

Mikroorganizmi i klimatske promjene

Trtinjak, Martina

Undergraduate thesis / Završni rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Chemical Engineering and Technology / Sveučilište u Zagrebu, Fakultet kemijskog inženjerstva i tehnologije**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:149:598233>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-05-10**



FKIT
MCMXIX

Repository / Repozitorij:

[Repository of Faculty of Chemical Engineering and Technology University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
FAKULTET KEMIJSKOG INŽENJERSTVA I TEHNOLOGIJE
SVEUČILIŠNI PREDDIPLOMSKI STUDIJ

Martina Trtinjak

ZAVRŠNI RAD

Zagreb, rujan 2021.

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
FAKULTET KEMIJSKOG INŽENJERSTVA I TEHNOLOGIJE
SVEUČILIŠNI PREDDIPLOMSKI STUDIJ

Martina Trtinjak

MIKROORGANIZMI I KLIMATSKE PROMJENE

ZAVRŠNI RAD

Voditelj rada: prof. dr. sc. Marija Vuković Domanovac

Članovi ispitnog povjerenstva:

Prof. dr. sc. Marija Vuković Domanovac

Prof. dr. sc. Zvjezdana Findrik Blažević

Doc. dr. sc. Dragana Vuk

Zagreb, rujan 2021.

Zahvaljujem se mentorici i profesorici Mariji Vuković Domanovac na svoj pomoći, potpori, stručnosti i strpljenju koje mi je pružila tijekom pisanja ovog rada.

Također se zahvaljujem svojoj obitelji i prijateljima, posebno najboljoj prijateljici Heleni, jer su bili uz mene i podržali me proteklih godina.

SAŽETAK

Klimatske promjene i globalno zagrijavanje glavni su problem svijeta. Ovi problemi nastaju zbog sve veće koncentracije stakleničkih plinova u atmosferi koji uzrokuju zagrijavanje. Koncentracija stakleničkih plinova povećava se tijekom vremena utjecajem različitih ljudskih i prirodnih čimbenika kao što su izgaranje ugljena, nafte i drugih fosilnih goriva, raspadanje biljnih tvari i sagorijevanje biomase. Također ima učinak na sastav i funkciju mikrobne zajednice, kao i na njihovu metaboličku aktivnost.

Mikroorganizmi su odgovorni za otprilike polovicu primarne proizvodnje na Zemlji, podržavaju sve oblike makroskopskog života izravno ili neizravno, i često opstaju u "ekstremnim" okruženjima gdje je većina ostalog života isključena. Ukratko, mikroorganizmi su sustav za održavanje života biosfere i stoga se moraju uključiti u donošenje odluka o klimatskim promjenama. Bilo kakvi učinci koje će klimatske promjene imati na mikroorganizme neizbjegno će utjecati na veće eukariote, a aktivnost mikrobnih zajednica zauzvrat može pridonijeti ili ublažiti ozbiljnost promjenjive klime.

U ovom je radu prikazano je kako klimatske promjene utječu na mikroorganizme, njihovu aktivnost, fiziološke promjene, promjene u raznolikosti, kolebanje vlage, te utjecaj mikroorganizama na klimatske promjene.

Ključne riječi: klimatske promjene, mikroorganizmi, prilagodbe, vodeni i kopneni ekosustavi, zarazne bolesti

SUMMARY

Climate change and global warming are major problems in the world. These problems are caused by the increasing concentration of greenhouse gases in the atmosphere, which cause warming. The concentration of greenhouse gases increases over time under various human and natural factors such as the combustion of coal, oil and other fossil fuels, decomposition of plant material and burning of biomass. It also affects the structure and function of the microbial community as well as their metabolic activity.

Microorganisms are responsible for about half of Earth's primary production, directly or indirectly support all forms of macroscopic life, and often survive in "extreme" environments where the rest of life is excluded. In short, microorganisms are a system for sustaining life in the biosphere and therefore must be included in decision-making about climate change. Any impacts that climate change has on microorganisms will inevitably affect larger eukaryotes, and the activity of microbial communities may in turn contribute to or mitigate the effects of climate change.

This paper presents how climate change affects microorganisms, their activity, physiological changes, changes in diversity, humidity fluctuations and the impact of microorganisms on climate change.

Keywords: climate change, microorganisms, adaptations, aquatic and terrestrial ecosystems, infectious diseases

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. OPĆI DIO	3
2.1. KLIMA	3
2.1.1. Klimatske promjene i klimatske varijacije	4
2.1.2. Uzroci promjene klime	5
2.1.3. Glavni staklenički plinovi	7
2.2. MIKROORGANIZMI	8
2.2.1. Mikrobeni svijet i klimatske promjene	9
2.2.2. Mikrobiom	10
2.2.3. Mogu li se mikroorganizmi prilagoditi klimatskim promjenama?	10
3. PREGLEDNI DIO	12
3.1. BIOGEOKEMIJSKI CIKLUSI I KLIMATSKE PROMJENE	12
3.1.1. Mikrobiološke zajednice i ciklus ugljika	12
3.1.2. Mikrobiološke zajednice i ciklus metana	14
3.1.3. Mikrobiološke zajednice i ciklus dušika	15
3.2. KOPNENI BIOM	17
3.2.1. Učinci i interakcije klimatskih promjena i mikrobioloških ekosustava	17
3.2.2. Tlo	18
3.2.3. Poljoprivreda	19
3.2.4. Slatkovodne vode	20
3.3. MORSKI BIOM I VODENI EKOSUSTAVI	20
3.3.1. Učinci i interakcije klimatskih promjena i mikrobioloških ekosustava	21
3.3.2. Oceani i njihovo zakiseljavanje	22
3.4. POLARNE REGIJE	23
3.4.1. Polarne regije, polarne morske baterije i klimatske promjene	23
3.4.2. Učinci i interakcije klimatskih promjena i mikrobioloških ekosustava	24
3.4.3. Biogeokemijski ciklusi i gubitak morskog leda	26
3.5. UTJECAJ MIKROORGANIZAMA NA KLIMATSKE PROMJENE	26
3.5.1. Mechanizmi koji djeluju na kopnene mikrobe	27
3.5.1.1. Fiziološke promjene i promjene u raznolikosti	27
3.5.1.2. Mechanizmi koji djeluju kroz biljke i kolebanje vlage	28
3.5.2. Mechanizmi koji djeluju na vodene mikrobe	29

3.6. UTJECAJ KLIMATSKIH PROMJENA NA MIKROORGANIZME	30
3.6.1. Utjecaj na kopnene mikrobe.....	32
3.6.1.1. Utjecaj temperature i promjene padalina	32
3.6.1.2. Učinci povišene razine ugljikovog dioksida i učinci posredovani kroz biljke .	33
3.6.2. Utjecaj na vodene mikrobe.....	34
3.6.2.1. Opći učinci	34
3.7. ZARAZNE BOLESTI	35
3.8. MIKROORGANIZMI KAO IZVOR BIOGORIVA	36
3.9. MIKROBIOLOŠKO UBLAŽAVANJE KLIMATSKIH PROMJENA	37
4. ZAKLJUČAK	38
5. LITERATURA.....	39

1. UVOD

Pogđajući gotovo sve dijelove svijeta, klimatske promjene postale su važno pitanje 21. stoljeća, a neke su regije izuzetno ranjive zbog svog geografskog položaja.¹ Klimatske promjene utječu na sve oblike života, uključujući ljude, životinje, biljke i mikroorganizme, mijenjajući život na Zemlji iz korijena.^{1,2} Premda možemo ignorirati upozorenja o klimatskim promjenama, danas se njihove posljedice više ne mogu poreći.²

Globalne klimatske promjene predmet su rasprave među istraživačima, znanstvenicima i ekolozima. Promjena klime u različitim regijama utjecala je na mnoge prirodne pojave, uključujući vremenske obrasce i razinu mora, kao i na modulaciju načina života i biogeografiju flore i faune.³ Glavni uzrok klimatskih promjena je veća koncentracija stakleničkih plinova u atmosferi.¹ S industrijskom revolucijom, krajem osamnaestog stoljeća, koncentracija stakleničkih plinova u atmosferi počela je rasti doprinoseći dodatnom povećanju temperature zbog ljudske aktivnosti.⁴ Industrija, poljoprivreda, energija, promet i šumarstvo samo su neke od djelatnosti koje su dovele ili do povećanja razine emisija stakleničkih plinova ili do sprečavanja apsorpcije tih plinova.²

Mikroorganizmi i biogeokemijski ciklusi dva su lica jednog novčića. Utječu na okoliš, olakšavaju način stvaranja i korištenja stakleničkih plinova. Mikroorganizmi mogu djelovati ili kao generatori ili korisnici ovih plinova u okolišu, jer su u mogućnosti reciklirati i transformirati vitalne elemente poput ugljika, dušika, kisika, sumpora.^{1,5}

O mikroorganizmima se općenito ne govori u kontekstu klimatskih promjena. Iako su nevidljivi golim okom, obilje i raznolikost mikroorganizama temelj su njihove uloge u održavanju zdravog globalnog ekosustava.^{6,7} Život mikroorganizama presudan je za funkcioniranje planeta i života na njemu. Premda bi život mogao postojati bez mikroorganizama, kvaliteta života drastično bi se smanjila.⁷ Postoje u svakom dijelu našeg okruženja, uključujući vodene i kopnene sredine.¹ Kako doživljavamo neviđene utjecaje klimatskih promjena na okoliš, mikroorganizmi se mogu prilagoditi i preživjeti u ekstremnim uvjetima okoliša, bilo živog ili neživog, u kojima ni jedan drugi organizam ne može preživjeti, kao što su visoki pH, tlak, temperatura.^{1,7,8}

Mikroorganizmi imaju ključnu ulogu u ciklusu ugljika i hranjivih tvari, zdravlju ljudi, životinja, biljaka i globalnoj mreži prehrane.⁹ Zajednice mikroorganizama komuniciraju s biljkama i životinjama, pružajući domaćinu hranjive sastojke, metale i vitamine. Milijarde crijevnih mikroba pomažu nam u probavi hrane, razgradnji toksina i borbi protiv patogena.¹ Fotosintetski mikroorganizmi troše atmosferski ugljikov dioksid (CO_2), dok heterotrofni razlažu organsku tvar kako bi uklonili stakleničke plinove. Ravnoteža između ta dva procesa glavna je odrednica neto protoka ugljika, koji se razlikuje u raznim ekosustavima, ovisno o klimatskim uvjetima poput temperature.¹⁰

Zbog globalnog zatopljenja, led iz vječnog leda se otapa iz dana u dan što mikrobima omogućava razgradnju prethodno smrznute organske tvari pri čemu se ispuštaju velike količine ugljika u atmosferu. Ugrijano tlo također pojačava mikrobnu aktivnost, što dovodi do oslobađanja stakleničkih plinova, ugljikovog dioksida ili metana (CH_4), u atmosferu i tako utječe na temperaturu Zemlje.¹

U ovom radu prikazan je utjecaj mikroorganizama na klimatske promjene ali i utjecaj klimatskih promjena na mikroorganizme, biogeokemijski ciklusi, kopneni biom, morski biom i vodenim ekosustavim, polarne regije, zarazne bolesti, mikroorganizmi kao izvor biogoriva te mikrobiološko ublažavanje klimatskih promjena.

2. OPĆI DIO

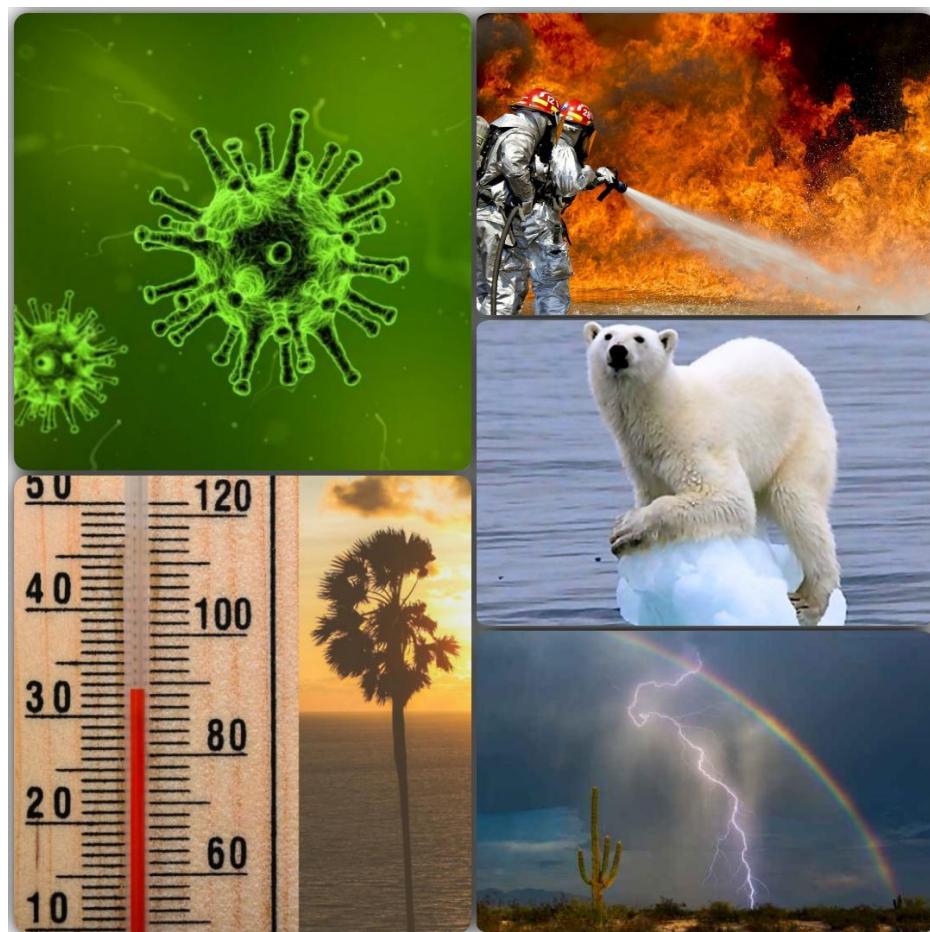
2.1. KLIMA

Klima je jedna od najvažnijih komponenti životnog okoliša kojoj se valja prilagoditi, iskoristiti njezine prednosti, ali i zaštititi od njezinih mogućih štetnih utjecaja.¹¹ Klimu ili podneblje nekog područja u nekom razdoblju definiramo kao skup osrednjih ili očekivanih vrijednosti meteoroloških elemenata i pojava uključujući temperaturu, kišu i vjetar.^{5,11} Obično se navodi da na klimu nekog područja utječe sveukupni klimatski sustav koji je sačinjen od atmosfere, hidrosfere, kriosfere (led), tla i biosfere, te da je klima samo 'vanjska' manifestacija složenih i nelinearnih procesa unutar klimatskog sustava koji imaju svoju dinamiku i međudjelovanje. Tako klimu možemo podijeliti na kontinentalnu, planinsku (gorsku), primorsku (mediteransku), oceansku, pustinjsku, tropsku, monsunsku, arktičku.¹¹

Klima na Zemlji je sustav koji se stalno mijenja zbog utjecaja različitih prirodnih činitelja kao što su sunčeva i vulkanska aktivnost, te astronomski parametri dok su aktivnosti čovjeka u području industrije, poljoprivrede, deforestacije i energetike glavni uzroci tih promjena.^{2,4} Temperatura, oborine i drugi klimatski elementi mijenjaju se u složenim interakcijama, kao posljedica promjena u sustavu zračenja na Zemlji. Staklenički plinovi radijacijski su vrlo aktivni i značajni, jer u velikoj mjeri propuštaju kratkovalno Sunčeve zračenje a apsorbiraju dugovalno Zemljino zračenje, sprečavajući na taj način hlađenje zemljine površine. Takvo radijacijsko povećanje temperature zove se 'efekt staklenika', a plinovi koji ga stvaraju 'staklenički plinovi'. Život na Zemlji upravo je moguć zbog postojanja stakleničkih plinova u atmosferi, prvenstveno vodene pare, koji omogućavaju biljkama, životinjama i mikroorganizmima uvjete za život.^{4,5} Ti su plinovi poput pokrivača bez kojeg bi Zemlja bila hladnija za 20–30 °C i puno manje prikladna za život.⁵

Neki neophodni klimatski parametri, uključujući temperaturu, vlagu, oborine, sunčevu zračenje i kretanje zraka, izravno su ili neizravno uključeni u regulaciju ravnoteže energije i vode u zemljopisnom području. Najviše se nagađa o izravnim učincima klimatskih promjena uključujući zagrijavanje ili povećanje temperature, ekstremne klimatske epizode i promjene oborina (Slika 2.1.), dok neizravni učinci

uključuju složenosti uočene u raznolikosti mikrobne populacije u tlu koje mijenjaju fizikalno-kemijske uvjete tla i time utječu na produktivnost biljaka.¹²



