

Abiotski stres u biljkama

Pospišil, Marina

Undergraduate thesis / Završni rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Fakultet agrobiotehničkih znanosti Osijek

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:151:629801>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-12-31**



Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

**Fakultet
agrobiotehničkih
znanosti Osijek**

Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Agrobiotechnical
Sciences Osijek - Repository of the Faculty of
Agrobiotechnical Sciences Osijek](#)



SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
FAKULTET AGROBIOTEHNIČKIH ZNANOSTI OSIJEK

Marina Pospišil

Prijediplomski stručni studij: Voćarstvo - vinogradarstvo - vinarstvo

ABIOTSKI STRES U BILJKAMA

Završni rad

Osijek, 2024. godina

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
FAKULTET AGROBIOTEHNIČKIH ZNANOSTI OSIJEK

Marina Pospišil

Prijediplomski stručni studij: Voćarstvo - vinogradarstvo - vinarstvo

ABIOTSKI STRES U BILJKAMA

Završni rad

Povjerenstvo za ocjenu završnoga rada

1. Prof. dr. sc. Miroslav Lisjak, mentor
2. Prof. dr. sc. Tihana Teklić, član
3. Izv. prof. dr. sc. Dejan Agić, član

Osijek, 2024. godina

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Fakultet agrobiotehničkih znanosti Osijek
Prijediplomski stručni studij: Voćarstvo - vinogradarstvo - vinarstvo

Završni rad

Marina Pospišil

Abiotski stres u biljkama

Sažetak: Ovaj rad istražuje utjecaj abiotskog stresa na biljke, s posebnim naglaskom na agrikulturne vrste koje su važne za globalnu prehrambenu sigurnost. Cilj rada je analizirati vrste stresa koje biljke doživljavaju s fokusom na abiotske stresove kao što su suša, toplinski valovi i zaslanjivanje tla, te njihov utjecaj na primarni i sekundarni metabolizam, kao i na rast i razvoj biljaka. Kroz povijesni primjer Velike krumpirove gladi prikazana je važnost razumijevanja biljnih reakcija na stres. Također analizirani su učinci stresova na agrikulturne biljke u kontekstu klimatskih promjena. Istraživanja pokazuju kako abiotski stresovi značajno narušavaju fiziološke procese u biljkama, smanjujući njihovu sposobnost za rast i reprodukciju. Isto tako, utvrđeno je da abiotski stresovi ne samo da ometaju primarni metabolizam, već i značajno mijenjaju sekundarni metabolizam, što može dovesti do smanjenja prinosa i kvalitete usjeva. Razumijevanje mehanizama odgovora biljaka na abiotski stres predstavlja važnost za razvoj otpornijih usjeva i održive poljoprivrede u uvjetima globalnih klimatskih promjena.

Ključne riječi: abiotski stres, primarni metabolizam, sekundarni metabolizam, klimatske promjene, otpornost biljaka

24 stranice, 4 slike, 26 literaturnih navoda

Završni rad je pohranjen: u Knjižnici Fakulteta agrobiotehničkih znanosti Osijek i u digitalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Fakulteta agrobiotehničkih znanosti Osijek

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek
Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek
Undergraduate professional study: Pomology – Viticulture - Enology

BSc Thesis

Marina Pospišil

Abiotic Stress in Plants

Abstract: This paper explores the impact of abiotic stress on plants, with a particular focus on agricultural species that are vital for global food security. The aim of the study is to analyze the types of stress experienced by plants, with a focus on abiotic stresses such as drought, heatwaves, and soil salinization, and their effects on primary and secondary metabolism, as well as on plant growth and development. The historical example of the Great Potato Famine is used to highlight the importance of understanding plant responses to stress. Additionally, the effects of these stresses on agricultural plants in the context of climate change are analyzed. Research indicates that abiotic stresses significantly disrupt physiological processes in plants, reducing their capacity for growth and reproduction. It has also been found that abiotic stresses not only interfere with primary metabolism but also significantly alter secondary metabolism, potentially leading to reduced crop yields and quality. Understanding the mechanisms of plant responses to abiotic stress is crucial for developing more resilient crops and ensuring sustainable agriculture under global climate change conditions.

Keywords: abiotic stress, primary metabolism, secondary metabolism, climate change, plant resistance

24 pages, 4 figures, 26 references

BSc Thesis is archived in Library of Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek and in digital repository of Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. TIPOVI STRESA KOD BILJAKA	2
2.1. Biotski stres	2
2.2. Abiotski stres	3
3. UTJECAJ STRESA NA GLOBALNU PROIZVODNJU HRANE	6
4. PRIMJERI ABIOTSKOGA STRESA U BILJKAMA	9
4.1. Abiotski stres uzrokovan nedostatkom vode	9
4.2. Abiotski stres uzrokovan visokim temperaturama	11
4.3. Abiotski stres uzrokovan zaslanjenošću tla	12
4.4. Abiotski stres uzrokovan hladnoćom	13
4.5. Stres uzrokovan nedostatkom kisika	14
5. BILJNI METABOLIZAM U UVJETIMA STRESA	15
5.1. Primarni metabolizam kod biljaka	15
5.2. Sekundarni metabolizam kod biljaka	16
5.3. Utjecaj abiotskog stresa na sekundarni metabolizam	16
6. UTJECAJ ABIOTSKOGA STRESA NA RAST I RAZVOJ AGRIKULTURNIH BILJAKA	18
7. ZAKLJUČAK	20
8. LITERATURA	21
9. POPIS SLIKA	24

1. UVOD

Čovječanstvo već tisućama godina pokušava prilagoditi biljni i životinjski svijet svojim potrebama. Čovjek je kroz mnoga stoljeća usavršavao različite načine obrade tla i uzgoja biljaka koje koristi kao hranu, vodeći pri tome brigu o očuvanju tla za buduće generacije. U 20. stoljeću, s velikim napretkom civilizacije na području znanosti, dogodile su se i velike promjene u čovjekovu pogledu na upravljanje i gospodarenje prirodom.

Razlike između svijeta bogatih i sitih te gladnih još uvijek su velike i čovječanstvu će trebati još mnogo godina kako bi pronašlo način rješavanja problema gladi u svijetu. Kroz ovaj završni pregledni rad pokušat ćemo opisati problematiku abiotskog stresa kod biljaka, kao limitirajućeg faktora u uzgoju agrikulturnih biljaka, a koji preko utjecaja na produktivnosti biljaka utječe i na životinjske vrste, a time i cjelokupnu ljudsku populaciju.

U ovome radu prikazati će se uzročnici i utjecaj abiotskoga stresa na primarni i sekundarni metabolizam te rast i razvoj agrikulturnih biljaka. Istražit će se dosadašnje spoznaje o jednome od glavnih faktora koji ima značajan utjecaj na uzgoj biljnih vrsta, a to je abiotski stres. Stresni faktori koji uključuju nepovoljne uvjete kao što su suša, ekstremne temperature i salinitet tla, ne utječu samo na rast i razvoj biljaka, već i na cijeli ekosustav, uključujući životinjske vrste i posljedično ljudsku populaciju. Isto tako, fokusirat ćemo se na uzročnike i učinke abiotskog stresa na primarni i sekundarni metabolizam biljaka, kao i na njihov rast i razvoj, s posebnim naglaskom na agrikulturne biljke koje su važne za prehrambenu sigurnost čovječanstva. Na taj način, kroz ovaj rad pokušat će dati odgovori na važna pitanja vezana uz prilagodbu biljaka na nepovoljne okolišne uvjete i mogućnosti poboljšanja njihove otpornosti u kontekstu globalnih klimatskih promjena.

2. TIPOVI STRESA KOD BILJAKA

Stres kod biljaka odnosi se na bilo koje nepovoljno stanje ili faktor okoline koji remeti njihov normalan metabolizam, rast ili razvoj. To mogu biti fizički, kemijski ili biološki uzroci koji dovode do poremećaja u funkcioniranju biljnih procesa. Faktori stresa uključuju ekstremne temperature, sušu, poplave, manjak hranjivih tvari, zagađenje atmosfera, tla i voda, napad patogena ili štetnika. Kada biljka doživi stres, može doći do usporavanja rasta, smanjenja plodnosti ili čak smrti, ovisno o intenzitetu i trajanju stresnih uvjeta (Lichtenthaler, 1998.).

