

GDK: 111.21:174:7 *Picea abies* L.(046)

Prispelo / Received: 11. 03. 2005

Sprejeto / Accepted: 06. 10. 2005

Izvirni znanstveni članek

Original scientific paper

UČINEK ULTRAVIJOLIČNEGA SEVANJA NA SMREKO (*Picea abies* (L.) Karst.) IN POSLEDICE ZA GORSKI GOZDNI EKOSISTEM

Tadeja TROŠT SEDEJ¹

Izvleček

Rastline, ki uspevajo v gorah, so pogosto izpostavljene stresnim razmeram, predvsem povečani jakosti sevanja UV-B, skrajnim temperaturnim razmeram ter pomanjkanju vode in hranil. Odziv smreke na okoljske razmere je kompleksen. Pri enoletnih iglicah v visokogorju smo izmerili manjšo fotokemično učinkovitost in vsebnost klorofilov, kar kaže na občutljivost mladih iglic, kjer zaščitni mehanizmi še niso dokončno razviti. Pri starejših iglicah razlika ni bila več statistično značilna, zato sklepamo, da se poškodbe v drugem in tretjem letu preprečijo ali popravijo. Pri dveletnih iglicah smreke z visokogorskega rastišča je bil dihalni potencial značilno manjši in vsebnost UV-B absorbirajočih snovi značilno večja, kar pojasnjujemo s tem, da so dveletne iglice z visokogorskega rastišča med tremi starostnimi razredi najbolj odporne proti UV-B sevanju. Iz rezultatov sicer ne moremo sklepati, v kolikšni meri je k odzivu rastline prispeval posamezni stresni dejavnik, vendar lahko trdimo, da je smreka razmeroma dobro prilagojena na velike jakosti UV-B sevanja in stresne razmere, kakršne vladajo v visokogorju.

Ključne besede: smreka (*Picea abies*), drevesa, UV-B sevanje, fotokemična učinkovitost, ETS, UV-B absorbirajoče snovi, vsebnost klorofila, višinski gradient, visokogorsko rastišče, stres

THE EFFECT OF ENHANCED UV-B RADIATION ON NORWAY SPRUCE (*Picea abies* (L.) Karst.) AND CONSEQUENCES FOR THE MOUNTAIN FOREST

Abstract

Norway spruce trees from the subalpine stand are exposed not only to high UV-B radiation but also to a complex of other environmental factors, such as high photosynthetically active radiation, extreme temperature conditions, deficient water and mineral supply, which might cause stress responses. Current year needles from the subalpine stand exhibited lower photochemical efficiency and total chlorophyll content compared to samples from lower altitudes. The result suggested that young needles were most vulnerable to stress factors, since the protective mechanisms were not fully developed. Current+1 year needles from the subalpine stand exhibited lower ETS values and higher total UV-B absorbing compounds, which may be interpreted as most successful protection against UV-B radiation of current+1 year needles among the three needle age classes. Despite the obtained results, the effect of a single stress factor on spruce could not be easily drawn out. Still, we may assume that the spruce is quite tolerant to high UV-B radiation and other extreme environmental factors in the mountains.

Key words: Norway spruce (*Picea abies*), trees, UV-B radiation, photochemical efficiency, ETS, UV-B absorbing compounds, chlorophyll content, altitude gradient, high altitude plants, stress

¹ Asist. dr. T. T. S., Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo; Večna pot 111, SI-1000, Ljubljana, tadeja.trost@bf.uni-lj.si

**VSEBINA
CONTENTS**

1	UVOD	7
	INTRODUCTION	
2	MATERIAL IN METODE.....	12
	MATERIAL AND METHODS	
3	REZULTATI	15
	RESULTS	
4	RAZPRAVA.....	18
	DISCUSSION	
5	ZAKLJUČEK	21
	CONCLUSION	
6	SUMMARY	21
	POVZETEK	
7	VIRI	23
	REFERENCES	

1 UVOD

INTRODUCTION

Okoljski problem, ki je v zadnjih desetletjih pritegnil precej pozornosti, je tanjšanje ozonske plasti v stratosferi in vpliv tanjšanja na biosfero. Posledica tanjšanja plasti ozona v stratosferi so čedalje večje jakosti sevanja UV-B, ki jim je izpostavljena biosfera (MADRONICH et al., 1998). Sevanje UV-B neposredno in posredno učinkuje na številne biološke ter kemijske procese. Rastline se na povečano sevanje UV-B odzivajo na različne načine in poskušajo preprečiti škodljive učinke. Spremembe biokemijskih procesov ali poškodbe celičnih struktur se pogosto izrazijo v spremenjeni rasti in razvoju organa ali organizma, kar vodi v spremenjena tekmovalna razmerja med vrstami, spremenjeno občutljivost rastline za rastlinojede in patogene organizme, moteno razgradnjo snovi ter kroženje hranil, kar skupaj lahko spremeni zgradbo in delovanje ekosistema. Tako se vpliv sevanja UV-B na celičnem nivoju kaže v kompleksnih spremembah v ekosistemu.

Slovenijo prekriva nad 60 % gozdnih površin. Smreka je druga najbolj pogosta drevesna vrsta slovenskih gozdnih združb in gospodarsko pomemben vir lesa. Poznavanje učinkov ultravijoličnega sevanja na smreko je zato pomembno za predvidevanje morebitnih sprememb v gozdnih ekosistemih. Negativni učinek povečanega sevanja UV-B na smreko bi bil okoljsko precej bolj problematičen kot negativni učinek na manj razširjene rastlinske vrste.

1.1 VPLIV UV SEVANJA NA RASTLINE

THE EFFECT OF UV-B RADIATION ON PLANTS

UV sevanje pri rastlini sproži procese, ki povečajo odpornost rastline na sevanje ali pa procese, ki pripeljejo do poškodb celičnih struktur in zaviranja življenjskih procesov. Pod vplivom UV sevanja se lahko spremenijo celična zgradba, ekspresija genov, vsebnosti različnih zaščitnih snovi in celični procesi, kar vpliva na rast in razvoj rastline (BJÖRN, 1998).

Na prodiranje UV-B sevanja skozi list vplivajo anatomija lista, vsebnost in porazdelitev UV-B absorbirajočih snovi in fiziološki procesi. Listna povrhnjica je prvi filter UV-B sevanju. Meritve pri različnih rastlinskih vrstah so pokazale, da mezofil doseže med 0 in

40 % UV-B sevanja. Prodiranje UV-B sevanja se zmanjšuje s starostjo lista. Sintezo fenolnih snovi sprožijo različni okoljski dejavniki. Listi, ki se razvijajo v senci, prepuščajo več UV-B kot sončni listi, kar je povezano z različno vsebnostjo UV-B absorbirajočih snovi in debelino listne povrhnjice (RUHLAND / DAY, 1996). Počasi rastoče rastline in drevesa, ki težje obnovijo poškodovana tkiva, proizvajajo večje količine sekundarnih metabolitov, med njimi tudi UV-B absorbirajočih snovi, kot hitro rastoče vrste. Sekundarni metaboliti imajo pomembno vlogo pri zaščiti rastline pred stresnimi dejavniki (BAZZAZ et al., 1987; HERMS / MATTSON, 1992).

