

**Agrovoc descriptors:** plants, crops, cultivation, ultraviolet radiation, plant response, ultrastructure, plant anatomy, climatic change, natural resources

**Agris category code:** F50, F60, P01

COBISS koda 1.02

## Odziv kmetijskih rastlin na UV-B sevanje

Mateja GERM<sup>1</sup>

Delo je prispelo 2. junija 2006, sprejeto 10. avgusta 2006.

Received: June 2, 2006; accepted: August 10, 2006.

### IZVLEČEK

UV-B sevanje vpliva na strukturo in anatomijo lista, fotosintezna barvila, UV-B absorbirajoče snovi, fotosintezo, rast, razvoj in produkcijo. V naravi so rastline izpostavljene tudi drugim okoljskim dejavnikom, ki imajo na rastline skupaj z UV-B sevanjem sinergističen ali antagonističen vpliv. Večina raziskav o vplivu UV-B sevanja je bila kratkotrajnih, narejenih v nadzorovanih razmerah v laboratorijih, rastlinjakih in rastnih komorah, kjer je bilo UV-B sevanje zelo močno, UV-A sevanje in PAR pa prešibko. Rastline so bolj občutljive na UV sevanje, če je vidna svetloba (PAR) zmanjšana. Klimatske spremembe bodo vplivale na produktivnost kulturnih rastlin, ki so zaradi procesov žlahtnjenja mnogokrat še občutljivejše na spremembe v okolju.

**Ključne besede:** kmetijske rastline, UV-B sevanje

### ABSTRACT

#### THE RESPONSE OF CULTIVATED PLANTS TO ULTRAVIOLET (UV)-B RADIATION

UV-B radiation affects leaf ultrastructure and anatomy, photosynthetic pigments, UV-B absorbing compounds, photosynthesis, growth and development, and yield. Plants are exposed in their natural environment to many ecological factors that have together with UV-B radiation synergistic or antagonistic influence on plants. The majority of UV research was short term conducted on controlled conditions in the laboratories and greenhouses, where plants were exposed to strong UV-B radiation, while UV-A and PAR radiation were too weak. Plants are more sensitive to UV radiation if PAR is low. Climate change is going to affect differently crop productivity in different areas of the world, although regional climatic variations and differences in availability of natural resources (e.g. water) make difficult the assessment of crop response at a local level, based on global models.

**Key words:** cultivated plants, UV-B radiation

## 1 UVOD

Razumevanje vplivov okoljskih dejavnikov na kmetijske rastline se je znatno izboljšalo v zadnjih letih. Okolje se neprestano spreminja zaradi vpliva človeka. Po napovedih naj bi se koncentracija atmosferskega CO<sub>2</sub> podvojila in temperatura narasla

<sup>1</sup> National Institute of Biology, Večna pot 111, Ljubljana, SI-1000. Dr., univ. dipl. biol.,  
E-mail:mateja.germ@nib.si

