

PIOTR ROBAKOWSKI

*Katedra Hodowli Lasu, Akademia Rolnicza
Wojska Polskiego 69, 60-625 Poznań
E-mail: pierrot@owl.au.poznan.pl*

WPLYW PROMIENIOWANIA ULTRAFIOLETOWEGO UV-B O PODWYŻSZONYM NATEŻENIU NA ROŚLINY

PROMIENIOWANIE ULTRAFIOLETOWE W WIDMIE
SŁONECZNYM I CZYNNIKI WPŁYWAJĄCE NA JEGO NATEŻENIE
PRZY POWIERZCHNI ZIEMI

Promieniowanie ultrafioletowe należy do krótkofalowej części widma światła słonecznego docierającego do powierzchni Ziemi. Jego odkrywcami byli niezależnie J. W. RITTER i W. H. WOLLASTON. Dzieli się je na cztery podzakresy: nadfiolet próżniowy (o długości fali do 200 nm), zakres C (UV-C, 200–280 nm), zakres B (UV-B, 280–315 nm) i zakres A (UV-A, 315–400 nm) (SŁOWNIK FIZYCZNY 1984). Obecnie większość autorów opracowań dotyczących wpływu promieniowania UV na rośliny przyjmuje, że zakres B sięga 320 nm; jest to jednocześnie dolna granica zakresu A. Sztucznym źródłem promieniowania ultrafioletowego są najczęściej lampy wyładowcze, przede wszystkim rtęciowe (kwarcówki). W celu jego wyodrębnienia stosuje się specjalne filtry absorpcyjne pochłaniające światło widzialne i promieniowanie podczerwone.

Promieniowanie nadfioletowe jest pochłaniane przez wiele elementów budowy komórek i dzięki swojej stosunkowo wysokiej energii aktywnie oddziałuje na przebieg procesów biologicznych. Znalazło więc szerokie zastosowanie w medycynie (sterylizacja, leczenie wielu schorzeń manifestujących się zmianami skórnymi) oraz w różnych dziedzinach badań biologicznych. Na przykład UV-C jest letalne dla drobnoustrojów i komórek naskórka ssaków. UV-B jest znane przede wszystkim jako przyczyna tworzenia się opalenizny ludzkiej skóry, ale ma też właściwości rakotwórcze i oddziałuje na procesy życiowe roślin. UV-A natomiast może powodować kataraktę i fotouczulenie skóry, bierze także udział w procesach fitomorfogene-

zy. Obecnie dość dobrze poznany jest wpływ UV-B na bakterie, zwierzęta i człowieka oraz na wiele gatunków roślin uprawnych. Jednak niewiele wiadomo w jaki sposób wzrost jego natężenia, powodowany redukcją grubości warstwy ozonowej w stratosferze, może wpływać na rośliny, zwłaszcza na drzewa i funkcjonowanie leśnych ekosystemów.

Natężenie promieniowania ultrafioletowego w świetle słonecznym docierającym do powierzchni Ziemi zależy od wielu czynników. Najistotniejsze z nich to grubość stratosferycznej warstwy ozonu (stratosfera — od 15 do około 50 km nad powierzchnią Ziemi), pochłaniającej dużą część promieniowania ultrafioletowego, kąt padania promieni słonecznych na powierzchnię Ziemi, zależny od szerokości geograficznej i pory roku, oraz warunki meteorologiczne. W warunkach leśnych trzeba również uwzględnić sklepienie koron drzew pełniące rolę filtra (PUCHALSKI i PRUSINKIEWICZ 1990). Na przykład dzienna dawka promieniowania UV-B rośnie o 47° po przesunięciu się z 40° szerokości geograficznej północnej o 20° na południe, przy tej samej grubości warstwy ozonowej (CALDWELL i współaut. 1989). Natężenie promieniowania ultrafioletowego rośnie wraz z wysokością nad poziomem morza o około 14–18% na 1000 m (CALDWELL i współaut. 1989), chociaż jego wielkość zależy też od azymutu i nachylenia stoku. Znaczącą rolę w zwiększaniu dawki natężenia promieniowania rozproszonego może odgrywać też pokrywa śnieżna (CALDWELL i współaut. 1980). Dodatkowymi, bardzo zmiennymi czynnikami są: zachmurzenie, obecność aerozoli w atmosferze, a także stężenie ozonu troposferycznego (troposfera — do około 15 km nad powierzchnią Ziemi). Odpowiednio wysokie stężenie tego ostatniego może w pewnym stopniu „masko-

wać” ubytek warstwy ozonowej (MCKENZIE i współaut. 1991). Urządzenia mierzące natężenie UV-B (spektrometrii) instalowane są często w dużych miastach, gdzie panuje stosunkowo wysoka koncentracja ozonu i zanieczyszczeń powietrza w porównaniu z terenem otwartym. Może mieć to istotny wpływ na wyniki pomiarów.

Zmiany w ilości UV-B docierającego do powierzchni Ziemi mają charakter zmian globalnych ze względu na skalę i częstość występowania obniżonej grubości warstwy ozonowej w stratosferze, czyli „dziur ozonowych”, powodujących wzrost natężenia promieniowania ultrafioletowego. Zjawisko „dziury ozonowej” nad Antarktyką odkrył J.C. Farman w 1985 r. potwierdzając w ten sposób przypuszczenia G. M. B. Dobsona, który przewidywał jej istnienie trzydzieści lat wcześniej. Wyniki pomiarów pokazują, że warstwa ozonu zmniejsza się i można przypuszczać, że jest to trwała tendencja, niezależna od naturalnych wahań (NIEDZIELSKI, GIERCZAK 1992; DZIEWULSKA-ŁOSIOWA, HRYNIEWICZ 1993). Ozon stratosferyczny, w przeciwieństwie do troposferycznego, pełni kluczową rolę w utrzymaniu życia na Ziemi. Jego cienka warstwa tworzy płaszcz ochronny, który osłania biosferę przed śmiertelnymi promieniami ultrafioletowymi. Spełnia ona rolę „sita spektralnego”, które wyłapuje promieniowanie o długości fali poniżej 300 nm (CALDWELL i współaut. 1989). Nawet bardzo mała ilość ozonu wystarcza, żeby zatrzymać promieniowanie z zakresu ultrafioletu C, które jest najbardziej niebezpieczne dla życia. Promieniowanie UV-C jest praktycznie całkowicie absorbowane przez warstwę ozonową. UV-B jest tylko częściowo absorbowany przez ozon stratosferyczny. Obliczono, że 10 % redukcja ozonu stratosferycznego powoduje 20 % wzrost natężenia promieniowania UV-B o długości fali 305 nm (KRUPA i KICKERT 1989).

Doświadczalne potwierdzenie powiązania redukcji warstwy ozonu stratosferycznego z emisją do atmosfery chlorowcopochodnych węglowodorów, halonów i innych związków, przyczyniło się do wyraźnego spadku ich produkcji. Chlorowcopochodne węglowodorów są jednak nagromadzone w atmosferze i trudno ocenić jak będzie ewoluować ich stężenie, ponieważ czas przeżycia tych związków waha się w szerokich granicach (od 55 do 550 lat). Nie sposób określić jak będzie zmieniać się stężenie metanu i tlenków azotu, a także jaki wpływ na reakcje fotochemiczne będzie miał efekt cieplarniany. Według obecnych prognoz redukcja warstwy ozonowej w stratosferze będzie się nadal powiększać, co pociągnie za sobą specyficzny wzrost natężenia UV-B. Globalny charakter tego zjawie-

nia może zadecydować o tym, że będzie ono wpływać na szereg procesów biologicznych na różnych poziomach organizacji żywej materii. Przewiduje się, że UV-B o podwyższonym natężeniu przyczyni się do zmian w ewolucji ekosystemów leśnych, które zajmują 1/3 powierzchni Ziemi.