UV sevanje učinkuje na celično ultrastrukturo. Škodljivo delovanje sevanja na DNK poteka neposredno fotokemično in v manjšem obsegu posredno prek prostih radikalov (HADA et al., 1996). UV-B sevanje neposredno fotokemično deluje na proteine in posredno prek delovanja UV-B na DNK (WILSON et al., 1995). UV sevanje povzroča peroksidacijo lipidov celičnih membran (PANAGOPOULOS et al., 1990). Pod vplivom UV-B sevanja pride do povečane prepustnosti celične membrane za vodo in zato do zmanjšane viskoznosti citoplazme ter spremembe v njenem gibanju. Lahko se spremeni zgradba organelov (LICHTSCHEIDL-SCHULTZ, 1985). Celične makromolekule, kot so nukleinske kisline, proteini, membranski lipidi, nenasičene maščobne kisline in ogljikove spojine se poškodujejo ob reakcijah s prostimi radikali in aktiviranimi oblikami kisika. Vsebnost prostih radikalov v celici v stresnih razmerah naraste (DHINDSA et al., 1981).

UV sevanje vpliva na biokemijske in fiziološke procese rastline. Različen odziv rastline je odvisen od številnih dejavnikov, kot so odpornost rastline na UV sevanje, ontogenetska stopnja razvoja in interakcije UV sevanja z drugimi dejavniki okolja (BORNMAN / TERAMURA, 1993). Predvsem v zgodnjih stopnjah razvoja rastline ali njenih organov se pod vplivom UV sevanja jakost fotosinteze zmanjša (TERAMURA / CALDWELL, 1981). Pri rastlinah, izpostavljenih UV-B sevanju, pogosto pride do zmanjšane fluorescence klorofila, ki je kazalec fotokemične učinkovitosti (DEMMIG-ADAMS / ADAMS, 1992). Pod vplivom povečanega UV-B sevanja se pogosto zmanjšajo vsebnosti fotosinteznih barvil, klorofilov in karotenoidov, čeprav poznamo tudi primere, ko vsebnost fotosinteznih barvil naraste (MIDDLETON / TERAMURA, 1993, GERM et al., 2003). UV-B pospešuje sevanje celično dihanje ali pa nanj ne vpliva, kar potrjuje domnevo, da respiracija omogoča zaščito rastlin, izpostavljenih UV-B sevanju (ŁUKASZEK / POSKUTA, 1996).

UV sevanje različno učinkuje na rast in razvoj rastline, kar je odvisno od zaščitnih mehanizmov in ontogenetske stopnje razvoja rastline ter od interakcije UV-B sevanja z dejavniki okolja. Variabilnost odzivov na povečane jakosti UV-B sevanja pri rastlinah je zato velika (BORNMAN / TERAMURA, 1993).

1.2 ZAŠČITA RASTLIN PRED UV SEVANJEM

THE PROTECTIVE MECHANISMS

Rastline so v času evolucije razvile raznovrstne mehanizme, ki jim pomagajo preživeti v stresnih razmerah. Stresni odziv rastline je usmerjen v preprečevanje in popravljanje poškodb zaradi stresnega dejavnika (TEVINI / TERAMURA, 1989). Prepoznavanje zaščitnih odgovorov, ki se razvijejo pod vplivom UV-B sevanja, je zapleteno tudi zaradi kompleksnega delovanja dejavnikov okolja. Spremembe, kot so zmanjšanje listne površine, povečanje listne debeline in povečano nalaganje epikutikularnih voskov, razumemo kot zaščitne modifikacije rastline pod povečanim UV-B sevanjem, čeprav odgovor ni specifičen le za povečano UV-B sevanje. V celici pride ob izpostavljenosti rastline UV-B sevanju do naraščanja vsebnosti nekaterih UV-B absorbirajočih snovi, fotosinteznih barvil, zaščitnih snovi in encimov s popravljalno vlogo (BORNMAN / TERAMURA, 1993). UV-B absorbirajoče snovi (flavonoidi in sorodne fenolne spojine) imajo pomembno vlogo pri zaščiti rastline pred UV-B sevanjem. Ti sekundarni metaboliti absorbirajo sevanje v UV-B delu spektra (BORNMAN et al., 1986) in učinkovito vežejo aktivirane oblike kisika in proste radikale.

1.3 INTERAKCIJE UV SEVANJA IN OKOLJSKIH DEJAVNIKOV

INTERACTIONS BETWEEN UV RADIATION AND ENVIRONMENTAL FACTORS

Fotosintezno aktivni del sevanja, temperaturne razmere, razpoložljiva voda in hranila, vsebnost ogljikovega dioksida, onesnažila, okužbe in poškodbe rastline v interakciji z UV-B sevanjem delujejo sinergistično, antaganostično ali nevtrarno; odziv rastline je odvisen od interakcije okoljskih dejavnikov in rastline.

Številni poskusi so pokazali pozitivno delovanje fotosintezno aktivnega dela sevanja na rastlino, ki je bila hkrati izpostavljena UV-B sevanju (BJÖRN, 1998). Vodni stres prek

indukcije zaščitnih snovi, ki absorbirajo v UV-B spektralnem delu sevanja, dodatno poveča odpornost rastlin proti UV-B sevanju pri razmeroma odpornih rastlinah, ne pripomore pa k odpornosti pri občutljivih rastlinah (TEVINI et al., 1983). Pomanjkanje posameznega ali več elementov zavira določene procese, kar se izraža v zmanjšani rasti in razvoju rastline. Domnevamo, da ima pomanjkljiva mineralna prehrana v interakciji z UV stresom na rastlino dodaten negativen vpliv.

1.4 VPLIV UV-B SEVANJA NA DREVESNE VRSTE

THE EFFECT OF UV-B RADIATION ON TREES

Raziskave na iglastih drevesnih vrstah so pokazale, da imajo iglavci dobro razvite zaščitne mehanizme (CALDWELL et al., 1982, LAAKSO / HUTTUNEN, 1998, TROŠT, 2000, TROŠT / GABERŠČIK, 2001). Pri iglicah se UV-B sevanje v pretežni meri absorbira že v povrhnjici (FISCHBACH et al., 1999, HOQUE / REMUS 1999). Vendar sta SULLIVAN / TERAMURA (1992) poročala, da povečano sevanje UV-B ni vplivalo na rast in razvoj južnoameriškega bora po enem letu obsevanja, po treh letih pa je bilo razlog za zmanjšanje dolžine, površine in suhe teže iglic. Rezultati te raziskave kažejo na možnost kumulativnega učinka sevanja UV-B med večletno izpostavljenostjo rastline, kljub temu da poškodbe po enem letu obsevanja še niso opažene.

Drevesa so redko poskusni objekt raziskav vplivov UV sevanja. Pri trajnicah prihaja do kumulativnega učinka UV sevanja. Za te rastline je pomembno, do katere mere so se sposobne zaščititi pred sevanjem in popravljati poškodbe, kadar so več let izpostavljene majhnim jakostim sevanja, kakršne so v naravi. Poskus na štirih listnatih drevesnih vrstah, bukvi, ostrolistnem javorju, belem gabru in velikem jesenu, ki si jih gojili pod filtrom, s katerim so odstranili UV-B, ter pod polnim spektrom dnevne svetlobe je pokazal značilno povečanje biomase dreves, ki so se razvijala brez UV-B dela spektra. Domnevali so, da že današnje jakosti UV-B sevanja inhibitorno vplivajo na rast nekaterih rastlin (BOGENRIEDER / KLEIN, 1982). Enake rezultate so dobili s poskusi na nekaterih tropskih drevesnih vrstah (SEARLES et al., 1995).