Slika 2.1. Posljedice klimatskih promjena

2.1.1. Klimatske promjene i klimatske varijacije

Klimatske promjene jedno su od najsloženijih globalnih pitanja današnjice i obuhvaćaju znanstvene, gospodarske, društvene, političke, moralne i etičke aspekte. Globalan su problem koji će postojati desetljećima i stoljećima koja dolaze.¹³ Uočeni su brojni fizikalni i biološki indikatori klimatskih promjena kao što su povećanje srednje razine mora, trajanje leda na rijekama i jezerima, topljenje nepolarnih ledenjaka, smanjenje snježnog pokrivača i smrznutog tla, pomicanje snježne granice, promjene u godišnjim dobima i vegetacijskom razdoblju te mnogi drugi.⁴

Klima nije strogo statična već se, kroz neko dulje razdoblje, može mijenjati. Promjenu klime nekog područja treba razlikovati od varijacija unutar nekog

klimatskog razdoblja, jer se varijacije odnose na razlike unutra puno kraćih razdoblja, primjerice jedne godine do druge.¹¹ Promjena klime obuhvaća porast prosječne temperature u prizemnim slojevima atmosfere, djelomično hlađenje iznad sjeverozapadnih dijelova Atlantika i srednjih geografskih širina Tihog oceana, porast koncentracije stakleničkih plinova, pojačanje vremenskih nepogoda, porast razine mora i smanjenje površine alpskih glečera te stanjivanje ledenog pokrivača na Grenlandu. Promjene se mogu odnositi na određeno promatrano područje, ali i na cijelu Zemlju stoga ih nazivamo globalnom klimatskim promjenama.¹⁴ Ovakve varijacije prirođene su klimatskom sustavu. Dvije uzastopne zime nisu jednake, jedna može biti osjetno hladnija ili toplija od druge, no to još uvijek ne pokazuje da je došlo do klimatske promjene, kao ni varijacije klime koje su kraće od standardnog klimatskog razdoblja. Međutim, ako nastupi trajna promjena u statističkoj razdiobi klimatskih elemenata, obično u razdoblju od nekoliko desetljeća pa sve do milijuna godina, onda se govori o promjeni klime.¹¹

Klimatski sustav je složeni sustav kojeg određuju brojne interakcije između Sunca, oceana, atmosfere, kopna i živih organizama.^{1,4,5} Sastav atmosfere je u tom slučaju značajan budući da pojedini plinovi i čestice apsorbiraju toplinu koju Zemlja oslobađa u atmosferu zračenjem, doprinoseći dodatnom zagrijavanju atmosfere. Narušavanjem odnosa u kemijskom sastavu zraka, narušava se i ravnoteža klimatskog sustava s klimatski mjerljivim posljedicama.⁴ Klimatske promjene mogu imati povoljne i nepovoljne učinke na ljudsko zdravlje, biološku raznolikost, proizvodnju žitarica, smanjenje zaliha vode, smanjenje kvalitete pitke vode, klimatsku varijabilnost, broj ekstremnih događaja poput poplava, suše, povišenje temperature, oluja itd.^{1,4}

2.1.2. Uzroci promjene klime

Globalno zagrijavanje je postupno zagrijavanje Zemljine površine i najdonjih slojeva atmosfere uzrokovano efektom staklenika, što dovodi i do globalnih promjena klime. Omotač plinova koji okružuje Zemlju biva sve deblji i zarobljava više topline u atmosferi uzrokujući zagrijavanje planeta (Slika 2.2.). Uzroke promjene klime dijelimo na prirodne i antropogene (ljudski utjecaj).

Prirodni uzroci su varijacije u Sunčevom zračenju, orbiti Zemlje (astronomski uzroci), vulkanske erupcije, a na geološkoj vremenskoj skali čak i tektonski

poremećaji. Kroz neko dulje razdoblje zračenje Sunca malo se mijenja, a prema dosadašnjim spoznajama varijacije Sunčevog zračenja imaju mali utjecaj na globalnu klimu. Vulkanske erupcije mogu utjecati na klimu jer, zbog vulkanskog dima, u visoke slojeve atmosfere odlazi velika količina krutih čestica (aerosoli) koje Sunčeve zračenje reflektira natrag u svemir i uzrokuju hlađenje. Strujanje atmosfere raznosi aerosole i tijekom vremena umanjuju njihovo djelovanje pa efekti vulkanskih erupcija nisu dugotrajni.¹¹



Slika 2.2. Efekt staklenika

Antropogeni utjecaj na klimu očituje se kroz razne oblike ljudske aktivnosti i djelovanja. To su, primjerice, proizvodnja električne energije, transportni sektori, poljoprivreda, iskrčivanje šuma (deforestacija), povećanja obradivih površina, obrada otpada i razni industrijski procesi. Zbog potrošnje fosilnih goriva ljudi doprinose povećanju koncentracije ugljičnog dioksida i drugih plinova u atmosferi i tako utječu na jačanje efekta staklenika, i posljedično globalnom zagrijavanju.^{1, 11}

Klimatske promjene uzrokovane antropogenim utjecajem dugo će se osjećati zbog velike tromosti klimatskog sustava. Kada bi se emisija ugljikovog dioksida odmah smanjila na razinu iz 1990. godine, za stabilizaciju njegove koncentracije u atmosferi bilo bi potrebno 100 do 300 godina. Porast temperature nastavio bi se još nekoliko stoljeća. Za stabilizaciju povišenja morske razine zbog termičke ekspanzije

morske vode bilo bi potrebno više stoljeća do jednog milenija (1000 godina), dok bi za zaustavljanje povišenja morske razine zbogtopljenja leda bilo potrebno nekoliko milenija.⁴

2.1.3. Glavni staklenički plinovi

Emisija stakleničkih plinova dramatično se povećala posljednjih godina zbog ljudske aktivnosti i prirodnih čimbenika poput erupcije vulkana. Ti se plinovi nakupljaju u atmosferi i uzrokuju povećanje koncentracije s vremenom.⁵ Staklenički plinovi sprječavaju povrat Sunčeve energije u atmosferu i tako pridonose općem zagrijavanju. Glavni staklenički plinovi su ugljikov dioksid, metan, dušikov oksid (N_2O), halokarboni, ozon (O_3) i vodena para.

Ugljikov dioksid je staklenički plin odgovoran za veliku većinu zagrijavanja povezanih s ljudskim aktivnostima.¹ Njegov dug životni vijek u atmosferi omogućuje održavanje povišene razine koncentracije desetljećima.¹⁵ Glavni sektori proizvodnje ugljikovog dioksida su transport, grijanje, hlađenje, proizvodnja cementa, a također nastaje i kao rezultat određenih kemijskih reakcija.^{1,5,16} Isto tako nastaje i iz prirodnih procesa poput raspadanja biljnog materijala, disanja i mikrobiološkom razgradnjom organske tvari. Ugljikov dioksid iz atmosfere se uklanja kada ga biljke apsorbiraju kao dio biološkog ciklusa ugljika.¹⁶

Metan je glavna komponenta prirodnog plina i drugi najveći doprinos antropogenim emisijama stakleničkih plinova.¹⁵ Antropogene emisije metana rezultat su uzgoja riže, stoke, tijekom proizvodnje i transporta ugljena, prirodnog plina i nafte.^{15,16} Emisije metana su posljedica stočarstva i drugih poljoprivrednih postupaka, korištenja zemljišta i propadanja organskog otpada na odlagalištima čvrstog komunalnog otpada.¹⁶ Prirodni procesi koji se javljaju u močvarama i oceanima jedinstveni su izvor metana.¹⁷

Antropogeni izvori dušikovog oksida uključuju poljoprivredne aktivnosti, proizvodnju najlona, korištenje elektrana na gorivo, emisija vozila, obrada krutog otpada i otpadnih voda.^{1,15} Dušikov oksid također se koristi u raketenim motorima i trkaćim automobilima te kao gorivo za raspršivanje aerosola.¹⁵ Prirodne emisije dušikova oksida nastaju uglavnom razgradnjom dušika u tlu i oceanima pomoću bakterija. Također nastaje kao nusproizvod tijekom proizvodnje dušične i adipinske kiseline.¹

Količina halokarbonskih plinova povećana je prvenstveno zbog ljudskih i prirodnih procesa. Halokarboni sadrže klorofluorougljikovodike koji su korišteni kao rashladna sredstva i u drugim industrijskim procesima prije njihove prisutnosti u atmosferi gdje je otkriveno da uzrokuju oštećenje ozonskog sloja u stratosferi.⁵

Ozon je staklenički plin koji se kontinuirano proizvodi i uništava u atmosferi kemijskim reakcijama. U troposferi, ljudske aktivnosti povećale su količinu ozona oslobođanjem plinova poput ugljikova monoksida, ugljikovodika i dušikova oksida, koji kemijski reagiraju stvarajući ozon.⁵

Vodena para je najrasprostranjeniji i najvažniji staklenički plin u atmosferi. Međutim, ljudske aktivnosti imaju samo mali izravan utjecaj na količinu atmosferske vodene pare. Neizravno, ljudi uvelike mogu utjecati na isparavanje vode znatno mijenjajući klimu.⁵ Aerosoli su male čestice prisutne u atmosferi koje uvelike variraju u veličini, koncentraciji i kemijskom sastavu. Neki aerosoli se emitiraju izravno u atmosferu, dok drugi nastaju od emitiranih spojeva. Ljudske aktivnosti kao što su površinsko kopanje i industrijski procesi povećavaju sadržaj prašine u atmosferi. Prirodni aerosoli uključuju ispuštenu mineralnu prašinu s površine, aerosole morske soli, biogene emisije s kopna i oceana, aerosole sulfata i prašinu koju proizvode vulkanske erupcije.^{1,5}

2.2. MIKROORGANIZMI

Ima jedna indijska priča o šestorici slijepaca pozvanih da pregledaju jednog slona. Prvi je slijepac, koji je pipajući slona po boku uzviknuo da je to zid; drugi ga je čovjek uhvatio za nogu i izjavio da je to neka vrsta drveta; treći ga je zgrabio za kljovu i rekao da je to koplje; četvrti je slijepac napisao slonovu surlu i rekao da je to zmija; peti je slijepac, dotakнуvši veliku slonovu ušku, vjerovao da je to lepeza; a posljednji slijepac, napisavši slonov tanak rep, rekao je da je to uže. Tako i svako od nas može imati različito poimanje mikroorganizama. Možda ih mi vidimo kao zanimljive dodatke za već prepun zvjerinjak živih bića; ili ih možda zamišljamo kao 'klice' prikrivene dok ne načine štetu. Neki od nas mogu gledati na mikroorganizme kao na male biološke čimbenike u genetičkom inženjerstvu ili je, pak, moguće da im se divimo zbog njihove nezamjenjive uloge u proizvodnji glasovitih vina i sireva. Ljudi su stoljećima upotrebljavali neke vrste mikroorganizama s kojima su se neizbjegno susretali, a da nisu bili svjesni mnoštva i raznolikosti mikrobnog svijeta

koji ih je oduvijek okruživao. Iako su sićušni po svojim razmjerima (većina ih ima u prosjeku samo nekoliko tisućinki milimetara), njihova je uloga u prirodi vrlo važna: u procesima kad su štetni i kad su korisni svim ostalim oblicima života.¹⁸

Usprkos nepobitnoj dokazanoj korisnoj ulozi i potencijalno upotrebljivom djelovanju mikroorganizama, ti se mikroskopski oblici opisuju i kao odgovorni uzročnici kvarenja namirnica i krme te kao uzročnici bolesti, npr. stečeni sindrom nedostatka imuniteta, herpes, legionarsku bolest, gripu i još mnoge druge. Mikroskopski oblici života nalaze se u neizmjernom broju u gotovo u svom poznatom okolišu. Oni se nalaze u tlu i u vodama, u hrani i zraku što ga udišemo, na našim posudama i na našem rublju. Budući da su uvjeti koji omogućuju preživljavanje i rast najvećeg broja mikroorganizama upravo oni u kojima ljudi normalno žive, nije neobično da mikroorganizme nalazimo na površini našeg tijela, u ustima, nosu, dijelovima probavnog sustava i ostalim dijelovima tijela.¹⁸

2.2.1. Mikrobni svijet i klimatske promjene

Mikroorganizmi su se na Zemlji pojavili prije najmanje 3,8 milijardi godina, a vjerojatno će postojati i nakon bilo kakvih izumiranja u budućnosti. Iako su presudni u regulaciji klimatskih promjena, rijetko su u fokusu studija klimatskih promjena i nisu uzeti u obzir pri razvoju politike klimatskih promjena. Njihova ogromna raznolikost i različiti odgovori na promjene u okolišu otežavaju određivanje njihove uloge u ekosustavu.¹⁹

Općenito je prihvaćeno da su mikroorganizmi odigrali ključnu ulogu u određivanju atmosferskih koncentracija stakleničkih plinova tijekom većeg dijela Zemljine povijesti. Povratne reakcije utjecaja mikroorganizama na klimatske promjene u smislu protoka stakleničkih plinova mogu ili pojačati (pozitivne povratne informacije) ili smanjiti (negativne povratne informacije) stopu klimatskih promjena.²⁰ U kopnenim ekosustavima odgovor biljnih zajednica i simbiotskih mikroorganizama, poput mikoriznih gljiva i bakterija koje vežu dušik, na klimatske promjene dobro je shvaćen, kako u smislu fiziologije tako i sastava zajednice.²¹ Međutim, odgovor heterotrofnih mikrobnih zajednica u tlu na klimatske promjene, uključujući zagrijavanje i promjene u oborinama, manje je jasan. To je presudan čimbenik jer određuje prirodu i opseg povratnih reakcija kopnenog ekosustava. Razumijevanje odgovora mikrobnih zajednica na klimatske promjene komplikirano je

golemom i uglavnom neistraženom raznolikošću mikroorganizama.²² Različiti kopneni ekosustavi obuhvaćaju različite mikrobne zajednice, što je dodatno pogoršano učincima korištenja zemljišta, drugim smetnjama i različitim biogeografskim obrascima.^{23,24}

2.2.2. Mikrobiom

Mikrobiom je relativno novi izraz za stari koncept-skup svih mikroorganizama, poput bakterija, gljivica, virusa i njihovih gena, koji prirodno žive u nama i na našem tijelu.^{8,25} Da bi ih vidjeli potreban nam je mikroskop. Oni na mnogo načina doprinose ljudskom zdravlju. Štite nas od patogena, pomažu našem imunološkom sustavu da se razvija i omogućuju nam probavu hrane za proizvodnju energije. Kritična uloga mikrobioma nije iznenađujuća ako se uzme u obzir da ih ima toliko koliko ima ljudskih stanica u tijelu. Neki mikrobiomi mijenjaju kemikalije u okolišu na načine koji ih čine otrovnijima, dok drugi čine kemikalije u okolišu manje otrovnim.²⁵ Gotovo svako stanište i organizam ugošćuje raznoliku skupinu mikroorganizama.⁸

2.2.3. Mogu li se mikroorganizmi prilagoditi klimatskim promjenama?

Klimatske promjene utječu na bioraznolikost na globalnoj razini i odgovorne su za degradaciju okoliša i gubitak biološke raznolikost biljaka, životinja i mikroorganizama na Zemlji.²⁶ Mogu promijeniti metaboličku aktivnost mikroba, također utječu na raspodjelu vrsta i interakcije među organizmima te narušavaju odnos između mikroorganizama i domaćina.^{27,28} Suočeni s promjenjivim okruženjem, mikroorganizmi se mogu prilagoditi ili promjenom svoje fiziologije ili promjenom svojih genoma. Promjena fiziologije je brža i može biti privremena (aklimatizacijski odgovor), dok promjena gena predstavlja trajnu promjenu sposobnosti stanice (evolucijski odgovor). Na primjer, morski fitoplankton pokazuje promjenu u veličini stanica i sadržaju dušika pri većim koncentracijama ugljikovog dioksida u morskoj vodi.²⁹

Mikrobi u tlu smanjuju brzinu disanja kao odgovor na visoke temperature³⁰ i postaju tolerantniji na promjene u oborinama.³¹ Budući da mikroorganizmi imaju potencijal da se razviju u svega nekoliko mjeseci ili godina, oni nam mogu dati

informacije o tome kako bi organizmi, koji se razvijaju sporije, mogli reagirati na klimatske promjene. Primjeri genetskih prilagodbi koje bi se mogle pojaviti kao odgovor na klimatske promjene uključuju stjecanje ili izmjenu gena koji su od pomoći za preživljavanje u uvjetima suše ili visoke temperature.³² Nadalje, njihove ključne uloge u potrošnji i oslobađanju ugljikovog dioksida i metana, posredovanje u fiksiranju dušika, interakcije s biljnim i životinjskim domaćinima te njihova sposobnost da se brzo aklimatiziraju i evoluiraju ukazuje da su mikroorganizmi 'prvi koji reagiraju' na promjenjivu klimu na Zemlji.⁸