Wpływem promieniowania ultrafioletowego na rośliny interesowano się jeszcze przed odkryciem „dziury ozonowej”; na przykład TANADA (1954) badał zmiany w procesie absorpcji soli przez korzenie fasoli pod wpływem podwyższonej radiacji. Zainteresowanie skutkami redukcji warstwy ozonowej wzrosło po opublikowaniu wyników badań nad ozonem stratosferycznym (JOHNSTON 1971) i zaowocowało szeregiem prac w latach osiemdziesiątych. Do dziś ta problematyka jest jednym z wiodących tematów badawczych.

ODDZIAŁYWANIE UV-B NA ROŚLINY UPRAWNE I DZIKO ROSNAĆE

Rośliny wykorzystują energię słoneczną w procesie fotosyntezy i są pierwszym ogniwem łańcucha pokarmowego. Badania nad wpływem promieniowania nadfioletowego na organizmy roślinne nie dały do tej pory jednoznacznych odpowiedzi na szereg pytań, ze względu na złożony mechanizm jego oddziaływania na procesy biologiczne. Poza tym, w badaniach stosowane są często odmienne metody doświadczalne co prawdopodobnie powoduje niejednokrotnie dużą rozbieżność wyników dotyczących analogicznych obiektów.

Większość opublikowanych prac badawczych dotyczy roślin uprawnych, ze względu na ich znaczenie gospodarcze, oraz gatunków o krótkim cyklu życiowym, które stanowią stosunkowo łatwy obiekt doświadczalny (YOUNG i współaut. 1993; CALDWELL i współaut. 1995). Szacuje się, że dotychczas przebadano ponad 350 gatunków roślin. Niewiele prac poświęcono jednak roślinom leśnym, w szczególności długowiecznym gatunkom drzewiastym. Badania koncentrowały się na następujących podstawowych zagadnieniach związanych z reakcją roślin na promieniowanie ultrafioletowe UV-B:

1. Wzrost na wysokość, przyrost biomasy, zdolność do reprodukcji, zjawiska fenologiczne;
2. Fotosynteza (uszkodzenie fotosystemu II) oraz zmiany zawartości chlorofilu w liściach;
3. Mechanizmy obronne (zmiany w zawartości barwników ochronnych);
4. Zmiany morfologiczne i anatomiczne;
5. Zakłócenia w przebiegu procesów metabolicznych;

6. Zmiany na poziomie komórkowym (uszkodzenia struktury DNA, błon białkowo-lipidowych, inaktywacja niektórych enzymów — na przykład 1,5-difosfokarboksylazy — Rubisco).

TERAMURA (1983), autor jednego z pierwszych syntetycznych opracowań wyników badań nad wpływem UV-B na rośliny w kontrolowanych i polowych warunkach, zauważył, że oba fotosystemy (PS I i PS II), jak również enzymy karboksylacyjne, są wrażliwe na to promieniowanie. Opisał on także zmiany w funkcjonowaniu aparatów szparkowych, zawartości chlorofilu i koncentracji rozpuszczalnych białek w liściach. Autor ten podkreśla, że efekt wywołany przez ultrafiolet jest potęgowany przez niskie natężenie światła widzialnego w warunkach szklarniowych. Zaobserwowano również redukcję wzrostu na wysokość, powierzchni liści, całkowitej biomasy jak również przemieszczenie biomasy do korzeni. Liście wrażliwych gatunków mogą ulegać różnym przebarwieniom. Przepuszczalność promieniowania przez epidermę¹ zmniejsza się po pewnym czasie, co wiąże się z reakcją obronną roślin. Produkcja barwników ochronnych, głównie z grupy flawonoidów, jest stymulowana przez zwiększoną radiację; barwniki te są z kolei gromadzone w wakuolach i innych organellach lub przedostają się poza plazmolemmę do przestrzeni międzykomórkowych tworząc zewnętrzną warstwę absorbującą nadmiar promieniowania UV (ZOBEL i LYNCH 1995).

Reakcja roślin na UV-B zależy jednak od wielu czynników (KRUPA i KICKERT 1989) i może być skrajnie odmienna w zależności od gatunku, odmiany, kulturywaru², pochodzenia, wieku rośliny i warunków doświadczalnych. Można jednak wyróżnić trzy zasadnicze grupy roślin w zależności od typu odpowiedzi na działanie UV-B:

- wrażliwe, cechujące się redukcją: wzrostu na wysokość, biomasy, fotosyntezy i szeregiem innych, typowych objawów;
- wrażliwe, ale wykazujące lepszy wzrost i zwiększenie biomasy;
- rośliny niewrażliwe.

Oprócz wyraźnej odpowiedzi na napromienianie UV-B wiele gatunków wykazuje reakcje pośrednie, co jest dużym utrudnieniem w jednoznacznej ocenie roli tego promieniowania w życiu roślin.

Znaczna większość opublikowanych prac dotyczących skutków redukcji warstwy ozono-

wej dotyczy roślin uprawnych. Kilka gatunków uprawnych (*Cucumis sativus*, *Phaseolus vulgaris*, *Raphanus sativus*) eksponowanych na działanie UV-B o różnym natężeniu reagowało redukcją wzrostu, powierzchni liści, biomasy, a także spadkiem (o 60 %) zdolności do kiełkowania nasion. Wytwarzanie barwników ochronnych uzależnione było od wielkości natężenia promieniowania oraz od gatunku. W wariantach wystawionych na wysoką dawkę zmniejszała się także liczba aparatów szparkowych (TEVINI i współaut. 1981).

Wyraźną reakcję na napromienianie uzyskała Barnes (BARNES i współaut. 1990) badając w warunkach szklarniowych dwanaście pospolitych gatunków roślin uprawnych i chwastów. UV-B powodował redukcję powierzchni blaszki liściowej oraz długości międzywęźli, a także wzrost liczby liści i dodatkowych pędów w zależności od gatunku. Zmian morfologicznych nie udało się jednak powiązać ze statystycznie istotną redukcją biomasy. Nie zaobserwowano żadnej specyficznej różnicy w odpowiedzi na zwiększoną dawkę promieniowania między roślinami uprawnymi i chwastami, chociaż autorzy zauważyli, że gatunki jednoliścienne były bardziej wrażliwe niż dwuliścienne.

W warunkach gęstej pokrywy roślinnej istnieje możliwość zachwiania równowagi ekologicznej pod wpływem wzrostu natężenia UV-B, szczególnie tam, gdzie gatunki bardziej odporne zaczynają dominować nad wrażliwymi. Jeśli UV-B o podwyższonym natężeniu miałoby docierać do powierzchni Ziemi przez odpowiednio długi okres, to jego oddziaływanie mogłoby przyczynić się do zmniejszenia liczebności, zasięgów geograficznych, a nawet całkowitego wyparcia gatunków wrażliwych.

Soja (*Glycine max* (L.)) jest częstym obiektem badań ze względu na znaczenie gospodarcze, a także zasięg upraw. Dziewiętnaście odmian uprawnych tego gatunku wykazało wyraźne zahamowanie rozwoju, chlorozę, utratę dominacji wierzchołkowej, redukcję powierzchni liści oraz suchej masy całych roślin. Poszczególne odmiany uprawne różniły się dość znacznie w reakcji na UV-B. Zmienność genetyczna może zatem stanowić przyczynę zróżnicowania reakcji tych roślin na ultrafiolet (BIGGS i współaut. 1981).