Biljke posjeduju mehanizme za prilagodbu i podnošenje stresnih uvjeta, no to ne znači da su potpuno otporne na njih. Prema utjecaju stresa, razlikuju se učinci od kojih se biljka može oporaviti, tzv. kratkotrajni učinci, te oni koji izazivaju nepovratne promjene, uključujući odumiranje biljnih stanica i same biljke, što predstavlja dugotrajne učinke. Okolišni stresovi koji utječu na biljke podijeljeni su u dvije glavne kategorije: biotski i abiotski stres. Abiotski stres uključuje fizičke ili kemijske faktore, poput temperature, suše, slanosti ili toksičnih tvari, dok je biotski stres povezan s djelovanjem živih organizama, poput patogena, insekata ili drugih biljnih organizama (Verma i sur., 2013.).

2.1. Biotski stres

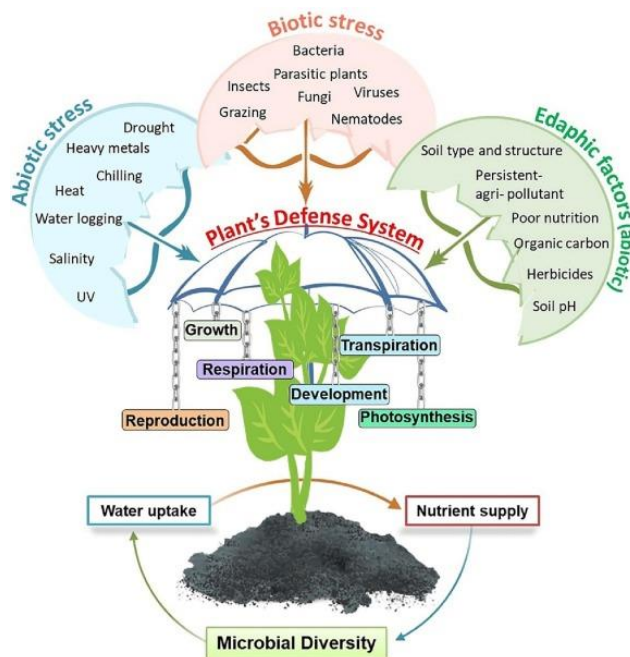
Biotički stres nastaje kao rezultat djelovanja drugih živih organizama koji oštećuju biljku. Ovaj oblik stresa može biti uzrokovan raznim organizmima, poput bakterija, virusa, gljivica, štetnih insekata, ali i korova te drugih kultiviranih ili autohtonih biljaka. Biotički stres može dovesti do bolesti, oštećenja tkiva, smanjenja rasta i plodnosti biljke, pa čak i njezina odumiranja, ovisno o intenzitetu napada i sposobnosti biljke da se obrani. Pored štetnih organizama, neki korisni organizmi također mogu indirektno izazvati stres u određenim situacijama, poput prekomjernog razvoja određenih mikroorganizama ili interakcija s biljnim zajednicama (Flynn, 2003.).

Biljke iako ovise o čovjekovoj brizi i zaštiti posjeduju i vlastite mehanizme obrane protiv biotskih stresora. Njihova zaštita uključuje razne morfološke i strukturne prepreke, kao i proizvodnju specifičnih kemijskih spojeva, proteina i enzima koji im omogućuju obranu i otpornost na napade štetnih organizama. Ovi mehanizmi pomažu biljkama da održe čvrstoću i kvalitetu svojih proizvoda unatoč stresnim uvjetima (Madani i sur., 2019.).

Otpornost biljaka na biotski stres može se također inducirati posebnim kemijskim spojevima, poput β -aminomaslačne kiseline (BABA) i benzotiadiazola (BTH), koji potiču reakcije obrane. Osim toga, biljni hormoni poput salicilne kiseline (SA), jasmonske kiseline (JA) i etilena igraju ključne uloge u procesu signalizacije prilikom stresa. Oni aktiviraju obrambene mehanizme biljke, koordinirajući odgovor na napade patogena ili štetnika te omogućujući biljkama da se efikasnije bore protiv tih prijetnji. Salicilna kiselina obično sudjeluje u obrani od patogena, dok jasmonska kiselina i etilen reguliraju odgovore na napade insekata i druge vrste stresa (Madani i sur., 2019.).

2.2. Abiotski stres

Abiotski stres odnosi se na nepovoljne utjecaje koje na biljke imaju kemijski i fizikalni čimbenici iz okoliša. Za razliku od biotskog stresa, koji nastaje zbog živih organizama, abiotski stres uzrokuju neživi faktori, poput ekstremnih temperatura, suše, poplava, saliniteta tla ili toksičnih tvari. Kako bi se abiotski faktor smatrao stresorom, mora izaći izvan uobičajenog raspona varijacija u okolišu te negativno utjecati na fiziološke procese pojedine biljke ili cjelokupne biljne populacije, smanjujući njihovu sposobnost rasta, razvoja i preživljavanja. Ovi stresni uvjeti često dovode do poremećaja u metabolizmu biljaka, što može rezultirati smanjenjem prinosa i kvalitete usjeva (Vinebrooke i sur., 2004.).



Slika 1. Prikaz glavnih faktora biotskog i abiotskog stresa
Izvor: (Nawaz i sur., 2023.)

Nedostatak vode, visoki salinitet tla, neravnoteža u raspoloživosti hranjivih tvari te toksičnost određenih elemenata ili manjak ključnih hranjivih tvari kao i ekstremne temperature predstavljaju glavna ograničenja za produktivnost usjeva na globalnoj razini. Ovi abiotički čimbenici često izazivaju stres kod biljaka, što dovodi do smanjenja rasta, razvoja i prinosa. Nedostatak vode može uzrokovati sušu i dehidraciju, dok visoki salinitet može ometati apsorpciju vode i hranjivih tvari. Neravnoteža hranjivih tvari, bilo zbog toksičnosti ili manjka, utječe na normalne metaboličke procese u biljkama. Ekstremne temperature, bilo previsoke ili preniske, mogu oštetiti tkiva biljaka i spriječiti njihov pravilan razvoj. Svi ovi čimbenici zajedno čine velike izazove za poljoprivredu i zahtijevaju napredne metode upravljanja i prilagodbe kako bi se održala produktivnost usjeva (Fahal, 2017.).

Voda predstavlja ključni element za život biljaka te ima presudnu ulogu u njihovom rastu i razvoju. Nedostatak ili prekomjerna količina vode mogu imati ozbiljne negativne posljedice na biljke. Oko 45 % poljoprivrednih površina širom svijeta suočava se s čestim sušnim razdobljima, što izravno utječe na gotovo 38 % svjetskog stanovništva. Problem saliniteta tla pogađa približno 6 % ukupne površine svijeta, a čak 19,5 % poljoprivrednih površina smatra se zaslanjenim. Svake godine oko 2 milijuna hektara poljoprivrednih zemljišta postaje neplodno zbog zaslanjenosti, što dovodi do smanjenja prinosa (Yadav i sur., 2020.).

Pored problema sa salinitetom, prema FAO-ovu izvješću iz 2000. godine, procjenjuje se da je suša zahvatila 64 % svjetskih zemljišta, dok hladnoća utječe na 57 %. Ovi abiotički stresovi, poput nedostatka vode, zaslanjenosti tla i ekstremnih temperatura, predstavljaju ozbiljnu prijetnju poljoprivredi diljem svijeta, smanjujući produktivnost i površine pogodne za uzgoj usjeva te utječući na globalnu opskrbu hranom (Yadav i sur., 2020.).

Abiotički stresovi, poput suše, zaslanjenosti tla i ekstremnih temperatura, glavni su uzrok propadanja usjeva diljem svijeta. Ovi nepovoljni uvjeti dovode do smanjenja prinosa za više od 50 % kod ključnih poljoprivrednih kultura, što značajno utječe na globalnu produktivnost i opskrbu hranom. Takvi stresovi otežavaju uzgoj biljaka, smanjuju njihovu otpornost i dugoročno ugrožavaju održivost poljoprivrede (Hirayama i Shinozaki, 2010.).

