

Efekat sunčanog ultraljubičastog-B zračenja tokom prolječnog oštećenja ozona na fotosintezu i biomasu

Proizvodnja antarktičkih vaskularnih biljaka

Fusheng S. Xiong and Thomas A. Day\*

Department of Plant Biology and The Photosynthesis Center, P.O. Box 871601, Arizona State University,

Tempe, Arizona 85827–1601

Sažetak

Procenjivali su uticaj prolječnog sunčevog UV-B zračenja, koje je prirodno pojačano tokom nekoliko dana usled oštećenja ozona, na proizvodnju biomase i fotosinteze vaskularnih biljaka duž Antarktičkog poluostrva. Prirodno rastuće biljke *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. i *Deschampsia antarctica* Desv. bile su posađene u saksiji i uzgajane pod filterima koji apsorbuju ili prenose većinu sunčevog UV-B zračenja. Biljke izložene sunčevom UV-B-u od sredine oktobra do početka januara proizvele su 11% do 22% manje ukupne, kao i nadzemne biomase, i 24% do 31% manje ukupne lisne površine. Ova smanjenja rasta nisu izgleda povezane sa smanjenjem fotosinteze same po sebi: iako su stope fotosintetske proizvodnje O<sub>2</sub> bile smanjene na bazi hlorofila i suve mase, na osnovu lisne površine nisu bili pod uticajem izlaganja UV-B. Biljke izložene UV-B zračenju bile su gušće, verovatno deblje i imale su veće koncentracije fotosinteze i UV-B apsorpcionih pigmentata. Sumnjali su da se razvijanjem debljih listova, koji sadrže više fotosintetskih i skrining pigmentata, omogućilo ovim biljkama da održe svoju fotosintetičku stopu po jedinici površine lista. Izloženost UV-B dovela je do smanjenja kvanta prinosa fotosistema II, na osnovu merenja fluorescencije adaksijalnih površina listova, a takodje su sumnjali da je UV-B pogoršao fotosintezu u gornjem mezofilu listova. Pošto je odnos promenljive i maksimalne fluorescencije, kao i početne nagib fotosintetskog svetlosnog odgovora, nisu bili pod uticajem izlaganja UV-B-u, navode da pogoršanja u fotosintezi u gornjem mezofilu su bila povezana sa enzimskim ograničenjima, nezavisnim od svetlosti, a ne fotosistemom II.

Uvod

Povećanje sunčevog UV-B zračenja (280–315 nm) dostižući Zemljinu površinu zbog oštećenja ozona stratosfere (Madronich et al., 1998) povećala je zabrinutost za UV-B uticaj na biljke (Caldvell et al., 1998). Uticaj UV-B na antarktičke organizme je od posebne važnosti zbog oštećenja ozona i povećanja sunčevog UV-B zračenja su najizraženija na Antarktiku (Madronich et al., 1998). Na primjer, koncentracije ozona iznad Antarktika može opasti za polovinu tokom australnog proljeća i dovode do udvostručavanja nivoa sunčevog UV-B (Frederik i Lubin, 1994; Booth et al., 1998a). Nekoliko studija je ispitalo uticaj UV-B na antarktičkoj bioti, i velika većina se fokusirala na morski fitoplankton; nivoi UV-B zračenja na Antarktiku mogu umanjiti fotosintezu ovim mikroorganizmima, što dovodi do smanjenja u morska produktivnost od 5% do 20% (Smith et al., 1992; Prezelin et al., 1994). Nekoliko studija je ispitalo uticaj UV-B na antarktičke kopnene biljke. U pogledu dve vaskularne biljne vrste porijeklom sa Antarktika (*Colobanthus quitensis* [Kunth] Bartl. i *Deschampsia antarctica* Desv.), Dai et al. (1999) i Ruhland i Dai (2000) su prirodno isključili UV-B uzgajanje biljaka u blizini stanice Palmer i pronađeno da su ambijentalni UV-B nivoi smanjili vegetativni rast obe vrste. Međutim, to je nepoznato da li ambijentalni UV-B nivoi takođe smanjuju fotosintezu kod ovih vrsta i da li je došlo do korelacije smanjenja rasta sa smanjenjem fotosinteze.

