dynamics as drivers of microbial community structure and function in forest soils. *For. Ecol. Manag.*, 220, 166–184.
11. Hultman J., Jenni & Waldrop, Mark & Mackelprang, Rachel & David, Maude & McFarland, Jack & Blazewicz Steven & Harden J. & Turetsky, Merritt & McGuire, A & Shah, Manesh & Verberkmoes, Nathan & Lee, Lang Ho & Mavrommatis, Kostas & Jansson, Janet (2015). Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature*, 521, 208–212.
12. Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Pachauri R. i Meyer L.) (IPCC, 2014).
13. Jahagirdar S., Kambrekar D., Navi S., Kunta M. (2019). Plant Growth-Promoting Fungi: Diversity and Classification. *Plant Growth-Promoting Fungi*.



14. Jansa J., Mozafar A., Anken, T., i sur. (2002). Impact of farming practices on arbuscular mycorrhizal fungi in maize roots. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 91(1-3), 237-246.
15. Kasai M., Nara K., Hogetsu T. (2000). Effects of elevated temperature on the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* and its association with *Quercus myrsinaefolia*. *Journal of Forest Research*, 5(4), 225-232
16. Khan A. L., Waqas M., Kamran M. (2013). Fungi as biocontrol agents against plant pathogens. *International Journal of Agriculture and Biology*, 15(3), 569-575.
17. Kohler J, Caravaca F, del Mar Alguacil M & Roldan A (2009) Elevated CO<sub>2</sub> increases the effect of an arbuscular mycorrhizal fungus and a plant-growth-promoting rhizobacterium on structural stability of a semiarid agricultural soil under drought conditions. *Soil Biol Biochem* 41: 1710–1716.
18. Kumari A., Dash M., Singh S. K., Rani R., Sharma S. (2023). Soil microbes: a natural solution for mitigating the impact of climate change. *Environ Monit Assess*, 195, 1436.
19. Lugtenberg B., Kamilova F. (2009). Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology*, 63, 541-556.
20. Lewis J. D., Thomas R. B., Strain B. R. (1994) Effect of elevated CO<sub>2</sub> on mycorrhizal colonization of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings. *Plant Soil* 165: 81–88.
21. Mackelprang R., Saleska S. R., Jacobsen C. S., Jansson J. K., Taş N. (2016). Permafrost meta-omics and climate change. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 44, 439–462.
22. Markkola A. M., Ohtonen A., Ahonen-Jonnarth U., Ohtonen R. (1996) Scots pine responses to CO<sub>2</sub> enrichment. 1. Ectomycorrhizal fungi and soil fauna. *Environ Pollut* 94: 309–316.
23. Montealegre C. M., Van Kessel C., Blumenthal J. M., Hur H-G, Hartwig U. A. Sadowsky M. J. (2000) Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> alters microbial population structure in a pasture ecosystem. *Glob Change Biol* 6: 475–482.
24. Moomaw W. R. i sur. (2018). Wetlands in a changing climate: science, policy and management. *Wetlands*, 38, 183–205.
25. Orozco-Mosqueda Ma. del C., Flores A., Rojas-Sánchez B., Arguello-Astorga G. R., Glick B. R. (2021). Plant Growth-Promoting Bacteria as Bioinoculants: Attributes and Challenges for Sustainable Crop Improvement. *Agronomy*, 11(1167).
26. Rillig M. C., Allen M. F. (1999). Elevated CO<sub>2</sub> and mycorrhizas in a nutrient-limited soil. *Journal of Ecology*, 87(3), 503-514
27. Rodríguez H., Fraga R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*, 17(4-5), 319-339.
28. Rygiewicz P. T., Martin K. J., Tuininga A. R. (2000) Morphotype community structure of ectomycorrhizas on Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings grown under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature. *Oecologia*, 124(4), 533-544.

29. Sanders I. R., Streitwolf-Engel R., van der Heijden M. G. A., Boller T., Wiemken A. (1998). Increased allocation to external hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi under CO<sub>2</sub> enrichment. *Oecologia* 117: 496–503.
30. Senko H., Kajić S., Huđ A., Palijan G., Petek M., Rajnović I., Šamec D., Udiković-Kolić N., Mešić A., Brkljačić L. (2024). Will the beneficial properties of plant-growth promoting bacteria be affected by waterlogging predicted in the wake of climate change: A model study. *Applied Soil Ecology* 2024; 198: 105379.
31. Smith S. E., Read D. J. (2008). *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press.
32. Swaty R. L., Gehring C. A., Van Ert M., Theimer T. C., Keim P., Whitham T. G. (1998). Increased ectomycorrhizal colonization and fungal diversity associated with *Pinus edulis* (Engelm.) in response to environmental stress. *New Phytologist*, 139(4), 733-742
33. Tang J, Xu L, Chen X & Hu S (2009) Interaction between C4 barnyard grass and C3 upland rice under elevated CO<sub>2</sub>: impact of mycorrhizae. *Acta Oecologia* 35: 227–235.
34. Tarnawski, Sonia-Estelle & Aragno Michel. (2006). The Influence of Elevated [CO<sub>2</sub>] on Diversity, Activity and Biogeochemical Functions of Rhizosphere and Soil Bacterial Communities. 10.1007/3-540-31237-4\_22
35. Turetsky M. R. i sur. (2019). Permafrost collapse is accelerating carbon release. *Nature*, 569, 32–34.
36. Van Der Heijden M. G. A., Horton, T. R. (2009). The evolution of symbiotic mycorrhizal networks. *Nature Reviews Microbiology*, 7(10), 739-749.
37. Zahran H. H. (1999). Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 63(4): 968-89 doi: 10.1128/MMBR.63.4.968-989.1999.

## Životopis

Antonia Mlinac rođena je 25. Svibnja 2002 u Zagrebu. Odrastajući u Velikoj Gorici, Antonia je od malih nogu pokazivala zanimanje za prirodu, što je kasnije oblikovalo njezin obrazovni put. Završila Osnovnu Školu Eugena Kumičića (2009-2017) u Velikoj Gorici te Prirodoslovnu školu Vladimira Preloga (2017-2021), smjer ekološki tehničar, u Zagrebu. Strast za biologijom motivirala ju je da upiše Agronomski fakultet u Zagrebu.

Izvan akademskog života, Antonia je zaposlena kao student u McDonald's-u u Avenue mall-u gdje radi već dvije godine. Kratko se bavila ritmikom i badmintonom te je pohađala predškolski program engleskog jezika u sklopu udruge "Sunčica" u Velikoj Gorici. Aktivno se bavi odbojkom od dvanaeste godine, što joj pomaže da održi ravnotežu između poslovnog, akademskog i privatnog života. Također je sa svojim klubom OK Velika Gorica sudjelovala na mnogim kupovima, kadetskim i juniorskim natjecanjima te osvojila naslov prvaka 1.B hrvatske odbojkaške lige, skupina sjever. Tijekom osnovne škole sudjelovala je na školskim i županijskim natjecanjima iz biologije i povijesti te LiDraNu, smotri literarnog, dramsko-scenskog i novinarskog stvaralaštva za učenika srednjih i osnovnih škola, a u srednjoj školi je sudjelovala na školskim natjecanjima iz biologije. Bila je dio školskog zbora osnovne škole Eugena Kumičića te s njim sudjelovala na raznim smotrama i društvenim događanjima u gradu Velika Gorica i okolici te također osvojila prvo mjesto na natjecanju mladih glazbenika u Muzeju suvremene umjetnosti u Zagrebu.