Otpornost biljaka na abiotički stres može se podijeliti u tri glavne strategije: izbjegavanje, isključivanje i toleranciju. Izbjegavanje se odnosi na prilagodbu biljaka tako da završe svoj životni ciklus tijekom razdoblja povoljnih uvjeta, izbjegavajući time izlaganje stresu.

Izbjegavanje uključuje mehanizme kojima biljke ograničavaju izloženost stresu kroz fiziološke ili morfološke promjene, poput smanjenja isparavanja vode ili jačanja korijenovog sustava. Tolerancija podrazumijeva sposobnost biljaka da prežive i funkcioniraju unatoč prisutnosti stresnih uvjeta, prilagođavajući svoje metaboličke procese kako bi održale rast i razvoj (Wilson i sur., 1980.).

Biljke reagiraju na stres na različite načine, ovisno o intenzitetu i trajanju nepovoljnih uvjeta, ali i o fazi njihovog razvoja. To utječe na njihovu sposobnost da tolerancije ili osjetljivosti na stres, jer su neki obrambeni mehanizmi usko povezani s duljinom životnog ciklusa biljke. Biljke se mogu prilagoditi stresu na različite načine, čak i ako rastu na istom području. Kada različite biljne vrste dožive stresne uvjete, poput suše ili hladnoće, svaka biljka jedinstveno odgovara na te podražaje. Dugotrajniji ili ozbiljniji stres može prouzročiti značajna oštećenja u biljkama, što dovodi do smanjenja njihove produktivnosti i vitalnosti. Simptomi poput sušenja lišća, žutila, uvenuća i usporenog rasta često se pojavljuju kao posljedica oštećenja stanica i tkiva. Posebno su štetni kombinirani abiotički stresovi, gdje istodobno djelovanje više nepovoljnih čimbenika, poput ekstremne suše i visokih temperatura, dodatno otežava prilagodbu biljke, uzrokujući još veće štete nego bi to bilo uslijed djelovanja svakog pojedinačnog čimbenika stresa (Mittler, 2006.).

3. UTJECAJ STRESA NA GLOBALNU PROIZVODNJU HRANE

Vrste biotskih stresova koje biljke doživljavaju uvelike ovise o klimatskim uvjetima u kojima rastu, ali i o njihovoj sposobnosti da se odupru tim stresorima. Biotički stresori postali su ključan predmet poljoprivrednih istraživanja zbog značajnih ekonomskih gubitaka koje uzrokuju na usjevima, što je posebno važno jer usjevi predstavljaju osnovu prihoda mnogih zajednica. Kroz povijest pokazala se važnost ovih istraživanja kako bi se osigurala dovoljna količina hrane za ljudski populaciju. Jedan od primjera je filoksera vinove loze *Dactylophaera vitifoliae*, štetnik koji je iz Amerike donesen u 19. stoljeću i izazvao je „Veliku francusku krizu vina“. Ova kriza uništila je velik dio vinograda u Francuskoj, ostavljajući dubok ekonomski trag. Simptomi biotskog stresa često su varijabilni i mogu se lako zamijeniti sa simptomima abiotskog stresa, poput suše ili nedostatka hranjivih tvari.

Još jedan povijesni primjer je „Velika glad u Irskoj“, poznata i kao „Velika krumpirova glad“. Godine 1845. vodena plijesan *Phytophthora infestans*, patogen koji uzrokuje plamenjaču na krumpiru i rajčici, slučajno je unesena u Irsku iz Sjeverne Amerike. Kad biljke budu zaražene, na njihovim listovima, peteljka i stabljikama razvijaju se lezije, a na donjoj strani listova može se pojaviti bjelkasti sloj spora. Zaraženi gomolji krumpira počinju truliti, produbljujući oštećenje do 15 mm ispod površine. Ovo truljenje dodatno pogoršavaju sekundarne gljivice i bakterije, koje napadaju gomolje, uzrokujući još veće gubitke tijekom skladištenja, transporta i prodaje.

Iako vruće i suho vrijeme može zaustaviti širenje *Phytophthore*, klimatski uvjeti u Irskoj 1845. godine bili su neuobičajeno hladni i vlažni, što je pogodovalo širenju bolesti. Zbog toga je veliki dio uroda krumpira te godine istrunuo na poljima. Nakon tog djelomičnog neuspjeha, slijedile su još gore godine od 1846. do 1849., tijekom kojih je urod krumpira gotovo potpuno uništen svake godine zbog ponavljajućih zaraza, uzrokujući razorne posljedice za stanovništvo Irske, koje se uvelike oslanjalo na krumpir kao osnovnu prehrambenu namirnicu.

Ovi primjeri ističu koliki utjecaj biotički stresori mogu imati na globalnu sigurnost hrane i ekonomiju.

Krumpir (*Solanum tuberosum* L.), kao četvrta najvažnija prehrambena kultura na svijetu, igra ključnu ulogu u osiguravanju globalne sigurnosti hrane. Međutim, njegova produktivnost je značajno ugrožena različitim abiotskim stresovima poput suše, slanosti,

teških metala, ekstremnih temperatura i hladnoće. Ovi stresori ozbiljno utječu na rast i razvoj biljke krumpira, smanjujući prinose i ugrožavajući kvalitetu usjeva (Bilal i sur., 2024.).

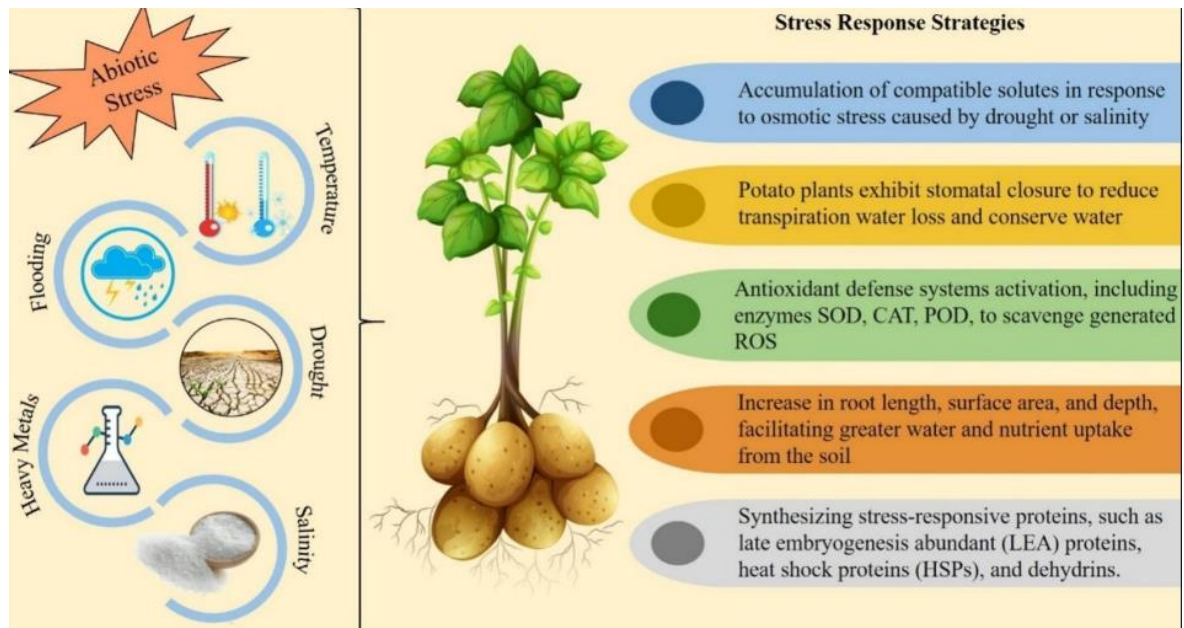
Kako bi se prilagodio ovim nepovoljnim uvjetima, krumpir koristi niz složenih mehanizama za ublažavanje štetnih posljedica abiotičkih stresova. U odgovoru na stres ključnu ulogu imaju signalne molekule i njihova interakcija s fitohormonima kao što su salicilna kiselina, abscizinska kiselina, etilen i jasmonična kiselina. Ovi fitohormoni formiraju složene regulatorne mreže koje pomažu biljci da prilagodi procese kao što su zatvaranje puči, osmoregulacija, antioksidacijska obrana i regulacija rasta. Time biljka može precizno odgovoriti na nepovoljne uvjete i minimizirati štetu uzrokovanu stresom (Bilal i sur., 2024.). Osim fitohormona, druge signalne molekule poput reaktivnih kisikovih vrsta, iona kalcija i dušikovog oksida djeluju kao ključni medijatori u biljnim odgovorima na stres. One pomažu u aktivaciji obrambenih mehanizama biljke, smanjujući oštećenja koja mogu nastati zbog suše, zaslanjenosti ili drugih nepovoljnih uvjeta (Bilal i sur., 2024.).