3. PREGLEDNI DIO

3.1. BIOGEOKEMIJSKI CIKLUSI I KLIMATSKE PROMJENE

Mikrobi čine okosnicu života svakog ekološkog sustava na Zemlji upravljujući biogeokemijskim ciklusima elemenata bitnih za život, poput ugljika i dušika. Kao dio ovih biogeokemijskih ciklusa, mikrobi proizvode i troše stakleničke plinove, poput ugljikova dioksida, metana i dušikovog oksida. Tijekom Zemljine povijesti klima se mijenjala kao odgovor na promjene u obilju stakleničkih plinova u atmosferi.⁸

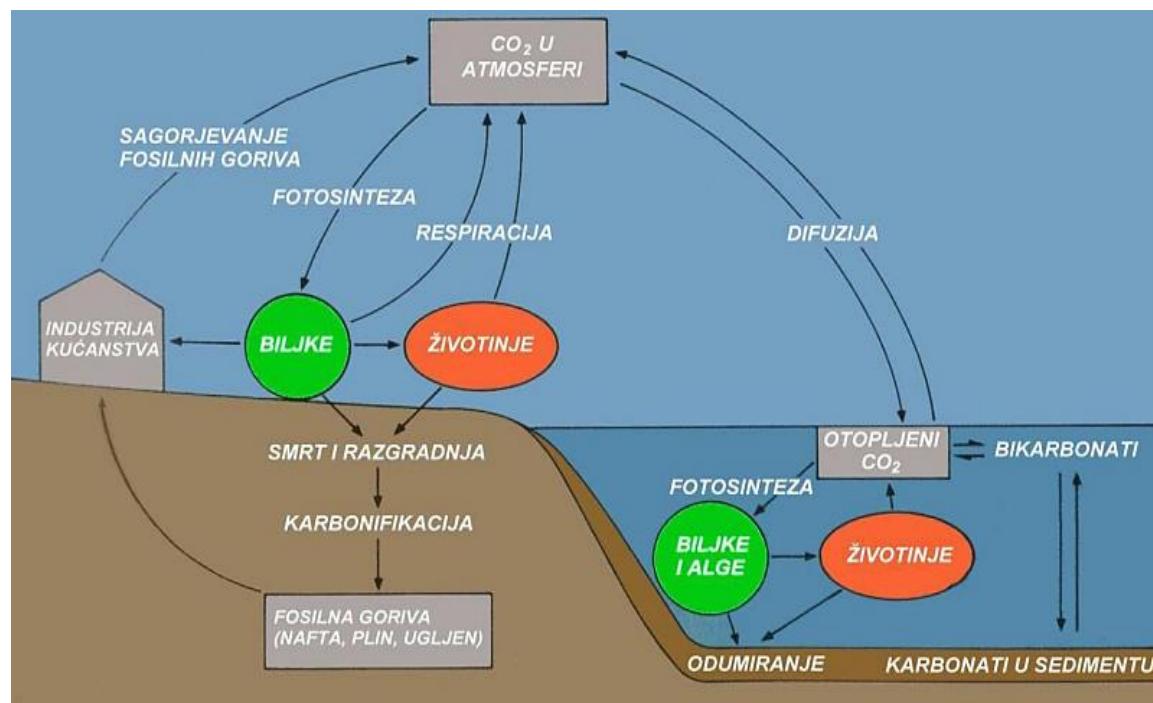
Biogeokemijski ciklusi uključuju protoke kemijskih elemenata među različitim dijelovima Zemlje, od živih do neživih, od atmosfere do kopna i mora, od tla do biljaka. Nazivaju se ciklusima, jer se materija uvijek čuva a elementi se kreću prema i iz velikih spremišta putem različitih dvosmjernih tokova. Događaju se globalne promjene biogeokemijskih ciklusa, jer su ljudske aktivnosti mobilizirale Zemljine elemente i ubrzale njihove cikluse.³³

3.1.1. Mikrobiološke zajednice i ciklus ugljika

Ciklus ugljika uglavnom ovisi o mikrobnim zajednicama koje fiksiraju atmosferski ugljik, promiču rast biljaka te razgrađuju ili transformiraju organski materijal u okolišu. Velike količine organskog ugljika trenutno su zarobljene na permafrostu, travnjačkom tlu, tropskim šumama i drugim ekosustavima. S druge strane, mikroorganizmi igraju ključnu ulogu u određivanju dugovječnosti i stabilnosti ovog ugljika te o njegovom oslobođanju u atmosferu, što znači da imaju posrednu ulogu u procesu kruženja ugljika.³⁴ Mikroorganizmi usporavaju globalno zagrijavanje te pomažu u izvlačenju ugljika iz neživih izvora i čine ugljik dostupnim živim organizmima, uključujući i njih same. Zbog toga se za mikrobne enzimske sustave kaže da su 'motori' koji pokreću biogeokemijske cikluse.⁵

U ciklusu ugljika dominira ravnoteža između fotosinteze i disanja (Slika 3.1.).³⁵ Mikrobi mogu ili potrošiti anorganski ugljik kao ugljikov dioksid putem fotosinteze ili kemosinteze, pohranjujući ga kao organsku tvar (staničnu masu), ili konzumirati organsku tvar respiracijom, proizvodeći ugljikov dioksid ili metan kao nusprodukte metabolizma oslobađajući te plinove u oceane ili atmosferu.³⁶ U

oceanima, fotosintezi primarno provode fitoplanktoni, dok autotrofni i heterotrofni organizmi vraćaju velik dio ugljika potrebnog tijekom fotosinteze.^{37,38} Mikroorganizmi u tlu neophodni su za prijenos ugljika između različitih dijelova okoliša kako bi ispunili svoj temeljni cilj.⁵



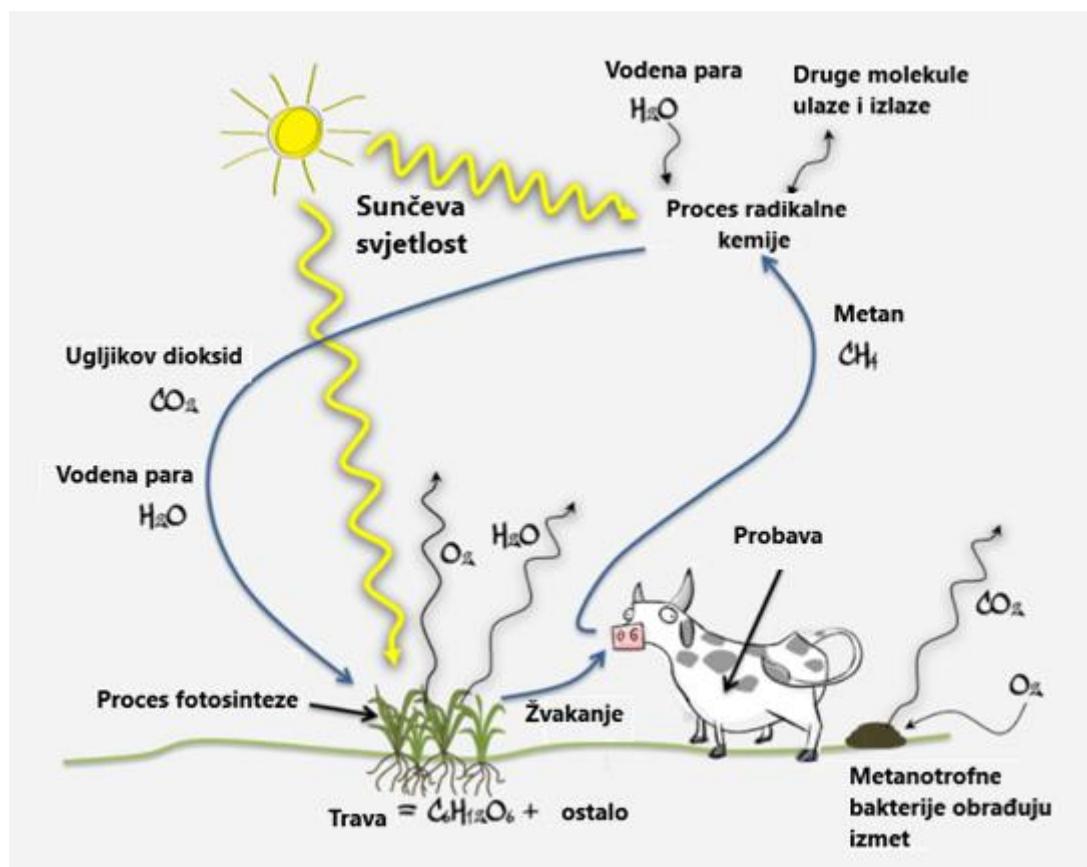
Slika 3.1. Ciklus ugljika

Kemoautotrofi su organizmi koji oksidiraju anorganske spojeve za dobivanje energije potrebne za vezanje CO₂ kao izvora ugljika, za razliku od procesa fotosinteze. Ugljik u Zemljinoj atmosferi postoji u dva glavna oblika, kao ugljikov dioksid i kao metan. Ugljikov dioksid se iz atmosfere izravno otapa u vodama kao i u oborinama. Kada se otopi u vodi, ugljikov dioksid reagira s molekulama vode i stvara ugljičnu kiselinu koja doprinosi kiselosti oceana. Ovaj oblik ugljika postoji u plinovitom obliku u atmosferi, ali prije nego što se može uklopiti u žive organizme, mora se transformirati u upotrebljiv organski oblik. Proces transformacije kojim se ugljikov dioksid preuzima iz atmosferskog ležišta i fiksira u organske tvari naziva se fiksacija ugljika. Najpoznatiji primjer fiksiranja ugljika je fotosinteza, postupak kojim se energija dobivena sunčevom svjetlošću iskorištava za organske spojeve. Prvenstveno su bakterije i arheje sposobne pretvoriti ugljikov dioksid u oblik šećera dostupan za izgradnju stanica. Dio organskog ugljika vraća se u atmosferu u obliku CO₂ tijekom disanja, a ostatak može kružiti od organizma do organizma u

prehrambenom lancu. Kad organizam umre, bakterije ga razgrađuju, a njegov ugljik odlazi u atmosferu ili tlo.^{39,40}

3.1.2. Mikrobiološke zajednice i ciklus metana

Metan je staklenički plin koji u atmosferu ulazi većinom zbog djelovanja mikroba. Mikroorganizmi koji troše metan presudni su za održavanje zdrave klime na Zemlji. Bakterije koriste metan kao izvor energije za rad metabolizma (Slika 3.2.). Metanogeni i metanotrofi su biološki važne vrste bakterija koje olakšavaju ravnotežu metana u prirodi i ponašaju se sinergistički. Metanogene su bilo koje bakterije koje proizvode metan, osobito arheje koje reduciraju ugljikov dioksid do metana, dok su metanotrofi bilo koja skupina aerobnih bakterija sposobnih za korištenje metana kao ugljika i izvora energije.⁴¹



Slika 3.2. Ciklus metana

Metanotrofne bakterije mogu unositi ogromnu količinu metana, što je korisno u smanjenju emisije metana iz tvornica i odlagališta otpada. U anaerobnim uvjetima, poput duboko zbijenog blata, metanogene bakterije lako pretvaraju ugljikov dioksid u metan. Proces pretvorbe zahtjeva vodik, a dobiva se voda i energija za metanogene bakterije.⁴² Da bi se postigao krug recikliranja, metan oksidirajuće bakterije ili metanotrofi, oksidiraju metan kao glavni izvor ugljika kako bi proizveli energiju. Ova pretvorba je aerobni proces. Metanotrofi teže živjeti na granici između aerobnog i anaerobnog okruženja jer na taj način imaju pristup metanu, koje proizvode anaerobne bakterije, ali i pristup kisiku koji je potreban za njihovu pretvorbu metana.⁴³

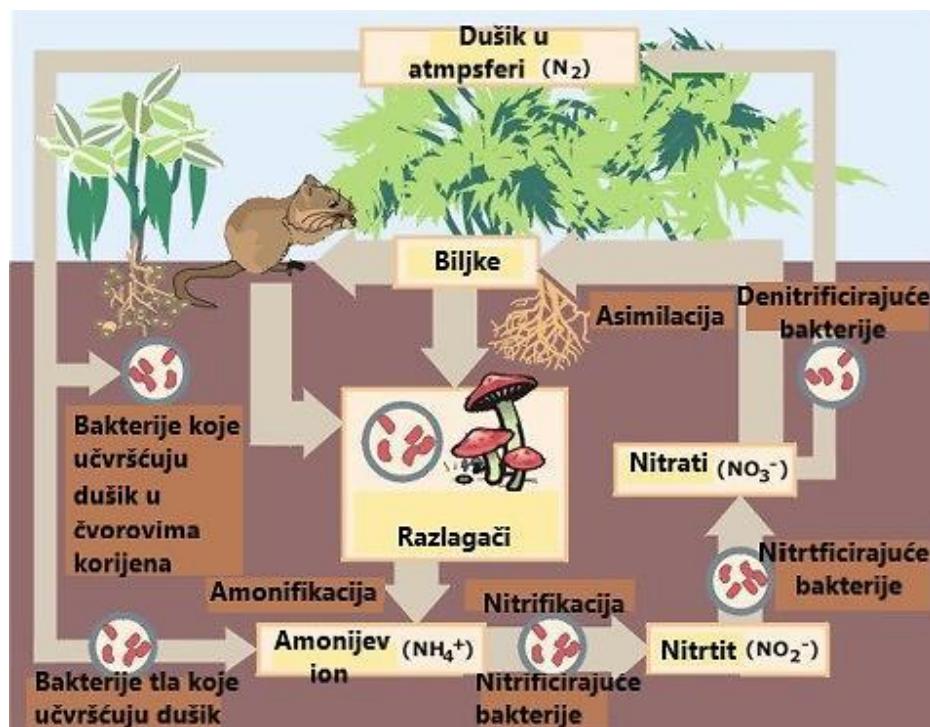
3.1.3. Mikrobiološke zajednice i ciklus dušika

Dušik je u elementarnom obliku glavna komponenta zraka koji čini oko 78 % plinova u zemljinoj atmosferi, u kojoj postoje i različiti dušikovi spojevi uključujući amonijak (NH_3), dušikov monoksid (NO) i dušikov dioksid (N_2O). Dušik je u obliku vrlo stabilne molekule (N_2) koju biljke i životinje ne mogu koristiti bez fiksacije. Fiksacija dušika je proces pretvaranja atmosferskog dušika u kemijске oblike koje mogu koristiti živa bića. U biosferu dušik ulazi biološkom fiksacijom koja nikad neće u potpunosti zamijeniti industrijsku fiksaciju za intenzivnu poljoprivredu.⁴⁴

Primjer simbiotske fiksacije dušika su *Rhizobium* bakterije koje uzrokuju stvaranje čvorića u korijenu mahunarki, poput soje i lucerne. Bakterije su specifične za određene biljke. Na primjer vrsta koja inficira soju neće zaraziti lucernu. Bakterija se veže za korijen dlake a kao odgovor biljka stvara šuplju nit koja vodi do korijena. Bakterije rastu kroz ovu inficiranu nit i na kraju iniciraju stvaranje čvora u korijenu. Biljka opskrbljuje bakterije energijom i tvarima; bakterije i gljivice vežu dušik iz zraka u obliku koji biljka može koristiti fiksacijom.⁴⁵ Specifične bakterije posjeduju nitrogenazne enzime koji mogu fiksirati atmosferski dušik u obliku amonijevog iona koji je kemijski koristan za više organizme. Kao dio simbiotskog odnosa, biljka pretvara 'fiksiran' amonijev ion u dušikove okside i aminokiseline kako bi nastale bjelančevine i druge molekule poput alkaloida.⁴⁶

U ciklusu dušika (Slika 3.3.) uglavnom se pretvara dušik iz jednog stanja u drugo. Većinu vremena mikroorganizmi prikupljaju energiju odnosno akumuliraju dušik u oblik koji je potreban za njihov rast i razvoj. Uobičajeni koraci za ciklus dušika su fiksiranje dušika, nitrifikacija, asimilacija, amonifikacija i denitrifikacija.⁴⁷

Fiksacija dušika prvi je korak u procesu stvaranja ili pretvaranja dušika u upotrebljiv oblik od strane biljaka. Prepoznate su dvije vrste bakterija koje vežu dušik. Prva vrsta, su slobodno živuće bakterije, uključujući cijanobakterije ili plavo zelene alge, dok druga vrsta uključuje uzajamne (simbiotske) bakterije povezane s mahunarkama. Te bakterije imaju nitrogenazni enzim koji kombinira plinoviti dušik i vodik dajući amonijak, koji bakterija pretvara u druge organske spojeve.⁴⁸