za 5.5°C do konca tega stoletja (Houghton in sod., 2001); tovrstne napovedi so mnogokrat le ugibanja. Znanstvena ocena pa dokazuje, da je bilo stratosferskega ozona v letih 1997-2001 3–6% manj kot v letih pred 1980 (UNEP, 2002). Poleg naravnega razpada ozona, ki tudi poteka v stratosferi, se je ta proces povečal v zadnji polovici 20 stoletja zaradi plinov, predvsem flourokloroogljikov in dušikovih oksidov ter snovi, ki vsebujejo bromine (Blumthaler in Ambach, 1990; Kerr, 1993; Manney in sod., 1994; Butler in sod., 1999). Obnovitev ozonske plasti bo počasnejša zaradi učinka emisije toplogrednih plinov (Weatherhead in sod., 2000). Po nekaterih podatkih naj bi se ozonska plast obnovila na debelino pred leti 1970 do leta 2050, če bodo države upoštevale Montrealski protokol (UNEP, 2002). Prehod rastlin na kopno je omogočil nastanek ozonske plasti v stratosferi Zemlje, ki absorbira vso sončno UV-C sevanje in del UV-B sevanja. Nastanek ozona je imel skozi geološki čas zelo pomembno vlogo pri evoluciji organizmov (Canuto in sod., 1982; Runeckles in Krupa, 1994). Ozonski ščit je nastajal postopoma, ko se je kisik akumuliral v atmosferi, kar je pomenilo za organizme spremenjeno sevanje (Margulis in sod., 1976). Danes vemo, da je bila količina UV-B sevanja na našem planetu pred pojavom ozona veliko večja, kot je danes. Življenje je nastalo v vodi, kjer je vodni filter preprečeval poškodbe, ki bi nastale zaradi prevelike količine UV-B sevanja (Rozema in sod., 1997). Količina UV-B sevanja na zemeljski površini se spreminja s kotom sonca, oblačnostjo, z onesnaženostjo ozračja in površinskim odbojem. Najpomembnejša posledica tanjšanja ozonske plasti je naraščanje UV-B sevanja. Čeprav je v celotnem sončnem sevanju, ki doseže zemeljsko površino le majhen procent UV-B sevanja, ima le-to močan vpliv na organizme (Teramura, 1983; Stapleton, 1992; Teramura in Sullivan, 1994; Sullivan in sod., 1996; Johanson, 1997; Rozema in sod., 1997). Večina poskusov z UV-B sevanjem je kratkotrajnih, čeprav ima lahko UV-B sevanje tudi kumulativen učinek (Björn in sod., 1997). Rezultati o vplivu UV-B sevanja na morfologijo in rast rastlin, ki so jih dobili raziskovalci, so zelo različni (Bornman in Teramura, 1993; Caldwell in Flint, 1994; Balaré in sod., 1996). Zato so potrebni dolgo trajajoči poskusi v naravi, kjer pride do interakcij z drugimi okoljskimi dejavniki (Björn in sod., 1997).

## 2 METODE

Raziskave o vplivu UV-B sevanja potekajo v rastnih komorah ali na prostem. Pri tem se uporabljajo ustrezne luči in filtri. Prirejeno, v bioloških poskusih uporabljeno UV-B sevanje, lahko dobimo na dva načina. Sončno sevanje lahko zastremo s filtri, ki zadržujejo različne valovne dolžine svetlobe ali pa v naravi uporabimo posebne UV luči in filtre. Občutljivost na UV-B sevanje je odvisna od jakosti fotosintezno aktivnega sevanja, pomembno pa je tudi razmerje PAR/UV-B/UV-A sevanja (Runeckles in Krupa, 1994). Obstajajo elektronski prilagodljivi sistemi, ki omogočajo realno razmerje PAR/UV-B/UV-A čez dan (Caldwell in sod., 1998; Björn in sod., 1998). V takih sistemih luči uravnavajo senzorji za UV sevanje, ki zaznavajo tako naravno UV-B sevanje, kot vsoto naravnega UV-B sevanja in UV-B sevanja emitiranega iz luči. S pomočjo teh senzorjev se ohranja določeno razmerje med obema vrstama sevanja, ki je odvisno od samega sevanja sonca, oblačnosti in drugih vremenskih dejavnikov ter od dejanskega stanjšanja ozonske plasti (Björn, 1999). Rastline so bolj občutljive na UV sevanje, če je vidna svetloba (PAR) zmanjšana (Björn, 1999). Različni avtorji poudarjajo, da je visoko razmerje PAR/UV-A/UV-B zelo pomembno ne samo zaradi fotopopravljanih mehanizmov v rastlini (Mirecki in Teramura, 1984; Holm-Hansen in sod., 1993), temveč tudi zaradi cene drugih zaščitnih mehanizmov, vključno s izgradnjo sekundarnih substanc (Caldwell in Flint, 1994; Rozema in sod., 1997). Obstajajo domneve, da se naravni zaščitni mehanizmi proti UV sevanju ne razvijejo pri majhni jakosti vidne svetlobe (Tevini in Teramura, 1989; Teramura, 1983).