Pri iglavcih z višjih nadmorskih leg (*Picea engelmannii*, *Pinus contorta*), ki so jih izpostavili povečanemu UV-B sevanju, po končanem poskusu niso opazili nobenih anatomskih ali morfoloških sprememb. V nadaljnjih poskusih so želeli ugotoviti

odpornost proti UV-B sevanju pri iglavcih z različnih nadmorskih višin (SULLIVAN / TERAMURA, 1988). Po izpostavitvi sadik normalnim in povečanim jakostim UV-B sevanja so primerjali spremembo biomase pri posamezni vrsti. Biomasa je pod povečanimi jakostmi UV-B narasla pri visokogorskih vrstah, *Picea engelmannii* in *Abies concolor*, nespremenjena je ostala pri vrstah, kot so *Abies fraseri*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus nigra* in *Pinus edulis*, značilno zmanjšanje pa so izmerili pri kolinski vrsti *Pinus taeda*. Rastlinske vrste, ki uspevajo na visokih nadmorskih legah, kjer so odmerki UV-B sevanja veliki, so bolj odporne na UV-B kot rastline kolinskega pasu. Eden izmed vzrokov za odpornost rastlin z montanskih in alpskih rastišč proti UV-B sevanju je majhna prepustnost listne povrhnjice za UV-B v primerjavi z nižinskimi vrstami (ROBBERECHT et al., 1980). Poskusi na iglavcih in listavcih so pokazali, da zmanjšanja biomase in dolžine listov ne spremlja vedno zmanjšanje fotosintezne aktivnosti. Fotosintezna aktivnost ostaja nespremenjena zaradi majhnega prodiranja UV-B v mezofil (DILLENBURG et al., 1995; SULLIVAN et al., 1996). Do zavrte rasti lista pa kljub temu verjetno prihaja zaradi odebeljevanja celičnih sten povrhnjice pri povečanih jakostih UV-B sevanja, kar preprečuje nadaljnjo rast celic (LIU / McCLURE, 1995; SULLIVAN et al., 1996).

SULLIVAN / TERAMURA (1992) sta pokazala, da bi bilo treba raziskati kumulativni učinek UV-B sevanja na večletne rastline. Po enem letu obsevanja vrste *Pinus taeda* z UV-B se je zmanjšala biomasa sadik z nekaterih rastišč, po treh letih izpostavljenosti povečanemu UV-B sevanju se je biomasa poganjkov in koreninskega sistema zmanjšala pri vseh rastlinah, ne glede na njihovo rastišče. Fotosintezna aktivnost je pri večini rastlin ostala nespremenjena, kar kaže na spremembo razmerij v porabi energije pri obsevanih rastlinah.

1.5 VPLIV UV-B SEVANJA NA EKOSISTEM

THE EFFECT OF UV-B RADIATION ON THE ECOSYSTEM

Vpliv povečanega UV sevanja na gozdni ekosistem je slabo poznan, vendar pomemben, saj gozdne rastline prispevajo blizu 80 % biomase vseh kopenskih ekosistemov. Povečanje UV-B sevanja se kaže v biokemijskih, anatomskih in morfoloških spremembah rastlin precej bolj pogosto kot v spremembi primarne produkcije, vendar biokemijske in morfološke spremembe lahko pomaknejo tekmovalno razmerje v prid

druge rastlinske vrste. Vrste, ki so bolj odporne na UV-B sevanje, nadomestijo občutljivejše vrste, rezultat te dinamike pa je lahko sprememba biotske raznovrstnosti ekosistema (BARNES et al., 1987). UV-B sevanje sproža delovanje fenilpropanoidne poti, prek katere nastajajo flavonoidi, tanini in lignin. Tako se spremenita kemična obramba rastline pred patogeni in rastlinojedi ter razgradnja rastlinskega tkiva v tleh (CALDWELL et al., 1989). Spremenjena vsebnost dušikovih spojin v rastlinskem tkivu, do katere pride po povečanem UV-B obsevanju, vpliva na sestavo mikrofavne, ki se hrani z rastlinskim tkivom (ROUSSEAU et al., 1998; SEARLES et al., 1998). Spremembe biokemijskih poti zaradi povečanega UV-B sevanja torej posredno lahko vplivajo na tekmovalna razmerja med vrstami in številčnost vrste v nekem ekosistemu. Izginjanje posamične vrste v ekosistemu pomeni manjšo motnjo pretoka energije in kroženja snovi, v primeru izginjanja mnogih vrst pa se procesi v ekosistemu popolnoma spremenijo. Motnje in prenehanja procesov vplivajo tudi na širše okolje.

2 MATERIAL IN METODE **MATERIAL AND METHODS**

Smreke smo vzorčili na treh nadmorskih višinah, v Botaničnem vrtu Univerze v Ljubljani na jugozahodnem robu mesta Ljubljane (320 m n.m., 46°35' zemljepisne širine, 14°55' zemljepisne dolžine), ob gozdni poseki v Kamniški Bistrici (600 m n.m., 46°33' zemljepisne širine, 14°58' zemljepisne dolžine) in na strmem severozahodnem pobočju Kamniškega Grintovca (2100 m n.m., 46°35' zemljepisne širine, 14°55' zemljepisne dolžine).

Izmerili smo izbrane fiziološke in biokemijske parametre, fotokemično učinkovitost, dihalni potencial, vsebnosti fotosinteznih pigmentov in UV-B absorbirajočih snovi, topnih v metanolu. Metodologija sledi priporočilom evropskega projekta UVAQTER (1998–2002). Fotokemično učinkovitost smo merili na rastišču, druge analize smo opravili v laboratoriju, na desetih vzorcih posamezne starostne skupine iglic. Analizirali smo enoletne (c), dveletne (c+1) in triletno (c+2) iglice. Smreke na visokogorskem rastišču so bile stare blizu deset, na nižinskih rastiščih pa pet let.

Fotokemično učinkovitost smo merili prek fluorescence klorofila a fotosistema II (FS II) z modulacijskim fluorometrom (OS-500; Opti-Sciences, Tyngsboro, MA, USA). Merili

smo potencialno fotokemično učinkovitost FS II (Fv/Fm), izračunano kot Fm-Fo/Fm, kjer Fo pomeni minimalno fluorescenco klorofila a temotno prilagojenega vzorca, Fm pa maksimalno fluorescenco zatemnjenega vzorca. Čas zatemnitve vzorcev pred merjenjem je bil 10 minut. Halogena luč fluorometra OS-500 je zagotovila saturacijski pulz z gostoto kvantnega toka $\approx 8000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in trajanjem 0,8 s.