Slika 3.3. Ciklus dušika

Nitrifikacija je proces kojim se amonijak pomoću mikroorganizama pretvara u nitrati. Transformaciju amonijaka u nitrati obavljaju nitrifikacijske bakterije. U primarnoj fazi nitrifikacije bakterije oksidiraju amonijak u nitrite te nitrite u nitrata u sekundarnoj fazi, jer je amonijak otrovan za biljke.^{44,49}

Asimilacija je korak koji ukazuje na to da mehanizam biljaka dobiva dušik. Biljke mogu unositi nitrati iz tla pomoću korijena koji se na kraju koriste u proizvodnji staničnih komponenti poput aminokiselina, nukleinskih kiselina i klorofila.⁵⁰

Amonifikacija je faza propadanja. Tijekom smrti živih bića, razgrađivači poput gljiva i bakterija pretvaraju dušik u amonijak. U ciklusu dušika, dušik se oslobađa u obliku amonijaka koji u tlu ima oblik amonijevog iona (NH_4^+) koji ima pozitivan

naboj. Ovaj naboj ima tendenciju vezivanja dušika za glinene minerale tla, što je prednost u tome što se dušik lako ne gubi ispiranjem ili otjecanjem.^{47,50}

Denitrifikacija je zadnji korak ciklusa dušika u kojem dodatne molekule dušika u tlu odlaze u atmosferu. Denitrifikacija je redukcija nitrata natrag u inertni dušikov plin (N_2) za završetak ciklusa. Denitrificirajuće bakterije koriste nitrate u tlu za disanje i posljedično proizvode dušik, koji je inertan i biljkama nedostupan. Postupak se odvija u nedostatku kisika obično u vlažnom tlu gdje se nitrat pretvara u dušik i vraća u atmosferu.^{47,51}

3.2. KOPNENI BIOM

Kopneni biom obuhvaća sva kopnena područja Zemlje na kojima žive organizmi. Ovisno o klimi, prepoznati su različiti tipovi kopnenih bioma poput tundre, umjerenih šuma i travnjaka, umjerenih i tropskih pustinja, tropskih šuma i travnjaka. Kopneni biomi služe kao važna odrednica klimatskih promjena.⁵² U vodenom ekosustavu površina prekrivena organizmima $100\times$ je veća od kopnenih bioma, međutim kopnena je biomasa mnogo veća od one morskog ekosustava.⁵³ Stoga kopnene biljke ostvaruju otprilike polovicu neto svjetske primarne proizvodnje.⁵⁴ Ukupan broj mikroorganizama u koprenom okruženju je oko 1×10^{29} , sličan ukupnom broju u morskim sredinama.⁵⁵

3.2.1. Učinci i interakcije klimatskih promjena i mikrobioloških ekosustava

Učinci klimatskih promjena na tlo, jezera, rijeke i poljoprivredne sustave općenito uključuju zagrijavanje zbog povišenih koncentracija stakleničkih plinova, kao i promjene u kretanju i distribuciji vode. Promjene oborina osobito su važne u tim sustavima, utječući na obrazac i količinu unosa vode. Učestalost ekstremnih oborinskih događaja, koji su posebno štetni za tlo, jer potiču eroziju i mijenjaju biogeokemijska svojstva, rastu. Osim toga, predviđa se da će jezera doživjeti povećanje slojevitosti zbog povećanja temperature u površinskim vodama, što inhibira miješanje hranjivih tvari. Predviđa se da će porast razine mora, povezan s globalnim zagrijavanjem, utjecati na tlo i slatkovodni okoliš. Očekuje se povećanje slanosti podzemnih voda zbog promjena oborina, isparavanja i prodora slane vode duž obala na globalnoj razini.⁸

Promjene u korištenju zemljišta na drugom su mjestu, nakon fosilnih goriva, u oblikovanju klimatskih promjena. Povećanje urbanizacije uzrokuje povećano površinsko otjecanje i utječe na lokalne oborine i temperaturu stvaranjem urbanih toplinskih otoka. Promjene u korištenju zemljišta povezane s poljoprivredom rezultiraju gubitkom šumskog pokrova, hranjivim tlima i zbijanjem tla (Slika 3.4.).⁵⁶



Slika 3.4. krčenje šuma i njihova prenamjena u poljoprivredna tla

Konvencionalna proizvodnja hrane za međunarodne usjeve u kojoj se tlo obrađuje dovodi do erozije i otjecanja onečišćenja te može promijeniti lokalne obrasce oborina, temperaturu i vlažnost blizu površine, što sve utječe na ravnotežu ugljika u ekosustavu. Korištenje dušičnih gnojiva za poticanje rasta usjeva i povećanje produktivnosti značajno je promijenilo i globalni ciklus dušika.⁵⁷ Kako se neka područja zagrijavaju, poljoprivrednici će možda morati prijeći na druge usjeve, sorte i prakse gospodarenja što uključuje i drugo vrijeme sadnje i navodnjavanje. U nekim dijelovima, klimatske promjene mogu utjecati na duži period rasta usjeva.⁸

3.2.2. Tlo

Količina ugljikovog dioksida u kopnenim ekosustavima značajno se povećala korištenjem fosilnih goriva. Tlo skladišti oko $3,1 \times 10^5$ kg organskog ugljika, što je

više od dvije trećine ukupnog kopnenog ugljika. Drugim riječima, kopneno tlo skladišti više organskog ugljika od atmosfere.⁵⁸

Biljke i mikroorganizmi čvrsto su povezani u tlu. Mikroorganizmi prisutni u tlu imaju važnu ulogu u funkciranju ekosustava. Oni skladište i ispuštaju ugljik u atmosferu, što je korisno u ublažavanju porasta atmosferskog ugljikovog dioksida te neizravno utječu na skladištenje ugljika u biljkama i tlu opskrbom makronutrijentima koji reguliraju produktivnost (dušik i fosfor).^{59,60} Međutim, klimatske promjene utječu na vlažnost tla koja utječe na temperaturu površine i uvjete evapotranspiracije što dovodi do promjene u mikrobnoj raznolikosti. Smanjenje mikrobne raznolikosti tla smanjuje funkcionalni potencijal mikrobnih zajednica i ograničava njihovu sposobnost da podrže rast biljaka.¹ Što se tiče oborina, mikrobi su otporni na uobičajeno sušenje i ponovno vlaženje tla. Promjene oborina mogu utjecati na strukturu tla, sadržaj vode i interakcije biljaka i mikroba. Osim toga, suša i požari mogu uzrokovati trošenje tla i minerala, a povišeno taloženje ugljikovog dioksida i/ili dušika dodatno mijenjati procese, veze između biljaka i mikroba te može utjecati na brojnost stanovnika tla i promijeniti način rada prehrambenih mreža u tlu. Poznato je da struktura i interakcije unutar prehrambenih mreža tla reguliraju protok ugljika i dušika u tlu, utječući na stabilizaciju organske tvari tla.⁶¹

3.2.3. Poljoprivreda

Oko 40% kopnene površine koristi se u poljoprivredi. Povećanje poljoprivrednih aktivnosti u kopnenim biomima dovodi do promjene u kruženju ugljika, dušika, fosfora koji su povezani s promjenom biološke raznolikosti.⁶²

Mikrobi u poljoprivrednim sustavima mogu poslužiti kao simbionti, uključujući mikrobe koji fiksiraju plin dušik za opskrbu biljaka hranjivim tvarima, kao i gljive koje uspostavljaju vezu s korijenjem biljaka, te mogu povećati toleranciju biljaka na sušu. Potreba za povećanjem proizvodnje hrane i tekstilnih vlakana za rastuće stanovništvo Zemlje, uslijed nepredvidive globalne klime, naglašava potrebu boljeg razumijevanja kako bi mikroorganizmi u tlu mogli utjecati na sigurnost hrane kao i na opskrbu biljnim proizvodima koji se koriste za energiju i industriju. To uključuje mogućnost korištenja mikroba kao probiotika u poljoprivredi za ublažavanje učinaka klimatskih promjena i poticanje rasta biljaka u novim uvjetima. Trenutna

uporaba dušikovih gnojiva značajno povećava opterećenje stakleničkim plinovima putem mikrobnih aktivnosti i nije održiva praksa za povećanje opskrbe hranom.^{63,64}

3.2.4. Slatkovodne vode

Obilne oborine zbog klimatskih promjena mogu utjecati na dostavu hranjivih tvari i mikrobiološku produktivnost u slatkvodnim sustavima. Hranjive tvari se obično akumuliraju u tlu kroz neko vrijeme, osobito s primjenom gnojiva. Tijekom jakih kišnih padalina, te se hranjive tvari ispiru iz tla i prenose kišnicom u slatkvodne sustave poput jezera (proces koji se naziva eutrofikacija kad su koncentracije hranjivih tvari neprirodno visoke). Kad mikroorganizmi iskoriste ovaj priljev hranjivih tvari brzo se razmnože, neki mogu dominirati ekosustavom i formirati „cvjetanje“. Dinoflagelati i cijanobakterije su mikroorganizmi koji obično stvaraju takve cvjetove. Toksini koje luče visoke koncentracije algi i bakterija mogu učiniti vodu nesigurnom i za ljude i za ribe. Kako se obrasci padalina i temperatura mijenjaju zbog klimatskih promjena, uvjeti koji podržavaju štetno cvjetanje algi mogu se povećati u učestalosti i trajanju.^{65,66} Ekstremni vremenski događaji također mogu utjecati na rekreacijsku sigurnost vode (npr. mogućnost više interakcija sa toksičnim tvarima u rekreacijskim jezerima) i sigurnost otpadnih voda (npr. češće preljevanje neočišćene kanalizacije i ispuštanje u okoliš).⁸

3.3. MORSKI BIOM I VODENI EKOSUSTAVI

Morski biomi pokrivaju oko 70% Zemljine površine. Fototrofni mikroorganizmi koriste sunčevu energiju u gornjih 200 m vodenog stupca, dok morski život u dubljim zonama koristi organske i anorganske kemikalije za energiju.⁶⁷ Osim sunčeve svjetlosti, dostupnost drugih oblika energije i temperatura vode utječu na sastav morskih zajednica.⁶⁸ Vodena ekologija važan je dio globalnog okoliša. Ovi ekosustavi najviše doprinose bioraznolikosti i produktivnosti okoliša.⁶⁹ U usporedbi s kopnenim biljkama, morski fitoplankton rasprostranjen je na većoj površini i izložen je manjim sezonskim varijacijama zbog čega brzo reagira na klimatske varijacije.⁵⁴

3.3.1. Učinci i interakcije klimatskih promjena i mikrobioloških ekosustava

Dok su vodenim ekosustavima, izravno ili neizravno, bili onečišćeni ljudskim djelovanjem, klimatske promjene su također utjecale na ove sustave. Klimatske promjene mogu uzrokovati nastanak štetnih mikroba i utjecati na bioraznolikost. To daje dodatni stres vodenim sustavima povećanjem temperature vode, promjenom režima strujanja, olujama, vjetrovima i ekstremnim događajima. Povišena temperatura vode mijenja osnovne ekološke procese, zemljopisnu raspodjelu, izumiranje i degradaciju biološke raznolikosti vodenih vrsta.⁶⁹

Oceani su najveći ekosustav na svijetu, a mikroorganizmi prisutni u ovom ekosustavu predstavljaju ogromnu genetsku raznolikost.⁶⁹ Ukupna važnost mikroorganizama za oceanske ekosustave može se procijeniti iz njihovog broja i biomase u vodenom stupcu i podzemlju. Ukupan broj živih stanica veći je od 1×10^{29} , a procjenjuje se da je 90% morske biomase mikrobna.⁷⁰ Ti su mikroorganizmi ključni za sve biokemijske cikluse i ključni za funkcioniranje morskih ekosustava.⁶⁹ Fiksiranjem ugljika i dušika te remineralizacijom organske tvari, morski mikroorganizmi čine osnovu oceanskih prehrambenih mreža, a time i globalnih ciklusa ugljika i hranjivih tvari. Potapanje, taloženje i ukopavanje fiksnog ugljika, posebice organske tvari u morske sedimente, ključan je i dugotrajan mehanizam za izdvajanje ugljikovog dioksida iz atmosfere. Stoga ravnoteža između regeneracije ugljikovog dioksida i hranjivih tvari putem remineralizacije naspram ukopa u morsko dno određuje učinak na klimatske promjene.⁷⁰

Sve veća koncentracija stakleničkih plinova u atmosferi uzrokuje zagrijavanje oceana na Zemlji i smanjenje njihovog pH. Fizičke promjene nastale zagrijavanjem površine, zakiseljavanjem i povećanom stratifikacijom oceana mijenjaju raspodjelu hranjivih tvari i kisika u oceanima. To utječe na ukupnu produktivnost oceana, unos dušika i gubitke iz oceana te na biogeokemiju oceana općenito. Veće koncentracije anorganskog ugljika povećavaju dostupnost ugljikovog dioksida za fotosintezu, ali povezano zakiseljavanje utječe na sposobnost nekih fitoplanktona i drugih vapnenačkih organizama da talože svoje ljuske kalcijevog karbonata (Slika 3.5.).⁸



Slika 3.5. Ljuštare od kalcijevog karbonata

Minimalne zone kisika (OMZ) prirodno se nalaze ispod produktivnog, dobro osvijetljenog površinskog sloja u oceanu gdje disanje (potrošnja kisika) premašuje fotosintezu (proizvodnja kisika). To su zone u kojim je zasićenje kisikom najniže, a nastanjuju ih mikrobne zajednice čije se funkcije razlikuju od onih u površinskih vodama bogate kisikom. U nekim oceanskim područjima, visoka površinska produktivnost, u kombinaciji s cirkulacijom oceana i lošom ventilacijom, stvara zone s nedostatkom kisika u kojima kisika u potpunosti nema. U ovim zonama nalaze se mikrobiološke zajednice s jedinstvenim funkcijama i glavna su područja gubitka dušika iz oceana. “Mrtve zone” s nedostatkom kisika javljaju se u obalnim sustavima gdje velika opterećenja hranjivim tvarima doprinose prekomjernoj proizvodnji algi (eutrofikacija). Ove mrtve zone vođene eutrofikacijom nemaju dovoljno kisika za održavanje zdravih ekosustava i ribarstva.^{71,73}

3.3.2. Oceani i njihovo zakiseljavanje

Ocean ima važnu ulogu u reguliranju količine ugljikovog dioksida u atmosferi. S porastom njegove koncentracije, ocean apsorbira više ugljikovog dioksida. To sprječava da se atmosferske razine još više penju, no porast razine ugljikovog dioksida otopljenog u oceanu može imati negativan učinak na neke morske organizme. Ugljikov dioksid reagira s morskom vodom pri čemu nastaje ugljična

kiselina. Dobiveno povećanje kiselosti (niži pH) mijenja ravnotežu minerala u vodi. To koraljima, nekim vrstama planktona i drugim organizmima otežava proizvodnju minerala nazvanog kalcijev karbonat, koji je glavni sastojak njihovih tvrdih kostura ili ljski. Stoga, smanjenje pH vrijednosti može otežati napredovanje ovih organizama.⁷³

Iako se promjene pH oceana i zasićenja mineralima uzrokovane apsorpcijom atmosferskog ugljikovog dioksida općenito događaju tijekom mnogih desetljeća, ta svojstva mogu varirati u kraćim razdobljima, osobito u obalnim i površinskim vodama. Na primjer, povećana fotosinteza danju i ljeti dovodi do prirodnih fluktuacija pH. Kislost također varira s temperaturom vode.⁷⁴

3.4. POLARNE REGIJE

Velika raznolikost morskih mikroorganizama oceana ima važnu ulogu u održivosti planeta pokrećući globalno važne biogeokemijske cikluse. Najveći dio planeta prekriven je hladnim okruženjem. Posljedično, hladno prilagođeni mikroorganizmi imaju ključnu funkcionalnu ulogu u globalno važnim procesima okoliša. Autohtonja populacija antarktičkih i arktičkih mikroorganizama obdarena je genetskim i fiziološkim osobinama koje im omogućuju život i učinkovito natjecanje na temperaturama koje prevladavaju u polarnim regijama.⁷⁵

3.4.1. Polarne regije, polarne morske bakterije i klimatske promjene

U posljednjih 65 milijuna godina velike temperaturne promjene u moru i na kopnu imale su značajan utjecaj na globalne obrasce cirkulacije oceana popraćene značajnim promjenama klime na Zemlji. Stoga su biološki mehanizmi hladne adaptacije zasigurno imali važnu ulogu u povijesti razvoja biogeokemijskih ciklusa. Zahvaljujući svom proširenju, ekstremno hladno okruženje najvažniji je dio Zemljine biosfere.⁷⁶ Temperatura i kiselost mijenjaju se više od dva puta od globalnog prosjeka u polarnim oceanima donoseći zamjetne promjene. Međutim, naše razumijevanje promjena u morskim ekosustavima uslijed klimatskih promjena daleko je manje od razumijevanja za kopnene ekosustave. Zapravo, u usporedbi s kopnenim istraživanjima, dugoročna istraživanja u oceanima općenito su rijetka zbog veličine i složenosti okoliša.⁷⁷

