

WIKTOR SZWARC  
ELŻBIETA SKÓRSKA

Zakład Fizyki, Akademia Rolnicza w Szczecinie

## Wpływ promieniowania UV-B na wybrane cechy fizjologiczne roślin soi odmiany Augusta

### The influence of UV-B radiation on some physiological features of soybean cv. Augusta plants

W pracy przedstawiono wyniki doświadczenia przeprowadzonego w szklarni na roślinach soi odmiany Augusta poddanych napromieniowaniu UV-B lampami Philips TL 40/12 ( $4 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ). Zastosowane promieniowanie spowodowało obniżenie natężenia fotosyntezy, zawartości chlorofilu oraz negatywnie wpłynęło na wzrost i biomasę części nadziemnych. Stwierdzono pojawienie się reakcji obronnych w postaci zwiększonej syntezy flawonoidów oraz zwiększonej aktywności enzymów antyoksydacyjnych (peroksydazy i katalazy).

**Słowa kluczowe:** flawonoidy, katalaza, peroksydaza, soja, stres oksydacyjny, UV-B

The influence of UV-B radiation (Philips TL 40/12,  $\text{UV-B}_{\text{BE}} = 4 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ) on soybean cv. Augusta plants grown under glasshouse conditions was investigated. The applied irradiation caused decrease in the intensity of net photosynthesis and chlorophyll content as well as height and dry mass of shoots. The irradiated plants exhibited defence response, involving an increased activity of antioxidant enzymes (peroxidase and catalase) and higher content of flavonoids as the protective compounds.

**Key words:** catalase, flavonoids, oxidative stress, peroxidase, soybean plants, UV-B

#### WSTĘP

Warunki środowiska determinują rozwój wszystkich gatunków roślin. Pojawienie się czynnika stresowego, dla przykładu nieodpowiedniej temperatury, zbyt silnego światła czy zanieczyszczenia gleby, powoduje zakłócenie procesów wzrostowych i metabolicznych. Jednym z czynników stresowych jest docierające do powierzchni Ziemi promieniowanie UV-B, tj. o długości fali od 280 nm do 320 nm. Działa ono na rośliny niekorzystnie, powodując obniżenie intensywności fotosyntezy, powierzchni asymilacyjnej, często prowadzi do obniżenia plonu (Caldwell i in., 1998; Correia i in., 1999). Przenikające do wnętrza tkanek promieniowanie wywołuje także tzw. stres oksydacyjny (Bornmann i Teramura, 1993; Skórska, 2000 b). Następuje wówczas zwiększenie zawartości reaktywnych form tlenu (RFT), które powodują peroksydację lipidów błon chloroplastów

i mitochondriów (Bartosz, 1995). Roślina posiada szereg mechanizmów obronnych ograniczających szkodliwe działanie promieniowania ultrafioletowego. W roślinach poddanych działaniu UV-B najczęściej obserwuje się wzmożoną syntezę związków absorbujących promieniowanie w tym zakresie, do których należą głównie flawonoidy (Caldwell i in., 1994; Jordan, 1996).

Soja ma duże znaczenie gospodarcze w wielu krajach dzięki walorom żywieniowym, zwłaszcza dużej zawartości białka (Boros, 1996; Pisulewska, 2000). Należy ona do roślin ciepłolubnych i światłolubnych, a ponadto ma duże wymagania glebowe, gdyż wymaga gleby kompleksu pszennego bardzo dobrego i dobrego. Z tego względu nie jest ona w Polsce uprawiana na szeroką skalę. Prowadzone są jednak badania nad uzyskaniem odmiany, która byłaby dobrze przystosowana do uprawy w naszym kraju. Do takich odmian należy wyhodowana w Polsce odmiana Augusta, która spośród zarejestrowanych odmian charakteryzuje się największą zawartością białka w nasionach (Śmiałek, 2003). Celem pracy było określenie wrażliwości tej odmiany na działanie promieniowania UV-B poprzez pomiary natężenia fotosyntezy, zawartości chlorofilu oraz barwników ochronnych, zbadanie aktywności enzymów antyoksydacyjnych, a także suchej masy części nadziemnej.