Izloženost biljaka UV-B u zatvorenom prostoru može narušavati sve glavne procese u fotosintezi, uključujući fotohemijske reakcije u tilakoidnim membranama, enzimski procesi u Kalvinovom ciklusu, i stomalna ograničenja difuzije CO<sub>2</sub> (Bornman, 1989; Allen et al., 1998). Nekoliko studija je pokazalo da je fotosistem II (PSII) često osjetljiv na UV-B i često se pretpostavljalo da je najosjetljivija fotosintetička meta za UV-B (Bornman, 1989; Melis et al., 1992). Međutim, UV-B-indukovana smanjenja u CO<sub>2</sub> asimilacija može da se desi bez i sa smanjenjem u funkciji PSII ali najčešće uključuje oštećenja u Calvinovom ciklusu, posredovano Rubiskom (Nogue's and Baker, 1995; Leser i Nil, 1996; Allen et al., 1999). Većina studija koje ispituju uticaj UV-B na fotosintezu sprovedeni su u komorama za rast ili staklenicima i niskim pozadinskim nivoom UV-A zračenja (315–400 nm) i vidljivo ili fotosintetički aktivnim zračenjem (PAR; 400–700 nm). Studije u zatvorenom prostoru obično imaju pretjerane UV-B odgovore, u poređenju sa onima koji se nalaze u više realističnijim studijama na otvorenom (Caldvell et al., 1994).

Dakle, nejasno je ne samo šta fotosintetički meta je najosjetljivija na UV-B, ali i da li fotosinteza uopšte reaguje na UV-B pod ekološki realističnim spektralnim režimima na otvorenom. U ovoj studiji prvo su ispitali odnos između sadržaja atmosferskog ozona i nivoa UV-B tokom proljeća duž Antarktičkog poluostrva da se utvrdi da li je oštećenje ozona odgovorno za povećan nivo UV-B. Takođe su postavili UV-B isključujuće filteri preko vaskularnih biljaka koje rastu uzduž poluostrva da procjene da li su reagovala na sunčani UV-B. Uporedili su biljke koje rastu ispod UV-B transparentnih filtera sa biljkama UV-B apsorpcionih filtera, sobzirom na njihove: (a) fotosintetske performanse, koje su procijenili merenjem parametara fluorescencije hlorofila lista i fotosintetske brzine evolucije kiseonika, (b) sposobnost oporavka od oštećenja izazvanih visokim PAR i UV-B u fotosintezi, (c) koncentracije lisno- rastvorljivih jedinjenja koja apsorbuju UV-B, hlorofila i karotenoida i (d) biomasa i površina lista proizvodnje.

MATERIJALI I METODE

## Biljni materijal i UV-B tretmani

Prirodno rastuće biljke *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. i *Deschampsia antarctica* Desv. sakupljene su 13. i 14. oktobra 1998. sa istočnog ostrva Stepping Stones (64°47'S, 64°00'9V), grupa od tri mala ostrva 3 km istočno-jugoistočno od stanice Palmer, Anvers Ostrvo duž zapadne obale Antarktičkog poluostrva. Gotovo 90% površine pokrivaju biljne zajednice koje sadrže ove vrste na ostrvu i u to vrijeme su bile bez snijega i biljke su počele da proizvode nove listove. Klima je maritimno antarktička sa srednjom godišnjom temperaturom vazduha na stanici Palmer od -2,3°C (Smith et al., 1996). Znači mjesečne temperature vazduha tokom eksperimenta su se kretale od -1,6°C u oktobru 1998. do 2,5°C u januaru 1999. Mjesečne količine padavina su bile u rasponu od 27 do 79 mm. Biljke sa prečnikom jastučića od 2,5 do 3,0 cm (*C. quitensis*) ili 5 do 6 zelenih freza (približno 2,0 cm dužine; *D. antarctica*) iskopani su sa izvornim zemljištem, postavljenim u kvadrat plastične saksije (800 cm<sup>3</sup>), zalivene i transportovane u Palmer stanice.