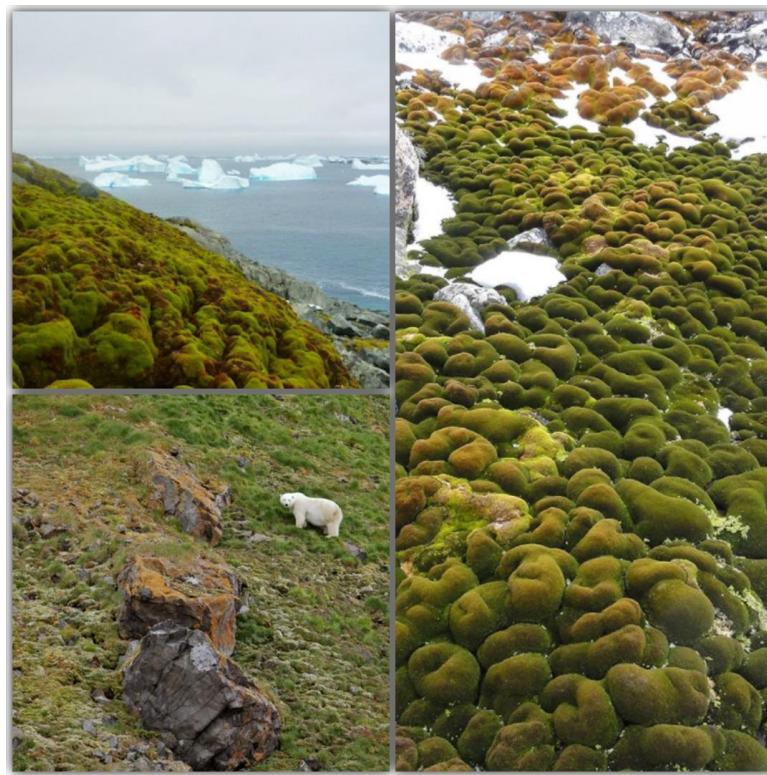
Tijekom vremena, temperatura je glavni izvor stresa okoliša i pokreće fiziološke prilagodbe u polarnim morskim organizmima. Temperatura upravlja brzinom kemijskih reakcija i putova na organizme, pa vrši snažan selektivni pritisak, i jedna je od najvažnijih sila u oblikovanju sastava mikrobnih zajednica.⁷⁸ Mnogi organizmi prilagođavaju svoju fiziologiju lokalnim uvjetima. Mogu se aklimatizirati na vrijednosti temperature oko optimalnih. Kad temperatura pređe optimum, aklimatizacija može propasti, rizik od smrtnosti se povećava, a populacija se može smanjiti ili lokalno izumrijeti.⁷⁹ Mnogi organizmi opstaju i rastu na niskim temperaturama razvijajući adaptivne strategije potrebne za održavanje osnovnih metaboličkih funkcija. Sadašnja hladno prilagođena fauna Južnog oceana razvila se od predaka toplih voda koji su živjeli oko Gondwane. U prošlosti su mnoge vrste razvile sposobnost reagiranja na klimatske promjene mijenjanjem svog zemljopisnog ili nadmorskog raspona.⁸⁰

Mikroorganizmi, zbog svojih svestranih metabolizama, kontroliraju većinu tokova hranjivih tvari, osobito šest glavnih gradivnih blokova života, a to su vodik, ugljik, dušik, polarne morske mikroorganizme i sumpor, kisik i fosfor oblikujući tako biogeokemiju oceana.⁸¹

3.4.2. Učinci i interakcije klimatskih promjena i mikrobioloških ekosustava

Kopnene polarne regije doživljavaju drastično otapanje ledenjaka, morskog i vječnog leda (smrznuto tlo) zajedno s promjenama u oborinama. S povećanjem pristupa pohranjenim hranjivim tvarima u prethodno smrznutom tlu, predviđa se da će doći do pomaka u vegetaciji. Na kopnenim polarnim područjima može doći do povećanja grmlja i drvenastog bilja ili čak do pretvaranja u šumu. Satelitski podaci ukazuju na to da se "ozelenjavanje" Arktika, povećani biljni pokrov povezan s duljim sezonom rasta i promjenama u sastavu tla, događa već najmanje posljednjih 60 godina (Slika 3.6.).⁸ Nova vegetacija također uvodi mogućnost požara, prirodnog dijela svakog ekosustava. Na primjer, u aljaškoj tundri predviđa se da će se godišnja površina koju požar 'pojede' udvostručiti do kraja stoljeća. Na mikrobnoj razini povećani požari utjecat će na vlažnost tla i pristup ugljiku. U atmosferi mikrobi mogu poslužiti kao čestice koje potiču stvaranje kristala leda u oblacima, što utječe na to gdje i kako pada kiša i snijeg. Zajedno s povećanjem oborina, led u oblacima mijenja

albedo (mjera refleksivnosti Zemljine površine), reflektirajući više topline i služi kao negativna povratna informacija na klimatske promjene.⁸²



Slika 3.6. Ozelenjavanje polarnih područja

Kako se vječni led u polarnim područjima topi, dolazi do promjena u kretanju i raspodjeli vode, stvarajući osušena i razbijena tla na nekim područjima, a stvarajući nova močvarna područja ili jezera na drugim. Organski ugljik prethodno pohranjen u polarnim tlima može se preseliti u vodene sustave, a odatle u veće rijeke i na kraju u ocean.⁸ Zagrijavanje i odmrzavanje vječnog leda omogućuje mikrobjima pristup i razgradnji prethodno smrznute organske tvari, oslobađajući velike količine ugljika koji je trenutno zatvoren u tlu. Budući da zagrijavanje tla također rezultira povećanjem mikrobne aktivnosti, organska tvar će se djelovanjem mikroorganizama pretvoriti u ugljikov dioksid ili metan.⁸³ Ti se staklenički plinovi tada mogu ispustiti u većim količinama u atmosferu, gdje utječu na temperaturu Zemlje. Očekuje se da će sve promjene u okolini polarnog tla, kao što su zagrijavanje, topljenje, odmrzavanje, sušenje i promjene biljnih zajednica potaknuti promjene u sastavu i raznolikosti mikrobnih zajednica.⁸⁴

3.4.3. Biogeokemijski ciklusi i gubitak morskog leda

Uloga mikroorganizama u polarnim vodama je važna. Mikrobnii procesi u polarnim ekosustavima vrlo su osjetljivi na male promjene okoliša i utječu na funkciranje ekosustava. Zapravo, poznato je da mikroorganizmi u hladnom južnom oceanu imaju ključnu ulogu u globalnim biogeokemijskim ciklusima.⁸⁵ Fitoplankton je središnja komponenta ovog sustava zbog svoje uloge u fiksaciji ugljika koja kasnije pokreće biogeokemijske cikluse i podržava morski ekosustav. Morski led u polarnim oceanima domaćin je nizu mikrobnih procesa koji snažno utječu na protok hranjivih tvari u polarnim oceanima. Biogeokemijski ciklusi u polarnim oceanima moraju se razmatrati u kontekstu opsega i debljine morskog leda. Raspodjela hranjivih i organskih tvari u morskom ledu ima važnu kontrolu nad distribucijom mikroba koji žive u različitim ekosustavima mikrobioma morskog leda. Mikrobnia raznolikost povezana s morskim ledom često se vrlo razlikuje od ostatka oceana, pa i smrzavanje i topljenje morskog leda mogu rezultirati prijenosom hranjivih tvari u podzemne i okolne morske vode.⁸⁶ Kad se led počne raspadati, aktivnost mikroba utječe na koncentracije hranjivih tvari koje se isporučuju u podzemne i okolne morske vode.

Stanjivanje morskog leda može potaknuti više cvjetanja algi zbog većeg prodora sunčeve svjetlosti. Gubitak morskog leda sam po sebi može imati pojačani učinak na klimu zbog promjena u oceanskom albedu, oceanskoj struji i obrascima cirkulacije atmosfere.⁸⁷

3.5. UTJECAJ MIKROORGANIZAMA NA KLIMATSKE PROMJENE

Mikroorganizmi utječu na klimatske promjene. Veće razine ugljikovog dioksida u atmosferi povećavaju primarnu produktivnost što dovodi do veće emisije ugljika zbog razgradnje mikroba.⁸⁸ Više temperature pospješuju veće stope razgradnje kopnene organske tvari. Učinak temperature nije samo kinetički učinak na brzine mikrobnih reakcija, već je rezultat unosa biljaka koji potiču rast mikroba.⁸⁹ Nekoliko lokalnih čimbenika okoliša kao što su sastav mikrobne zajednice, dostupnost dušika i vlaga, utječu na stope mikrobne aktivnosti (na primjer, kolonizacija stabala gljivama) zbog čega je potrebno predvidjeti gubitke ugljika u tlu kroz zagrijavanje klime. Dostupnost hranjivih tvari biljkama utječe na neto ravnotežu ugljika u šumama, pri čemu šume siromašne hranjivim tvarima oslobođaju više ugljika nego šume bogate

hranjivim tvarima u kojima je, zbog manjka ugljika, mikrobeno disanje manje. Biljke ispuštaju oko 50% fiksног ugljika u tlo, što je dostupno za rast mikroba.⁹⁰

3.5.1. Mehanizmi koji djeluju na kopnene mikrobe

Čimbenici klimatskih promjena kao što su povišene razine ugljikovog dioksida u atmosferi, promijenjeni temperaturni obrasci i zagrijavanje imaju izravne i neizravne posljedice na mikrobne zajednice u tlu. Zapravo, klimatske promjene istovremeno donose promjene u brojnim čimbenicima, zbog čega se u zemaljskoj mikrobijskoj zajednici događaju složene promjene. Takve velike promjene pod utjecajem klimatskih promjena mogu imati značajan utjecaj ne samo na mikrobeni svijet, već i na biljnu i ravnotežu ugljika u tlu. Međutim, interakcije među različitim varijablama čimbenika klimatskih promjena također mogu biti selektivne prema određenim mikrobima u tlu, što dovodi do promjena u zajednici i na kraju bi moglo odlučiti o budućem stanju ekosustava.⁹¹

3.5.1.1. Fiziološke promjene i promjene u raznolikosti

Povećanje temperature ubrzava mikrobnu aktivnost tla što povećava disanje (respiraciju) tla. Promjene u disanju tla također su potaknute i promjenama u sastavu mikrobne zajednice, dostupnosti supstrata i relativnoj količini dostupnog ugljika uzrokovane povišenjem temperature.⁹² Stoga se podrazumijeva da globalne promjene, poput povećanja temperature, mogu izravno promijeniti stope disanja mikroorganizama u tlu zbog njihove osjetljivosti. Međutim, neće doći do promjene u sastavu mikrobne zajednice i prilagodbi koje određuju povećanje respiracije tla sve dok se druge varijable poput supstrata i vlage ne ograniče ili dok se sastav ili struktura ne promijeni.⁹³

Mikroorganizmi povećavaju raspodjelu hranjivih tvari za proizvodnju enzima kako bi se održali povećani troškovi održavanja sa zagrijavanjem. Klimatske promjene dovode do kratkoročnih promjena enzimske aktivnosti potaknutih termodinamikom, kao i dugoročnih promjena u enzimskim sustavima zbog izravnih i neizravnih utjecaja na mikrobenu proizvodnju enzima i na stopu fluktuacije.⁹⁴ Temperaturna osjetljivost enzima koji razgrađuju dušik manja je od enzima koji razgrađuju ugljik. Rast mikroba i korištenje supstrata relevantni su za objašnjenje

temperaturne ovisnosti disanja tla. Mikrobna aktivnost tla također varira ovisno o tipu tla pa je tako mikrobna aktivnost niska u tlu vulkanskog pepela.⁹⁵

Zagrijavanje klime izaziva abiotiski stres i može uzrokovati promjene u raznolikosti mikroorganizama u tlu i njihovim procesima. Različite mikrobne skupine specifične su po svom izboru temperaturnih raspona za rast i aktivnost. S povišenjem temperature ubrzava se brzina mikrobiološke obrade, prometa i aktivnosti. Kao rezultat toga dolazi do pomicanja mikrobne zajednice u korist vrsta koje su bolje prilagođene višim temperaturama i imaju ubrzane stope rasta.⁹¹ Dakle, klimatske promjene mijenjaju relativnu brojnost kao i funkciju mikrobnih zajednica tla jer se mikrobi razlikuju u smislu fiziologije, osjetljivosti na temperaturu i brzine rasta što izravno utječe na regulaciju specifičnih procesa koje provode ti organizmi. Takve promjene u sastavu mikrobne zajednice, izazvane zagrijavanjem, također mogu uzrokovati iscrpljivanje raspoloživog supstrata, a utječu i na brojnost gljiva i bakterija. To ima veliki značaj jer funkcije ekosustava, poput fiksacije dušika, nitrifikacije, denitrifikacije i metanogeneze, reguliraju određeni mikroorganizmi.⁹⁶

3.5.1.2. Mehanizmi koji djeluju kroz biljke i kolebanje vlage

Biljke su važni biotički čimbenici koji u tom pogledu igraju važnu ulogu. Mijenjaju brzinu mikrobnog disanja tla oslobađanjem ugljikovih supstrata kroz korijenje,⁹⁷ mijenjaju vlagu i temperaturu tla transpiracijom i stvaranjem sjene kao i količinu oborina koja dospije u tlo.⁹⁸ Štoviše, sastav vegetacije određuje kvalitetu i vrstu biljnih ostataka, tj. organske tvari koje dopiru u tlo, a time i disanje tla. To se može ilustrirati razlikom u disanju između tla pod listopadnim i zimzelenim šumama. Kvaliteta organske tvari u tlima sličnog podrijetla ovisi o vrsti vegetacijskog pokrivača, kao i o antropogenoj uporabi i upravljanju zemljištem. To ima iznimnu važnost, jer su dostupnost lako raspadljivog ugljika i oslobađanje supstrata ovisnog o temperaturi glavne odrednice temperaturne osjetljivosti disanja tla.⁹⁹

Osim temperature, klimatske promjene također utječu na ekosistem tla kroz fluktuacije vlage, što je glavna varijabla koja ima dubok učinak na obrasce disanja tla u nekoliko kopnenih ekosustava.¹⁰⁰ Na mikrobnu aktivnost, a time i na razgradnju, utjeće nekoliko čimbenika koji variraju ovisno o sadržaju vode i vlage, poput kretanja vode, difuzije plina i otopljenih tvari, kao i preživljavanja i pokretljivost mikroorganizama.¹⁰¹ Vлага također može potisnuti mikrobnu aktivnost u nekoliko

okruženja, poput slane vode i tla. Niska dostupnost vode smanjuje unutarstanični potencijal vode i na taj način smanjuje hidrataciju i aktivnost enzima. Vlaga tla također može imati snažne učinke na dinamiku i emisiju ugljikovog dioksida. To se može ilustrirati činjenicom da na travnjacima vlaga i temperatura tla uglavnom reguliraju disanje tla, što opet određuje povratne veze ugljikovog dioksida između tla i atmosfere.¹⁰⁰

3.5.2. Mehanizmi koji djeluju na vodene mikrobe

Povišenje globalne temperature povećava temperaturu površine mora. To može imati široko rasprostranjene učinke jer temperatura ima izravan utjecaj na kemiju vode i stoga ima primarni utjecaj na biološku aktivnost i rast. Brojnost mikroba obrnuto je povezana s temperaturom u vodenim ekosustavima.¹⁰² U dubokim jezerima zagrijavanjem nastaju mrtve zone osiromašene kisikom ometajući izmjenu kisika te takva mjesta ne mogu podržati život. Viskoznost je najistaknutije svojstvo vode koje ovisi o temperaturi. Njegove varijacije imaju značajne učinke na nosivost i stope rasta potrošača, kao i na prosječnu gustoću najvećih predatora. Na gustoću vode utječe i temperaturne fluktuacije, što opet utječe na raslojavanje i strujanje, a time i na transport mikrobnih hranjivih tvari.¹⁰³ Globalna biogeografija fitoplanktona uglavnom ovisi o temperaturi i drugim čimbenicima okoliša koji odabiru vrste prema optimalnom potencijalu rasta. Na višim temperaturama veća je brzina umnožavanja morskog fitoplanktona i gustoća stanica, a početak raspadanja je raniji. Preživljavanje fitoplanktona pri povišenoj temperaturi ovisi o fenotipskoj aklimatizaciji, mutaciji i odabiru. Mikroorganizmi se mogu prilagoditi nepovoljnim uvjetima kao posljedica fenotipske aklimacije, koja je posljedica isključivo fizioloških promjena. Kad su fiziološki kapaciteti premašeni, preživljavanje se određuje genetskom adaptacijom, podržanom mutacijama, a nakon toga slijedi selekcija.¹⁰⁴ Temperatura utječe na stopu rasta morskih i slatkovodnih mikroalgi. Ovi organizmi pokazuju brze reakcije na klimatske promjene. Takve se promjene najprije očituju promjenama u vrstama algi u vodenom okruženju (u kratkom vremenskom rasponu), dok se u duljim vremenskim okvirima sklopovi algi mogu mijenjati.¹⁰⁵