#### MATERIAŁ I METODY

Rośliny soi odmiany Augusta (*Glycine max* L.), której twórcami są dr inż. Jerzy Nawracała i dr inż. Grzegorz Konieczny z Katedry Genetyki i Hodowli Roślin Akademii Rolniczej w Poznaniu, rosły w szklarni w okresie czerwiec-lipiec 2005 roku przy naturalnym promieniowaniu słonecznym, docierającym przez szyby szklarni (max PPFD  $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) w wazonach z glebą podlewaną pożywką Hoaglanda. Połowę roślin poddano dodatkowo działaniu promieniowania ultrafioletowego z zakresu UV-B za pomocą dwóch szerokopasmowych lamp Philips TL 40 W/12 ( $1,1 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $6 \text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$ , 40 dni); biologicznie efektywna dawka UV-B obliczona wg modelu Caldwella była równa ok.  $4 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$  (Skórska, 2000 a). Druga połowa roślin, niepoddanych działaniu UV-B, stanowiła kontrolę. Pomiary wykonano na roślinach w fazie rozwojowej 51 (widoczne pąki kwiatowe) w skali BBCH (Meier, 2001). Natężenie fotosyntezy netto, wyrażone w  $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , zmierzono za pomocą analizatora wymiany gazowej LCA-4 z kamerą PLC-4 (ADC, UK) przy oświetleniu diodami czerwonymi (PPFD  $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Przy użyciu przenośnego miernika SPAD 502 zmierzono indeks zieloności liścia, który skorelowano z zawartością chlorofilu oznaczoną metodą spektrofotometryczną wg Lichtenhalera (1987) poprzez pomiar absorpcji przy określonych długościach fali ekstraktów z liści homogenizowanych w 80% roztworze acetonu. Określono liniową zależność między indeksem zieloności w jednostkach SPAD a zawartością chlorofilu wyrażoną w mg na  $\text{dm}^2$  powierzchni liścia (rys. 1). Zawartość flawonoidów określono jako wartość absorpcji etanolowych ekstraktów liści przy długości fali 305 nm w przeliczeniu na ich suchą masę, co wyrażono w jednostkach  $A_{305}\cdot\text{g}^{-1}$ , przyjętych umownie przez Caldwell i wsp. (1994). Oznaczono także aktywność enzymatyczną peroksydazy i katalazy w liściach, które

roztarto w moździerz w buforze fosforanowym o pH 7,0. Tak przygotowano homogenat przesączono i odwirowano. Na podstawie kinetyki wzrostu absorbancji przy długości fali 485 nm podczas reakcji p-fenyldwuaminy z  $H_2O_2$  w obecności ekstraktu określono aktywność peroksydazy, wyrażonej w jednostce aktywności, tj. jednostkowa zmiana absorbancji w ciągu minuty. Odpowiada ona takiej ilości enzymu, która w ciągu minuty rozkłada 1  $\mu\text{mol } H_2O_2$ .

Aktywność katalazy określano jako stałą szybkość obniżania absorbancji przy długości fali 240 nm mieszaniny ekstraktu z 50 mM  $H_2O_2$  w przeliczeniu na g suchej masy liści (Aebi, 1984; Skórska, 2000 a). Jednostką aktywności [U] jest taka ilość enzymu, która w ciągu minuty rozkłada 1  $\mu\text{mol } H_2O_2$  w temp. 25°C, czyli powoduje spadek absorbancji o 0,0145. Wyniki podano w jednostkach 1000 razy większych [ $\text{kU}\cdot\text{g}^{-1}$ ]. Wykonano pomiary wysokości oraz suchej masy części nadziemnej roślin. Wszystkie pomiary wykonano w 4–10 powtórzeniach, a obliczone średnie badanych cech dla roślin kontrolnych i napromieniowanych porównano testem t-Studenta na poziomie istotności  $p < 0,05$ .