17. oktobra biljke su dodeljene jednom od dva UV-B tretmana na Gamage Point-u, pored Palmera Stanica. UV-B tretmani su vršeni postavljanjem biljaka ispod okvira koji drže filtere koji su provodili najviše UV-B (prenos > 90% u UV-B talasnom opsegu; Aclar Tip 22A, ProPlastics, Linden, NJ) ili apsorbujе najviše UV-B (oštra granica prenosa ispod 325 nm; Milar tip Cadco prozirni poliester, Cadillac Plastic and Chemical, Phoenix). Okviri sa filterom Aclar nazivaju se „blisko-ambijentalni UV-B” tretman, dok je Milar-filtriran ramovi se nazivaju „redukovanim UV-B” tretmanom. Okviri u obliku klina su konstruisani od 2,5 cm<sup>3</sup> drveta i bile su dugačke 90 cm i široke 80 cm u osnovi. Zadnji deo okvira bio je visok 65 cm. Prednja strana u obliku klina ramova nagnutih 30° i okrenutih ka severu. Donji dio ramova su bili prikovani za komad šperploče postavljen na tlo. Okviri su bili prekriveni filterima osim donja polovina zadnjeg panela da bi se olakšala cirkulacija vazduha, a filteri su zamenjeni svakih 12 dana. Bila su tri replicirana okvira za svaki UV-B tretman, i 25 nasumično izabranih biljaka svake vrste stavljene su pod sredinu svakog okvira. Biljke su zalivane svakog drugog dana i jednom mesečno đubrene sa Miracle-Gro đubrivom (Merisvil, Ohajo). Da bismo okarakterisali razlike između naših tretmana, izmjeri se nekoliko mikroklimatskih varijabli ispod centra jednog okvira sa filterom Aclar, jednog okvira sa filterom Milar, i susedno otvoreno ili ambijentalno područje svakih 30 s i izračunali srednju vrijednost na sat sa dataloggerima (21Ks, Campbell Scientific Inc., Logan, UT) od 17. oktobra 1998. do 10. januara, 1999. Temperatura vazduha krošnje (visine 2 cm) i temperatura zemljišta u saksiji (dubine 2 cm) u sredini svakog okvira mereni su sa zaštićenom finom žicom bakar-konstantnim termoparovima, dok su mjereni PAR, UV-A i UV-B sa kvantnim sensorima (LI-190SA, LI-COR, Lincoln, NE), i širokopojasni UV-A (SKU420, Skie, Povia, UK) i UV-B (SKU430, Skie) dozimetrima. Da bi izračunali integrisana dozu iz izlaza ovih širokopojasnih UV dozimetara, kalibrirani su upoređivanjem njihovog podnevnog izlaza u ambijentalnim (nefiltriranim) uslovima do simultanog spektralna merenja izvršena skenirajućim spektrometrom (SUV-100, Biospherical Instruments, San Diego; Booth et al., 1998b) nakon Dai et al. (1999). Tamo bila je jaka linearna korelacija ( $r^2 = 0,98$ ) između izlaz senzora SKU420 i integrisanog UV-A zračenje koje meri SUV-100. Postojao je i a

jaka linearna korelacija ( $r^2 = 0,97$ ) između izlaza Skie UV-B (SKU430) senzora i biološki efikasni UV-B (UV-BBE) izmereno pomoću SUV-100, korišćenjem generalizovanog spektra delovanja na oštećenja biljaka (Caldwell, 1971) normalizovan na 300 nm.

## REZULTATI I DISKUSIJA

### Djelovanje mikroklimе

Analize mikroklimatskih podataka iz UV-B tretiranja su otkrile da dnevna (PAR = 100 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) i srednje dnevna UV-BBE zračenja (biološki efikasni UV-B zasnovan na Caldwellovom (1971) generalizovanom spektru štetnog djelovanja na biljke) pod UV-B blisko-ambijentalnim (Aclar filter) i smanjenim UV-B (Milar filter) tretmanima činili su prosečno 83% i 13% ambijentalnog nivoa tokom eksperimenta (oktobar 17, 1998–10. januar 1999). Srednja dnevna UV-A zračenja i PAR pod oba tretmana UV-B u proseku su iznosila 80% i 90% ambijentalnog nivoa. Srednje vrijednosti dnevne temperature i temperature vazduha u krošnjama u oba tretiranja UV-B zračenjem su bile povišene za 5°C i 3,5°C iznad ambijentalne.

Solarni UV-B je u negativnoj korelaciji sa sadržajem ozonske kolone

Tokom eksperimenta postojala su tri perioda relativno ozbiljnog oštećenja ozona (130–210 DU [Dobson jedinice]) koja se dogodila sredinom oktobra, početkom novembra, i početkom decembra (slika 1A). Prosečni sadržaj ozonske kolone tokom eksperimentalnog perioda bio je 281 DU, što se prevodi u 20% oštećenja ozona, pod pretpostavkom da je ozonski stub bez poremećaja 350 DU (Lubin et al., 1992; Frederick and Lubin, 1994). Linearna korelacija/regresija na najmanjim kvadratima analize koncentracije ozona i podnevne UVBBE otkrili značajnu negativnu korelaciju između ove varijable ( $P < 0,01$ ;  $r^2 = 0,31$ ; Slika 1E, umetak). Zbog moguće nelinearnosti, takođe su ispitali ovaj odnos koristeći Spearmanovu rang korelaciju analiza (Sokal i Rohlf, 1981). Ova analiza je takođe pokazala značajnu negativnu korelaciju između sadržaja kolone ozona i podnevne UV-BBE ( $P < 0,01$ ;  $r_s = -0,50$ ). Uzeći u obzir neke od varijabilnosti UV-BBE kao što su oblačnost i ugao Sunca, takođe su ispitali trendove u UV-BBE korišćenjem odnosa UV-BBE:PAR. Linearna regresiona analiza sadržaja ozonske kolone i podnevni UV-BBE:PAR se pokazala oš jača, značajan negativan odnos između ovih varijabli ( $P < 0,01$ ,  $r^2 = 0,68$ ), kao i Spirmanova korelacija ranga analiza ( $P < 0,01$ ;  $r_s = -0,80$ ; slika 1E).