Heterotrofne bakterije imaju najvažniju ulogu u morskoj mikrobijskoj hranidbenoj mreži, a njihov metabolizam i interakcije regulirane su temperaturom. To je zapravo važan čimbenik u određivanju aktivnosti bakterioplanktona u vodenim

sustavima, koji imaju veliku ulogu u biogeokemijskim ciklusima zbog velikog broja i visokih stopa fluktuacije.¹⁰⁶ Pod nižim temperaturama vode bakterije ne mogu u potpunosti iskoristiti organski ugljik u okolišu. Varijacije temperature vode imaju posljedice i na brojnost i na proizvodnju bakterija. U uvjetima niske dostupnosti hrane, povećana temperatura ima negativan učinak na rast jer se bazalni metabolizam ubrzava iako potrebna energija nije dostupna. Međutim, kada su resursi hrane preveliki, organizmi imaju dodatnu energiju, koja se može iskoristiti za rast biomase. U takvim situacijama rast se povećava do određene točke u kojoj se zaustavljuju enzimske i stanične aktivnosti, što može dovesti do promjena u sastavu bakterijske zajednice, povećanja stopa rasta i skraćivanja vremena odziva. Brzina metabolizma mikroba gotovo se udvostručuje sa svakim povećanjem temperature za 10 °C.¹⁰⁷

3.6. UTJECAJ KLIMATSKIH PROMJENA NA MIKROORGANIZME

Klimatske promjene utječu na mikroorganizme. Mikrobna raznolikost tla utječe na biljnu raznolikost i važna je za funkcije ekosustava, uključujući i ciklus ugljika.¹⁰⁸ Kratkotrajno laboratorijsko zagrijavanje i dugoročno (više od 50 godina) prirodno geotermalno zagrijavanje inicijalno su povećali rast i disanje mikroorganizama u tlu, što je dovelo do neto oslobođanja ugljikovog dioksida i kasnijeg iscrpljivanja supstrata, uzrokujući smanjenje biomase i smanjenje aktivnosti mikroorganizama. To dovodi do toga da se mikrobne zajednice ne prilagođavaju lako višim temperaturama, a rezultirajući učinci na brzinu reakcije i iscrpljivanje supstrata smanjuju ukupni gubitak ugljika.¹⁰⁹

Reakcije rasta mikroba na promjenu temperature složene su i različite. Učinkovitost rasta mikroba, mjereno je učinkovitosti mikroorganizama koji pretvaraju organsku tvar u biomasu, s manjom učinkovitošću što znači da se više ugljika oslobađa u atmosferu. Klimatske promjene izravno i neizravno utječu na mikrobne zajednice i njihove funkcije kroz nekoliko međusobno povezanih čimbenika, poput temperature, oborina i svojstava tla.¹¹⁰

Mikrobne zajednice tundre mijenjaju se u sloju tla vječnog leda nakon zagrijavanja. Unutar 1,5 godine zagrijavanja, funkcionalni potencijal mikrobnih zajedница značajno se promijenio s povećanjem obilja gena uključenih u aerobno i anaerobno razlaganje ugljika i kruženje hranjivih tvari. Iako metabolizam mikroba

potiče primarnu produktivnost biljaka, ravnoteža između mikrobnog disanja i primarne produktivnosti rezultiraju neto ispuštanjem ugljika u atmosferu.¹¹¹

Raznolikost cijanobakterija i proizvodnja toksina unutar bentoskih prostirki s Antarktičkog poluotoka i Arktika povećala se tijekom 6 mjeseci izloženosti visokim temperaturama rasta. Prelazak na vrste koje proizvode toksine ili povećana proizvodnja toksina od strane postojećih vrsta može utjecati na polarna slatkovodna jezera, gdje su cijanobakterije često dominantni bentoski primarni proizvođači.¹¹²



Slika 3.7. Cvjetanje cijanobakterija

Klimatske promjene vjerojatno će povećati učestalost, intenzitet i trajanje cvjetanja cijanobakterija u mnogim eutrofnim jezerima (odlikuju velikim sadržajem hranjivih tvari), rezervoarima i estuarijima. Cijanobakterije koje cvjetaju (Slika 3.7.) stvaraju različite neurotoksine, hepatotoksine i dermatotoksine, koji mogu biti kobni za ptice i sisavce (uključujući ptice močvarice, goveda i pse) i ugrožavati korištenje voda za rekreatiju, proizvodnju pitke vode, navodnjavanje u poljoprivredi i ribarstvo.¹¹³ Mnoge cijanobakterije koje stvaraju cvjetanje mogu rasti na relativno visokim temperaturama. Povećana toplinska raslojenost jezera i rezervoara omogućuje plutajućim cijanobakterijama da plutaju prema gore i tvore guste površinske cvjetove, što im daje bolji pristup svjetlosti. Dugotrajne suše tijekom ljeta povećavaju vrijeme

zadržavanja vode u akumulacijama, rijekama i estuarijima, a ove stajaće tople vode mogu pružiti idealne uvjete za razvoj cvjetanja cijanobakterija.¹¹⁴

3.6.1. Utjecaj na kopnene mikrobe

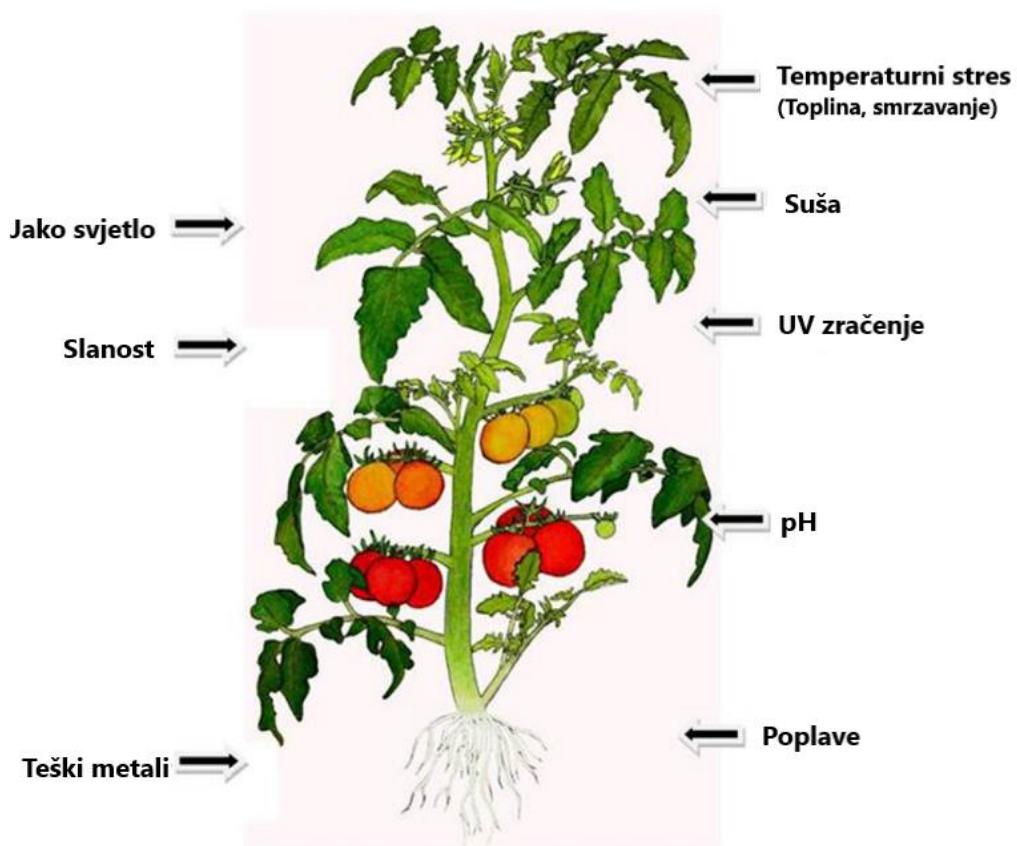
3.6.1.1. Utjecaj temperature i promjene padalina

Zagrijavanje dovodi do promjena u fiziologiji razgraditelja, čime se utječe na istjecanje ugljikovog dioksida iz tla. Porast temperature vjerojatno će ubrzati razgradnju gljiva, što rezultira povećanom emisijom ugljikovog dioksida iz tla. Međutim, više temperature također podižu razinu dušika u tlu koja potiskuje stope razgradnje gljiva. Veća dostupnost dušika negativno utječe na mikrobnu aktivnost i raznolikost.¹¹⁵ S druge strane, biokemijske reakcije bakterija pod stresom u uvjetima toplije klime odvijaju se manje učinkovito. Stoga ti mikrobi oslobađaju više ugljika u obliku ugljikovog dioksida umjesto da ga veći dio pretvore u biomasu.¹¹⁶ Apsorpcija povišene razine ugljikovog dioksida nastalog na ovaj i druge načine potiče biljke na ispuštanje dušikovog oksida i metana. Međutim, ukupni mikrobni odgovor na zagrijavanje s obzirom na razgradnju organske tvari u tlu ovisi o temperaturnoj osjetljivosti razgraditelja, dostupnosti supstrata, interakcijama koje se javljaju s procesima koji se odvijaju iznad zemlje, te varijablama okoliša, kao što su vлага u tlu i potencijalne fiziološke prilagodbe.⁹³

Zbog klimatskih promjena povećavaju se rizici i od suše i od poplava (zbog ekstremnih oborina), a također se mijenja i vrijeme topljenja snijega. Tako se utječe na ukupnu dostupnost vode. To je prilično značajno jer su tokovi uzrokovani oborinama važan faktor koji određuje djeluju li ekosustavi kao izvori ili ponori ugljikovog dioksida za atmosferu. Zapravo, oborine su ključne za određivanje varijabilnosti vlažnosti tla i respiratorne aktivnosti u tlu.¹¹⁷ Među brojnim čimbenicima klimatskih promjena i njihovim posljedicama koje mijenjaju ukupnu brojnost bakterija i gljiva, promjene režima oborina imaju najintenzivnije učinke na sastav zajednice.⁹¹ Zimski uvjeti utječu na sastav i aktivnost mikrobnih zajednica tla te stoga utječu na osjetljivost disanja tla, vlagu i temperaturu. Učinci snježnih padalina na mikrobne zajednice i njihove metaboličke aktivnosti mogu imati značajan utjecaj na zimsko disanje tla. Debeli snježni nanosi izoliraju tlo od hladnjih temperatura zraka, što zauzvrat može povećati heterotrofno disanje.¹¹⁸

3.6.1.2. Učinci povišene razine ugljikovog dioksida i učinci posredovani kroz biljke

Povišene razine ugljikovog dioksida u atmosferi uzrokuju da mikrobi u tlu emitiraju snažnije stakleničke plinove kao što su metan i dušikov oksid. Veće razine ugljikovog dioksida ne samo da povećavaju istjecanje metana, već i smanjuju njegov unos mikroorganizmima u tlu (do 30 %). Također, vode do izrazitih i važnih promjena u mikrobnim zajednicama lišća i lišća drveća koje se raspadaju. To bi moglo imati velike posljedice na prehrabeni lanac, jer su takvi mikroorganizmi izvor hranjivih tvari za male životinje fitofage.¹¹⁵



Slika 3.8. Utjecaj abiotskog stresa na rast i razvoj biljaka

U usporedbi s nadzemnom vegetacijom, tlo je zaštićeno od utjecaja klimatskih fluktuacija. Međutim, niz posrednih utjecaja klimatskih promjena širi se posredstvom biljaka na pridružene zajednice tla (Slika 3.8.). Promjene oborina također mogu imati ozbiljne učinke na odnos biljaka i mikroba u tlu jer su važne za određivanje dinamike disanja tla.¹¹⁸ Biljke izlučuju tekućinu bogatu ugljikom koju konzumiraju mikrobi. U

pojavi stresa, poput temperature, mijenja se vrsta takvih sekreta, što dovodi do promjena u mikrobnim sekretima. Fonologije korijena i izdanaka mijenjaju se zbog klimatskih promjena pa se posljedično mijenjaju interakcije u rizosferi koje izrazito utječu na sezonske skupove mikroorganizama u tlu.⁹⁶ Više temperature tla također rezultiraju povećanom neto produktivnošću biljaka koja heterotrofima osigurava više supstrata. Slični učinci također nastaju zbog veće razine ugljikovog dioksida koja kvantitativno i kvalitativno utječe na oslobađanje šećera, aminokiselina i organskih kiselina iz korijena biljke. Dominacija, raznolikost, rast i aktivnosti mikroba mijenjaju se u skladu s tim, što također ovisi o dostupnosti hranjivih tvari (poput dušika) i promjenama u protoku ugljikovog dioksida. Povećana temperatura zajedno s dostupnošću hranjivih tvari može dovesti do promjena u vegetaciji što opet utječe na mikroorganizme.¹¹⁶

3.6.2. Utjecaj na vodene mikrobe

3.6.2.1. Opći učinci

Promjene temperature utječu na niz vitalnih svojstava vode koja su ključna za ekosustave. Stoga fluktuacije temperature vode mogu potencijalno potaknuti dramatične promjene u životnim oblicima, pa čak i dovesti do njihovog nestanka. Zapravo, očekuje se da će uvjeti okoliša koji se odvijaju pod utjecajem efekta staklenika biti povoljni za određene vrste koje imaju odgovarajuće prilagodbe u vodenom okolišu.¹¹⁹ Zagrijavanje oceana rezultiralo je dubokim promjenama. Osim toga, nakupljanje ugljikovog dioksida dovelo je do njegovog zakiseljavanja. Stratifikacija oceana također je nastala zbog širenja zona osiromašenih kisikom. Takve će promjene vjerojatno imati utjecaja na mikrobne prehrambene mreže i na kraju na biogeokemijske cikluse.¹²⁰ Kako se polarni ocean zagrijava, uvjeti u ovom ekosustavu postaju prikladniji za mikrobe. Zagrijavanjem polarnih oceana morski mikrobi postaju aktivniji i posljedično se troši više organske tvari.¹¹⁶ Također se s povećanjem temperature površine oceana njegova gustoća smanjuje. Posljedično, teži plutati iznad hladnije i dublje vode bogate hranjivim tvarima. Zbog toga dolazi do nedovoljne opskrbe hranjivim tvarima odozdo, a fitoplanktoni prisutni u gornjem sloju se izgladnjuju. Tako je primarna proizvodnja potisnuta, a dostupnost ugljika u dublje dijelove vode smanjen. Važna odrednica učinka porasta temperature je veličina

stanice. Na Arktiku manje vrste fitoplanktona i dalje cvjetaju, ali veće podlježu eliminaciji pod utjecajem klimatskih promjena. To je zato što je u manjim stanicama omjer od površine do površine viši, što ih čini učinkovitijima u prikupljanju hranjivih tvari. Naprotiv, veće stanice brže potonu. Stoga je vjerojatno da će se veličina stanica fitoplanktona smanjiti kako se globalno zagrijavanje pojačava.¹²⁰