#### WYNIKI I DYSKUSJA

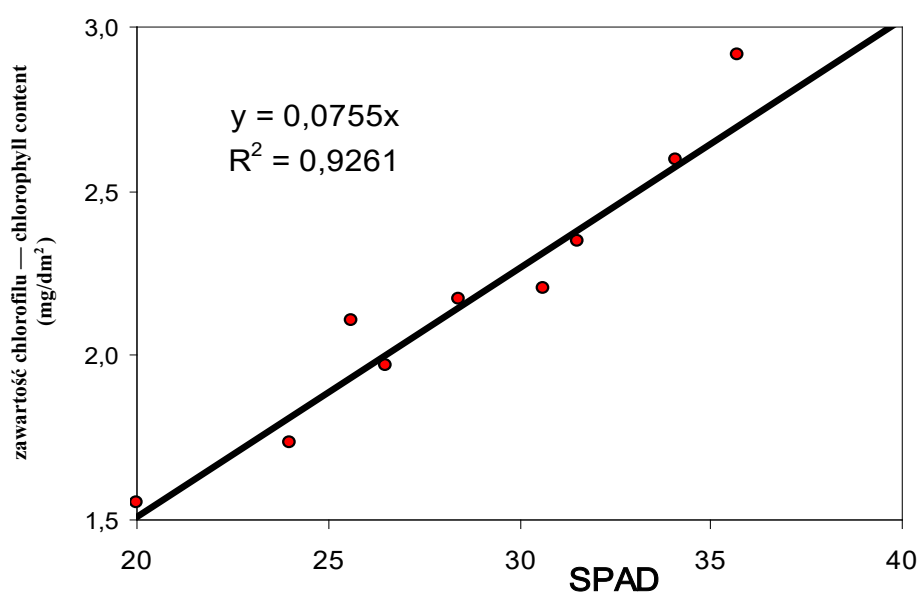
Stwierdzono szkodliwy wpływ promieniowania UV-B objawiający się zmniejszeniem wysokości roślin o 30% (tab. 1). Podobny efekt obserwowano w przypadku wielu gatunków roślin, m.in. kukurydzy, słonecznika, ryżu i owsa (Deckmyn i Impens, 1997; Flint i Caldwell, 2003). Rośliny poddane napromieniowaniu miały mniejszą powierzchnię liści (dane nieprzedstawione), podobnie jak rośliny soi odmiany Essex, co zaobserwowali Caldwell i wsp. (1994). Zmniejszenie powierzchni liści zauważono także w roślinach innych gatunków, m.in. kukurydzy i słonecznika (Mark i Tevini, 1997) oraz buraka cukrowego (Panagopoulos i in., 1990). Obserwowany efekt jest uważany jako swoista reakcja obronna rośliny, gdyż zmniejszenie powierzchni asymilacyjnej pozwala ograniczyć padające szkodliwe promieniowanie.

Napromieniowane rośliny soi miały o 50% mniejszą masę części nadziemnych. Podobny efekt stwierdzono w roślinach soi i ryżu (Sullivan, 1997) oraz pszenicy (Yuan i in., 1999). Ponad trzykrotne obniżenie natężenia asymilacji dwutlenku węgla (tab. 1) świadczy o zakłóceniu przebiegu procesu fotosyntezy w napromieniowanych roślinach. Jest to zgodne z wcześniejszymi doniesieniami (Bornmann i Teramura, 1993; Skórska 2000 b). Skórska i Lewandowski (2003) wykazali zróżnicowanie reakcji trzech odmian owsa na promieniowanie UV-B. Napromieniowane rośliny odmiany Akt miały obniżone natężenie fotosyntezy w stosunku do kontrolnych, podczas gdy w roślinach odmiany Bajka stwierdzono efekt przeciwny, natomiast w przypadku odmiany Cacko nie stwierdzono zmian. Podobne zróżnicowanie aktywności fotosyntetycznej dotyczy roślin grochu. Day i Vogelmann (1995) wykazali obniżenie natężenia fotosyntezy w napromieniowanych roślinach grochu, podczas gdy Allen i wsp. (1999) oraz Skórska (1998; 2000 a) nie stwierdzili w badanych roślinach tego gatunku zmiany intensywności fotosyntezy. Tłumaczą to wzmożoną syntezą flawonoidów w napromieniowanych roślinach, Jest to typowa reakcja obronna przed promieniowaniem UV-B (Teramura i Sullivan, 1994), którą zaobserwowano również w naszym doświadczeniu. Zawartość flawonoidów w liściach soi

była o ponad 25% wyższa w roślinach napromieniowanych. Jeszcze większy, bo o prawie 70% wzrost zawartości flawonoidów w liściach rzepaku wykazała Skórska (1998). Dzięki tak silnej syntezie tych barwników ochronnych promieniowanie ultrafioletowe, jak donosi autorka, w niewielkim stopniu naruszyło proces fotosyntezy.

Negatywny wpływ promieniowania UV-B na rośliny soi odmiany Essex stwierdzili Caldwell i wsp. (1994). Badając różne kombinacje natężenia promieniowania UV-B i PAR, wykazali, że szkodliwe działanie tego pierwszego w dużym stopniu jest osłabione poprzez duże natężenie PAR, o czym donosili również Deckmyn i Impens (1997).