W warunkach szklarniowych panuje niedobór światła widzialnego, aktywnego w procesie fotosyntezy w zakresie od 400 do 700 nm, co przyczynia się do wzrostu wrażliwości soi na

¹Epiderma, czyli skórka, stanowi pojedynczą najczęściej warstwę komórek na powierzchni organów lub części organów roślin. Zbudowana jest z komórek żywych, otoczonych celulozową ścianką, ściśle do siebie przylegających i najczęściej pozbawionych protoplastów.

²Kultywar — hodowlana odmiana użytkowa, oporna na patogeny.

UV-B (BIGGS i współaut. 1981; MIRECKI i TERAMURA 1984). Wniosek ten znalazł swoje potwierdzenie w dalszych badaniach TERAMURY i MURALIEGO (1986), przeprowadzonych w szklarni na 23 odmianach soi, oraz na 6 wybranych kultywarach także w warunkach polowych. Natężenie UV-B było zbliżone w obu wariantach doświadczenia. Reakcja roślin zależała od cech kultywaru. Te same odmiany wykazywały podobną reakcję w warunkach kontrolowanych i polowych, różnice dotyczyły tylko plonu nasion. Wyraźny wpływ UV-B na rozwój, powierzchnię liści, biomasę i plonowanie soi, zarówno dzikich, jak i uprawnych, odmian w warunkach szklarniowych wykazali również REED i współaut. (1992). Tolerancja niektórych odmian uprawnych *Glicyne max* na podwyższone natężenie ultrafioletu wiąże się ze zwiększeniem produkcji barwników pochłaniających to promieniowanie oraz ze specyficzną biomasą liści (wyrażaną w g m⁻²).

Zmienność reakcji kultywarów soi, jak również odmienne warunki doświadczalne powodują, że wyniki badań mogą być skrajnie różne. W warunkach polowych kilka kultywarów soi nie wykazało żadnej statystycznie istotnej reakcji wzrostowej na działanie UV-B ani obniżenia plonowania nasion przy zwiększeniu dawki irradiancji o 32% (SINCLAIR i współaut. 1990). Autorzy ci uważają, że gatunek ten nie będzie zatem zagrożony przez wzrost natężenia UV-B.

Badania nad różnymi odmianami uprawnymi ryżu (*Oryza sativa* L.) wykazały, że, podobnie jak w przypadku soi, reakcja na UV-B zależy przede wszystkim od zmienności genetycznej i związanego z nią pochodzenia geograficznego tego gatunku (TERAMURA i współaut. 1991). Skutkiem podwyższonej radiacji był zarówno wzrost jak i redukcja biomasy. Jedna trzecia z 17 badanych odmian uprawnych wykazała redukcję biomasy, niektóre również zmniejszenie intensywności procesu fotosyntezy. Jednakże nie zauważono wyraźnej korelacji między redukcją biomasy i fotosyntezy.

W doświadczeniu fitotronowym nad siewkami ryżu (DAI i współaut. 1992) po czterech tygodniach napromieniania nastąpiła redukcja wzrostu na wysokość, powierzchni liści, suchej masy, intensywności fotosyntezy oraz względnego współczynnika wzrostu niektórych odmian uprawnych. Szereg parametrów fizjologicznych i biochemicznych takich jak zawartość rozpuszczalnych białek, kwasów nukleinowych, transport jonów, funkcjonowanie aparatów szparkowych, zawartość barwników foto-

syntetycznych ulegało zmianie na skutek napromieniania już po dwóch tygodniach. Aparaty szparkowe w warunkach podwyższonej radiacji zamykają się, przy czym proces ten uzależniony jest od długości fali promieniowania (NEGASH i BJÖRN 1986, NEGASH 1987). Promieniowanie UV-B uszkadza błony komórkowe na co wskazuje zwiększone przewodnictwo elektryczne tkanki po dwóch do czterech tygodniach napromieniania. Inne fitotronowe doświadczenie miało na celu genetyczną analizę odporności niektórych kultywarów ryżu na UV-B, przy czym dawka zawierała niewielki udział promieniowania z zakresu UV-C (SATO i współaut. 1994). Badano dziedziczność dwóch cech: świeżej masy nadziemnej części roślin oraz zawartości chlorofilu. Odporność na promieniowanie nadfioletowe ryżu była uzależniona od genów recesywnych. Stwierdzono wyraźną współzależność między efektem promieniowania UV-B na siewkach ryżu a warunkami klimatycznymi (temperatura i zakres czynnego fotosyntetycznego promieniowania). Nie stwierdzono jednak korelacji między reakcją roślin a mierzonymi parametrami (DECKMYN i IMPENS 1995). Niektóre odmiany w warunkach większego natężenia UV-B osiągały większą suchą masę całych roślin, liści, korzeni i pędów. Radiacja znacznie bardziej wpływała na morfologię niż na fotosyntezę i całkowitą biomasę. Dla siewek ryżu najistotniejszy był wzrost stosunku biomasy korzeni do biomasy pędów, co wiąże się prawdopodobnie z niedoborem azotu w roślinach ekspozowanych na promieniowanie.

W różnych warunkach klimatycznych mogą pojawić się różnice morfologiczne między roślinami, które nie są jednak skorelowane ze wzrostem natężenia UV-B. Taki efekt stwierdzono badając siewki fasoli w półotwartych szklarniach, do których docierało naturalne promieniowanie UV-B przez filtry z pleksiglasu, które wybiórczo pochłaniają jego krótkofalową część (DECKMYN i współaut. 1994). Badania przeprowadzone w podobnych warunkach wykazały, że niewielka zmiana natężenia promieniowania nie wpływa na proces fotosyntezy u fasoli, jednak powoduje wyraźne przemieszczenie biomasy. Reakcja roślin była uzależniona od ich stadium rozwoju — do momentu kwitnienia stwierdzono redukcję biomasy, a w czasie rozwoju kwiatów rośliny poddane silniejszemu napromienianiu wykazywały podwyższony poziom fotosyntezy oraz zawartości chlorofilu i azotu w liściach (DECKMYN i IMPENS 1995).

³Chloroza — niedostatek chlorofilu w liściach spowodowany brakiem żelaza lub magnezu.

Wzajemne oddziaływania promieniowania UV-B i innych czynników o znaczeniu globalnym

W badaniach nad skutkami zmian globalnych wybiera się najczęściej jedno zagadnienie, na przykład problem wzrostu średnich temperatur ze względu na podwyższoną koncentrację CO₂ w atmosferze, redukcję warstwy ozonu stratosferycznego i wzrost natężenia UV-B, czy wzrost stężenia ozonu troposferycznego. Wszystkie te czynniki należałoby jednak badać jednocześnie. Wobec trudności z ustaleniem pełnego modelu globalnych zmian klimatycznych, w praktyce prowadzone były badania nad interakcją dwóch, rzadziej trzech czynników (KRUPA i KICKERT 1989).

Soja była poddawana działaniu ozonu o podwyższonym stężeniu (60 ppb) oraz promieniowania UV-B o zwiększonym natężeniu, symulującym redukcję warstwy ozonu stratosferycznego o 20% i 28%. Rośliny umieszczano w „open top chambers”, specjalnie dostosowanych pomieszczeniach z pleksiglasu bez przykrycia dachowego, w których warunki klimatyczne są częściowo kontrolowane. Oddzielnie badano w nich wpływ na rośliny ozonu i UV-B, jak również jednoczesne oddziaływanie obu tych czynników (FISCUS i współaut. 1990). Zarówno ozon jak i UV-B powodowały zmniejszenie wzrostu roślin. W obecności promieniowania oddziaływanie ozonu było słabsze. Natomiast kombinacja obu czynników powodowała zakłócenia w otwieraniu aparatów szparkowych i wzrost elastyczności liści.