### 3 REZULTATI IN RAZPRAVA

#### 3.1 Vpliv UV-B sevanja na strukturo listov in anatomijo

Naraščanje debeline lista in s tem zmanjšanje specifične listne površine, je odziv mnogih rastlin na povečano UV-B sevanje (Bornman in Teramura, 1993; Newsham in sod., 1996). Naraščanje debeline lista poveča pot žarkov do občutljivih mest v listu (Bornman in Teramura, 1993; Newsham in sod., 1996). Laski in svetleče površine prispevajo k večjemu površinskemu odboju svetlobe (Karabourniotis in sod., 1993). UV-B sevanje je povzročilo znižanje velikosti listov pri navadni in tatarski ajdi, s čemer se je znižala površina, izpostavljena UV-B sevanju (Breznik in sod., 2005a). Razvoj epidermalnih in kutikularnih struktur, plasti voska in trihomov, na katerih se UV-B sevanje sipa in odbija, je prav tako odziv rastlin na povečano UV-B sevanje. Poleg tega se zmanjša gostota rež, deformira se listna površina (Lingakumar and Kulandaivelu, 1993). Vse te spremembe listne anatomije zaradi UV-B sevanja pa lahko znižajo prevzem CO<sub>2</sub> in tako proizvodnjo asimilatov (Kakani in sod., 2003).

#### 3.2 Vpliv UV-B sevanja na fotosintezna barvila

Zmanjšanje vsebnosti klorofila zaradi UV-B sevanja je bilo dokazano v mnogih študijah na kmetijskih rastlinah. Vsebnost klorofila *a* se je npr. znižala v poskusih na prostem pri UV-B obsevanih navadni in tatarski ajdi (Breznik in sod., 2005a) ter pri navadni kumari (Yao in sod., 2006). Neznačilen vpliv UV-B sevanja pa so ugotovili v raziskavah na sončnicah in koruzi (Mark and Tevini, 1997) in na repi (Day and Demchik, 1996) in fižolu (Antonelli in sod., 1997). Povečano UV-B sevanje je povzročilo povečanje vsebnosti karotenoidov in klorofila v zelenih listih solate in znižalo vsebnost teh snovi v rdečih listih solate (Caldwell in Britz, 2006). Znižanje vsebnosti fotosinteznih barvil je večje pri dvokaličnicah kot pri enokaličnicah zaradi orientiranosti listov; ožji listi z vertikalno orientacijo ulovijo manj svetlobe kot širši listi s horizontalno namestitvijo listov (He in sod., 1993).

#### 3.3 Izgradnja zaščitnih snovi pri rastlinah, izpostavljenih UV-B sevanju

Pogost vpliv UV-B sevanja na sekundarni metabolizem je povečana vsebnost flavonoidov, fenolnih substanc, ki absorbirajo UV-B sevanje (Caldwell, 1968; Mirecki in Teramura, 1984; Tevini in sod., 1991; Caldwell in Flint, 1994; Teramura, 1983; Teramura in Sullivan, 1994), posebno še v epidermalnih celicah (Tevini in Teramura, 1989; Teramura in Sullivan, 1994; Rau in Hofmann, 1996; Sullivan in sod., 1996). UV-B sevanje je povzročilo povečanje vsebnosti flavonoidov v listih krompirja (Santos in sod., 2004). Flavonoidi delujejo poleg tega, da absorbirajo UV-B sevanje, tudi kot antioksidanti, kar še poveča njihovo vlogo pri zaščiti rastlin pred škodljivimi učinki UV sevanja (Bornman in Teramura, 1993). Flavonoidom pripisujejo tudi zaščitno vlogo pred insekti in patogeni, poleg tega pa določajo kvaliteto uživane hrane (Runeckles in Krupa, 1994). Vsebnost UV-B zaščitnih snovi se je povečala pri navadni in tatarski ajdi (Breznik in sod., 2005a) in pri grahu (Day and Vogelmann, 1995) pod vplivom UV-B sevanja.

### 3.4 UV-B sevanje in fotosinteza

Poškodbe v procesu fotosinteze so največje v fotosistemu II (Mirecki in Teramura, 1984; Caldwell in Flint, 1994; Runeckles in Krupa, 1994; Jansen in sod., 1996). UV-B sevanje povzroči tudi razpad tilakoidnih membran, vpliva na zmanjšanje vsebnosti klorofila ter poškodbe encima RUBISCO (Bornman in Teramura, 1993). V poskusih so Germ in sod. (2005) ugotovili, da izključitev sončnega UV-B sevanja ni vplivala na fotokemično učinkovitost fotosistema II pri bučah. Povečano UV-B sevanje ni vplivalo na potencialno fotokemično učinkovitost fotosistema II pri navadni in tatarski ajdi (Breznik in sod., 2005a).