Dihalni potencial rastlin (ETS) smo ugotavljali prek encimatske aktivnosti elektronskega transportnega sistema v mitohondrijih po metodi, ki jo je razvil PACKARD (1971). Metoda temelji na redukciji umetnega elektronskega sprejemnika jodo-nitro-tetrazolium-klorida (INT), ki ga dodamo ekstraktu poskusnega tkiva. Vzorce smo zmleli v terilnici in dodali 4 ml ledeno hladne homogenizirajoče raztopine (0,1 M fosfatni pufer, 0,15% (w/v) polivinil pirolidon, 0,2% (v/v) Triton-X-100). Celične in mitohondrijalne membrane smo dodatno razbili s pomočjo ultrazvočnega homogenizatorja 4710 (Cole-Parmer Instrument), ekstrakt centrifugirali (centrifuga Sigma 2K15, 4 minute, 10 000 Hz, 2°C). Vzorce smo razdelili v tri paralele po 0,5 ml ter dodali 1,5 ml substratne raztopine (0,1 M fosfatni pufer, 1,7 mM NADH, 0,25 mM NADPH, 0,2% (v/v) Triton-X-100) ter 0,5 ml INT. Vzorce smo inkubirali 40 minut in reakcijo ustavili z dodatkom 0,5 ml formalina in fosforne kisline (1:1). Namesto redukcije naravnega sprejemnika elektronov, kisika, do katere bi prišlo v celici, je med inkubacijo potekla redukcija INT. Nastalo spojino formazan smo spektrofotometrično določili pri valovni dolžini 490 nm. Produkcija formazana je sorazmerna potencialni porabi kisika v analiziranem tkivu. Potencialno porabo kisika smo izrazili na suho težo vzorca na čas.

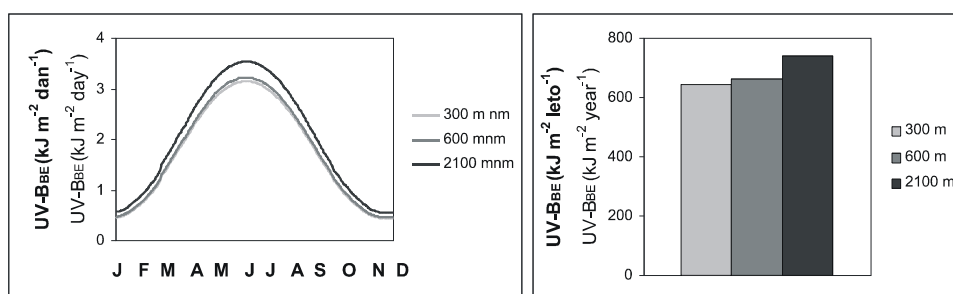
Vsebnost klorofilov a in b (kl a+b) smo določali spektrofotometrično, po metodi JEFFREY / HUMPHREY (1975). Sveže vzorce smo zdrobili v terilnici, jih ekstrahirali v 8 ml acetona (90% (v/v)) in centrifugirali (centrifuga Sigma 2K15, 4 minute, 10 000 Hz, 4°C). Ekstinkcijo smo zmerili na spektrofotometru Lambda-12 (Perkin-Elmer) pri valovnih dolžinah 630, 647 in 664 nm. Skupno vsebnost klorofila smo izrazili na suho težo vzorca.

Integrirano vrednost UV-B absorbirajočih snovi (UV-B AS) pri valovnih dolžinah med 280 in 320 nm smo določali po CALDWELL-u (1968). Sveže vzorce smo zdrobili v terilnici, jih ekstrahirali v 5 ml ekstrakcijskega medija (metanol : voda : klorovodikova kislina (37%) = 79 : 20 : 1 (v/v)), inkubirali 20 minut in centrifugirali (centrifuga Sigma

2K15, 10 minut, 4339 MHz, 10°C). Ekstinkcije vzorcev smo izmerili na spektrofotometru Lambda-12 (Perkin-Elmer) pri valovnih dolžinah med 280 in 320 nm. Rezultati predstavljajo integral ekstinkcijskih vrednosti v intervalu 280 do 320 nm, preračunan na suho težo.

Rezultate smo analizirali z enosmerno ANOVO in Post Hoc Tukeyevim testom (SPSS for Windows 11.0.0.) pri stopnji tveganja 0,05.

Jakost sevanja na določeni točki na Zemlji je odvisna od širine zenitnega sončnega kota, ki se spreminja z geografsko širino, letnim in dnevnim časom. Na prodiranje sevanja UV do biosfere vplivajo tudi oblačnost, aerosoli, megla in troposferni ozon. Jakost sevanja UV narašča z nadmorsko višino zaradi tanjše atmosfere ter čistejšega ozračja v primerjavi z urbanih središči. Velik odboj sevanja UV s površine poveča jakost sevanja, kar pride do izraza v gorskih predelih, kjer snežne krpe obležijo do pozne pomladi. Teoretične odmerke UV-B sevanja na različnih nadmorskih višinah (Slika 1) smo izračunali po modelu BJÖRN / MURPHY (1993).

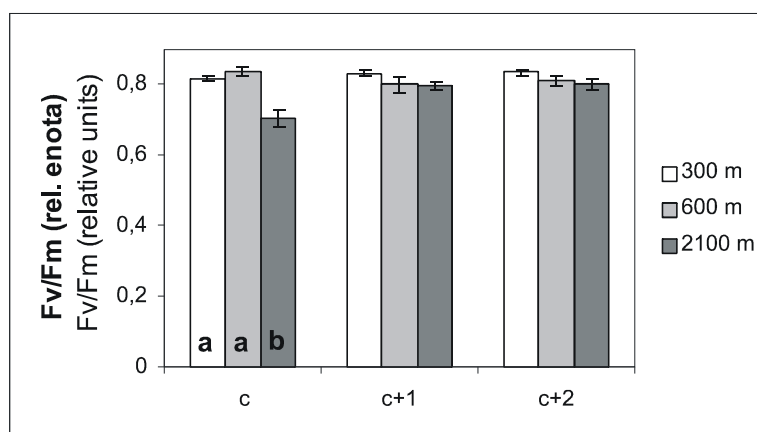


Slika 1: Teoretični odmerki biološko učinkovitega sevanja (UV-BBE) na dan in na leto na različnih nadmorskih višinah po modelu Björn / Murphy (1993).

Figure 1: Theoretical doses of biologically active UV-B radiation (UV-B BE) per day and per year at different altitudes after the Björn / Murphy model (1993).

3 REZULTATI RESULTS

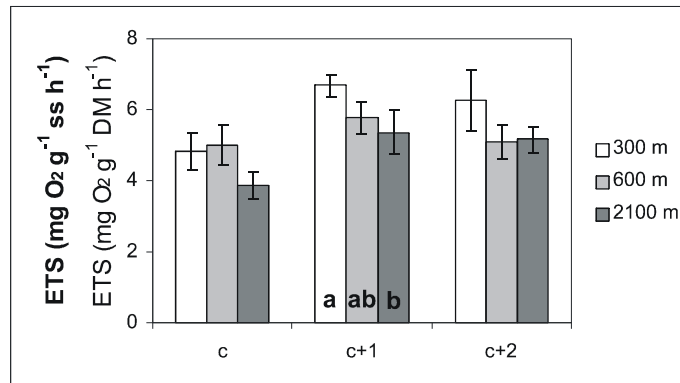
Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti so pri enoletnih iglicah smreke z rastišča Grintovec na 2100 m nadmorske višine statistično značilno manjše v primerjavi z vzorci, merjenimi na nižje ležečih rastiščih (Slika 2).