Značajne negativne korelacije između sadržaja kolone ozona i podnevnih nivoa UV-BBE ( $r^2 = 0,31$ ) i UV-BBE:PAR ( $r^2 = 0,68$ ) preko niza eksperimenta, snažno sugerišu da su viši nivoi UV-BBE zračenja barem delimično mogli doprinijeti oštećenju ozona. Odnosi UV-B- prema-PAR tokom eksperimenta bili su visoki

u poređenju sa vrednosti iz nižih geografskih širina. Na primer, integrisani odnos UV-B i PAR mjereni pod vedrim nebom u podne u ljeto u Logan, UT (Caldvell et al., 1994) i Neuherberg, Nemačka (Thiel et al., 1996) iznosio je 0,0056 i 0,0037, dok je ovaj odnos u proseku iznosio 0,0080 (maksimalno 0,0126) u podne tokom ovog eksperimenta.

#### Izlaganje UV-B-u smanjuje biomasu i produkciju lisne površine

Tokom perioda rasta od 85 dana (17. oktobar 1998– 10. januara 1999.), biljke *D. antarctica* i *C. quitensis* proizvele su 22% i 11% manje ukupne biomase, pod skoro ambijentalnim UV-B nego pod smanjenim UV-B zračenjem ( $P < 0,05$ ; sl. 2, A i B). Efekti tretiranja bili su više izraženi na nadzemnoj nego podzemnoj proizvodnji biomase u obe vrste. I *D. antarctica* i *C. quitensis* su proizveli 18% i 11% manje nadzemne biomase, pod ambijentalnim UV-B zračenjem ( $P < 0,05$ ). Nasuprot tome, nije bilo značajan efekat UV-B tretiranja na proizvodnju mase korena kod *C. quitensis* i samo tendencija ( $P < 0,10$ ) za manju masu korena pod UV-B blisko-ambijentalnog kod *D. antarctica*. Nije iznenađujuće, odnos korena i izdanka imao je tendenciju da bude veći pod UV-B blisko-ambijentalnog kod obje vrste ( $P < 0,10$ ; podaci nisu prikazani). Prečnici jastuka biljaka *C. quitensis* pod UV-B blisko-ambijentalnim bili su 9% manji, a oranice *D. antarctica* su bile 15% kraće od onih pod smanjenim UV-B ( $P < 0,05$ ; Slika 2, C i D). Pored toga, *C. quitensis* i *D. antarctica* pod UV-B blisko-ambijentalnim proizvodile su 24% i 31% manje ukupne lisne površine od onih pod smanjenim UV-B zračenjem (slika 2, E i F;  $P < 0,05$ ). Dai et al. (1999) i Ruhland i Dej (2000) filtrirali su UV-B preko prirodno rastućih biljaka za cijelu sezonu (početak novembra – početak marta) na drugim lokacijama u blizini stanice Palmer i takođe su otkrili da ambijentalni UV-B smanjuje vegetativni rast ovih vrsta. Sve zajedno, ovi rezultati ukazuju da sunčevo UV-B zračenje duž Poluostrva predstavlja ekološki stres koji može dosledno ograničavati performanse vaskularnih biljaka.

#### Izlaganje UV-B-u povećava specifičnu lisnu masu (SLM) i koncentracije pigmenta

Kod obje vrste biljaka izložene blisko-ambijentalnom UV-B je bila znatno veća SLM ( $P < 0,01$ ). SLM od *C. quitensis* i *D. antarctica* pod skoro ambijentalnim UV-B je bio 30% i 25% veći od onog pod smanjenim UV-B (slika 3, A i B). U obe vrste, biljke izložene UV-B skoro-ambijentalnom takođe su imale veće koncentracije u listovima jedinjenja koja apsorbuju UV-B na osnovu površine ( $P < 0,05$ ; sl. 4, umetak), i postojala je tendencija ovog trenda na bazi suve mase takođe ( $P < 0,10$ , podaci nisu prikazani). Koncentracije su procenjivali merenjem apsorbanacija na 300 ili 330 nm. Veće koncentracije jedinjenja koja apsorbuju UV zračenje su takođe bila evidentna u spektrima apsorpcije metanolnih ekstrakata koje su koristili za procenu koncentracije fotosintetskih pigmenta (slika 4). Koncentracije karotenoida na osnovi listova je takođe bila značajno veća kod obe vrste pod UV-B bliskom ambijentu (Slika 4;  $P < 0,05$ ). Ukupne koncentracije hlorofila su bile viši na osnovu lisne površine kod obe vrste pod UV-B blizu ambijentalnog