Stomatarna prevodnost je pomemben dejavnik, ki vpliva na fotosintezo. Čeprav rezultati nekaterih študij kažejo, da UV-B sevanje ne vpliva na stomatarno prevodnost, npr. pri soji (Teramura in sod., 1984; Murali and Teramura, 1987) pa druge študije kažejo, na znižano stomatarno prevodnost zaradi UV-B sevanja (Pal in sod., 1998; Pal in sod., 1999).

### 3.5 Vpliv UV-B sevanja na fenološke lastnosti in rast rastlin

V večini primerov so rastline, izpostavljene povečanemu UV-B sevanju bolj kompaktne in krajše. Zmanjšanju višine rastlin zaradi UV-B sevanja so v večini primerov vzrok krajši internodiji, njihovo število ostaja enako (Tevini in Teramura, 1989; Barnes in sod., 1993; Searles in sod., 1995; Li in sod., 1998; Zhao in sod., 2003). Razvejanost, število nodijev in dolžina listnih pecljev se je znižalo pri tatarski ajdi, obsevani z UV-B sevanjem (Breznik in sod., 2004). Večina raziskovalcev pa piše o naraščanju razvejanosti pod vplivom povečanega UV-B sevanja. Mejninkamp in sod. (2001) poročajo o povečanju razrasti pri bobu zaradi povečanja UV-B sevanja. Podobno opaža Deckmyn in Impens (1999) za vrsto rudu ljujka. Rastline, obsevanje z UV-B, naj bi bile nižje zaradi sprememb v nivoju fitohormonov, posebej IAA, ki ima pomembno vplago pri rasti stebel (Mark in Tevini, 1996). Tatarska ajda, ki je bila izpostavljena povečanemu UV-B sevanju, je imela nižjo nadzemno in podzemno biomaso v primerjavi z rastlinami, ki so bile izpostavljene naravnemu sevanju (Breznik in sod., 2004). Rezultati so bili podobni tudi pri raziskavah, dobljenih pri navadni ajdi (Gaberščik in sod., 2002). Suha teža poganjkov se je v omenjeni raziskavi znižala za 24 %, suha teža korenin za 14 %. Znižanje suhe mase je lahko posledica sprememb v morfogenskih in fizioloških procesih (Correia in sod., 1999) npr. kot so znižana aktivnost encimov (Saile–Mark in Tevini, 1997), in nižja stomatarna prevodnost (Saile–Mark in Tevini, 1997) ter motnje pri preskrbi z vodo (Larcher, 1995).

### 3.6 Kako učinkuje UV-B sevanje na reprodukcijo rastlin?

Pomembno vprašanje kmetovalcev je, ali povečano UV-B sevanje zaradi tanjše ozonske plasti niža produktivnost kmetijskih rastlin in kvaliteto pridelka. UV-B sevanje povzroča spremembo v reprodukciji ali morfologiji cvetov kmetijskih rastlin in na ta način vpliva na končno produkcijo rastlin. Runeckles in Krupa (1994) ugotavljata, da UV-B sevanje pospešuje ali pa zavira cvetenje. Poleg tega, da vpliva UV-B sevanje na zmanjšano število cvetov, pa je bolj pomembno (glede na opraševalce) to, da vpliva tudi na čas, ko rastline le zacvetijo. Ta pojav lahko ima daljnosežne posledice v naravnih ekosistemih, saj lahko rastline cvetijo prej ali

kasneje, kot se pojavijo njihovi oprasovalci (Saile-Mark in Tevini, 1997). Manjše število semen so ugotovili pri obsevani navadni ajdi (Gaberščik in sod., 2002; Breznik in sod., 2005b) in pri tatarski ajdi (Breznik in sod., 2004). Negativen vpliv UV-B sevanja na reprodukcijo je znan za bob (Al-Oudat in sod., 1998). Vzrok je lahko sprememba v času cvetenja (Al-Oudat in sod., 1998), ali nižja kvaliteta peloda zaradi UV-B sevanja (Demchik in Day, 1996). Končna produktivnost rastlin je odvisna od mnogih parametrov, na katere vpliva UV-B sevanje, kot so znižanje klorofila, fotosinteze, listne površine in slabša reproduktivna sposobnost rastlin.