Stres kod biljke krumpira, osobito izazvan slanošću tla, predstavlja ozbiljan problem za njezin rast i produktivnost. Slanost tla uzrokuje osmotski stres, koji dovodi do ionske toksičnosti, što rezultira inhibicijom rasta biljke. Osmotski stres uzrokuje brojne fiziološke promjene u krumpiru, uključujući neravnotežu hranjivih tvari, oštećenje stanica zbog reaktivnih kisikovih vrsta (ROS), oštećenje membrana te smanjenje fotosintetske aktivnosti. Kao posljedica ovih procesa, biljke pokazuju smanjen vodeni potencijal, poremećenu hormonalnu ravnotežu i smanjen kapacitet transpiracije, što direktno utječe na njihovu sposobnost preživljavanja i proizvodnje (Chourasia i sur., 2021.).

U uvjetima solnog stresa, krumpir doživljava promjene na staničnoj razini, uključujući oštećenje staničnih membrana, plazmolizu i povećanu propusnost plazma membrane, što rezultira gubitkom turgorskog tlaka. Ioni natrija i klorida nakupljaju se u staničnim tkivima, ometajući ravnotežu kalija i kalcija, što dodatno smanjuje fotosintetski kapacitet biljke uslijed razgradnje klorofila. Ovi negativni učinci rezultiraju narušavanjem ključnih biokemijskih procesa, uključujući sintezu proteina i aktivnost enzima (Chourasia i sur., 2021.).

Iako solni stres ima značajan utjecaj na biljku krumpira, biljka se može prilagoditi oksidativnom stresu pojačavanjem aktivnosti enzimskih i sintezu neenzimskih antioksidanasa. Krumpir također sintetizira osmoprotektante, poput prolina i kvarternih amonijevih spojeva (poput glicin betaina), kako bi se borio protiv osmotskog stresa i ublažio negativne učinke uslijed povećane koncentracije soli. Međutim, unatoč ovim obrambenim mehanizmima, stres uzrokovan slanošću tla i dalje ostaje glavni ograničavajući faktor za rast

i produktivnost krumpira, osobito u sušnim i zaslanjenim područjima diljem svijeta (Chourasia i sur., 2021.).



Slika 2. Strategije za ublažavanje štetnih posljedica abiotskih stresova

Izvor: (Chourasia i sur., 2021.)

4. PRIMJERI ABIOTSKOGA STRESA U BILJKAMA

Biotički i abiotički pritisci koje usjevi doživljavaju u prirodnom okruženju predstavljaju složen skup čimbenika. Među njima, abiotički stresovi su posebno važni jer uključuju različite nepredvidive okolišne uvjete, poput suše, zaslanjenosti tla, ekstremnih temperatura, teških metala i prisutnosti štetnih kemikalija u okolišu. Biljke na ove abiotičke stresove reagiraju na složene i dinamične načine, a njihove reakcije mogu biti reverzibilne (elastične), što znači da se biljka može oporaviti kada se stres smanji, ili nepovratne (plastične), što dovodi do trajnih promjena u strukturi ili funkciji biljke (Cramer i sur., 2011.).



Slika 3. Suša u lipnju, polje suncokreta
Izvor: <https://www.agroklub.com/>, pristupljeno 20.8.2024.

4.1. Abiotiski stres uzrokovan nedostatkom vode

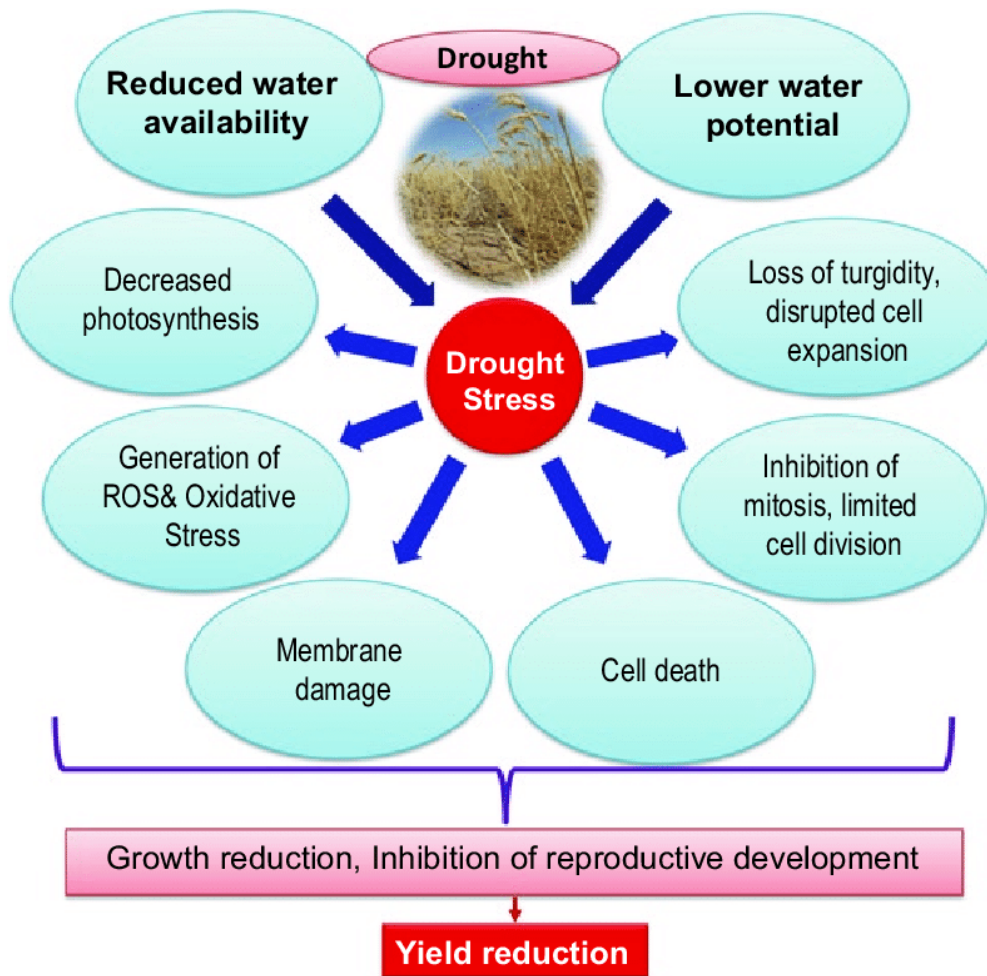
Suša je meteorološki pojam koji opisuje prirodnu pojavu kada količina padalina značajno padne ispod uobičajene razine, što dovodi do smanjenja zaliha vode u tlu i vodenim izvorima. Suše se najčešće javljaju u područjima s ograničenim padalinama i/ili visokim temperaturama te mogu trajati od nekoliko tjedana do nekoliko godina. Voda je ključna za rast, razvoj i opstanak biljaka, pa se sušni stres javlja kada dostupna voda u tlu opada, dok atmosferski uvjeti povećavaju gubitak vode putem transpiracije i isparavanja. Iako gotovo

svaka biljna vrsta posjeduje određeni stupanj tolerancije na sušu, kapacitet za podnošenje sušnog stresa razlikuje se među vrstama. Sušni stres, zajedno sa stresom uzrokovanim zaslanjenošću tla, predstavlja globalni izazov u osiguravanju preživljavanja poljoprivrednih usjeva i održavanja održive proizvodnje hrane (Jaleel i sur., 2009.).