( $P < 0,10$ ; slika 4, umetak), ali ne na na bazi suve mase (podaci nisu prikazani). Nije bilo značajnih efekata UV-B tretiranja na odnos hlorofil a/b u bilo kojoj vrsti.

Izlaganje UV-B-u ne utiče na lisnu stopu fotosinteze

Stope zasićenja svjelošću POE (fotosintetička produkcija  $O_2$ ) na osnovu lisne površine nisu bili pod uticajem UV-B tretiranja kod bilo koje vrste na bilo kojem od četiri datuma uzorkovanja (slika 5A). Međutim, ukupno na osnovu koncentracije hlorofila, POE je značajno niže pod UV-B blisko-ambijentalnim kod obje vrste na tri od četiri datuma uzorkovanja ( $P < 0,05$ ). Izvedeći srednje vrednosti iz četiri datuma uzorkovanja, POE po koncentraciji hlorofila bila je 17% (*C. quitensis*) i 23% (*D. antarctica*) niže kod biljaka pod blisko-ambijentalnim UV-B (slika 5B), sa pojedinačnim datumima uzorkovanja znači da je od 8% do 25% niži kod *C. quitensis* i od 12% do 33% niže kod *D. antarctica* pod UV-B blisko-ambijentalnim. Pored toga, POE po suvoj masi lista takođe je bila znatno niža u okolini UV-B u obe vrste na tri od četiri datumi uzorkovanja ( $P < 0,05$ ). Usrednjavanje sredstava iz četiri datuma uzorkovanja, POE po suvoj masi je bio 21% (*C. prettinsis*) i 26% (*D. antarctica*) niže kod biljaka pod blisko-ambijentalnom UV-B (slika 5C). Na osnovu lisne površine ni početni nagib krive svetlosnog odziva niti su bile pogođene maksimalne stope POE (pri visokom PAR). UV-B tretmanom u bilo kojoj vrsti datum (sl. 6, A i B). Na bazi hlorofila tamo nisu bili efekti tretmana na početnim padinama krive svetlosnog odziva kod obe vrste (slika 6, C i D). Međutim, maksimalne stope POE (pri visokom PAR) bile su znatno niže kod biljaka obje vrste pod blisko-ambijentalnim UV-B na oba datuma uzorkovanja. Smanjenje vegetativnog rasta i proizvodnje biomase otkriveni su kod drugih vrsta u ambijentu Studije isključivanja UV-B filtera (Ballare' et al., 1996; Krizek et al., 1997, 1998; Mazza et al., 1999). Nekoliko mehanizama je predloženo da se objasni ovo smanjenje rasta. Jedan kandidat je smanjen fotosintetički stopa po jedinici površine lista, iako postoji malo dokaza za ovaj mehanizam u terenskim studijama. Iako nijedna od gore navedenih studija isključenja nije procenila UV-B efekte na fotosintezu, Ballare' et al. (1996) sugerišu da smanjenja proizvodnje biomase nisu posledica oštećenja u fotosintezi, pošto parametar analize rasta neto stopa asimilacije (suva masa proizvedena po listu površine u vremenu) nije bio pod uticajem UV-B nivoa.

## ZAKLJUČCI

Pružamo dokaze da je oštećenje ozona najmanje delimično odgovorno za povećane nivoe UV-B duž Antarktičkog poluostrva tokom ovog eksperimenta. Nadalje, izlaganje nativnih vaskularnih biljaka ovim nivoima UV-B dovele su do značajnog smanjenja u proizvodnji biomase i površini lista. Stope fotosintetičke razmjene gasova, na osnovu površine lista, nisu bile pod uticajem izlaganja UV-B, i ne mogu objasniti ova smanjenja rasta. Listovi biljaka izloženih UV-B zračenju bili su gušći, verovatno deblji, i imali veće koncentracije fotosintetičkih i UVB-upijajućih pigmenata. Sumnjaju da su razvoji debljih listova, koji sadrže više fotosintetskih pigmenata, omogućili ovim biljkama da održe njihove stope