### 3.7 Kombinirani vplivi UV-B sevanja z drugimi dejavniki

Runeckles in Krupa (1994) na podlagi obstoječih raziskav ugotavljata, da so nekatere rastline, ki so pod stresom zaradi pomanjkanja mineralov, bolj občutljive na UV-B sevanje, nekatere pa manj. Bornman in Teramura (1993) tudi navajata, da se proces fotosinteze pri rastlinah, ki so bile izpostavljene suši in ki jih obsevamo z UV-B sevanjem, obnovi prej in v večji meri kot pri rastlinah, ki jih ne obsevamo. Vpliv dodanega UV-B sevanja na koruzo je bil odvisen od vsebnosti dušika; pri rastlinah, ki so bile pod stresom zaradi pomanjkanja dušika, je imelo UV-B sevanje manjši vpliv na neto fotosintezo (Correia in sod., 2005). Dodatek selena je omilil znižanje dejanske fotokemične učinkovitosti fotosistema II zaradi UV-B sevanja pri navadni in tatarski ajdi. Selen je prav tako omilil negativen učinek UV-B sevanja na višino rastlin in znižanje biomase pri navadni ajdi (Breznik in sod., 2005a). Študija na bombažu kaže, da povečana koncentracija CO<sub>2</sub> ne omili negativnih vplivov UV-B sevanja na rast in fiziologijo (Zhao in sod., 2003). Znanе so raziskave, ki dokazujejo, da lahko povečanje temperature omili vplive UV-B sevanja (Mark and Tevini, 1996). Omilitvene pricese lahko pripišemo višji fotosintezi, fotopopravljalnemu mehanizmu (Teramura, 1980) ali povečani akumulaciji flavonoidov, ki filtrirajo UV-B sevanje (Tevini in sod., 1991). Madronič in sod. (1991) so ocenili, da naj bi troposferni ozon v industrijskih področjih severne poloble zmanjševal količino UV-B sevanja za več kot 10%.

Potrebna je previdnost, ko rezultate, dobljene v laboratoriju prenašamo v naravo in prav tako, ko rezultate, dobljene na delu rastlin, razširjamo na celo rastlino. Na podlagi dosedanjih raziskav je težko napovedati, ali bodo okoljski dejavniki, kot so atmosferski CO<sub>2</sub>, temperatura, suša in ozon omilili ali povečali učinke, ki jih ima UV-B sevanje na rastline. Zato so potrebne dolgotrajnejše študije, ki bodo potekale v naravi in tako vključevale več okoljskih dejavnikov. Spremembe v klimatskih razmerah bodo verjetno zahtevale spremembe v kmetijstvu predvsem pri izbiri vrst in sort, manj občutljivih na UV-B sevanje.

## 4 ZAHVALA

Delo je potekalo v okviru projekta, ki ga financira slovenska raziskovalna agencija ARRS: "Fiziološki pokazatelji stresa pri kmetijskih rastlinah" (J4-6428-0105-04/4.03) ter raziskovalnega programa Združbe, odnosi in komunikacije v ekosistemih (P1-0255).