W stosunkowo prosty sposób zbadano na modelu soi (*Glicyne max* (L.) Merr. cv. Essex) wzajemne oddziaływanie promieniowania ultrafioletowego i stresu wywołanego przez suszę (TERAMURA i współaut. 1984, SULLIVAN i TERAMURA 1990, BALAKAMUR i współaut. 1993). Soja jest jednym z nielicznych gatunków, które poddano wpływowi suszy i radiacji zarówno w szklarni jak i w warunkach polowych. Natężenie fotosyntezy roślin hodowanych w szklarni pod wpływem UV-B zmniejszyło się o 25%, także stres wywołany suszą prowadził do redukcji fotosyntezy w zbliżonym stopniu. Nakładanie się tych dwóch czynników powodowało większą redukcję biomasy, o około 35%, niż w przypadku działania każdego z nich oddzielnie. W warunkach polowych obserwowano zakłócony przebieg fotosyntezy, jednak kombinacja suszy i UV-B nie powodowała wzmożonego wpływu na wzrost i plonowanie nasion, w porównaniu z doświadczeniami w których każdy czynnik oddziaływał niezależnie.

Dwutlenek węgla w podwyższonym stężeniu może zmniejszać stopień redukcji wysokości i

biomasy roślin wywoływany przez ultrafiolet (VAN DE STAALJ i współaut. 1993). W doświadczeniu z pewnym gatunkiem trawy CO₂ i UV-B działały przeciwstawnie: pierwszy, przy dwukrotnie wyższym stężeniu niż w warunkach normalnych, powodował wzrost biomasy o 67%, drugi miał negatywny wpływ na wzrost i obniżał biomasę o 31% w porównaniu z kontrolą. W wariancie z dwoma czynnikami obecność podwyższonego stężenia CO₂ miała łagodzący wpływ na oddziaływanie UV-B — redukcja biomasy wyniosła tylko 8%.

Stres wywołany w roślinie przez patogena grzybowego może być wzmacniany przez promieniowanie UV-B (PANAGOPOULOS i współaut. 1992), jednak wpływ radiacji na rozwój choroby zależy od jej gatunku i odmiany (ORTH i współaut. 1990). Współzależność między reakcją rośliny na atak owadów a działaniem UV-B badali E. S. MCCLOUD i M. R. BERENBAUM (informacja prywatna). Liście drzewa *Citrus jambhiri* poddane napromieniowaniu wytwarzały substancje chemiczne, które stanowiły ochronę przed nadmiernym rozwojem *Trichoplusia ni*. Podwyższone stężenie wtórnych metabolitów powodowało, że pokarm roślinny był mniej atrakcyjny dla owadów.

Zmiany na poziomie mikroskopowym i molekularnym

Efekty działania UV-B można także obserwować przy pomocy mikroskopu elektronowego. Dotyczy to organelli komórkowych, które ulegają destrukcji, na przykład rozwarstwienia się błon tylakoidów, zmian kształtu chloroplastów, zwiększonej koncentracji ziaren skrobi (HE i współaut. 1994). Kształt chloroplastów w liściach roślin bardziej eksponowanych na światło jest inny niż tych, które rosną w cieniu (POST i VESK 1992). Promieniowanie ultrafioletowe zmienia właściwości zarówno tonoplastu jak i plazmolemy komórek roślinnych. Objawia się to zachwianiem równowagi jonowej w kulturach komórek (NEGASH i współaut. 1987, NEGASH i BJÖRN 1988, MURPHY 1988, HUERTA i MURPHY 1989, ARNOTT i MURPHY 1991). Niestety większość tych badań wykonano w warunkach laboratoryjnych, stosując lampy emitujące również promieniowanie UV-C.

Dla pełnego zrozumienia mechanizmu reakcji roślin na stres wywołany promieniowaniem UV-B prowadzone są badania na poziomie biochemicznym i molekularnym. KRAMER i współaut. (1991) stwierdzili, że powoduje ono wzrost oksydacji lipidów oraz nienasyconych kwasów tłuszczowych, a także kumulację poliamin. Promieniowanie to jest czynnikiem mutagennym uszkadzającym bezpośrednio strukturu-

rę DNA, między innymi powoduje powstawanie dimerów pirymidyn, co stwierdzono u *Arabidopsis thaliana* (PANG i HAYS 1991). Już po 3 dniach ekspozycji zawartość rozpuszczalnych białek w liściach grochu malała o 33%, całkowite stężenie RNA o 37%, a maksymalna aktywność Rubisco o 71% (JORDAN i współaut. 1992). Destrukcję białek błon mikrosomalnych oraz Rubisco potwierdziły badania CALDWELLA (1993). Rośliny wytwarzają pochłaniające UV-B związki fenolowe, które są gromadzone na powierzchni liścia (ZOBEL i LYNCH 1995). Mutanty *Arabidopsis* nie produkujące w dostatecznej ilości flawonoidów i innych pochodnych fenolu okazały się bardziej wrażliwe na działanie tego promieniowania (LI i współaut. 1993).

Rośliny uprawne (seler, pietruszka, pomidor, pasternak i inne) poddane działaniu czynników stresowych, w tym także UV-B, syntetyzują intensywniej związki chemiczne należące do grupy fitoaleksyn. Furanokumaryny produkowane i wydzielane przez komórki selera powodują, że skóra ludzi pracujących przy zbiorze tych warzyw jest uczulona na światło. Fitoaleksyny wytwarzane przez pewną odmianę pomidorów pogarszały przebieg zapalenia płuc i toksycznie oddziaływały na wątrobę i nerki u myszy (ZOBEL 1990).

WPLYW UV-B NA DRZEWA I ROŚLINY RUNA LEŚNEGO

Badania drzew leśnych są z pewnością trudniejsze niż roślin o krótkim cyklu życiowym. Z drugiej strony, umożliwiają obserwację skumulowanego efektu napromienienia w ciągu długiego okresu życia drzew. Odpowiedź drzew na UV-B o podwyższonym natężeniu jest uzależniona od wielu czynników. Istotne różnice w tej odpowiedzi występują między gatunkami, odmianami, pochodzeniami; reakcja na promieniowanie zależy także od wieku roślin i warunków niszy ekologicznej.

Głównym przedmiotem badań jest duże zróżnicowanie reakcji roślin na stres wywołany przez ultrafiolet. Zależy on od gatunku, pochodzenia geograficznego, a także mechanizmów przystosowawczych roślin (budowy morfologicznej, produkcji pigmentów ochronnych i innych). Szerokość geograficzna i wysokość nad poziomem morza mają istotny wpływ na kształtowanie odporności roślin na ultrafiolet. Wraz ze wzrostem szerokości geograficznej zmniejsza się ilość promieniowania nadfioletowego docierającego do Ziemi, w wyniku czego rośliny pochodzące z tych rejonów są mniej odporne na jego działanie. Przenikanie ultrafioletu przez powierzchnię blaszki liściowej jest większe w przypadku roślin pochodzących z rejonów ar-

ktycznych, w porównaniu z roślinami z szerokości geograficznych o umiarkowanym i tropikalnym klimacie (CALDWELL i współaut. 1982, ROBBERECHT i współaut. 1980).