fotosinteze po jedinici lisne površine sličnim biljkama pod smanjenim nivoom UV-B. Međutim, nedostatak sredstava potrebnih za izgradnju površine listova i naknadno smanjenje cijele fotosintetske površine biljke tokom sezone bi na kraju mogla objasniti smanjenja u smanjenje rasta i biomase za koje su smatrali da se može pripisati solarnom UV-B. Izloženost sunčevom UV-B je smanjio FPSII, iako je Fv/Fm bio nepromenjen, što sugeriše da je UV-B poremetio fotosintezu, barem u gornjem mezofilu listova, i da je ovo bilo povezano sa enzimskim ograničenjima, nezavisnim od svetlosti, a ne direktno oštećenje PSII.

### Citirana literatura

**Adamse P, Britz SJ** (1992) Amelioration of UV-B damage under high irradiance: I. Role of photosynthesis. *Photochem Photobiol* **56**: 645–654

**Allen DJ, Nogue´s S, Baker NR** (1998) Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis? *J Exp Bot* **49**: 1775–1788

**Allen DJ, Nogue´s S, Morison JIL, Greenslad PD, McLeod AR, Baker NR** (1999) A thirty percent increase in UV-B has no impact on photosynthesis in well-watered and droughted pea plants in the field. *Global Change Biol* **5**: 235–244

**Anderson JM, Chow WS, Goodchild DJ** (1988) Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation. *In* JR Evans, S Von Caemmerer, WW Adams III, eds, *Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade*. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne, Australia, pp 11–16

**Ballare´ CL, Scopel AL, Stapleton AE, Yanovsky MJ** (1996) Solar ultraviolet-B radiation affects seedling emergence, DNA integrity, plant morphology, growth rate, and attractiveness to herbivore insects in *Datura ferox*. *Plant Physiol* **112**: 161–170

**Barnes PW, Flint SD, Caldwell MM** (1990) Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation. *Am J Bot* **77**: 1354–1360

**Beyschlag W, Barnes PW, Flint SD, Caldwell MM** (1988) Enhanced UV-B irradiation has no effect on photosynthetic characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) and wild oat (*Avena fatua* L.) under greenhouse and field conditions. *Photosynthetica* **22**: 516–525

**Booth CR, Diaz SB, Cabasug LW, Mestechkina T, Robertson JS, Ebrahimjian JC** (1998a) UV irradiance measurements in Antarctica: results of ten years of data collection. *In* Abstracts of the European Conference on Atmospheric UV Radiation. Finnish Meteorological Institute, Helsinki, Finland, p 9

**Booth CR, Ebrahimjian JC, Mestechkina T, Cabasug LW, Robertson JS, Tusson IVJR** (1998b) NSF Polar Programs UV Spectroradiometer Network, 1995–1997 Operations Report. Biospherical Instruments, San Diego

**Bornman JF** (1989) Target sites of UV-B radiation in photosynthesis of higher plants. *J Photochem Photobiol B Biol* **4**: 145–156