Postizanje visokog potencijala prinosa u uvjetima sušnog stresa jedan je od glavnih ciljeva uzgoja poljoprivrednih usjeva. U mnogim slučajevima, usjevi s visokim potencijalom prinosa mogu pružiti bolje rezultate čak i u umjerenim stresnim uvjetima, gdje su padaline ili dostupnost vode smanjene, ali ne u potpunosti odsutne. Održavanje produktivnosti u takvim uvjetima ključno je za osiguravanje stabilne poljoprivredne proizvodnje, posebno u regijama koje se često suočavaju sa sušnim razdobljima. Razvoj sorti koje su prilagođene stresnim uvjetima omogućuje veći prinos i otpornost usjeva, što je od vitalne važnosti za održivu poljoprivredu (Blum, 1997.).

Sušni stres odnosi se na umjereni gubitak vode koji uzrokuje zatvaranje puči na biljkama, čime se ograničava razmjena plinova. To je prva linija obrane biljke, kojom ona pokušava zadržati vodu i smanjiti transpiraciju. Međutim, kada se gubitak vode nastavi i postane izraženiji, dolazi do dehidracije. Dehidracija predstavlja znatno veći gubitak vode i može prouzročiti velike poremećaje u biljnom metabolizmu, oštećenje stanične strukture, te u konačnici dovesti do prekida enzimskih reakcija koje su ključne za preživljavanje biljke. Ovaj proces može ozbiljno ugroziti rast i razvoj biljaka, pa čak i dovesti do njihove smrti. (Jaleel i sur., 2009.).

Tipični simptomi sušnog stresa kod biljaka uključuju uvijanje lišća, zaustavljanje rasta, pojavu žutila na lišću, ožegotine na listovima te trajno uvenuće. Ovi simptomi rezultat su nedostatka vode i poremećaja u fiziološkim procesima biljke, što negativno utječe na njenu sposobnost apsorpcije hranjivih tvari i održavanja normalnog metabolizma. Takvi simptomi ukazuju na ozbiljne posljedice sušnog stresa i zahtijevaju hitne mjere kako bi se biljke oporavile i nastavile s rastom bez štetnog utjecaja na prinos (Corso i sur., 2020.).



Slika 4. Učinak sušnog stresa na biljke i mogući odgovori
Izvor: (Hasanuzzaman i sur., 2019.)

Biljke koje su redovito izložene sušnim uvjetima usmjeravaju metabolizam u pravcu bolje tolerancije takvih uvjeta a što im pomaže u prilagodbi na buduće stresne uvjete. Istraživanje koje su proveli Tombesi i suradnici (2018.) pokazalo je da biljke koje su već bile izložene suši mogu razviti strategije za smanjenje gubitka vode i optimizaciju potrošnje u slučaju ponovnog suočavanja sa sušnim stresom. Ove biljke mijenjaju način regulacije svojih puči te usvajaju tzv. "hidrauličnu sigurnosnu granicu," čime smanjuju svoju osjetljivost na ponovnu sušu. Ovaj mehanizam im omogućuje učinkovitije preživljavanje u uvjetima smanjene dostupnosti vode (Tombesi i sur., 2019.).

4.2. Abiotski stres uzrokovan visokim temperaturama

Dugotrajna izloženost visokim temperaturama a koje su iznad prosjeka, izaziva stres kod biljaka te dolazi do nepovratnih oštećenja u rastu i razvoju biljaka. Toplinski šok se odnosi

na povišenje temperature od 10-15 °C iznad prosječne temperature na koju je biljka prilagođena. Za procjenu temperaturnog stresa važno je uzeti u obzir kombinaciju intenziteta, trajanja i brzine povišenja temperature. Pri ekstremno visokim temperaturama, ozbiljna oštećenja biljnih stanica, pa čak i smrt stanica, mogu se dogoditi unutar nekoliko minuta, što je posljedica katastrofalnog kolapsa stanične organizacije. Ovi procesi mogu ozbiljno narušiti vitalne funkcije biljke i ugroziti njezin opstanak (Schöffl i sur., 1999.).

Visoke temperature iznad 45 °C štetne su za većinu biljnih tkiva, iako neka tkiva poput sjemena i polena mogu izdržati više temperature. Toplinski stres često je povezan s nedostatkom vode, što otežava njegovo proučavanje. Biljke održavaju temperaturu ispod 45 °C pomoću evaporativnog hlađenja, ali u uvjetima visoke vlage ili manjka vode to postaje otežano. Kao odgovor na visoke temperature, biljke razvijaju različite mehanizme obrane, uključujući zatvaranje puči, rasipanje viška svjetlosne energije i refleksiju svjetla. C3 i C4 biljke ovise o transpiraciji za hlađenje, a nedostatak vode može povećati temperaturu listova za 4-5 °C iznad temperature zraka. Visoke temperature inhibiraju fotosintezu i disanje, pri čemu je fotosinteza osjetljivija. Kada temperatura prijeđe kompenzacijsku točku, fotosinteza ne može nadoknaditi ugljikohidrate potrošene disanjem, što smanjuje kvalitetu plodova (Lazarević i Poljak, 2019.).

Visoke temperature također destabiliziraju membrane biljaka, narušavajući funkcije fotosintetskog sustava (posebno PSII). Biljke se prilagođavaju smanjenjem lisne površine, sintezom voštanih prevlaka i vertikalnim rastom listova. Osnovni fiziološki mehanizam zaštite su proteini toplinskog šoka (HSP), koji djeluju kao šaperoni, štiteći denaturirane proteine i enzime od gubitka funkcije. HSP proteini se sintetiziraju pri naglom porastu temperature i štite stanice od letalnih oštećenja (Lazarević i Poljak, 2019.).

4.3. Abiotski stres uzrokovan zaslanjenošću tla

Na samu biljku zaslanjenje tla utječe tako što može dovesti do toksičnosti pojedinih iona koji utječu na staničnu strukturu te smanjenje stope. Abiotski stres izazvan povećanim prisustvom iona soli u tlu predstavlja veliki problem u osiguranju preživljavanja poljoprivrednih usjeva i održive proizvodnje hrane (Jaleel i sur., 2009.)

Stres uzrokovan visokim koncentracijama soli u poljoprivredi najčešće se pojavljuje zbog akumulacije soli u oraničnom sloju tla, koja se događa dugotrajnom upotrebom gnojiva i

navodnjavanjem. Voda isparava iz tla, ostavljajući za sobom soli koje se nakupljaju, a ako nema ispiranja soli, to može uzrokovati oštećenja biljaka. Visoke koncentracije soli, posebno natrijevih iona, mogu narušiti strukturu tla, smanjiti njegovu propusnost i dodatno otežati rast biljaka. Zasljenost tla mjeri se električnom provodljivošću, koja raste s povećanjem koncentracije otopljenih soli. Biljke se prema toleranciji na sol dijele na halofite, koje rastu na zaslanjenim tlima, i glikofite, koje su osjetljive na sol. Visoke koncentracije soli smanjuju vodni potencijal tla, otežavajući biljkama apsorpciju vode, što je slično efektu suše. Međutim, za razliku od suše, u uvjetima visokog saliniteta vode može biti dovoljno, ali s niskim vodnim potencijalom. Biljke razvijaju osmotsku prilagodbu kako bi omogućile primanje vode i održale turgor, ali to često dovodi do sporijeg rasta (Lazarević i Poljak, 2019.).

Osim niskog vodnog potencijala, visoke koncentracije soli, poput Na⁺ i Cl⁻, uzrokuju toksičnost iona, narušavaju rad enzima i smanjuju fotosintetsku aktivnost biljke. Biljke koriste razne mehanizme za smanjenje unosa soli, uključujući barijere u korijenu, solne žlijezde koje izlučuju višak soli, te nakupljanje iona u vakuolama. Osmotska prilagodba i sinteza osmotski aktivnih tvari, poput prolina i sorbitola, omogućuju biljkama preživljavanje u stresnim uvjetima, ali to zahtijeva značajnu potrošnju energije, što smanjuje prinos usjeva (Lazarević i Poljak, 2019.).