Roślinność górską w specyficzny sposób przystosowuje się do warunków środowiska, w którym panuje wysokie natężenie promieniowania UV-B i UV-C, i z reguły jest bardziej na nie uodporniona niż rośliny nizinne (CALDWELL 1968, SULLIVAN i TERAMURA 1992). Reakcja rośliny zależy jednak od gatunku i całego kompleksu czynników wpływających na proces dostosowania się jej do wysokiego poziomu radiacji, dlatego obserwowana odpowiedź roślin nie zawsze pokrywa się z wcześniejszymi oczekiwaniami (LARSON i współaut. 1990, WAND 1995, VAN DE STAALJ i współaut. 1995).

W przypadku gatunków iglastych, uznawanych za stosunkowo odporne na UV-B, istnieje duże prawdopodobieństwo, że promieniowanie oddziałując bezpośrednio na tkankę merystatyczną pączków oraz wydłużających się igieł powoduje jednocześnie zahamowanie wzrostu i powstawanie mechanizmów obronnych, na przykład intensywną produkcję substancji chroniących przed napromienieniem. Większość badań prowadzono na młodych siewkach i sadzonkach, przy czym najczęściej badana była reakcja roślin we wczesnej fazie ich rozwoju. Brak natomiast doświadczeń przeprowadzanych na sadzonkach 3 do 5 letnich, nie wspominając już o drzewach w starszym wieku. Gatunki iglaste, których aparat asymilacyjny często chroniony jest przez grubą epidermę oraz warstwę wosku, czasami nie wykazują jednoznacznej reakcji na zwiększone natężenie promieniowania. Morfologiczna ochrona igieł przed promieniowaniem UV-B nie jest jednak w pełni skuteczna podczas intensywnego wzrostu, kiedy skórka nie jest jeszcze dostatecznie rozwinięta a igły przyrastają na długość (YOUNG i współaut. 1993).

SULLIVAN i TERAMURA (1988) przetestowali reakcję 10 gatunków drzew iglastych w szklarni na UV-B przy trzech różnych dawkach: kontrolnej (0 kJ m^{-2}), 12.4 i 19.1 kJ m^{-2} . Widoczne gołym okiem objawy w postaci przebarwienia igieł stwierdzono u *Pinus contorta*, *Pinus resinosa* i *Pinus taeda*. Po 22 tygodniach w obu doświadczeniach z podwyższonym natężeniem promieniowania wysokość siewek *Pinus contorta* była obniżona. Redukcję wzrostu odnotowano też u *Pinus resinosa* i *Pinus taeda* ale dopiero przy wyższej dawce UV-B. Spośród gatunków wykazujących redukcję wysokości wzrostu pod wpływem promieniowania tylko w przypadku *Pinus taeda* biomasa rośliny była istotnie obniżona po napromienianiu. Stosunek długości

korzeni do długości pędu w doświadczeniu z wysoką dawką był obniżony u *Pinus sylvestris* natomiast u *Picea engelmannii* istotnie podwyższony. Pozostałe gatunki (*Abies fraseri*, *Picea glauca*, *Pinus strobus*, *Pinus edulis* oraz *Pinus nigra*) okazały się niewrażliwe na UV-B. W innym doświadczeniu (SULLIVAN i TERAMURA 1989) jednoroczne siewki *Pinus taeda* (L.) zostały poddane napromienieniu rosnącymi dawkami UV-B. Rośliny, które otrzymały najniższą dawkę, już po miesiącu zareagowały redukcją wzrostu na wysokość, poziomu fotosyntezy i spadkiem biomasy, nie wytworzyły jednak większej ilości barwników ochronnych. Siewki, które otrzymały średnią dawkę (odpowiadającą 25% redukcji warstwy ozonu stratosferycznego), wytworzyły barwniki ochronne po sześciu miesiącach, przy czym ich wzrost i poziom fotosyntezy po początkowej redukcji powróciły do normalnego stanu. Natomiast siewki wystawione na dawkę symulującą 40% redukcję warstwy ozonu najwcześniej zaczęły produkować barwniki ochronne. W rezultacie ta stosunkowo wysoka dawka promieniowania UV-B nie wywołała żadnych istotnych zmian w procesie fotosyntezy i wzroście roślin.

Lampy ultrafioletowe wykorzystywane w doświadczeniach emitują zarówno promieniowanie z zakresu UV-B jak i UV-A. Zależnie od typu lampy UV-A może stanowić nawet do 30%–40% całkowitej emisji. Wysokie dawki promieniowania z obu tych zakresów działają hamująco na wzrost hypokotyli siewek sosny. Po otrzymaniu toksycznej dawki promieniowania prawdopodobnie wzrost roślin przestaje być kontrolowany przez fitochrom (FERNBACH i MOHR 1992).

Najbardziej miarodajne są wyniki doświadczeń polowych, jednak do tej pory niewiele takich eksperymentów przeprowadzono na drzewach leśnych. W jednym z nich sosna *Pinus taeda* z siedmiu różnych proveniencji⁴ rosła w warunkach naturalnego oświetlenia oraz przy zwiększonej irradancji UV-B, symulującej redukcję ozonu o 16 i 25%. Reakcja roślin zależała od ich proveniencji. Po pierwszym roku tylko rośliny z dwu proveniencji zareagowały redukcją wzrostu, natomiast rośliny pozostałych pięciu proveniencji dopiero po trzech latach wykazały redukcję biomasy od 12 do 20%. Dane te sugerują, że efekt napromienienia UV-B może się kumulować w ciągu całego okresu życia drzewa (SULLIVAN i TERAMURA 1992).

Obecnie mamy niewiele informacji o odpowiadaniu drzew leśnych na połączone oddziaływa-

nie promieniowania UV-B i dwutlenku węgla o podwyższonym stężeniu. SULLIVAN i TERAMURA (1994) przeprowadzili doświadczenie fitotronowe, w którym siewki *Pinus taeda* rosły przy dawkach UV-B: 0; 8.8 i 13.8 kJ m⁻² oraz przy stężeniu CO₂: 350 i 650 μ mol mol⁻¹. Podwyższona dawka UV-B przy obu stężeniach CO₂ spowodowała redukcję biomasy roślin o 12 %. Przy niższym stężeniu⁵ CO₂ (350 μ mol mol⁻¹) współdziałanie między obu czynnikami powodowało jednoczesne przemieszczenie biomasy do pędów, a przy wyższym (650 μ mol mol⁻¹) zarówno do pędów jak i do korzeni. Pomiary fluorescencji chlorofilu pozwoliły stwierdzić, że fotosystem II ulegał uszkodzeniu podczas pierwszych 10–15 tygodni napromieniania, jednak pod koniec doświadczenia nie zaobserwowano istotnych różnic między jego wariantami. Niższa dawka UV-B, niezależnie od stężenia CO₂, powodowała redukcję zawartości chlorofilu i zmniejszenie intensywności oddychania ciemniowego; była jednak niewystarczająca aby rośliny zaczęły wytwarzać barwniki ochronne. W podobnym doświadczeniu (YAKIMCHUK i HODDINOTT 1993) produkcja biomasy u *Pinus banksiana* (Lamb.), *Picea mariana* (Mill.) B. S. P. i *Picea glauca* (Moench) Voss rosła w obecności dwutlenku węgla lecz była redukowana przez ultrafiolet UV-B. Sosna Banksa, która jest gatunkiem światłożądnym, produkowała w igłach więcej barwników ochronnych niż ceniolubne świerki. Zawartość chlorofilu w igłach *Pinus banksiana* była podobna niezależnie od warunków doświadczenia. Igły *Picea mariana* zawierały mniej chlorofilu przy podwyższonym natężeniu UV-B oraz przy jednoczesnym działaniu UV-B i CO₂. Współdziałanie obu tych czynników wywołało również redukcję chlorofilu w igłach *Picea glauca*. Wpływ UV-B na natężenie fluorescencji chlorofilu *a* był jednak statystycznie nieistotny. Wyniki omówionych doświadczeń wskazują, że współdziałanie promieniowania ultrafioletowego i CO₂ może mieć znaczenie dla konkurencji międzygatunkowej wśród roślin drzewiastych, co może prowadzić do istotnych zmian w leśnych ekosystemach.