Slika 2: Potencialna fotokemična učinkovitost (F_v/F_m) pri enoletnih (c), dveletnih (c+1) in triletnih (c+2) iglicah smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) z rastišč na 2100m, 600m in 300m nadmorske višine. Slika prikazuje aritmetične sredine \pm SE, n = 10. Podatki so analizirani z enosmerno ANOVA in Post Hoc Tukeyevim testom pri 0,05% stopnji tveganja.

Figure 2: Optimal quantum yield (F_v/F_m) in current (c), c+1 and c+2 needles of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) from three different altitudes of 2100m, 600m and 300m. Data are means of 10 independent replicates \pm SE. Significant differences tested with one-way ANOVA and Post Hoc Tukey are represented.

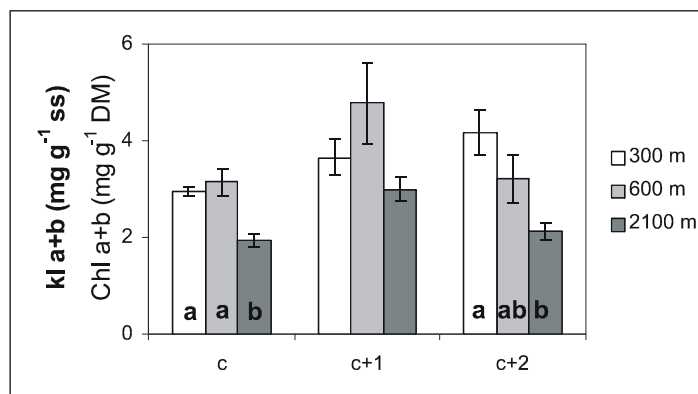
Dihalni potencial dveletnih iglic smreke se z nadmorsko višino rastišča zmanjšuje. Pri enoletnih in triletnih iglicah statistično značilne razlike v dihalnem potencialu med vzorci z različnih rastišč nismo izmerili (Slika 3).



Slika 3: Dihalni potencial (ETS) pri enoletnih (c), dveletnih (c+1) in triletnih (c+2) iglicah smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) z rastišč na 2100m, 600m in 300m nadmorske višine. Slika prikazuje aritmetične sredine \pm SE, n = 10. Podatki so analizirani z enosmerno ANOVO in Post Hoc Tukeyevim testom pri 0,05% stopnji tveganja.

Figure 3: Electron transport system activity of mitochondria (ETS) in current (c), c+1 and c+2 needles of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) from three different altitudes of 2100m, 600m and 300m. Data are means of 10 independent replicates \pm SE. Significant differences tested with one-way ANOVA and Post Hoc Tukey are represented.

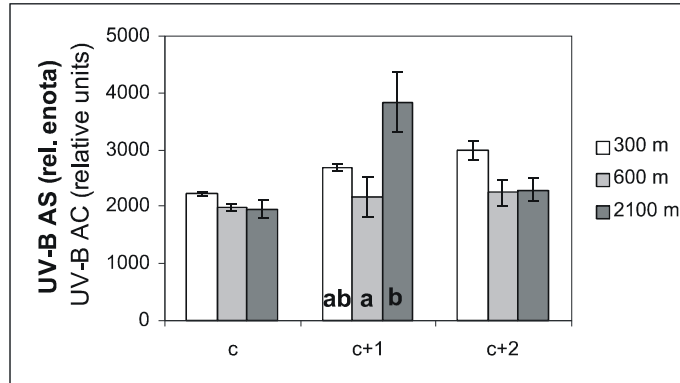
Skupna vsebnost klorofilov a in b je pri enoletnih in triletnih iglicah smreke z rastišča Grintovec na 2100 m nadmorske višine statistično značilno manjša v primerjavi z vzorci, merjenimi na nižje ležečih rastiščih (Slika 4).



Slika 4: Skupna vsebnost klorofilov a in b v suhi snovi (kl a+b) pri enoletnih (c), dveletnih (c+1) in triletnih (c+2) iglicah smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) z rastišč na 2100m, 600m in 300m nadmorske višine. Slika prikazuje aritmetične sredine \pm SE, n = 10. Podatki so analizirani z enosmerno ANOVO in Post Hoc Tukeyevim testom pri 0,05% stopnji tveganja.

Figure 4: Total chlorophyll content based on dry matter (Chl a+b) in current (c), c+1 and c+2 needles of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) from three different altitudes of 2100m, 600m and 300m. Data are means of 10 independent replicates \pm SE. Significant differences tested with one-way ANOVA and Post Hoc Tukey are represented.

Vsebnost UV-B absorbirajočih snovi pri dveletnih iglicah smreke z nadmorsko višino rastišča narašča. Pri enoletnih in triletnih iglicah statistično značilne razlike v vsebnostih UV-B absorbirajočih snovi med vzorci z različnih rastišč nismo izmerili (Slika 5).



Slika 5: Vsebnosti UV-B absorbirajočih snovi (UV-B AS) pri enoletnih (c), dveletnih (c+1) in triletnih (c+2) iglicah smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) z rastišč na 2100m, 600m in 300m nadmorske višine. Slika prikazuje aritmetične sredine \pm SE, n = 10. Podatki so analizirani z enosmerno ANOVO in Post Hoc Tukeyvim testom pri 0,05% stopnji tveganja.

Figure 5: Total methanol-soluble UV-B absorbing compounds based on dry matter (UV-B AC) in current (c), c+1 and c+2 needles of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) from three different altitudes of 2100m, 600m and 300m. Data are means of 10 independent replicates \pm SE. Significant differences tested with one-way ANOVA and Post Hoc Tukey are represented.

4 RAZPRAVA DISCUSSION

Rastline, ki uspevajo v gorah, so pogosto izpostavljene stresnim razmeram, predvsem veliki jakosti sevanja, skrajnim temperaturnim razmeram, pomanjkanju vode ter hranil in ponekod tudi zračnemu onesnaženju. V raziskavi smo poskušali raziskati odziv smreke na okoljske razmere, s poudarkom na značilnostih, ki ponazarjajo odziv na povečano UV-B sevanje.