4.4. Abiotski stres uzrokovan hladnoćom

Stres uzrokovan niskim temperaturama može se podijeliti na hlađenje, koje se odnosi na temperature od 0 do 15 °C, i smrzavanje, koje uključuje temperature ispod 0 °C. Hlađenje uglavnom usporava rast i razvoj biljaka, a početni učinak je ukrućivanje staničnih membrana, što pokreće dodatne reakcije na hladni stres. Također, ono destabilizira proteine i proteinske komplekse, te smanjuje aktivnost enzima zaduženih za uklanjanje reaktivnih kisikovih vrsta, što rezultira oštećenjem membrana, fotoinhibicijom i poremećajima u fotosintezi. Hlađenje također utječe na ekspresiju gena i sintezu proteina jer potiče formiranje sekundarnih struktura u RNA, što može poremetiti normalne stanične funkcije (Rajkowitsch i sur., 2007.; Ruelland i sur., 2009.).

Neke biljke mogu razviti otpornost na hladnoću kroz proces aklimatizacije, a određeni proteini i šećeri pomažu stabilizaciji stanica i sprečavanju oštećenja uzrokovanih stvaranjem

kristala leda. Kod biljaka koje su osjetljive na niske temperature, lipidi u biomembranama s visokim udjelom zasićenih masnih kiselina postaju kruti pri nižim temperaturama, dok biljke otporne na hladnoću povećavaju udio nezasićenih masnih kiselina, što omogućava zadržavanje fluidnosti membrana. Pothlađivanje je mehanizam u kojem voda ostaje tekuća ispod točke smrzavanja, zahvaljujući antifriz proteinima koji sprečavaju rast kristala leda. Ove prilagodbe pomažu biljkama preživjeti hladne uvjete, ali ako se izlaganje produži, oštećenja postaju nepovratna (Lazarević i Poljak, 2019.).

4.5. Stres uzrokovan nedostatkom kisika

Za rast korijenovog sustava ključna je struktura tla, koja mora omogućiti optimalan sadržaj vode i zraka. Kada pore tla postanu ispunjene vodom, što se često događa zbog poplava ili pretjeranog navodnjavanja, kisik je istisnut iz tla. Budući da je difuzija kisika u vodi vrlo spora, samo gornji sloj tla sadrži dovoljno kisika za normalno funkcioniranje korijena. U hladnijim uvjetima oštećenja su sporija jer korijen troši manje kisika, dok pri višim temperaturama korijen troši više kisika, što može uzrokovati brzu potrošnju kisika u tlu (Lazarević i Poljak, 2019.).

Nedostatak kisika izaziva anaerobne uvjete, pri čemu se smanjuje respiratorna aktivnost korijena, što negativno utječe na cijelu biljku. Procesu poput denitrifikacije, redukcije željeza i sulfata dovode do stvaranja toksičnih tvari. Hipoksija, smanjena dostupnost kisika, može dovesti do promjena u metabolizmu korijena, dok anoksija, potpuni nedostatak kisika, dovodi do zaustavljanja ključnih respiratornih procesa. U anaerobnim uvjetima biljka prelazi na fermentaciju, koja proizvodi mnogo manje energije u vidu ATP-a u usporedbi s aerobnim disanjem, što dovodi do zakiseljavanja citoplazme i nepovratnih oštećenja stanica. Korijenje koje pati od nedostatka kisika gubi sposobnost usvajanja vode i hranjivih tvari, što uzrokuje starenje listova i smanjuje životne funkcije biljke (Lazarević i Poljak, 2019.).

5. BILJNI METABOLIZAM U UVJETIMA STRESA

5.1. Primarni metabolizam kod biljaka

Okolišni uvjeti na Zemlji su neprestano promjenjivi, što može uzrokovati stres kod biljaka. Kako bi se prilagodile i opstale u takvim uvjetima, biljke često prilagođavaju sadržaj svojih specijaliziranih metabolita. Ovi metaboliti, koji nisu neophodni za osnovne funkcije biljke, ali su ključni za njezinu prilagodbu na stresne uvjete, mogu se promijeniti kako bi biljka preživjela. Ova prilagodba uključuje povećanje ili smanjenje proizvodnje određenih sekundarnih metabolita kao odgovor na specifične stresne čimbenike, poput suše, ekstremnih temperatura, napada patogena ili oštećenja od biljojeda. Na primjer, biljke mogu pojačati sintezu obrambenih spojeva koji djeluju kao toksini ili repelenti kako bi se zaštitile od štetnika. Također, mogu povećati proizvodnju antioksidansa kako bi neutralizirale štetne učinke oksidativnog stresa uzrokovanog nepovoljnim uvjetima (Del Carmen Martínez-Ballestai sur., 2013.).

Ovi procesi prilagodbe nisu ograničeni samo na divlje biljke, već se javljaju i kod biljaka koje su ključne za svakodnevnu prehranu ljudi i životinja. Tako, na primjer, stresne situacije mogu potaknuti promjene u sadržaju flavonoida, terpena ili alkaloida u prehrambenim biljkama, što može utjecati na njihovu nutritivnu vrijednost, okus ili čak toksičnost. Adaptacije kroz promjene u sekundarnim metabolitima omogućuju biljkama ne samo da prežive u nepovoljnim uvjetima, već i da nastave pružati osnovne prehrambene resurse za ljude i životinje (Del Carmen Martínez-Ballesta i sur., 2013.).

Primarni metaboliti, osim što imaju važnu ulogu u regulaciji rasta i razvoja biljaka, također služe kao temeljne komponente za sintezu različitih specijaliziranih metabolita. Ovi specijalizirani metaboliti, iako nisu neophodni za osnovne životne procese kod biljaka, omogućavaju im da se efikasnije prilagode promjenjivim uvjetima u okolišu. Na taj način, biljka koristi primarne metabolite ne samo za održavanje osnovnih funkcija, već i za proizvodnju spojeva koji joj pružaju dodatnu otpornost i sposobnost prilagodbe, što je ključno za preživljavanje u raznolikim staništima (Pott i sur., 2019.).

5.2. Sekundarni metabolizam kod biljaka

Specijalizirani ili sekundarni biljni metaboliti su kompleksni kemijski spojevi koji se sintetiziraju putem različitih biosintetskih puteva unutar biljnih stanica. Ovi putevi uključuju različite stanične organele, kao što su citoplazma, kloroplasti, endoplazmatski retikulum, vezikule, i mitohondriji, gdje se odvijaju specifične reakcije koje rezultiraju stvaranjem ovih metabolita. Sekundarni metaboliti su proizvod evolucijskih procesa tijekom kojih su geni odgovorni za njihovu sintezu prošli kroz brojne duplikacije i modifikacije. Ove genetske promjene omogućile su biljkama da razviju širok spektar kemijskih spojeva koji nisu nužno potrebni za osnovne životne funkcije, ali pružaju biljci značajne prednosti u preživljavanju i reprodukciji (Kusano i sur., 2019.).

Na ovaj način biljke su bile u mogućnosti uspješno naseliti kopnena staništa još od razdoblja paleozoika, što je bilo ključno za njihovu evoluciju i raznolikost. Dok primarni metaboliti, poput šećera, aminokiselina i nukleotida, obavljaju osnovne funkcije kao što su rast, energija i reprodukcija, sekundarni metaboliti imaju specijalizirane funkcije koje omogućuju prilagodbu na različite okolišne uvjete. Nadalje, biljke koriste sekundarne metabolite za obranu od biljojeda i parazita izlučivanjem kemijskih spojeva koji djeluju kao odbojna sredstva ili otrovi. Također, mnogi sekundarni metaboliti sudjeluju u privlačenju oprašivača kroz sintezu pigmenta koji biljci daju specifične boje, čime se osigurava uspješnije oprašivanje i reprodukcija. Ova biokemijska evolucija sekundarnih metabolita omogućila je biljkama da razviju širok raspon strategija za preživljavanje, prilagodbu i interakciju s okolišem (Kusano i sur., 2019.).