3.7. ZARAZNE BOLESTI

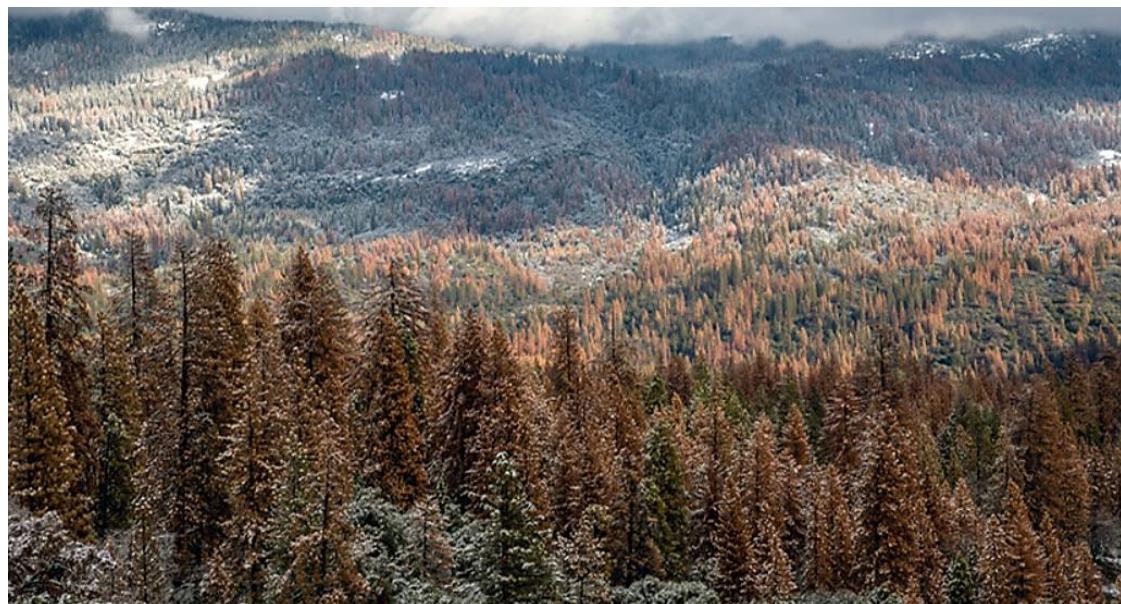
Klimatske promjene utječu na pojavu i širenje bolesti u morskoj i kopnenoj bioti, ovisno o različitim društveno-ekonomskim, okolišnim čimbenicima i čimbenicima specifičnim za domaćina. Razumijevanje širenja bolesti i osmišljavanje učinkovitih strategija kontrole zahtijeva poznavanje ekologije patogena, njihovih prijenosnika i domaćina te utjecaja širenja i čimbenika okoliša. Na primjer, postoji snažna veza između povećanja temperature površine mora i bolesti koralja.¹²¹ Kod nekih vrsta koralja, zagrijavanje oceana može izmijeniti mikrobiom koralja narušivši ravnotežu domaćin-simbiont pomaknuvši obrambene mehanizme i puteve za kruženje hranjivih tvari koje mogu pridonijeti izbjeljivanju i bolesti.¹²²

Zakiseljavanje oceana također može izravno uzrokovati oštećenje tkiva u organizmima poput riba, što potencijalno doprinosi oslabljenom imunološkom sustavu koji stvara mogućnosti za invaziju bakterija.¹²² S obzirom na učinke zagrijavanja oceana na utjecaj patogena, razvijeni su sustavi za praćenje temperature za širok raspon morskih organizama, uključujući koralje, spužve, kamenice, jastoge i druge rakove, morske zvijezde, ribe i morske trave.¹²³

Odumiranje šuma uzrokovano sušom i toplinskim stresom (Slika 3.9.) mogu se pogoršati patogenima. Širok raspon mikroorganizama uzrokuje biljne bolesti pa stoga može utjecati na proizvodnju usjeva, uzrokovati glad i ugroziti sigurnost hrane. Širenje patogena i pojava bolesti olakšani su transportom i unosom vrsta, a na njih utječu vremenski utjecaji i okolišni uvjeti za rast.¹²⁴

Uzročnici klimatskih promjena mogu biti osobito osjetljivi na vektore, iz hrane, iz zraka, iz vode i druge okolišne patogene. Za bolesti koje se prenose vektorima (komarci, krpelji, papatači, muhe, buhe i sl.), klimatske promjene utjecat će na raspodjelu vektora, a time i na raspon prijenosa bolesti, kao i na učinkovitost s kojom vektori prenose patogene. Učinkovitost ovisi o vremenu između vektora koji se hrani zaraženim domaćinom i samog vektora koji postaje zarazan. Na toplijim

temperaturama ovo se vrijeme može značajno smanjiti, pružajući više mogućnosti za prijenos unutar životnog vijeka vektora.¹²⁵



Slika 3.9. Odumiranje šuma uzrokovanog sušom

Malaria i denga groznica dvije su prijenosne bolesti za koje je poznato da su vrlo osjetljive na klimatske uvjete, pa se očekuje da će se njihova prostorna raspodjela promijeniti kao odgovor na klimatske promjene. Klimatske promjene mogu olakšati širenje patogena prenosivih vektora produžavanjem sezone prijenosa, povećanjem stope replikacije patogena u vektoru i povećanjem broja i geografskog raspona komaraca.¹²⁶

3.8. MIKROORGANIZMI KAO IZVOR BIOGORIVA

Kao veliki izvori proizvodnje metana, odlagališta se sve više koriste za proizvodnju toplinske i električne energije. Brojna velika mjesta diljem razvijenog svijeta rutinski prikupljaju proizvedeni metan te ga izravno usmjeravaju u plinsku mrežu ili ga koriste na licu mjesta za proizvodnju električne energije i grijanje prostora. Takva upotreba odlagališta pruža dvostruku klimatsku korist od izbjegnutih emisija metana i zamjene fosilnih goriva.¹²⁷ Za tekuća biogoriva dobivena iz poljoprivrednih usjeva i ostataka sirovine, mikroorganizmi su ponovno u središtu pozornosti za povećanje proizvodnje te smanjenje upotrebe fosilnih goriva.¹²⁸

Proizvodnja biomase algi u kontroliranim uvjetima i njezina naknadna pretvorba u biodizel ili etanol također pomaže u izbjegavanju promjena u korištenju zemljišta, povećanja cijena hrane i kazni za dušikov dioksid koje su povezane s mnogim biogorivima prve generacije, poput kukuruznog etanola.¹²⁹

3.9. MIKROBIOLOŠKO UBLAŽAVANJE KLIMATSKIH PROMJENA

Bolje razumijevanje mikrobnih interakcija doprinijelo bi mjerama za ublažavanje i kontrolu klimatskih promjena i njihovih učinaka. Jedna od mjera za ublažavanja klimatskih promjena je smanjiti potrošnju kemikalija što rezultira manjom potrebom za prskanjem usjeva. Zatim, izbjegavati korištenje fosilnih sirovina i goriva koje možemo zamijeniti uporabom enzima i mikroorganizama koji pomažu u proizvodnji proizvoda na biološkoj osnovi u različitim nepovoljnim sektorima industrije. Nadalje, korištenjem biogoriva i primjenom biotehnoloških strategija i ciljeva, na primjer, primjenom bioetanola. Biogoriva se proizvode od biljaka ili otpada koji proizvode. Jedno od najčešćih biogoriva je etanol, proizveden iz biljaka. Kao rezultat toga, biogoriva iz namirnica poput šećerne trske vjerojatno neće pružiti dugoročno rješenje za zamjenu fosilnih goriva. Korištenje potencijalnih kemikalija i plastike na biološkoj osnovi može zamijeniti njihove dijelove na bazi fosilnih tvari značajnim i dokazanim smanjenjem emisije stakleničkih plinova. Neophodno je uvesti nove vrste u ekosustav i primijeniti program pošumljavanje u cijelom svijetu.⁵

4. ZAKLJUČAK

Globalno zagrijavanje i klimatske promjene veliki su problem u cijelom svijetu i utječe na gotovo sve vrste ekosustava na Zemlji, uključujući biljke, životinje i mikrobe. Izazivaju promjene u sastavu mikrobne zajednice i njihove metaboličke aktivnosti koje su povezane s promjenom biogeokemijskog ciklusa na zemlji. Mikrobi mogu ubrzati globalne klimatske promjene oslobađanjem stakleničkih plinova razgradnjom organske tvari. Međutim, oni također mogu spriječiti klimatske promjene smanjenjem emisije stakleničkih plinova pretvaranjem u organski oblik. Povišena temperatura također mijenja osnovne ekološke procese, zemljopisnu rasprostranjenost, izumiranje i degradaciju biološke raznolikosti vodenih vrsta. Smanjenje populacije broja vrsta negativno utječe na održivost ekosustava. Utjecaj klimatskih promjena na procese tla u prirodnim ili upravljanim ekosustavima, poput intenziteta bolesti, ovisit će o raznolikosti vrsta koje postoji unutar uzastopnih trofičkih razina. Što je raznolikost vrsta veća, pritisak bolesti će biti manji. Mikroorganizmi tla utječu na kruženje hranjivih tvari i obradu ugljika u tlu. Stoga je njihova uloga od posebne važnosti pri iznalaženju odgovora na koji se način poljoprivredni sustavi mogu prilagoditi klimatskim promjenama.

5. LITERATURA

1. Jaina P. K., Sumi Das Purkayasthab, Surajit De Mandal, Passarid A. K. and Govindarajane R. K., Effect of climate change on microbial diversity and its functional attributes, u: Surajit De Mandal and Bhatt P., Recent advancements in microbial diversity, Ciudad de Mexico, Chapter 13, 2020., str. 315-331. <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-821265-3.00013-X>
2. Doljanin J., Utjecaj globalnih klimatskih promjena na uzgoj voća, Završni rad, Veleučilište u Požegi, Požega, 2016.
3. Aamir M., Rai K. K., Dubey M. K., Zehra A., Tripathi Y. N., Divyanshu K., Samal S. and Upadhyay R.S., Impact of climate change on soil carbon exchange, ecosystem dynamics, and plant microbe interactions, u: Choudhary K. K., Kumar A. and Singh A. K., Climate change and agricultural ecosystems, India, Chapter 15, 2019., str. 379-413. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816483-9.00020-7>
4. Zaninović K., Gajić-Čapka M., Klimatske promjene i utjecaj na zdravlje, Infektočki glasnik, 28 (2008) 5-15.
5. Abatenh E., Gizaw B., Tsegaye Z. and Tefera G., Microbial function on climate change, Environment Pollution and Climate Change, 2 (2018) 1-6. doi: 10.4172/2573-458X.1000147
6. Gilbret J. A., Neufeld J. D., Life in a world without microbes, PloS Biology, 12 (2014) e1002020. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002020>
7. Reinold M., Wong H. L., MacLeod F. I., Meltzer J., Thompson A., Burns B. P., The vulnerability of microbial ecosystems in a changing climate: Potential impact in Shark Bay, Life, 9 (2019) 71. <https://doi.org/10.3390/life9030071>
8. Kaye J., Microbes and climate change, Gordon and Betty Moore Foundation, Washington, 2016., str. 3-17.
9. Cavicchioli R., Ripple W. J., Timmis K. N., Azam F., Bakken L. R., Baylis M., Behrenfeld M. J., Boetius A., Boyd P. W., Classen A. T., Crowther T. W., Danovaro R., Foreman C. M., Huisman J., Hutchins D. A., Jansson J. K., Karl D. M., Koskella B., Mark Welch D. B., Martiny J. B. H., Moran M. A., Orphan V. J., Reay D. S., Remais J. V., Rich V. I., Singh B. K., Stein L. Y., Stewart F. J., Sullivan M. B., H. van Oppen M. J., Weaver S. C., Webb E. A. and Webster N. S., Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change, Nature Reviews Microbiology, 17 (2019) 569-586. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0222-5>
10. Dutta H., Dutta A., The microbial aspect of climate change, Energy, Ecology and Environment, 1 (2016) 209-232. doi: 10.1007/s40974-016-0034-7
11. Branković Č., Klima i klimatske promjene, Matematičko-fizički list, 3 (2013 – 2014) 152-162.
12. Shaw M. R., Zavaleta E. S., Chiariello N. R., Cleland E. E., Mooney H. A., Field C. B., Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated CO₂, Science, 298 (2002) 1987-1990.

13. <http://climate.nasa.gov/solutions/adaptation-mitigation/>. (pristup 26.srpna 2021.)
14. Bartolec D., Utjecaj klimatskih promjena na poljoprivredu i šumarstvo u kontinentalnoj Hrvatskoj, Diplomski rad, Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb, 2016.
15. Greenhouse Gas Emissions and Climate Change, San Francisco VA Medical Center, Long Range Development Plan Final EIS, 2015.
16. Overview of Greenhouse Gases, US EPA, <https://www.epa.gov/ghgemissions/overview-greenhouse-gases> (pristup 30.srpna 2021.)
17. Bousquet P., Ciais P., Miller J. B., Dlugokencky E. J., Hauglustaine D. A., Contribution of anthropogenic and natural sources to atmospheric methane variability, *Nature*, 443 (2006) 439-443.
18. Duraković S., Opća mikrobiologija, Prehrambeno tehnološki inženjerir, Zagreb, 1996.
19. United Nations Department of Economic and Social Affairs. The Sustainable Development Goals Report 2018, United Nations, 2018.
20. Singh B. K., Bardgett R. D., Smith P. and Reay D. S., Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and migration options, *Nature Reviews Microbiology*, 8 (2010) 779-790. doi: 10.1038/nrmicro2439
21. Staddon P. L., Jakobsen I. and Blum H., Nitrogen input mediates the effect of free-air CO₂ enrichment on mycorrhizal fungal abundance, *Global Change Biology*, 10 (2004) 1678–1688
22. Morgan J. A., Looking beneath the surface, *Science*, 298 (2002) 1903–1904.
23. Horner-Devine M. C., Lage M., Hughes J. B. and Bohannan B. J. M., A tax-area relationship for bacteria, *Nature*, 432 (2004) 750–753.
24. Green J. L., Spatial scaling of microbial eukaryote diversity, *Nature*, 432 (2004) 747-750.
25. Sender R., Fuchs S., Milo R., Revised estimates for the number of human and bacteria cells in the body, *PLOS Biology*, 14 (2016) e1002533. doi:10.1371/journal.pbio.1002533
26. Barnosky A. D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G. O. U., Swartz B., Quental T. B., and Ferrer E. A., Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471 (2011) 51 – 57. doi: 10.1038/nature09678
27. Van der Putten W. H., Climate change, aboveground – belowground interactions, and species' range shifts, *Annual Review of Ecology*, 43 (2012) 365-383. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160423
28. Gottfried M., Pauli H., Futschik A., Akhalkatsi M., Baranočok P., Benito Alonso J. L., and Grabherr G., Continent – wide response of mountain vegetation to climate change, *Nature Climate Change*, 2 (2012) 111-115. doi: 10.1038/nclimate1329
29. Collins S., Rost B., Ryneanson T. A., Evolutionary potential of marine phytoplankton under ocean acidification, *Evolutionary Applications*, 7 (2014) 14-155. doi: 10.1111/eva.12120

30. Bradford M. A., Davies C. A., Frey S. D., Maddox T. R., Melillo J. M., Mohan J. E., Reynolds J. F., Treseder K. K., Wallenstein M. D., Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature, *Ecology Letters*, 11 (2008) 1316-1327. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01251.x
31. Evans S. E., Wallenstein M. D., Soil microbial community response to drying and rewetting stress: does historical precipitation regime matter?, *Biogeochemistry*, 109 (2012) 101-116. doi: 10.1007/s10533-011-9639-3
32. Wallenstein M. D., Hall E. K., A trait-based framework for predicting when and where microbial adaptation to climate change will affect ecosystem functioning, *Biogeochemistry*, 109 (2012) 35-47. doi: 10.1007/s10533-011-9641-8
33. Galloway J. N., Schlesinger W. H., Clark C. M., Grimm N. B., Jackson R. B., Law B. E., Thornton P. E., Townsend A. R. and Martin R., Biogeochemical Cycles, U.S. Global Change Research Program, Chapter 15, 2014. doi: 10.7930/J0X63JT0
34. Venkataraman M., Smitha, Causes and effects of global warming, *Indian Journal of Science and Technology*, 4 (2011) 226-229.
35. Prosser J. I., Microorganisms cycling soil nutrients and their diversity, *Modern Soil Microbiol*, Boca Raton, 2007., str. 237-261.
36. Fisher J.B., Sikka M., Oechel W. C., Huntzinger D. N., Melton J. R., Koven C. D., Ahlström A., Arain M. A., Baker I., Chen J. M., Ciais P., Davidson C., Dietze M., El-Masri B., Hayes D., Huntingford C., Jain A. K., Levy P. E., Lomas M. R., Poulter B., Price D., Sahoo A. K., Schaefer K., Tian H., Tomelleri E., Verbeeck H., Viovy N., Wania R., Zeng N., Miller C. E., Carbon cycle uncertainty in the Alaskan Arctic, *Biogeosciences*, 11 (2014) 4271-4288. doi: 10.5194/bg-11-4271-2014
37. Del Giorgio P. A. and Duarte C. M., Respiration in the open ocean, *Nature*, 420 (2002) 379–384.
38. Arrigo K., Marine microorganisms and global nutrient cycles, *Nature*, 437 (2005) 349–355.
39. Zimmer C., The microbe factor and its role in our climate future, *Yale Environment*, 2010.
40. Crowther T. W., Thomas S. M., Maynard D. S., Baldrian P., Covey K., Biotic interactions mediate soil microbial feedbacks to climate change, *Proceedings of the National Academy of Science* 112 (2015) 7033-7038.
41. Semrau J. D., DiSpirito A. A., Yoon S., Methanotrophs and copper, *FEMS Microbiology Reviews*, 34 (2010) 496-531.
42. Zimmerman L., Labonte B., Climate change and the microbial methane banquet, *Climate Alert*, 27 (2015) 1-6.
43. Rajput P., Rupali S., Gourav M., Mohanty S. R., Archana T., Biogeochemical aspect of atmospheric methane and impact of nanoparticles on methanotrophs, *Journal of Environmental Analysis Toxicology* 3 (2013) 2-10.
44. Anne B., The nitrogen cycle: Processes, players and human impact, *Nature Education Knowledge*, 2 (2010) 1-9.