Značilno manjšo potencialno fotokemično učinkovitost (Fv/Fm) smo izmerili pri enoletnih iglicah smreke v visokogorju (Slika 2), kar pomeni, da sta tudi fotosintezna aktivnost ter produkcija enoletnih iglic smrek v visokogorju manjša v primerjavi s smrekami, ki rastejo na nižjih nadmorskih višinah. Povprečna vrednost Fv/Fm enoletnih iglic smreke s

subalpinskega rastišča je 0,71, kar pojasnujemo kot posledico fotooksidacijskih poškodb fotosistema (CRITCHLEY, 1998). Razvijajoče se iglice še niso dovolj zaščitene pred prodiranjem UV-B sevanja v notranost asimilacijskega tkiva (DeLUCIA et al., 1992). To delno potrjujejo tudi meritve UV-B AS, kjer so vsebnosti pri dveletnih iglicah za polovico večje od vsebnosti pri enoletnih iglicah. K zaščiti pred prodiranjem UV-B sevanjem v mezofil pri iglavcih v precejšnji meri pripomorejo tudi fenolne spojine, kovalentno vezane v celični steni povrhnjice (DAY et al., 1993). Vendar iz meritev ne moremo sklepati, v kolikšni meri so k zmanjšani fotokemični učinkovitosti prispevali drugi stresni dejavniki poleg visoke jakosti UV-B sevanja. Epikutikularna voskasta prevleka je v prvih mesecih razvoja iglic smreke zelo tanka (CAPE / PERCY, 1993), zato so mlade iglice bolj izpostavljene temperaturnemu, vodnemu in sevalnemu stresu ter vplivu zračnega onesaženja kot zrele iglice (GORDON et al., 1998). Pri dveletnih in triletih iglicah razlike potencialne fotokemične učinkovitosti niso bile več statistično značilne, zato sklepamo, da zaščitni in popravljalni mehanizmi pri tej starosti iglic popolnoma popravijo ali preprečijo poškodbe, ki jih povzročajo raznovrstni stres v času razvoja iglic.

Dihalni potencial (ETS) dveletnih iglic smreke se zmanjšuje z nadmorsko višino, pri enoletnih in triletih iglicah pa statistično značilnih razlik nismo izmerili (Slika 3), čeprav je opazna težnja zmanjševanja potenciala z nadmorsko višino rastišča. Dihalni potencial se zmanjšuje z nižjo temperaturo, s čimer bi delno lahko razložili rezultat. Najmanjše vrednosti ETS in hkrati največje vrednosti UV-B AS pri dveletnih iglicah v visokogorju lahko pojasnimo kot veliko odpornost dveletnih iglic do razmer v visokogorju. Rezultat se ujema tudi s spoznanji, da UV-B sevanje zelo negativno deluje na mlade iglice, kjer zaščitni mehanizmi še niso popolnoma razviti, ter na stare iglice, kjer so zaščitni mehanizmi manj učinkoviti (CAPE / PERCY, 1993).

Vsebnost klorofilov a in b (kl a+b) je zmanjšana v visokogorju pri enoletnih in v sredogorju ter visokogorju pri triletih iglicah (Slika 4). Rastlina in njeni organi so v različnih fazah razvoja različno občutljivi na posamezne stresne dejavnike (NILSEN / ORCUTT, 1996). Stresne razmere pospešujejo nastajanje kisikovih radikalov, ki poleg drugih škodljivih učinkov spodbujajo razgradnjo klorofila (TAUSZ et al., 1999). Mlade iglice so manj odporne na temperaturni, vodni in sevalni stres kot odrasle iglice (GORDON et al., 1998). Majhno vsebnost klorofilov pri triletih iglicah pojasnujemo s

tem, da je na visokogorskem rastišču proces staranja potekal hitreje, stare iglice imajo manjšo vsebnost klorofilov kot mlade (SULLIVAN / TERAMURA, 1988).

Vsebnost UV-B absorbirajočih snovi (UV-B AS) je značilno povečana pri dveletnih iglicah v visokogorju (Slika 5). UV-B AS zmanjšujejo prodiranje UV-B sevanja skozi listno tkivo. UV-B praviloma najbolje prepuščajo zelne dvokaličnice (od 20 do 40%), nekoliko manj trave ter listnata drevesa (od 3 do 12%) in najmanj iglavci, kjer UV-B sevanje ne prode skozi povrhnjico odrasle iglice (DAY et al., 1992). Naši rezultati kažejo, da je vsebnost UV-B AS zelo velika pri vseh treh starostnih razredih iglic in na vseh treh nadmorskih višinah v primerjavi s številnimi drugimi zelenimi rastlinami (GERM et al., 2003). Vsebnost UV-B AS pri dveletnih iglicah z visokogorskega rastišča je značilno večja od vsebnosti v drugih vzorcih, in sicer približno za polovico. Vsebnost UV-B AS je povezana s prejetim UV-B sevanjem kot tudi z skrajnimi okoljskimi razmerami, saj tudi rastline, ki rastejo pri nizkih temperaturah, povečano proizvajajo antocianine (CAMM et al., 1993). S povečevanjem odmerka UV-B sevanja vsebnost UV-B AS najprej narašča, nad določenim odmerkom pa začne upadati. Upadanje je verjetno povezano s škodljivim vplivom UV-B sevanja, ki prizadene različne celične funkcije, tudi sintezo UV-B AS (LOIS, 1994), kar je možna razlaga različnih vsebnosti UV-B AS pri različno starih iglicah z visokogorskega rastišča. Pri enoletnih iglicah tako ni prišlo do povečane sinteze flavonoidov, ker so velike jakosti UV-B verjetno pripeljale do motenj celičnih procesov, kar je razvidno tudi iz meritev fotokemične učinkovitosti in ETS. Hipotezi v prid so tudi meritve vsebnosti klorofilov, ki so na visokogorskem rastišču pri triletnih iglicah manjše kot pri dveletnih iglicah. Druga hipoteza za majhno vsebnost UV-B AS pri triletnih iglicah je, da gre zmanjšanje na račun povečane vsebnosti kovalentno vezanih flavonoidov v celičnih stenah povrhnjice. Znano je, da so v zgodnjih stopnjah ontogenetskega razvoja celice UV-B AS v vakuoli, kasneje pa predvsem v odebeljeni sekundarni celični steni (KARABOURNIOTSI et al., 1998). Sintezo fenolnih spojin, ki absorbirajo sevanje v UV-B spektralnem delu, sprožijo tudi okoljski dejavniki; svetlobni, temperaturni in vodni režim, nutrienti, patogeni ter herbivori (SCHMELZER et al., 1989; MARTIN / GERATZ, 1993). Povečani vsebnosti UV-B AS v iglicah z višinskega rastišča si zato ne moremo razlagati izključno kot posledico velikih jakosti UV-B sevanja, temveč kot interakcijo delovanja različnih stresnih dejavnikov, ki vladajo v visokogorju.

5 ZAKLJUČEK

CONCLUSION

Smreka je subalpinska rastlina, ki je bila šele pred nekaj stoletji v večjih sestojih zasajena na nižinska rastišča, zato je evolucijsko prilagojena na velike jakosti UV-B sevanja in stresne razmere, kakršne vladajo v visokogorju. Odziv smreke na stresne razmere v visokogorju je kompleksen, zato bi bilo treba opraviti še dodatne analize anatomskih, morfoloških, rastnih, biokemijskih in fizioloških značilnosti, če bi želeli bolj natančen odgovor o vplivu UV-B sevanja. Kljub temu naše rezultate lahko pojasnimo kot grobi kazalnik, da je smreka sposobna popravljati in preprečevati škodljive vplive UV-B sevanja v odmerkih, kakršne prejema danes.

6 SUMMARY

POVZETEK

The depletion of stratospheric ozone due to anthropogenic pollutants results in enhanced levels of UV-B radiation reaching the biosphere. UV-B radiation affects many biological and chemical processes. Plants are diversely tolerant to UV-B, those from high altitudes and latitudes have more effective protective mechanisms compared to low altitude and latitude plants.