Studije su pokazale da postoji na desetke tisuća različitih sekundarnih metabolita koji su do sada istraženi, a svaki od njih pridonosi složenosti i raznolikosti biljaka u ekosustavima diljem svijeta (Kusano i sur., 2019.).

5.3. Utjecaj abiotskog stresa na sekundarni metabolizam

Abiotski stresovi, koji uključuju nepovoljne okolišne uvjete poput suše, visokog saliniteta, ekstremnih temperatura, teških metala, i promjene u intenzitetu svjetlosti, imaju značajan utjecaj na sekundarni metabolizam biljaka. Sekundarni metaboliti su ključne molekule koje biljke proizvode kao odgovor na stresne uvjete, a njihova sinteza i nakupljanje često se

povećavaju kada su biljke izložene ovim abiotskim stresovima. Kada su biljke podvrgnute stresu, dolazi do aktivacije različitih signalnih puteva koji potiču sintezu specifičnih sekundarnih metabolita. Na primjer, suša i visok salinitet mogu inducirati proizvodnju osmoprotektora i antioksidansa, kao što su flavonoidi i alkaloidi, koji pomažu biljci u održavanju osmotske ravnoteže i neutralizaciji slobodnih radikala nastalih uslijed oksidativnog stresa. S druge strane, izloženost biljaka patogenima ali i drugim štetnicima, često rezultira povećanom sintezom obrambenih spojeva, poput fenolnih spojeva i terpena, koji pomažu biljci u obrani od napadača (Ramakrishna i Ravishankar, 2011.).

Temperatura također ima važnu ulogu u regulaciji sekundarnog metabolizma. Niske temperature mogu povećati proizvodnju antocijana, pigmenta koji štite biljku od stresa uzrokovanog niskim temperaturama, dok visoke temperature mogu potaknuti sintezu spojeva koji pomažu u zaštiti biljnih stanica od toplinskog oštećenja. Uzgoj biljnih stanica *in vitro* pokazao se kao učinkovit alat za proučavanje utjecaja ovih abiotskih čimbenika na sekundarni metabolizam. U kontroliranim laboratorijskim uvjetima, moguće je precizno manipulirati čimbenicima poput saliniteta, temperature, i svjetlosti, kako bi se razumjelo kako oscilacija ovih ekoloških čimbenika utječe na proizvodnju specifičnih sekundarnih metabolita. Rezultati ovih istraživanja nisu samo ključni za temeljno razumijevanje biljne biologije, već imaju i praktične primjene u farmaceutskoj industriji, proizvodnji prehrambenih aditiva i biokemikalija (Ramakrishna i Ravishankar, 2011.).

Provedena istraživanja su pokazala da se sekundarni metaboliti mogu ciljano povećati putem elicitacije ili primjenom specifičnih signalnih molekula, čime se može poboljšati prinos željenih spojeva u biljnoj biomasi. Ovo je posebno važno za proizvodnju biljnih lijekova gdje kontrolirani uvjeti *in vitro* omogućuju optimizaciju sinteze sekundarnih metabolita koji imaju terapijsku vrijednost (Ramakrishna i Ravishankar, 2011.).

6. UTJECAJ ABIOTSKOGA STRESA NA RAST I RAZVOJ AGRIKULTURNIH BILJAKA

Utjecaj abiotskog stresa predstavlja jedan od najznačajnijih izazova za rast i razvoj poljoprivrednih biljaka s dalekosežnim posljedicama na globalnu poljoprivredu, posebno u kontekstu klimatskih promjena. Abiotški stresovi, kao što su suša, visoke temperature, salinitet tla, i nepravilne oborine, direktno utječu na fiziološke procese u biljkama, narušavajući njihov rast, razvoj i prinos. Kako se klimatske promjene intenziviraju, ovi stresovi postaju sve izraženiji, dodatno otežavajući poljoprivrednu proizvodnju (Pawar i sur., 2022.).

Suša i visoke temperature smanjuju dostupnost vode u tlu, što direktno utječe na fotosintezu, transpiraciju i metabolizam biljaka. Kada biljke ne mogu adekvatno apsorbirati vodu, dolazi do dehidracije stanica, smanjenja turgora i inhibicije rasta. Osim toga, stres od suše može izazvati nakupljanje reaktivnih kisikovih vrsta, što dovodi do oksidativnog stresa i oštećenja staničnih struktura. Salinitet tla, koji se često javlja kao posljedica nepravilnog navodnjavanja ili prirodnih procesa u područjima s niskim oborinama, predstavlja još jedan ključni abiotški stres. Visoke koncentracije soli u tlu ometaju apsorpciju vode i hranjivih tvari, uzrokujući osmotski stres i toksičnost iona. To rezultira smanjenim rastom korijena, smanjenom fotosintetskom aktivnošću i, u konačnici, smanjenim prinosom usjeva (Pawar i sur., 2022.).

Ovi stresovi posebno pogađaju poljoprivredne regije koje su već ranjive zbog svojih klimatskih uvjeta. Na primjer, sušna područja, koja su tradicionalno ovisna o poljoprivredi, suočavaju se s izazovom smanjenja produktivnosti, što prijeti sigurnosti hrane i ekonomskom opstanku stanovništva. Kako bi se nosile s ovim izazovima, moderne poljoprivredne prakse i tehnologije moraju se prilagoditi. Jedan od glavnih pristupa za povećanje otpornosti usjeva na abiotški stres je korištenje genetičkih resursa koji su prirodno prilagođeni stresnim uvjetima. Primjena naprednih tehnika kao što su sekvenciranje genoma i genska analiza, omogućava identifikaciju gena odgovornih za toleranciju na stres. Uključivanje ovih gena u udomaćene sorte usjeva može značajno povećati njihovu otpornost na sušu, salinitet i ekstremne temperature. Divlji rođaci usjeva predstavljaju značajan izvor genetičke raznolikosti koja se može koristiti u svrhu poboljšanja otpornosti na abiotške tipove stresa. Integracija ovih gena u moderne kultivare omogućuje razvoj biljaka koje mogu

bolje podnijeti nepovoljne uvjete i osigurati stabilan prinos, čak i u klimatski nestabilnim regijama (Pawar i sur., 2022.).

Za postizanje održive poljoprivredne produktivnosti u uvjetima klimatskih promjena, potrebno je kombinirati napredna istraživanja u genomici, agronomiji i ekologiji s praktičnim pristupima upravljanja farmama. Eko-geografska procjena genetskih resursa i razumijevanje interakcije genotip-okoliš ključni su za prilagodbu usjeva na promjenjive klimatske uvjete. U konačnici, ovakav integrirani pristup može pomoći u razvoju poljoprivrednih praksi koje će osigurati prehrambenu sigurnost u svijetu suočenom s klimatskim promjenama (Pawar i sur., 2022.).

7. ZAKLJUČAK

U ovome radu prikazan je pregled različitih vrsta stresa s kojima se biljke suočavaju, s posebnim naglaskom na abiotičke stresove i njihov utjecaj na rast, razvoj i metabolizam biljaka. Kroz analizu povijesnih događaja i značajnih padova u proizvodnji hrane, izazvanih oscilacijom različitih ekoloških uvjeta, poput u vrijeme „velike krumpirove gladi“, prikazana je važnost razumijevanja biljnih reakcija na stres i posljedice koje mogu nastati zbog neotpornosti usjeva na nepovoljne uvjete.