45. Vitousek P. M., Menge D. N. L., Reed S. C., Cleveland C. C., Biological nitrogen fixation: Rates, patterns and ecological controls in terrestrial ecosystems, *Biological Sciences*, 368 (2013) 1-9.
46. Bashir J., Ndufa J. K., Buresh R. J., Shepherd K. D., Vertical distribution of roots and soil nitrate: Tree species and phosphorus effects, *Soil Science Society of America Journal*, 62 (2013) 280-286.
47. Kim S. W., Miyahara M., Fushinobu S., Wakagi T., Shoun H., Nitrous oxide emission from nitrifying activated sludge dependent on denitrification by ammonia-oxidizing bacteria, *Elsevier*, 101 (2010) 3958-3963.
48. Orr C. H., James A., Leifert C., Cooper J. M., Cummings S. P., Diversity and activity of free-living nitrogen-fixing bacteria and total bacteria in organic and conventionally managed soils, *Applied and Environmental Microbiology*, 77 (2011) 911-919.
49. Ward B. B., Measurement and distribution of nitrification rates in the oceans, *Elsevire*, 486 (2011) 307-323.
50. Ram K. S., Shwetang K., Review on changing natural nitrogen cycle: Special reference to Kingdom of Saudi Arabia, *International Journal of Engineering Science Invention Research and Development* 1 (2014) 73-80.
51. Groffman P., Terrestrial denitrification: Challenges and opportunities. *Ecological Processes*, 1 (2012) 1-11.
52. Raich J. W. and Potter C. S., Global patterns of carbon dioxide emissions from soils, *Global Biogeochemical Cycles*, 9 (1995) 23–36.
53. Behrenfeld M. J., Randerson J. T., McClain C. R., Feldman G. C., Los S. O., Tucker C. J., Biospheric primary production during an ENSO transition, *Science*, 291(2001) 2594-2597. doi: 10.1126/science.1055071
54. Behrenfeld M. J., Climate-mediated dance of the plankton, *Nature Climate Change*, 4 (2014) 880–887
55. Flemming H. C. and Wuertz S., Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms, *Nature Reviews Microbiology*, 17 (2019) 247–260.
56. Loveland T., Mahmood R., Patel-Weynand T., Karstensen K., Beckendorf K., Bliss N., Carleton A., National climate assessment technical report on the impacts of climate and land use and land cover change, *Geological Survey*, Washington, 2012.
57. Lal R., Griffin M., Apt J., Lave L., Morgan M. G., Managing soil carbon, *Science*, 304 (2004) 393. doi:10.1126/science.1093079
58. Suttle C. A., Marine viruses – major players in the global ecosystem, *Nature Reviews Microbiology*, 5 (2007) 801-812.
59. Ballantyne A., Accelerating net terrestrial carbon uptake during the warming hiatus due to reduced respiration, *Nature Climate Change*, 7 (2017) 148–152.
60. Bardgett R. D. and van der Putten W. H., Belowground biodiversity and ecosystem functioning, *Nature*, 515 (2014) 505–511.

61. Fox O., Vetter S., Ekschmitt K., Wolters V., Soil fauna modifies the recalcitrance-persistence relationship of soil carbon pools, *Soil Biology and Biochemistry*, 38 (2006) 1353–1363.
62. Lanz B., Dietz S. and Swanson T., The expansion of modern agriculture and global biodiversity decline: an integrated assessment, *Ecological Economics*, 144 (2018) 260–277.
63. Gelfand I., Zenone T., Jasrotia P., Chen J., Hamilton S. K., Robertson G. P., Carbon debt of Conservation Reserve Program (CRP) grasslands converted to bioenergy production, *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, 108 (2011) 13864–13869.
64. Levine U. Y., Teal T. K., Robertson G. P., Schmidt T. M., Agriculture's impact on microbial diversity and associated fluxes of carbon dioxide and methane, *The ISME Journal*, 5 (2011) 1683–1691. doi :10.1038/ismej.2011.40
65. Wells M. L., Trainer V. L., Smayda T. J., Karlson B. S., Trick C. G., Kudela R. M., Ishikawa A., Bernard S., Wulff A., Anderson D. M., Cochlan W. P., Harmful algal blooms and climate change: learning from the past and present to forecast the future, *Harmful Algae*, 49 (2015) 68–93.
66. Glibert P. M., Icarus A. J., Artioli Y., Beusen A., Bouwman L., Harle J., Holmes R., Holt J., Vulnerability of coastal ecosystems to changes in harmful algal bloom distribution in response to climate change: projections based on model analysis, *Global Change Biology*, 20 (2014) 3845–3858. doi: 10.1111/gcb.12662.
67. Jørgensen B. B. and Boetius A., Feast and famine - microbial life in the deep-sea bed, *Natural Microbiology Reviews*, 5 (2007) 770–781.
68. Sunagawa S., Structure and function of the global ocean microbiome, *Science*, 348 (2015) 1261359. doi: 10.1126/science.1261359
69. Doney S. C., Fabry V. J., Feely R. A. and Kleypas J. A., Ocean acidification: The other CO₂ problem, *Annual Review of Marine Science*, 1 (2009) 169–192.
70. Azam F. and Malfatti F., Microbial structuring of marine ecosystems, *Natural Review Microbiology*, 5 (2007) 782–791.
71. Diaz R. J., Rosenberg R., Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems, *Science*, 321 (2008) 926–929.
72. Schmidtko S., Stramma L. and Visbeck M., Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades, *Nature*, 542 (2017) 335–339
73. Bednaršek N., Tarling G. A., Bakker D.C.E., Fielding S., Jones E. M., Venables H. J., Ward P., Kuzirian P., Lézé B., Feely R. A. and Murphy E. J., Extensive dissolution of live pteropods in the Southern Ocean, *Nature Geoscience*, 5 (2012) 881–885.
74. Wootton J. T., Pfister C. A. and Forester J. D., Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 105 (2008) 18848–18853.

75. Verde C., Giordano D., Bellas M. C., G. di Prisco, Anesio A. M., Polar Marine Microorganisms and Climate Change, *Advances in Microbial Physiology*, 69 (2016) 187-208
76. Hoffman P. F., The great oxidation event and a Siberian snowball Earth: MIF based correlation of Paleoproterozoic glaceations, *Chemical Geology*, 362 (2013) 143-156.
77. Hoegh – Guldberg O. and Bruno J. F., The impact of climate change on the world's marine ecosystems, *Science*, 328 (2010) 1523-1528.
78. Sharp C. E., Brady A. L., Sharp G. H., Grasby S. E., Stott M. B. & Dunfield P. F., Humboldt's spa. Microbial diversity is controlled by temperature in gloothermal environments, *The ISME Journal*, 8 (2014) 1166-1174.
79. Falkowski P. G., Fenchel T. and DeLong E. F., The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycle, *Science*, 320 (2008) 1034-1039.
80. Jump A. S., Matyas C. and Penuelas J., The altitude for – latitude disparity in the range retractions of woody species, *Trends in Ecology and Evolution*, 24 (2009) 694-701.
81. DeLong E. F., Wu K. Y., Prezelin B. B. and Jovine R. V. M., High abundance of Archaea in Antarctic marine picoplankton, *Nature*, 371 (1994) 695-697.
82. Taş N., Prestat E., McFarland J. W., Wickland K. P., Knight R., Berhe A. A., Jorgenson T., Waldrop M. P., Jansson J. K., Impact of fire on active layer and permafrost microbial communities and metagenomes in an upland Alaskan boreal forest, *ISME Journal* 8 (2014) 1904–1919.
83. McCalley C. K., Woodcroft B. J., Hodgkins S. B., Wehr R. A., Kim E. H., Mondav R., Crill P. M., Chanton J. P., Rich V. I., Tyson G. W., Saleskal S. R., Methane dynamics regulated by microbial community response to permafrost thaw, *Nature*, 514 (2014) 478–481.
84. Jansson J. K., Taş N., The microbial ecology of permafrost, *Natural Review Microbiology*, 12 (2014) 414-425.
85. Cavicchioli R., Microbial ecology of Antarctic aquatic systems, *Nature Reviews Microbiology*, 13 (2015) 691-706.
86. Boetius A., Anesio A. M., Demingo J. W., Mikucki J. A. and Rapp J. Z., Microbial ecology of the cryosphere: Sea ice and glacial habitats, *Nature Reviews Microbiology*, 13 (2015) 677-690.
87. Perovich D. K. and Richter-Menge J. A., Loss of sea ice in the Artic, *Annual review of Marine Science*, 1 (2009) 417-441.
88. Sayer E. J., Heard M. S., Grant H. K., Marthews T. R. and Tanner E. V. J., Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall, *Natural Climate Change*, 1 (2011) 304–307.
89. Bradford, M. A., Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change, *Natural Climate Change*, 6 (2016) 751–758.
90. Clemmensen K. E., Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest, *Science*, 339 (2013) 1615–1618.

91. Castro H. F., Classen A. T., Austin E. E., Norby R. J., Schadt C. W., Soil microbial community responses to multiple experimental climate change drivers, *Applied and Environmental Microbiology*, 76 (2010) 999–1007.
92. Rustad L., Campbell J., Marion G., A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and above ground plant growth to experimental ecosystem warming, *Oecology*, 126 (2001) 543–562.
93. Schindlbacher A., Rodler A., Kuffner M., Kitzler B., Sessitsch A., Zechmeister Boltenstern S., Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil, *Soil Biology and Biochemistry*, 43 (2011) 1417–1425.
94. Schimel J., Balser T. C., Wallenstein M., Microbial stress response physiology and its implications for ecosystem function, *Ecology*, 88 (2007) 1386–1394.
95. Joa J., Moon K., Chun S., Kyung-San Choi, Hae-Nam Hyun H., Effect of temperature on soil microbial biomass, enzyme activities and PLFA content during incubation period of soil treated with organic materials, Brisbane, 2010.
96. Classen A. T., Sundqvist M. K., Henning J. A., Newman G. S., Moore J. A. M., Cregger M. A., Moorhead L. C., Patterson C. M., Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial plant interactions: What lies ahead?, *Ecosphere*, 6 (2015) 1–21.
97. Cardon Z. G. and Gage D. J., Resource exchange in the rhizosphere: molecular tools and the microbial perspective, *Annual Review of Ecology*, 37 (2006) 459–488.
98. Lauenroth W. K., Bradford J. B., Ecohydrology and the partitioning AET between transpiration and evaporation in a semiarid steppe, *Ecosystems*, 9 (2006) 756–767.
99. Larionova A., Yevdokimov I. V., Bykhovets S. S., Temperature response of soil respiration is dependent on concentration of readily decomposable C, *Biogeosciences*, 4 (2007) 1073–1081.
100. Aanderud Z. T., Jones S. E., Schoolmaster D. R. J. r, Fierer N., Lennon J. T., Sensitivity of soil respiration and microbial communities to altered snowfall, *Soil Biology and Biochemistry*, 57 (2013) 217-227.
101. Rodrigo A., Recous S., Neel C., Mary B., Modelling temperature and moisture effects on C–N transformations in soils: comparison of nine models, *Ecological Modelling*, 102 (1997) 325–339.
102. Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage V. M., West G. B., Toward a metabolic theory of ecology, *Ecology*, 85 (2004) 1771–1789.
103. Glockner F. O., Stal L. J., Sandaa R. A., Gasol J. M., O’Gara F., Hernandez F., Labrenz M., Stoica E., Varela M. M., Bordalo A., Pitta P., Marine microbial diversity and its role in ecosystem functioning and environmental change, *Marine Board Position Paper 17.*, Ostend, 2012., str.13-25.
104. Sniegowski P. D., Lenski R. E., Mutation and adaptation: the directed mutation controversy in evolutionary perspective, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26 (1995) 553–578.

105. McCormick P. V., Cairns J., Algae as indicators of climate change, *Journal of Applied Phycology*, 6 (1994) 509–526.
106. Staroscik A. M., Smith D. C., Seasonal patterns in bacterioplankton abundance and production in Narragansett Bay, Rhode Island, USA, *Aquatic Microbial Ecology*, 35 (2004) 275–282.
107. Degeman R., Dinasquet J., Riemann L., de Luna S. S., Andersson A., Effect of resource availability on bacterial community responses to increased temperature, *Aquatic Microbial Ecology*, 68 (2013) 131–142.
108. Schmidtko S., Stramma L. and Visbeck M., Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades, *Nature*, 542 (2017) 335–339.
109. Walker T. W. N., Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming, *Natural Climate Change*, 8 (2018) 885–889.
110. Evans R. D., Greater ecosystem carbon in the Mojave Desert after ten years exposure to elevated CO₂, *Natural Climate Change*, 4 (2014) 394–397.
111. Xue K., Tundra soil carbon is vulnerable to rapid microbial decomposition under climate warming, *Natural Climate Change*, 6 (2016) 595–600.
112. Kleinteich J., Temperature-related changes in polar cyanobacterial mat diversity and toxin production, *Natural Climate Change*, 2 (2012) 356–360.
113. Huisman J., Cyanobacterial blooms, *Natural Review Microbiology*, 16 (2018) 471–483.
114. Lehman P. W., Impacts of the 2014 severe drought on the *Microcystis* bloom in San Francisco Estuary, *Harmful Algae*, 63 (2017) 94–108.
115. <http://www.sciencedaily.com/releases/2008/06/080603085922.htm> (pristup 4. kolovoza 2021.)
116. http://e360.yale.edu/feature/the_microbe_factor_and_its_role_in_our_climate_future/2279/ (pristup 4. kolovoza 2021.)
117. Shim J. H., Pendall E., Morgan J. A., Ojima D. S., Wetting and drying cycles drive variations in the stable carbon isotope ratio of respired carbon dioxide in semi-arid grassland, *Oecology*, 160 (2009) 321–333.
118. Aanderud Z. T., Schoolmaster D. R. J., Lennon J. T., Plants mediate the sensitivity of soil respiration to rainfall variability, *Ecosystems*, 14 (2011) 156–16.
119. <http://www.climatecentral.org/news/oceanmicrobesfeelawarmingclimateeffects16237> (pristup 4. kolovoza 2021.)
120. Walsh D. A., Consequences of climate change on microbial life in the ocean, *Microbiology Society*, England, 2015.
121. Bruno J. F., Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks, *PLOS Biology*, 5 (2007) 124.
122. Frommel A. Y., Severe tissue damage in Atlantic cod larvae under increasing ocean acidification, *Natural Climate Change*, 2 (2012) 42–46.

123. Maynard J., Improving marine disease surveillance through sea temperature monitoring, outlooks and projections, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371 (2016) 20150208.
124. Bebber D. P., Ramotowski M. A. T. and Gurr S. J., Crop pests and pathogens move polewards in a warming world, *Natural Climate Change*, 3 (2013) 985–988.
125. Jones A. E., Bluetongue risk under future climates, *Natural Climate Change*, 9 (2019) 153–157.
126. Bhatt, S., The global distribution and burden of dengue, *Nature*, 496 (2013) 504–507.
127. Themelis N. J. and Ulloa P. A., Methane generation in landfills, *Renewable Energy*, 32 (2007) 1243–1257.
128. Searchinger T., Use of US croplands for biofuels increases greenhouse gases through emissions from land-use change, *Science*, 319 (2008) 1238–1240.
129. Chisti Y., Biodiesel from microalgae beats bioethanol, *Trends Biotechnology*, 26 (2008) 126–131.

ŽIVOTOPIS

Martina Trtinjak [REDACTED] Osnovnu školu pohađala je u Knegincu Gornjem. Srednjoškolsko obrazovanje započela je 2013. u Graditeljskoj, prirodoslovnoj i rudarskoj školi u Varaždinu. Nakon srednje škole 2017. godine upisala je Fakultet kemijskog inženjerstva i tehnologije Sveučilišta u Zagrebu. Stručnu praksu odradila je u tvrtki Varkom d.d. te je stekla dodatna znanja i vještine u vodnom području. Nakon završetka preddiplomskog studija Kemijsko inženjerstvo planira upisati diplomski studij na istom fakultetu te i dalje unaprjeđivati svoje znanje. U slobodno vrijeme voli volontirati, čitati knjige, pjevati, praviti kolače, slagati puzzle i raditi origami figurice.