The article evaluates the effect of UV-B radiation on Norway spruce trees growing at different altitudes. Spruce trees from the subalpine stand compared to lowland and mountain stand are exposed not only to high UV-B radiation but also to a complex of other environmental factors, such as high photosynthetically active radiation, extreme temperature conditions, deficient water and mineral supply, which might cause stress response.

Plants from Ljubljana (320 a.s.l., 46°35'N, 14°55'E), Kamniška Bistrica (600 a.s.l. 46°33'N, 14°58'E) and Kamniški Grintovec (2100 a.s.l., 46°35'N, 14°55'E) were tested. The following parameters were monitored: photochemical efficiency (Fv/Fm), potential respiration (ETS), total chlorophyll content (Chl a+b) and total methanol soluble UV-B absorbing compounds (UV-B AS).

The experiment revealed that Norway spruce is quite tolerant to enhanced UV-B radiation. Developing young needles revealed to be the most vulnerable since the efficiency of screening is more dependent on the developmental state of leaf than induced by enhanced UV-B radiation. The germination was not affected.

Current year needles from the subalpine stand exhibited lower photochemical efficiency and total chlorophyll content compared to samples from lower altitudes, while the older needles showed no significant differences. The result suggested that protective and repair mechanisms did cope effectively with stresses in current+1 and current+2 year needles. The young needles revealed to be the most vulnerable since the efficiency of UV-B screening is dependent on the developmental state of needle. Low total chlorophyll content of current+2 year needles may be due to premature senescence of foliage from the subalpine stand. Old needles contain a lower concentration of chlorophyll. Current+1 year needles from the subalpine stand exhibited lower ETS values and higher total UV-B absorbing compounds, which may be interpreted as most successful protection against UV-B radiation of current+1 year needles among the three needle age classes. The Total UV-B absorbing pigments of current+1 year needles at the subalpine stand were 50% higher than in lowland samples. Current+2 year needles contained lower concentration of UV-B absorbing pigments than current+1 year ones, which may be due to the transportation of the dissolved pigments to the cell wall conjugated pigments or to an overdose of UV-B, which already leads to decreasing synthesis instead of inducing it.

The experiment suggests that Norway spruce is quite tolerant to enhanced UV-B radiation as well as to the other extreme environmental factors in the mountains. Developing young needles revealed to be the most vulnerable since the efficiency of screening is more dependent on the developmental state of leaf than induced by enhanced UV-B radiation. Despite the obtained results, the effect of a single stress factor on spruce could not be easily drawn out.

7 VIRI REFERENCES

- BARNES, P.W. / S.D. FLINT / CALDWELL., M.M., 1987. Photosynthesis damage and protective pigments in plants from latitudinal arctic/alpine gradient exposed to supplemental UV-B radiation in the field. *Arctic Alpine Research*, 19:21-27
- BAZZAZ, F. A. / CHIARELLO, N. R. / COLEY, P. D. / PITELKA, L. F., 1987. Allocating resources to reproduction and defence. *Bio. Science* 37:58-67
- BJÖRN, L. O. / MURPHY, T. M., 1993. Computer calculation of solar UV radiation at ground level. *Environmental UV Photobiology* (A. R. Young, L. O. Björn, J. Moan, W. Nultsch, eds.). Plenum Press, New York, 63-69
- BJÖRN, L. O. 1998. UV-B effects: targets and receptors. *Concepts in photobiology: photosynthesis and photomorphogenesis*. Eds. G.S. Singhal et al. Narosa Publishing House, New Delhi, pp 793-804
- BOGENRIEDER, A. / DOUTE, Y., 1982. The effect of UV on photosynthesis and growth in dependence of mineral nutrition (*Lactuca sativa* L. and *Rumex alpinus* L.) I. Biological Effects of UV-B Radiation (H. Bauer, M. M. Caldwell, M. Tevini, R. C. Worrest, eds.). *Gesellschaft für Strahlen- Umweltforschung mbH. München, Germany*, 164-168
- BORNMAN, J. F. / TERAMURA, A. H., 1993. Effects of UV-B radiation on terrestrial plants. *Environmental UV photobiology* (A. R. Young, L. O. Björn, J. Moan, W. Nultsch, eds.). Plenum Press, New York, 427-471
- BORNMAN, J. F. / BJÖRN, L. O. / OLSSON, E., 1986. Effects of UV radiation on fluorescence induction kinetics in isolated tylakoids and intact leaves. *Stratospheric ozone reduction, solar UV radiation and plant life*. (R. C. Worrest, M. M. Caldwell, eds.) NATO ASI Series G: Ecological Sciences 8, Springer Verlag, Berlin, 185-197
- CALDWELL, M. M. / ROBBERECHT, R. / NOWAK, R. S., 1982. Differential photosynthetic inhibition by UV radiation in species from arctic-alpine life zone. *Arctic Alpine Research*, 14:195-202
- CALDWELL, M. M. / TERAMURA, A. H. / TEVINI, M., 1989. The changing solar UV climate and the ecological consequences for higher plants. *Trends Ecol. Evol.*, 4:363-367
- CALDWELL, M. M., 1968. Solar UV radiation as an ecological factor for alpine plants. *Ecological Monographs*, 38:243-268

- CAMM, E. L. / McCALLUM, J. / LEAF, E. / KOUPI-ABYANZANI, M. R., 1993. Cold-induced purpling of *Pinus contorta* seedlings depends on previous daylight treatment. *Plant, Cell and Environm.*, 16: 761-764
- CAPE, J. N. / PERCY, K. E., 1993. Environmental influences on the development of spruce needle cuticles. *New Phytologist*, 125:787-799
- CRITCHLEY, C., 1998. Photoinhibition. *Photosynthesis: a comprehensive treatise*. (ed. A. S. Ragheendra) Cambridge, University Press, 264-272
- DAY, T. A. / VOGELMANN, T. C. / DELUCIA, E. H. , 1992. Are some plant life forms more effective than others in screening out ultra violet-B radiation? *Oecologia*, Heidelberg, 92, 4:513-519
- DAY, T. A. / HOWELLS, B. W. / RICE, J. W., 1993. UV absorption and epidermal transmittance spectra in foliage. *Physiol. Plant.*, 92(2):207-218
- DELUCIA, E. H. / DAY, T. A. / VOGELMAN, T. C., 1992. UV-B and visible light penetration into needles of two species of subalpine conifers during foliar development. *Plant, Cell Env.*, 15:921-929
- DEMMIG-ADAMS, B. / ADAMS, W. W., 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43, s 599-626
- DHINDSA, R. S. / PLUMB-DHINDSA, P. / THORPE, T. A., 1981. Leaf senescence: Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *J. Exp. Bot.*, 32:93-101
- DILLENBURG, L. R. / SULLIVAN, J. H. / TERAMURA, A. H., 1995. Leaf expansion and development of photosynthetic capacity and pigments in *Liquidambar styraciflua* - effects of UV-B radiation. *Am. J. Bot.*, 82:878-885
- FISCHBACH, R.J. / B. KOSSMANN, H. / PANTEN, R. / STEINBRECHER, W. / HELLER, H.K. / SEIDLITZ, H. / SANDERMANN, N. / HERTKORN, J. / SCHNITZLER, P., 1999. Seasonal accumulation of ultraviolet-B screening pigments in needles of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Plant Cell Env.*, 22:27-37
- GERM M. / GABERŠČIK, A. / TROŠT SEDEJ., T. / MAZEJ, Z. / BAVCON, J., 2003. The effects of UV-B radiation on aquatic and terrestrial primary producers. *Annales, Anali za istrske in mediteranske študije, Koper*, 13, 2:281-288