## 5 VIRI

- Al-Oudat M., Baydoun A.S., Mohammad A. 1998. Effects of enhanced UV-B on growth and yield of two Syrian crops wheat (*Triticum durum* var. *Horani*) and broad beans (*Vicia faba*) under field conditions. *Env. Exp. Bot.*, 40: 11-16.
- Antonelli F., Grifoni D., Sabatini F., Zipoli G. 1997. Morphological and physiological responses of bean plants to supplemental UV-B radiation in a Mediterranean climate. *Plant Ecol.*, 128: 127-136.
- Ballaré C.L., Scopel A.L., Stapelton A.E., Yanovsky M.J. 1996. Solar ultraviolet-B radiation affects emergence, DNA integrity, plant morphology, growth rate, and attractiveness to herbivore insects in *Datura ferox*. *Plant Physiol.*, 112: 161-170.
- Barnes P.W., Maggard S., Holman S.R., Vergara B.S. 1993. Intraspecific variation in sensitivity to UV-B radiation in rice. *Crop Sci.*, 33: 1041-1046.
- Björn L.O. 1999. Effects of ozone depletion and increased ultraviolet-B radiation on terrestrial plants. In: *Fundamentals for the Assessment of Risks from Environmental radiation*. Baumstark-Khan C. (Ed.). The Netherlands Kluwer Academic Publishers: 463-470.
- Björn L.O., Callaghan T.V., Johnsen I., Lee J.A., Manetas Y., Paul N.D., Sonesson M., Wellburn A.R., Coop D., Heide-Jorgensen H.S., Gehrke C. 1997. The effects of UV-B radiation on European heathland species. *Plant Ecol.*, 128: 252-264.
- Björn L.O., Callaghan T.V., Gehrke C., Johanson U., Sonesson M., Gwynn-Jones D. 1998. The problem of ozone depletion in Northern Europe. *Ambio*, 27: 275-279.
- Blumthaler M., Ambach W. 1990. Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine regions. *Science*, 248: 206-208.
- Bornman J.F., Teramura A.H. 1993. Effects of ultraviolet-B radiation on terrestrial plants. In: Young A.R., Björn L.O., Moan J., Nultsch W. (Eds.). *Environmental UV Photobiology*. New York, Plenum Press: 427-471.
- Breznik B., Germ M., Gaberščik A., Kreft I. 2004. The combined effects of elevated UV-B radiation and selenium on Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) habitus. *Fagopyrum*, 21: 59-64.
- Breznik B., Germ M., Gaberščik A., Kreft I. 2005a. Combined effects of elevated UV-B radiation and the addition of selenium on common and tartary buckwheat. *Photosynthetica*, 43: 583-589.
- Breznik B., Germ M., Gaberščik A., Germ M., Kreft I. 2005b. The combined effects of enhanced UV-B radiation and selenium on common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) habitus. *Fagopyrum*, 22: 83-87.
- Butler J.H., Battle M., Bender M.L., Montzka S.A., Clark A.D., Saltzman E.S., Sucher C.M., Severinghaus J.P., Elkins J.W. 1999. A record of atmospheric halocarbons during the 20th century from polar firn air. *Nature*, 399: 749-755.
- Caldwell M.M. 1968. Solar ultraviolet radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecol. Monogr.*, 38: 243-268.
- Caldwell M.M., Flint S.D. 1994. Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystems. *Clim. Change*, 28: 357-394.
- Caldwell M.M., Björn L.O., Bornman J.F., Flint S.D., Kulandaivelu G., Teramura A.H., Tevini M. 1998. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.*, 46: 40-52.

- Caldwell C.R., Britz S.J. 2006. Effect of supplemental ultraviolet radiation on the carotenoid and chlorophyll composition of green house-grown leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars. *J. Food Compos. Anal.*, 19:637-644.
- Canuto V.M., Levine J.S., Augustsson T.R., Imhoff C.L. 1982. UV radiation from the young Sun and oxygen and ozone levels in the prebiological palaeoatmosphere. *Nature*, 296: 29-31.
- Correia C.M., Torres-Pereira M.S., Torres-Pereira J.M.G. 1999. Growth, photosynthesis and UV-B absorbing compounds of Portuguese Barbela wheat exposed to ultraviolet-B radiation. *Environ. Pollut.*, 104: 383-388.
- Correia C.M., Moutinho Pereira J.M., Coutinho J.F., Björn L.O., Torres-Pereira J.M.G. 2005. Ultraviolet-B radiation and nitrogen affect the photosynthesis of maize: a Mediterranean field study. *Eur. J. Agron.*, 22: 337-347.
- Day T.A., Demchik S.M. 1996. Influence of enhanced UV-B radiation on biomass allocation and pigment concentrations in leaves and reproductive structures of greenhouse-grown *Brassica rapa*. *Vegetatio*, 127: 109-116.
- Day T.A., Vogelmann T.C. 1995. Alterations in photosynthesis and pigment distributions in pea leaves following UV-B exposure. *Physiol. Plant.*, 94: 433-440.
- Deckmyn G., Impens I. 1999. Seasonal responses of six *Poaceae* to differential levels of solar UV-B radiation. *Env. Exper. Bot.*, 41: 177-184.
- Demchik M.S., Day T.A. 1996. Effect of enhanced UV-B radiation on pollen quantity, quality and seed yield in *Brassica rapa* (*Brassicaceae*). *Am. J. Bot.*, 83: 573-579.
- Gaberščik A., Vončina M., Trošt T., Germ M., Björn L.O. 2002. Growth and production of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) treated with reduced, ambient and enhanced UV-B radiation. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.*, 66: 30-36.
- Germ M., Kreft I., Osvald J. 2005. Influence of UV-B exclusion and selenium treatment on photochemical efficiency of photosystem II, yield and respiratory potential in pumpkins (*Cucurbita pepo* L.). *Plant Physiol. Biochem.*, 43: 445-448.
- He J., Huang L.K., Chow W.S., Whitecross M.I., Anderson J.M. 1993. Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on rice and pea plants. *Aust. J. Plant Physiol.*, 20: 129-142.
- Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M., van der Linden P.J., Xiaosu D. (Eds.). 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*. Cambridge, Cambridge University Press, 944.
- Holm-Hansen O., Lubin D., Helbling E.W. 1993. Ultraviolet Radiation and its Effects on Organisms in Aquatic Environments. In: Young A.R., Björn L.O., Moan J., Nultsch W. (Eds.). *Environmental UV Photobiology*. New York, London, Plenum Press: 379-425.
- Jansen M.A.K., Greenberg B.M., Edelman M., Mattoo A.K., Gaba V. 1996. Accelerated degradation of the D2 protein of PSII under ultraviolet radiation. *Photochem. Photobiol.*, 63: 517-522.
- Johanson U. 1997. Future stratospheric ozone depletion will affect a subarctic dwarf shrub ecosystem. Doctor dissertation. Section of Plant Physiology, Lund University Lund, 1997.
- Kakani V.G., Reddy K.R., Zhao D., Sailaja K. 2003. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. *Agric. For. Meteorol.*, 120: 191-218.