W warunkach śródziemnomorskiego klimatu stres wywołany przez UV-B może występować w powiązaniu z suszą. W związku z tym *Pinus pinea* (L.) i *Pinus halepensis* (Mill.) poddano zwiększonej radiacji w warunkach polowych (PETROPOULU i współaut. 1995), nie udało się jednak stwierdzić uszkodzenia fotosystemu II. Brak dostatecznej ilości wody spowodował na-

⁴Proveniencja — pochodzenie siewek lub sadzonek.

⁵w μmolach CO₂ na mol powietrza

tomiast redukcję poziomu fotosyntezy oraz opad igieł. Podwyższona dawka UV-B nie miała wpływu na zawartość barwników ochronnych, chlorofilu, wysokość roślin i względną zawartość w nich wody. Jednak biomasa drzew, które rosły w warunkach podwyższonej radiacji okazała się większa niż roślin kontrolnych. Według Autorów cytowanej pracy może to świadczyć o pozytywnym wpływie UV-B na wzrost i rozwój tych dwóch gatunków sosen w czasie letniej suszy.

Przedmiotem badań były też właściwości optyczne igieł drzew iglastych takie jak absorpcja, transmisja i odbicie światła. Na przykład DELUCIA i współaut. (1992) badali głębokość penetracji UV-B w igłach *Abies lasiocarpa* i *Picea engelmannii*. Epiderma igieł w początkowym stadium rozwoju przepuszczała stosunkowo dużą ilość tego promieniowania, ale głębokość penetracji malała z wiekiem igieł. Krótko po wydostaniu się igieł z pączków (od połowy czerwca do połowy lipca) natężenie UV-B jest wysokie i może dotrzeć do mezofilu wywołując istotne zmiany w procesach fizjologicznych obu tych gatunków. DAY i współaut. (1992) porównali transmisję UV-B przez liście różnych grup roślin. Najmniej skuteczna w obniżaniu wartości tego parametru okazała się epiderma dwuliściennych gatunków zielnych. Epiderma jednorocznych igieł drzew iglastych zatrzymywała całkowicie to promieniowanie, a liście dwuliściennych gatunków drzewiastych i traw wykazywały właściwości pośrednie między roślinami zielnymi z klasy dwuliściennych i drzewami iglastymi. Liście gatunków wiecznie zielonych, w porównaniu z gatunkami zrzucającymi liście na zimę, mają lepiej rozwinięte właściwości chroniące przed UV-B o dużym natężeniu (DAY 1993). Rozkład widmowy promieniowania odbitego na powierzchni liści drzew takich jak *Quercus rubra*, (L.) *Quercus vetulina*, (Lamarch), *Q. alba*, (L.), *Acer saccharum* (Marsch.), *Acer platanoides* (L.), *Carya tomentosa* oraz *Liquidambar styraciflua* zależy od gatunku i jest taki sam na górnej i dolnej stronie liścia. Jest on bardzo niski dla całego spektrum ultrafioletu i zmienia się w zależności od badanej strony liścia. Transmisja przez powierzchnię liści była wyjątkowo niska: < 0.1% (YANG i współaut. 1995). Spośród innych roślin leśnych przedmiotem badań najczęściej były krzewinki z rodziny *Ericaceae*. W doświadczeniu polowym, przeprowadzonym w północnej Szwecji, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idea*, *V. myrtillus* i *V. uliginosum* wystawiono na radiację o podwyższonym natężeniu (CALDWELL i współaut. 1995). Zaobserwowane zmiany morfologiczne i redukcja wzrostu roślin doprowadziły Autorów do wniosku, że w natu-

ralnych ekosystemach może ulegać zmianie skład gatunkowy na skutek napromieniowania. W ściółce z liści *V. myrtillus* i *V. uliginosum* stwierdzono (GEHRKE i współaut. 1995) zwiększoną zawartość ligniny i jej pochodnych oraz redukcję zawartości celulozy. Aktywność mikroorganizmów rozkładających liście była mniejsza. UV-B może więc w ten sposób wpływać na procesy obiegu i przemiany materii w ekosystemach.

Od niedawna prowadzone są również badania dotyczące zmian wywoływanych przez UV-B o podwyższonym natężeniu w całych ekosystemach. Możliwe są różne scenariusze kształtowania się w przyszłości dynamicznej równowagi w ekosystemach poddanych wpływowi podwyższonej radiacji (TERAMURA i współaut. 1992, YOUNG i współaut. 1993, CALDWELL i współaut. 1995). Część gatunków odporniejszych na UV-B może uzyskać przewagę w produktywności biomasy w porównaniu do tych, które są bardziej wrażliwe na jego działanie. Podobnie zmiany morfologiczne, anatomiczne, zakłócenia w przebiegu procesów fizjologicznych i inne mogą spowodować zachwianie równowagi ekosystemów.

Modele matematyczne pozwalają na przewidywanie ilości przechwytywanego przez rośliny światła oraz przebiegu procesu fotosyntezy w zależności od zmieszania gatunków, zmian natężenia promieniowania UV-B i innych czynników (RYEL i współaut. 1990). W przypadku niewielkiej liczby gatunków modele pozwalają na określenie wpływu ultrafioletu na pochłanianie światła aktywnego w procesie fotosyntezy przez baldachim roślinny i na wielkość fotosyntezy netto. W przypadku pszenicy i owsa taki model został opracowany dla warunków szklarniowych i przetestowany następnie na polu (RYEL i współaut. 1990).

Przewidywana na podstawie modeli i doświadczeń szklarniowych reakcja ekosystemów na UV-B o podwyższonym natężeniu powinna być potwierdzona przez obserwacje terenowe. Rośliny rosnące w dużym zwarciu wykazują większą odporność na UV-B w porównaniu z luźno rosnącymi. Wniosek ten wyciągnięto na podstawie badań szklarniowych nad dwoma gatunkami słonorośli. Fotosynteza i wzrost dwuliściennych roślin słonoroślowej *Aster tripolium* były silniej zredukowane przez radiację niż w przypadku jednoliściennych *Spartina angelica*, która rośnie na wybrzeżu morskim w silnym zwarciu (VAN DE STAALJ i współaut. 1990).

Skutki redukcji warstwy ozonu stratosferycznego mają zasięg globalny i będą niewątpliwie wpływać na ewolucję ekosystemów leśnych. Stopień skomplikowania zależności w ekosyste-

mie leśnym jest większy niż w przypadku roślin uprawnych. W jego badaniu trzeba dodatkowo uwzględniać kompleksowe oddziaływanie innych czynników globalnych na las (KICKERT i KRUPA 1990). Do dzisiaj powstało jednak bardzo niewiele opracowań, w których podjęto

próbę zbadania wpływu kilku czynników o globalnym zasięgu na roślinność leśną, mimo, że lasy stanowią 80% całkowitej biomasy roślinnej. Można więc oczekiwać dalszego rozwoju tego typu badań.

EFFECTS OF UV-B RADIATION OF ENHANCED INTENSITY ON PLANTS

Summary

This article reviews results of experimental studies on effects of solar and artificial UV-B (280–320 nm) radiation on agricultural and forest plant species, with particular

emphasis on impact of high intensity irradiation caused by depletion of the stratospheric ozone layer.