- GORDON, D. C. / PERCY, K. E. / RIDING, R. T., 1998. Effects of UV-B radiation on epicuticular wax production and chemical composition of four *Picea* species. *New Phytol.*, 138:441-449
- HADA, M. / TSURUMI, S. / SUZUKI, M. / WELLMANN, E. / HASIMOTO, 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
- HERMS, D. A. / MATTSON, W. J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67:283-335
- HOQUE, E. / REMUS., G., 1999. Natural UV-screening mechanisms of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) needles. *Photochem. Photobiol.*, 69(2):177-192
- JEFFREY, S.W. / HUMPHREY, G.F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Phyriol. Pflanzen*, 167, 8:191-194
- KARABOURNIOTSI, G. / KOFIDIS, G. / FASSEAS, C., 1998. Polyphenol deposition in leaf hairs of *Olea europea* (Oleaceae) and *Quercus ilex* (Fagaceae). *Am. J. Bot.*, 85 (7):1007-1012
- LAAKSO, K. / HUTTUNEN, S., 1998. Effects of the ultraviolet-B radiation (UV-B) on conifers: A review. *Env. Pollution*, 99 (3):319-328
- LICHTSCHEIDL-SCHULTZ, I., 1985. Effects of UV-C and UV-B on cytomorphology and water permeability of inner epidermal cells of *Allium cepa*. *Physiol. Plant.*, 63:269-276
- LIU, L. / McCLURE, J. W., 1995. Effects of UV-B on activities of enzymes of secondary phenolic metabolism in barley primary leaves. *Physiologia Plantarium*, 93:734-739
- LOIS, R., 1994. Accumulation of UV-absorbing flavonoids induced by UV-B radiation in *Arabidopsis thaliana* L. *Planta*, 194:498-503
- ŁUKASZEK, M. / POSKUTA, J.W., 1996. Chlorophyll a fluorescence kinetics and CO₂ exchange rates in light and darkness in leaves of tall fescue as affected by UV radiation. *A. Physiol. Plant.*, 18, 4:345-350
- MADRONICH, S. / McKENZIE, R. L. / BJÖRN, L. O. / CALDWELL, M. M., 1998. Changes in biologically active UV radiation reaching the Earth's surface. *Environmental Effects on Ozone Depletion. United Nations Environment Programme, Ozone Secretariat*, 1-27
- MARTIN, C. / GERATZ, T., 1993. Control of pigment biosynthesis genes during petal development. *Plant Cell*, 5:1253-1264

- MIDDLETON, E. H. / TERAMURA, A. H., 1993. The role of flavonol glycosides and carotenoids in protecting soybean from UV-B damage. *Plant Physiol.*, 103:741-752
- NILSEN, E. T. / ORCUTT, D. M., 1996. The physiology of plants under stress. John Wiley / Sons, New York., 689 s.
- PACKARD, T. T., 1971. The measurement of respiratory electron activity in marine phytoplankton. *J. Mer. Res.*, 29:235-244
- PANAGOPOULOS, I. / BORNMAN, J. F. / BJÖRN, L. O., 1990. Effects of UV radiation and visible light on growth, fluorescence induction, ultraweak luminescence and peroxidase activity in sugar beet plants. *Photobiochem Photobiol.*, 8:73-87
- ROBBERECHT, R. / CALDWELL, M. M. / BILLINGS, W. D., 1980. Leaf UV optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone. *Ecology*, 61:612-619
- ROUSSEAU, M. C. / BALLARÉ, C. L. / SCOPEL, A. L. / SEARLES, P. S. / CALDWELL, M. M., 1998. Solar UV-B radiation affects plant-insect interaction in a natural ecosystem of Tierra del Fuego (southern Argentina). *Oecologia*
- RUHLAND, C.T. / DAY, T.A., 1996. Changes in UV-B radiation screening effectiveness with leaf age in *Rhododendron maximum*. *Plant Cell Env.*, 19:740-746
- SCHMELZER, E. / KROEGER-LEBUS, S. / HAHLBROCK, K., 1989. Temporal and spatial patterns of gene expression around sites of attempted fungal infection in parsley leaves. *Plant Cell*, 1:993-1001
- SEARLES, P. S. / CALDWELL, M. M. / WINTER, K., 1995. Response of five tropical dicotyledon species to natural solar UV-B radiation. *Am. J. Bot.*, 82:445-453
- SEARLES, P. S. / FLINT, S. D. / DIAZ, S. B. / ROUSSEAU, M. C. / BALLARÉ, C. L. / CALDWELL, M. M., 1998. Solar UV-B radiation influence on *Sphagnum* bog and *Carex* fen ecosystems: first field season findings in Tierra del Fuego, Argentina. *Global Change Biology*
- SULLIVAN, J. H. / TERAMURA, A. H., 1988. The effects of UV-B radiation on seedling growth in the Pineaceae. *Am. J. Bot.*, 75:225-230
- SULLIVAN, J. H. / TERAMURA, A. H., 1992. The effects of UV-B radiation on loblolly pines 2. Growth of field-grown seedlings. *Tree Structure and and Function*, 6:115-120

- SULLIVAN, J. H. / HOWELLS, B. W. / RUHLAND, 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. *Physiologia Plantarum*, 98:349-357
- TAUSZ, M. / BYTNEROWICZ, A. / WEIDNER, W. / ARBAUGH, M. J. / PADGETT, P. / GRILL, D., 1999. Pigments and photoprotection in needles of Pinus ponderosa trees with and without symptoms of ozone injury. *Phyton*, 39:219-224
- TERAMURA, A. H. / CALDWELL, M. M., 1981. Effects of UV-B irradiances on soybean. IV. Leaf ontogeny as a factor in evaluating UV-B irradiance effects on net photosynthesis. *Am. J. Bot.*, 68:934-941
- TEVINI, M. / TERAMURA, A. H., 1989. UV-B effects on terrestrial plants. *Photochem. Photobiol.*, 50:479-487
- TEVINI, M. / IWANZIK, W. / TERAMURA, A. H., 1983. Effects of UV-B radiation on plants during mild water stress II. Effects on growth, protein and flavonoid content. *Z. Pflanzenphysiol.*, 110:459-467
- TROŠT, T., 2000. Vpliv povečanega UV-B sevanja na aktivnost smreke (Picea abies) in tvorbo zaščitnih snovi. Mag. delo. ULJ, BF, Odd. za biologijo, Ljubljana., 86 s.
- TROŠT., T / GABERŠČIK, A., 2001. The effect of enhanced UV-B radiation on Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.) needles of different age classes. *Acta Biologica Slovenica*, Ljubljana, 44, 3:13-25
- WILSON, M. I. / GHOSH, S. / GHERHARDT, K. E. / HOLLAND, N. / BABU, T. S. / EDELMAN, M. / DUMBROFF, E. B. / GREENBERG, B. M., 1995. In vivo photomodification of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase holoenzyme by UV-B radiation. *Plant Physiol.*, 109 (1):221-229