Abiotički stresovi, kao što su suša, toplina i zaslanjivanje tla, predstavljaju ozbiljne izazove za poljoprivredu, osobito u kontekstu globalnih klimatskih promjena. Ovi stresovi značajno utječu na primarni i sekundarni metabolizam biljaka, ometajući ključne biološke procese i smanjujući poljoprivredne prinose. Metabolizam biljaka, podijeljen na primarni i sekundarni, ima važnu ulogu u njihovoj sposobnosti da prežive i prilagode se stresnim uvjetima. Primarni metaboliti su esencijalni za osnovne životne funkcije, dok sekundarni metaboliti omogućuju biljkama prilagodbu i obranu od nepovoljnih okolišnih čimbenika. Razumijevanje molekularnih, fizioloških i biokemijskih mehanizama koji omogućuju biljkama da se nose s abiotičkim stresom bitno je za razvoj novih strategija u poljoprivredi. Identifikacija i uvođenje gena otpornosti iz divljih rođaka usjeva u komercijalne sorte, uz primjenu naprednih tehnologija poput sekvenciranja sljedeće generacije, može značajno poboljšati otpornost usjeva na stres i osigurati stabilne prinose čak i u nepovoljnim uvjetima. U radu je posebno naglašeno kako abiotički stresovi mogu promijeniti dinamiku sekundarnog metabolizma, čime se mijenjaju adaptivni odgovori biljaka na veliku oscilaciju okolišnih čimbenika. Utjecaj ovih stresova na poljoprivredne biljke je osobito značajan jer može smanjiti prinose i ugroziti sigurnost hrane na globalnoj razini.

Kako bi se osigurala održiva poljoprivredna proizvodnja, nužno je unaprijediti razumijevanje molekularnih mehanizama koji omogućuju biljkama da se prilagode stresnim uvjetima. Integracija znanja o metabolizmu biljaka s naprednim agronomskim praksama i genetičkim istraživanjima ključna je za razvoj novih, otpornijih sorti usjeva koje će moći preživjeti i napredovati u sve nepovoljnijim klimatskim uvjetima.

8. LITERATURA

Knjige i znanstveni članci:

1. Bilal Ahmad Mir, Arjumand John, Farida Rahayu, Chairani Martasari, Ali Husni, Deden Sukmadjaja, Paulina Evy Retnaning Prahardini, Mia Kosmiatin, Khojin Supriadi, Rully Dyah Purwati, Atif Khurshid Wani (2024): Potato stress resilience: Unraveling the role of signalling molecules and phytohormones, *Plant Gene*, 38, 2352-4073.
2. Blum, A., (1997): Constitutive traits affecting plant performance under stress. In: G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson, and C.B. Peña-Valdivia, (eds.). 1997. Developing Drought- and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25- 29,1996, CIMMYT, El Batán, Mexico. Mexico, D.F.: CIMMYT, 131–35.
3. Chourasia KN, Lal MK, Tiwari RK, Dev D, Kardile HB, Patil VU, Kumar A, Vanishree G, Kumar D, Bhardwaj V, Meena JK, Mangal V, Shelake RM, Kim JY, Pramanik D. Salinity Stress in Potato (2021): Understanding Physiological, Biochemical and Molecular Responses. *Life (Basel)*, 10, 11(6):545.
4. Corso, D., Delzon, S., Lamarque, L.J., Cochard, H., Torres-Ruiz, J.M., King, A., Brodribb, T. (2020.): Neither xylem collapse, cavitation, or changing leaf conductance drive stomatal closure in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 43(4): 854-865.
5. Cramer, G., Urano, K, Delrot, S., (2011.): Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective, 11: 163.
6. Del Carmen Martínez-Ballesta, M, Moreno, D A; Carvajal, M (2013): The physiological importance of glucosinolates on plant response to abiotic stress in Brassica. *International journal of molecular sciences*, 14, 11607–11625.
7. Fahal, A.H., (2017.): Mycetoma: A global medical and socio-economic dilemma. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 11(4): e0005509.
8. Gang Wu, Chuang Zhang, Li-Ye Chu & Dr Prof Hong-Bo Shao (2007): Responses of higher plants to abiotic stresses and agricultural sustainable development, *Journal of Plant Interactions*, 2(3): 135-147.
9. Hasanuzzaman, M., Mahmud, J. A., Anee, T. I., Nahar, K., & Islam, M. T. (2018): Drought stress tolerance in wheat: omics approaches in understanding and enhancing antioxidant defense. Abiotic stress-mediated sensing and signaling in plants: an omics perspective, 267-307.

10. Jaleel, C., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M. (2009): Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11(1): 100-105.
11. Koyro, H., Ahmad P., Geissler, N. (2012): Abiotic Stress Responses in Plants: An Overview. Institute of Plant Ecology, Justus Liebig University Giessen, Heinrich-Buff-Ring, 26-32.
12. Kusano, H; Li, H; Minami, H; Kato, Y; Tabata, H; Yazaki, K (2019): Evolutionary developments in plant specialized metabolism, exemplified by two transferase families. *Frontiere Plant Science*, 10, 1-6.
13. Lazarević B., Poljak, M. (2019): Fiziologija bilja. Zagreb: Sveučilište u Zagrebu Agronomski fakultet.
14. Lichtenthaler, H.K. (1998): The stress concept in plants: an introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 851: 187-98.
15. Madani, B., Mirshekari, A., Imahori, Y. (2019.): Physiological responses to stress. In: *Postharvest physiology and biochemistry of fruits and vegetables*, Yahia E., (ur.), Woodhead publishing, Mexico, 405-423.
16. Nawaz, M., Sun, J., Shabbir, S., Khattak, W. A., Ren, G., Nie, X., Bo, Y., Javed, Q., Du, D., & Sonne, C. (2023). A review of plants strategies to resist biotic and abiotic environmental stressors. *Science of the Total Environment*, 165832.
17. Rajkowitsch, L., Chen, D., Stampfl, S., Semrad, K., Waldsich, C., Mayer, O., Jantsch, M.F., Konrat, R., Blasi, U., Schroeder, R. (2007.): RNA chaperones, RNA annealers and RNA helicases. *RNA Biology*, 4(3): 118-30.
18. Ramakrishna A, Ravishankar GA. (2011): Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling and Behaviour*, Nov;6(11): 1720-31.
19. Pawar, G., Sargar, P., Naik, G., Deshmukh, S., Sedghe, P., Halge, S., Pawar, A., Reddy, P. (2022): Effect of Abiotic Stress on Plant Growth and Development, Physiological and Breeding Strategies to Overcome Stress Condition. *International Journal of Plant and Environment* 8(03):1-9
20. Pott, D M; Osorio, S; Vallarino, J G (2019): From central to specialized metabolism: An overview of some secondary compounds derived from the primary metabolism for their role in conferring nutritional and organoleptic characteristics to fruit. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1-19.
21. Schöffl, F., Prandl, R., Reindl, A. (1999.): Molecular responses to heat stress. In:

- Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (eds.): Molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants, R.G. Landes Co., Austin, Texas, 81-98.
22. Tombesi, S., Frioni, T., Poni, S., Palliotti, A., (2018.): Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 150: 106-114.
 23. Verma, S., Nizam, S., Verma, P.K. (2013.): Biotic and abiotic stress signaling in plants. In: Sarwat, M., Ahmad, A. and Abdin, M. (eds.): Stress signaling in plants: Genomics and proteomics perspective, Vol. 1, Springer Science, New York, 25-49.
 24. Vinebrooke, R., Cottingham, K., Norberg, J., Scheffer, M. (2004.): Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species cotolerance. *Oikos*, 104(3): 451-457.
 25. Wilson, J., Ludlow, M., Fisher, M., Schulze, E. (1980.): Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7(2): 207.
 26. Yadav, S., Modi, P., Dave, A., Vijapura, A., Patel, D., & Patel, M. (2020): Effect of abiotic stress on crops. *Sustainable crop production*, 3(17), 5-16.

Mrežne stranice:

1. Encyclopedia Britannica, Great Famine, <https://www.britannica.com/event/Great-Famine-Irish-history>, pristupljeno 11.9.2024.
2. Agroklub, Koji su načini zaštite biljaka od suše? <https://www.agroklub.com/poljoprivredne-vijesti/koji-su-nacini-zastite-biljaka-od-suse/78379/>, pristupljeno 20.8.2024

9. POPIS SLIKA

1. Prikaz glavnih faktora biotskog i abiotkog stresa	3
2. Strategije za ublažavanje štetnih posljedica abiotkih stresova.....	8
3. Suša u lipnju, polje suncokreta	9
4. Učinak sušnog stresa na biljke i mogući odgovori	11