LITERATURA

- ARNOTT T., MURPHY T., 1991. *A comparison of the effects of a fungal elicitor and ultraviolet radiation on ion transport and hydrogen peroxide synthesis by rose cells*. Environ. Experim. Bot. 31, 209–216.
- BALAKAMUR T., HANI BABU V., PALIWAL K., 1993. *On the interaction of UV-B radiation (280–315 nm) with water stress in crop plants*. Physiol. Plant. 87, 217–222.
- BARNES P. W., FLINT S. D., CALDWELL M. M., 1990. *Morphological responses of crop plants and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation*. Amer. J. Bot. 77, 1354–1360.
- BIGGS R. H., KOSSUTH S. V., TERAMURA A. H., 1981. *Response of 19 cultivars of soybeans to ultraviolet-B irradiance*. Physiol. Plant. 53, 19–26.
- CALDWELL M. M., 1968. *Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants*. Ecological Monographs 38, 243–268.
- CALDWELL M. M., ROBBERECHT R., BILLINGS W. D., 1980. *A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet-B radiation in the arctic-alpine life zone*. Ecology 61, 600–611.
- CALDWELL M. M., TERAMURA A. H., TEVINI M., BORNMAN F. J., BJÖRN O. L., KULANDAIVELU G., 1995. *Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial plants*. Ambio 24, 166–173.
- CALDWELL M. M., ROBBERECHT R., NOWAK R. S., BILLINGS W. D., 1982. *Differential photosynthetic inhibition by ultraviolet radiation in species from the arctic-alpine life zone*. Arctic Alpine Res. 14, 195–202.
- CALDWELL M. M., TERAMURA A. H., TEVINI M., 1989. *The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants*. Tree 12, 363–367.
- CALDWELL R. CH., 1993. *Ultraviolet-induced photodegradation of cucumber (Cucumis sativus L.) microsomal and soluble protein tryptophanyl residues in vitro*. Plant Physiol. 101, 947–953.
- DAI Q., CORNEL V. P., VREGARA B. S., BARNES P. W., QUINTOS A. T., 1992. *Ultraviolet-B radiation effects on growth and physiology of four rice cultivars*. Crop Sci. 32, 1269–1274.
- DAY A. T., 1993. *Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing-compound concentration and anatomical characteristics in a diverse group of plants*. Oecologia 95, 542–550.
- DAY A. T., VOGELMANN T. C., DELUCIA E. H., 1992. *Are some plant life forms more effective than others in screening out ultraviolet-B radiation?* Oecologia 92, 513–519.
- DECKMYN G. i IMPENS I., 1995. *UV-B increases the harvest index of bean (Phaseolus vulgaris L.)*. Plant, Cell and Environment 18, 1426–1433.
- DECKMYN G., MARTENS C. i IMPENS I., 1994. *Effects of changes in solar ultraviolet-B radiation on young bean plants under different climatic conditions*. [W:] F. VEROUS-TRAETE, R. CEULEMANS i współaut.(red.). *Vegetation, Modelling and Climatic Change Effects*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, str. 63–72.
- DECKMYN G., MARTENS C. i IMPENS I., 1994. *The importance of the ratio UV-B/photosynthetic active radiation (PAR) during leaf development as determining factor of plant sensitivity to increased UV-B irradiance: effects on growth, gas exchange and pigmentation of bean plants (Phaseolus vulgaris cv. Label)*. Plant, Cell and Environment 17, 295–301.
- DELUCIA E. H., DAY A. T., VOGELMANN C. T., 1992. *Ultraviolet-B and visible light penetration into needles of two species of subalpine conifers during foliar development*. Plant Cell Environ. 15, 921–929.
- DZIEWULSKA-ŁOSIOWA A., HRYNIEWICZ R., 1993. *Ozon w stratosferze i troposferze*. Kosmos 42, 79–94.
- FERNBACH E., MOHR H., 1992. *Photoreactivation of the UV light effects on growth of Scots pine seedlings*. Trees 6, 232–235.
- FISCUS L. E., BOOKER L. F., MILLER E. J., HEAGLE S. A., 1990. *Effects of enhanced tropospheric ozone and UV-B irradiation on soybean*. Proceedings Global Climate Change Symposium. College of Agriculture and Life Sciences, Raleigh, North Carolina, USA, April 1990.
- GEHRKE C., JOHANSON U., CALLAGHAN V. T., CHADWICK D., ROBINSON H. C., 1995. *The impact of enhanced ultraviolet-B radiation on litter quality and decomposition processes in Vaccinium leaves from the Subarctic*. Oikos 72, 213–222.
- HE J., HUANG K.-L., WHITECROS M. I., 1994. *Chloroplast ultrastructure changes in Pisum sativum associated with supplementary ultraviolet (UV-B) radiation*. Plant, Cell and Environment 17, 771–775.
- HUERTA J. A., MURPHY M. T., 1989. *Kinetics of efflux of K⁺ from cultured rose cells treated with ultraviolet light*. Physiol. Plant. 77, 525–530.
- JOHNSTON H. S., 1971. *Reduction of stratospheric ozone by nitrogen oxide catalysts from supersonic transport exhaust*. Science 173, 517–522.
- JORDAN R. B., HE J., CHOW S. W., ANDERSON M. J., 1992. *Changes in mRNA levels and polypeptide subunits of ribulose 1,5-biphosphatase carboxylase in response to supplementary ultraviolet-B radiation*. Plant Cell Environ. 15, 91–98.
- KICKERT N. R., KRUPA V. S., 1990. *Forest responses to tropospheric ozone and global climate change: An analysis*. Environ. Pollution 68, 29–65.
- KRAMER F. G., NORMAN A. H., KRIZEK T. D., MIRECKI M. R., 1991. *Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipids in cucumber*. Phytochemistry 30, 2101–2108.