- Bornman JF, Vogelmann TC, Martin G** (1991) Measurement of chlorophyll fluorescence within leaves using a fiber optic microprobe. *Plant Cell Environ* **14**: 719–725
- Caldwell MM** (1971) Solar UV irradiation and the growth and development of higher plants. In AC Giese, ed, *Photophysiology*, Vol 6. Academic Press, New York, pp 131–177
- Caldwell MM, Flint SD, Searles PS** (1994) Spectral balance and UV-B sensitivity of soybean: a field experiment. *Plant Cell Environ* **17**: 267–276
- Caldwell MM, Teramura AH, Tevini M, Bornman JF, Björn LO, Kulandaivelu G** (1998) Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. *J Photochem Photobiol B Biol* **46**: 40–52
- Day TA, Ruhland CT, Grobe CW, Xiong FS** (1999) Growth and reproduction of Antarctic vascular plants in response to warming and UV radiation reductions in the field. *Oecologia* **119**: 24–35
- Day TA, Vogelmann TC** (1995) Alterations in photosynthesis and pigment distributions in pea leaves following UV-B exposure. *Physiol Plant* **94**: 433–440
- Figueroa FL, Salles S, Aguilera J, Jiménez C, Mercado J, Vinegla B, Flores-Moya A, Altamirano M** (1997) Effect of solar radiation on photoinhibition and pigmentation in the red alga *Porphyra leucosticta*. *Mar Ecol Prog Ser* **151**: 81–90
- Fiscus EL, Booker FL** (1995) Is increased UV-B a threat to crop photosynthesis and productivity? *Photosynth Res* **43**: 81–92
- Frederick JE, Lubin D** (1994) Solar ultraviolet irradiance at Palmer Station, Antarctica. In CS Weiler, PA Penhale, eds, *Ultraviolet Radiation in Antarctica: Measurements and Biological Effects*. Antarctic Research Series, Vol 62, American Geophysical Union, Washington, DC, pp 43–52
- Genty B, Briantais MJ, Baker NR** (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta* **990**: 87–92
- Gomez I, Perez-Rodriguez E, Vinegla B, Figueroa FL, Karsten U** (1998) Effects of solar radiation on photosynthesis, UV-absorbing compounds and enzyme activities of the green alga *Dasycladus vermicularis* from southern Spain. *J Photochem Photobiol B Biol* **47**: 46–57
- Gong H, Nilsen S** (1989) Effect of temperature on photoinhibition of photosynthesis, recovery, and turnover of the 32 kD chloroplast protein in *Lemna gibba*. *J Plant Physiol* **135**: 9–14
- Gonzalez R, Mepsted R, Wellburn AR, Paul ND** (1998) Non-photosynthetic mechanisms of growth reduction in pea (*Pisum sativum* L.) exposed to UV-B radiation. *Plant Cell Environ* **21**: 23–32
- Gonzalez R, Paul ND, Percy K, Ambrose M, McLaughlin CK, Barnes JD, Areses M, Wellburn AR** (1996) Responses to ultraviolet-B radiation (280–315 nm) of pea (*Pisum sativum*) lines differing in leaf surface wax. *Physiol Plant* **98**: 852–860



- Hada M, Tsurumi S, Suzuki M, Wellmann E, Hashimoto T** (1996) Involvement and non-involvement of pyrimidine dimer formation in UV-B effects on *Sorghum bicolor* Moench seedlings. *J Plant Physiol* **148**: 92–99
- Herrmann H, Ha¨der D-P, Ghetti F** (1997) Inhibition of photosynthesis by solar radiation in *Dunaliella salina*: relative efficiencies of UV-B, UV-A and PAR. *Plant Cell Environ* **20**: 359–365
- Hunt JE, McNeil DL** (1998) Nitrogen status affects UV-B sensitivity of cucumber. *Aust J Plant Physiol* **25**: 79–86
- Jansen MAK, Gaba V, Greenberg BM, Mattoo AK, Edelman M** (1996) Low threshold levels of ultraviolet-B in a background of photosynthetically active radiation trigger rapid degradation of the D2 protein of photosystem II. *Plant J* **9**: 693–699
- Johanson U, Gehrke C, Bjo¨rn LO, Callaghan TV** (1995) The effects of enhanced UV-B radiation on the growth of dwarf shrubs in a subarctic heathland. *Funct Ecol* **9**: 713–719
- Kang HS, Hidema J, Kumagai T** (1998) Effects of light environment during culture on UV-induced cyclobutyl pyrimidine dimers and their photorepair in rice (*Oryza sativa* L.). *Photochem Photobiol* **68**: 71–77
- Krause GH, Schmude C, Garden H, Koroleva OY, Winter K** (1999) Effects of solar ultraviolet radiation on the potential efficiency of photosystem II in leaves of tropical plants. *Plant Physiol* **121**: 1349–1358
- Krizek DT, Britz SJ, Mirecki RM** (1998) Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on growth of cv. New Red Fire lettuce. *Physiol Plant* **103**: 1–7
- Krizek DT, Mirecki RM, Britz SJ** (1997) Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on growth of cucumber. *Physiol Plant* **100**: 886–893
- Lesser MP, Neale PJ** (1996) Acclimation of Antarctic phytoplankton to ultraviolet radiation: ultraviolet-absorbing compounds and carbon fixation. *Mol Marine Biol Biotechnol* **5**: 314–325
- Levall MW, Bornman JF** (2000) Differential response of a sensitive and tolerant sugarbeet line to *Cercospora beticola* infection and UV-B radiation. *Physiol Plant* **109**: 21–27
- Lichtenthaler HT, Wellburn AR** (1983) Determination of total carotenoid and chlorophyll *a* and *b* of leaf segments in different species. *Biochem Soc Trans* **11**: 591–592
- Lubin D, Mitchell BG, Frederick JE, Albert AD, Booth CR, Lucas T, Neuschuler D** (1992) A contribution toward understanding the biospherical significance of Antarctic ozone depletion. *J Geophys Res* **97**: 7817–7828
- Madronich S, McKenzie RL, Bjo¨rn LO, Caldwell MM** (1998) Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface. *J Photochem Photobiol B Biol* **46**: 5–19