- Karabourniotis G., Kyparissis A., Manetas Y. 1993. Leaf hairs of *Olea europea* protect underlying tissues against ultraviolet-B radiation damage. *Env. Exp. Bot.*, 33: 431-345.
- Kerr R.A. 1993. The ozone hole reaches a new low. *Science*, 262: 501.
- Larcher E. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer, Berlin.
- Li Y., Yue M., Wang X.L. 1998. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on crop structure, growth and yield components of spring wheat under field conditions. *Field Crops Res.*, 57: 253–263.
- Lingakumar K., Kulandaivelu G. 1993. Changes induced by ultraviolet-B radiation in vegetative growth, foliar characteristics and photosynthetic activities in *Vigna unguiculata*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 20: 299–308.
- Madronich S., Björn L.O., Ilyas M., Caldwell M.M. 1991. Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the earth's surface. In: *Environmental Effects of Ozone Depletion: 1991 Update*, United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya: 1-13.
- Manney G.L., Froidevaux L., Waters J.W., Zurek R.W., Read W.G., Elson L.S., Kumer J.B., Mergenthaler J.L., Roche A.E., O'Neill A., Harwood R.S., Mackenzie I., Swinrack R. 1994. Chemical depletion of ozone in the Arctic lower stratosphere during winter 1992–1993. *Nature*, 370: 423–429.
- Mark U., Tevini, M. 1996. Combination effects of UV-B radiation and temperature on sunflower (*Helianthus annuus* L., cv. Polstar) and maize (*Zea mays* L., cv. Zenit 2000) seedlings. *J. Plant Physiol.*, 148: 49–56.
- Mark U., Tevini M. 1997. Effects of solar ultraviolet-B radiation, temperature and CO<sub>2</sub> on growth and physiology of sunflower and maize seedlings. *Plant Ecol.*, 128: 224-234.
- Margulis L., Walker J.C.G., Rambler M. 1976. Reassessment of roles of oxygen and ultraviolet light in Precambrian evolution. *Nature*, 264: 620-624.
- Mejinkamp B.B., Doodeman G., Rozema J. 2001. The response of *Vicia faba* to enhanced UV-B radiation under low and near ambient PAR levels. *Plant Ecol.*, 154: 137-146.
- Mirecki R.M., Teramura A.H. 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.
- Murali N.S., Teramura A.H. 1987. Insensitivity of soybean photosynthesis to ultraviolet-B radiation under phosphorus deficiency. *J. Plant Nutr.*, 10: 501–515.
- Newsham K.K., McLeod A.R., Greenslade P.D., Emmet B.A. 1996. Appropriate controls in outdoor UV-B supplementation experiments. *Global Change Biol.*, 2: 319-324.
- Pal M., Jain V., Sengupta U.K. 1998. Influence of enhanced UV-B radiation on mustard: cultivar response. *Indian J. Plant Physiol.*, 3: 188–193.
- Pal M., Sengupta U.K., Srivastava A.C., Jain V., Meena R.C. 1999. Changes in growth and photosynthesis of mungbean induced by UV-B radiation. *Indian J. Plant Physiol.*, 4: 79–84.
- Rau W., Hofmann H. 1996. Sensitivity to UV-B of plants growing in different altitudes in the Alps. *J. Plant Physiol.*, 148: 21-25.
- Rozema J., van de Staaij J., Björn L.O., Caldwell M. 1997. UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. *TREE*, 12: 22-28.
- Runeckles V.C., Krupa S.V. 1994. The impact of UV-B radiation and ozone on terrestrial vegetation. *Environ. Pollut.*, 83: 191-213.