- KRUPA V. S., KICKERT N. R., 1989. *The greenhouse UV-B effect: Impacts of ultraviolet-B radiation (UV-B), carbon dioxide (CO₂), and ozone (O₃) on vegetation*. Environmental Pollution 61, 263-393
- LARSON A. R., GARRISON J. W., CARLSON W. R., 1990. *Differential responses of alpine and non-alpine Aquilegia species to increased ultraviolet-B radiation*. Plant Cell Environ. 13, 983-987
- LI J., OU-LEE M. T., RABA R., AMUNDSON G. R., LAST L. R., 1993. *Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation*. The Plant Cell 5, 171-179.
- MCKENZIE L. R., FREDERICK M., FREDERICK E. J., FILYUSHKIN V., 1991. *Ultraviolet radiation changes. Scientific assessment of ozone depletion*. 1991. National Aeronautics and Space Administration, National Oceanic and Atmospheric Administration, United Kingdom Department of the Environment, United Nations Environment Program, World Meteorological Organization, by F. VEROUSTRATE, R. Ceulemans et al., str. 11.1-11.13.
- MIRECKI M. R., TERAMURA H. A., 1984. *Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean, V: The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion*. Plant Physiol. 74, 475-480.
- MURPHY M. T., 1988. *Ca²⁺ dependence and La³⁺ interference of ultraviolet radiation-induced K⁺ efflux from rose cells*. Physiol. Plant. 74, 537-543.
- NEGASH L., BJÖRN O. L., 1986. *Stomatal closure by ultraviolet radiation*. Physiol. Plant. 66, 360-364
- NEGASH L., 1987. *Wavelength dependence of stomatal closure by ultraviolet radiation in attached leaves of Eragrostis tef: action spectra under backgrounds of red and blue lights*. Plant. Physiol. Biochem. 25, 753-760.
- NEGASH L., BJÖRN O. L., 1988. *Influx and efflux of K⁺ (86Rb⁺) in UV-C irradiated guard cells of Vicia faba*. Physiol. Plant. 69, 200-204.
- NEGASH L., JENSEN P., BJÖRN O. L., 1987. *Effect of ultraviolet radiation on accumulation and leakage of 86Rb⁺ in guard cells of Vicia faba*. Physiol. Plant. 69, 200-204.
- NIEDZIELSKI J., GIERCZAK T. 1992. *Przyczyny i następstwa ubytku ozonu w stratosferze*. Wydział Chemii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa 1992, str. 4-96.
- ORTH B. A., TERAMURA H. A., SISLER D. H., 1990. *Effects of ultraviolet-B radiation on fungal disease development in Cucumis sativus*. Amer. J. Bot. 77, 1188-1192.
- PANAGOPOULOS I., BORNMAN F. J., BJÖRN O. L., 1992. *Response of sugar beet plants to ultraviolet-B (280 - 320 nm) radiation and Cercospora leaf spot disease*. Physiol. Plant. 84, 140-145.
- PANG Q., HAYS B. J., 1991. *UV-B Inducible and temperature-sensitive photoreactivation of cyclobutane pyrimidine dimers in Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol. 95, 536-543.
- PETROPOULU Y., KYPARISSIS A., NIKOLOPOULOS D. and MANETAS Y., 1995. *Enhanced UV-B radiation alleviates the adverse effects of summer drought in two Mediterranean pines under field conditions*. Physiol. Plant. 94, 37-44.
- POST A., VESK M., 1992. *Photosynthesis, pigments, and chloroplast ultrastructure of an Antarctic lifewort from sun-exposed and shaded sites*. Can. J. Bot. 70, 2259-2264.
- PUCHALSKI T., PRUSINKIEWICZ Z., 1975. *Ekologiczne podstawy siedliskoznawstwa leśnego*. PWRiL, Warszawa, 1975, str. 78-108.
- REED E. H., TERAMURA H. A., KENWORTHY J. W., 1992. *Ancestral U.S. soybean cultivars characterized for tolerance to ultraviolet-B radiation*. Crop Sci. 32, 1214-1219.
- ROBBEY R., CALDWELL M. M., BILLINGS D. W., 1980. *Leaf ultraviolet optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone*. Ecology 61, 612-619.
- RYEL J. R., BARNES W. P., BEYSCHLAG W., CALDWELL M. M., FLINT D. S., 1990. *Plant competition for light analysed with a multispecies canopy model*. Oecologia 82, 304-310.
- SATO T., KANG S. H. and KUMAGAI T., 1994. *Genetic study of resistance to inhibitory effects of UV radiation in rice (Oryza sativa)*. Physiol. Plant. 91, 234-238.
- SINCLAIR R. T., NDIAYE O., BIGGS H. R., 1990. *Growth and yield of field-grown soybean in response to enhanced ultraviolet-B radiation*. J. Environ. Qual. 19, 474-481.
- SŁOWNIK FIZYCZNY, 1984. Państwowe Wydawnictwo „Wiedza Powszechna”, Warszawa, 1984, str. 322.
- SULLIVAN H. J., TERAMURA H. A., 1988. *Effects of ultraviolet-B radiation on seedling growth in the Pinaceae*. Amer. J. Bot. 75, 225-230.
- SULLIVAN H. J., TERAMURA H. A., 1989. *The effects of ultraviolet-B radiation on loblolly pine. I. Growth, photosynthesis and pigment production in greenhouse-grown seedlings*. Physiol. Plant. 77, 202-207.
- SULLIVAN H. J., TERAMURA H. A., 1990. *Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on photosynthesis and growth in soybean*. Plant Physiol. 92, 141-146.
- SULLIVAN H. J., TERAMURA H. A., 1992. *The effects of ultraviolet-B radiation on loblolly pine. II. Growth of field-grown seedlings*. Trees 6, 115-120.
- SULLIVAN H. J., TERAMURA H. A., 1994. *The effects of UV-B radiation on loblolly pine: 3: Interaction with CO₂ enhancement*. Plant Cell Environ. 17, 311-317.
- TANADA T., 1954. *Effects of ultraviolet radiation and calcium and their interaction on salt absorption by excised mung bean roots*. Plant Physiol. 29, 221-225
- TERAMURA H. A., 1983. *Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants*. Physiol. Plant. 58, 415-427.
- TERAMURA H. A., FORSETH N. I., LYDON J., 1984. *Effects of ultraviolet-B radiation on plants during mild water stress. IV. The intensity of soybean internal water relations to ultraviolet-B radiation*. Physiol. Plant. 62, 384-389.
- TERAMURA H. A., MURALI S. N., 1986. *Intraspecific differences in growth and yield of soybean exposed to ultraviolet-B radiation under greenhouse and field conditions*. Environ. Exper. Bot. 26, 89-95.
- TERAMURA H. A., TEVINI M., BORNMAN F. J., CALDWELL M. M., KULANDAIWELU G., BJÖRN O. L., 1991. *UV-B Effects on Terrestrial Plants*. [W:] VAN DER LEUN J. C. i TEVINI M. (red.), *Environmental Effects of Ozone Depletion*, 1991 update, UNEP, str.25-32.
- TERAMURA H. A., ZISKA H. L., SZTEIN E. A., 1991. *Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation*. Physiol. Plant. 83, 373-380
- TEVINI M., IVANZIK W., THOMA U., 1981. *Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants*. Planta 153, 388-394.
- VAN DE STAAL J., ROZEMA J., STROETENGA M., 1990. *Expected changes in dutch coastal vegetation resulting from enhanced levels of solar UV-B*. [W:] BEUKEMA J. J. i współaut. (red.) *Expected Effects of Climatic Change on Marine Coastal Ecosystems*. str. 211-217.
- VAN DE STAAL J., LENSSEN M. G., STROETENGA M., ROZEMA J., 1993. *The combined effects of elevated CO₂ levels and UV-B radiation on growth characteristics of Elymus athericus (= E. pycnanathus)*. Vegetatio 104/105, 433-439.
- VAN DE STAAL J., ERNST O. H. W., HAKVOORT J. W. H., ROZEMA J., 1995. *Ultraviolet-B (280-320 nm) absorbing pigments in the leaves of silene vulgaris: their role in UV-B tolerance*. J. Plant Physiol. 147, 75-80.
- WAND E. J. S., 1995. *Concentration of ultraviolet-B radiation absorbing compounds in leaves of a range of fynbos species*. Vegetatio 116, 51-61.
- YAKIMCHUK R., HODDINOTT J., 1994. *The influence of ultraviolet-B light and carbon dioxide enrichment on the growth*

- and physiology of seedlings of three conifer species. *Can. J. For. Res.* 24, 1-8.
- YANG X., HEISLER M. G., MONTGOMERY E. M., SULLIVAN H. J., WHEREAT B. E., MILLER R. D., 1995. *Radiative properties of hardwood leaves to ultraviolet irradiation*. *Int. J. Biometeorol.* 38, 60-66.
- YOUNG R. A., BJÖRN O. L., MOAN J., NULTSCH W., 1993. *Environmental UV Photobiology*. Plenum Press, New York, str. 1-471.
- ZOBEL M. A., 1990. *Natural pesticides and bioactive components in foods*. *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 113, 47-137.
- ZOBEL M. A., LYNCH M. J., 1995. *Possible role of phenolic compounds as scavengers of free radicals in plants*. Conference on the application of chromatographic methods in phytochemical and biomedical analysis, Lublin, Poland.