**Mazza CA, Battista D, Zima AM, Szwarcberg-Bracchitta M, Giordana CV, Acevedo A, Scopel AL, Ballare' CL** (1999) The effects of solar ultraviolet-B radiation on the growth and yield of barley are accompanied by increased DNA damage and antioxidant responses. *Plant Cell Environ* **22**: 61–70

**Melis A, Nemson JA, Harrison MA** (1992) Damage to functional components and partial degradation of photosystem II reaction center proteins upon chloroplast exposure to ultraviolet-B radiation. *Biochim Biophys Acta* **1100**: 312–320

**Nilawati J, Greenberg BM, Smith REH** (1997) Influence of ultraviolet radiation on growth and photosynthesis of two cold ocean diatoms. *J Phycol* **33**: 215–224

**Nogues S, Baker NR** (1995) Evaluation of the role of damage to photosystem II in the inhibition of CO<sub>2</sub> assimilation in pea leaves on exposure to UV-B radiation. *Plant Cell Environ* **18**: 781–787

**Pfundel EE, Pan RS, Dilly RA** (1992) Inhibition of violaxanthin deepoxidation by ultraviolet-B radiation in isolated chloroplasts and intact leaves. *Plant Physiol* **98**: 1372–1380

**Prezelin BB, Boucher NB, Smith RC** (1994) Marine primary production under the influence of the Antarctic ozone hole: Icecolors '90. In CS Weiler, PA Penhale, eds, *Ultraviolet Radiation in Antarctica: Measurements and Biological Effects*. Antarctic Research Series, Vol 62, American Geophysical Union, Washington, DC, pp 159–186

**Rousseaux MC, Ballare' C, Giordano CV, Scopel AL, Zima AM, Szwarcberg-Bracchitta M, Searles PS, Caldwell MM, Diaz SB** (1999) Ozone depletion and UVB radiation: impact on plant DNA damage in southern South America. *Proc Natl Acad Sci USA* **96**: 15310–15315

**Ruhland CT, Day TA** (2000) Effects of ultraviolet-B radiation on leaf elongation, production and phenylpropanoid concentrations of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* in Antarctica. *Physiol Plant* **109**: 244–251

**Schreiber U, Schiwa U, Bilger W** (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth Res* **10**: 51–62

**Searles PS, Caldwell MM, Winter K** (1995) The response of five tropical dicotyledon species to solar ultraviolet-B radiation. *Am J Bot* **82**: 445–453

**Sivak MN, Walker DA** (1985) Chlorophyll *a* fluorescence: can it shed light on fundamental questions in photosynthetic carbon dioxide fixation? *Plant Cell Environ* **8**: 439–448

**Smith RC, Prezelin BB, Baker KS, Bidigare RR, Boucher NP, Coley T, Karentz D, MacIntyre S, Matlick HA, Menzies D, Ondrusek M, Wan Z, Waters KJ** (1992) Ozone depletion: ultraviolet radiation and phytoplankton biology in antarctic waters. *Science* **255**: 952–959

**Smith RC, Stammerjohn SE, Baker KS** (1996) Surface air temperature variations in the western Antarctic Peninsula region. In RM Ross, EE Hofman, LB Quetin, eds, *Foundations for Ecological Research West of*

the Antarctic Peninsula. Antarctic Research Series, Vol 70, American Geophysical Union, Washington, DC, pp 105–121

**Sokal PR, Rohlf FJ** (1981) Biometry. WH Freeman and Company, New York

**Stapleton AE, Walbot V** (1994) Flavonoids can protect maize DNA from the induction of ultraviolet radiation damage. *Plant Physiol* **105**: 881–889

**Sukhvibul N, Whiley AW, Smith MK, Hetherington SE** (2000) Susceptibility of mango (*Mangifera indica* L.) to cold-induced photoinhibition and recovery at different temperatures. *Aust J Agric Res* **51**: 503–513

**Thiel S, Dörhring T, Köfelerlein M, Kosak A, Martin P, Seidlitz HK** (1996) A phytotron for plant stress research: how far can artificial lighting compare to natural sunlight? *J Plant Physiol* **148**: 456–463

**Xiong FS, Mueller EC, Day TA** (2000) Photosynthetic and respiratory acclimation and growth response of Antarctic vascular plants to contrasting temperature regimes. *Am J Bot* **87**: 700–710

**Xiong FS, Ruhland CT, Day TA** (1999) Photosynthetic temperature response of the Antarctic vascular plants *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica*. *Physiol Plant* **106**: 276–286