- Saile-Mark M., Tevini M. 1997. Effects of solar UV-B radiation, flowering and yield of central and southern European bush bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Ecol.*, 128: 115-125.
- Santos I., Fidalgo F., José M., Almeida J.M., Salema R. 2004. Biochemical and ultrastructural changes in leaves of potato plants grown under supplementary UV-B radiation. *Plant Sci.*, 167: 4925-4935.
- Searles P.S., Caldwell M.M., Winter K. 1995. The response of five tropical dicotyledon species to solar ultraviolet-B radiation. *Am. J. Bot.*, 82: 445-453.
- Stapleton A.E. 1992. Ultraviolet radiation and Plants: Burning Question. *The Plant Cell*, 4: 1353-1358.
- Sullivan J.H., Howells B.W., Ruthl C.T., Day T.A. 1996. Changes in leaf expansion and epidermal screening effectiveness in *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* in response to UV-B radiation. *Physiol. Plant.*, 98: 349-357.
- Tevini M., Teramura A.H. 1989. UV-B effects on terrestrial plants. *Photochem. Photobiol.*, 50: 479-487.
- Teramura A.H. 1980. Effects of ultraviolet-B irradiances on soybean. I. Importance of photosynthetically active radiation in evaluating ultraviolet-B irradiance effects on soybean and wheat growth. *Physiol. Plant.*, 48: 333-339.
- Teramura A.H. 1983. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. *Physiol. Plant.*, 58: 415-427.
- Teramura A.H., Sullivan J.H. 1994. Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynth. Res.*, 39: 463-473.
- Teramura A.H., Forseth I., Lydon J. 1984. Effects of ultraviolet-B radiation on plants during mild water stress. IV. The insensitivity of soybean internal water relations to ultraviolet-B radiation. *Physiol. Plant.*, 62: 384-389.
- Tevini M., Teramura A.H. 1989. UV-B effects in terrestrial plants. *Photochem. Photobiol.* 50: 479-487.
- Tevini M., Mark U., Saile-Mark M. 1991. Effects of enhanced solar UV-B radiation on growth and function of crop plant seedlings. *Curr. Top. Plant Biochem. Physiol.*, 10: 13-31.
- UNEP, 2002. Executive Summary. Final of UNEP/WMO Scientific Assessment of Ozone Depletion: 2002. Prepared by the Scientific Assessment Panel of the Montreal Protocol on Substances that Deplete the Ozone Layer. UNEP, Nairobi (released 23 August 2002).
- Weatherhead E.C., Reinsel G.C., Tiao G.C., Jackman C.H., Bishop L. Hollandsworth S.M., DeLuisi F.J., Keller T., Ottmans S.J., Fleming E.L., Wuebbles D.J., Kerr J.B., Miller A.J., Herman J., McPeters R., Nagatani R.M., Frederick J.E. 2000. Detecting the recovery of total column ozone. *J. Geophys. Res.*, 105: 22.
- Zhao D., Reddy K.R., Kakani V.G., Read J., Sullivan J. 2003. Growth and physiological responses of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) to elevated carbon dioxide and ultraviolet-B radiation under controlled environment conditions. *Plant Cell Environ.*, 26: 771-782.
- Yao Y., Yang Y., Ren L., Li C. 2006. UV-spectra dependence of seedling injury and photosynthetic pigment change in *Cucumis sativus* and *Glycine max*. *Env. Exp. Bot.*, 160-167.