Promieniowanie ultrafioletowe może wpływać pośrednio na proces fotosyntezy poprzez fotodegradację barwników fotosyntetycznych (Bornman i in., 1993; Teramura i in., 1994). W przeprowadzonym doświadczeniu napromieniowane rośliny soi charakteryzowały się mniejszym indeksem zieloności liści, związanym z mniejszą zawartością chlorofilu w liściach (rys. 1).



**Rys. 1. Zależność między zawartością chlorofilu oznaczonego metodą spektrofotometryczną wg Lichtenhalera (1987) a indeksem zieloności liści mierzonym przy użyciu miernika SPAD 502**  
**Fig. 1. Relationship between leaf chlorophyll content determined according to Lichtenhaler (1987) and index of leaf greenness measured by SPAD 502**

Przeprowadzone pomiary zawartości chlorofilu w liściach soi metodą spektrofotometryczną pozwoliły stwierdzić, iż jednostce indeksu zieloności liścia (SPAD) odpowiada zawartość chlorofilu ok. 0,08 mg·dm<sup>-2</sup>. Obniżenie zawartości barwników asymilacyjnych obserwowali również inni autorzy. Day i Vogelmann (1995) donoszą o 30% zmniejszeniu zawartości chlorofilu w liściach grochu, z kolei Prasad i wsp. (2005) stwierdzili równie silny efekt w roślinach soi. W tym ostatnim przypadku przy natężeniu UV-B niemal 3-krotnie niższym niż w naszym doświadczeniu rośliny napromieniowane

zawierały o 35% mniej chlorofilu niż rośliny kontrolne. Nie bez znaczenia pozostaje tu zastosowane przez tych badaczy niskie natężenie PPF, wynoszące zaledwie  $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Istnieją także doniesienia mówiące o braku wpływu UV-B na zawartość tego barwnika. Skórska (2000 a) nie stwierdziła zmiany zawartości chlorofilu w liściach napromieniowanych roślin rzepaku, fasoli oraz grochu. Jest to spowodowane zróżnicowaną tolerancją gatunków, a nawet odmian na zastosowane promieniowanie. Przy analizie reakcji roślin na promieniowanie ultrafioletowe należy zwrócić uwagę na wartość dawki biologicznie efektywnej promieniowania UV-B zastosowanej w opisywanych doświadczeniach. Nie można jednoznacznie stwierdzić, czy przyczyną przeciwnych zmian zawartości chlorofilu w liściach grochu w doświadczeniach Day i Vogelmana (1995) oraz Skórskiej (2000 a) były różne odmiany, czy raczej o 50% większa dawka zastosowana przez tych pierwszych badaczy.

Promieniowanie UV-B wywołuje stres oksydacyjny, który polega na powstawaniu reaktywnych form tlenu w ilości większej niż w roślinach niestresowanych. Należące do RFT tlen singletowy ( $^1\text{O}_2$ ), anionorodnik ponadtlenkowy ( $\text{O}_2^-$ ), rodnik hydroksylowy ( $\bullet\text{OH}$ ) i nadtlenek wodoru ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) powodują często obserwowane hamowanie wzrostu roślin, nekrozy liści czy ubytek biomasy (Yuan i in., 1999). Spośród wyżej wymienionych RFT szczególnie dużą trwałość wykazuje nadtlenek wodoru. Jest on stosunkowo mało reaktywny w porównaniu np. z rodnikiem hydroksylowym, ale jego trwałość w warunkach fizjologicznego pH i łatwość przenikania przez błony komórkowe czyni ten związek niebezpiecznym dla organizmu roślinnego. Bierze on udział w reakcji utleniania jonów metali przejściowych ( $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Cu}^+$ ), podczas której powstaje rodnik hydroksylowy  $\bullet\text{OH}$  będący najbardziej reaktywną formą tlenu (Bartosz, 1995).

Rośliny wytworzyły mechanizmy obronne przed RFT polegające na zwiększeniu aktywności enzymów antyoksydacyjnych, do których należy m.in. dysmutaza ponadtlenkowa (SOD), peroksydaza (PRX) i katalaza (CAT), pełniących rolę „wymiataczy” RFT. W wyniku dysmutacji anionorodników ponadtlenkowych powstaje nadtlenek wodoru, który jest rozkładany do dwóch cząsteczek wody dzięki obecności katalazy lub peroksydazy (Bartosz, 1995). W pracy przeanalizowano aktywność obu tych enzymów antyoksydacyjnych (tab. 1). Okazało się, że rośliny soi zareagowały zwiększeniem aktywności zarówno katalazy, jak i peroksydazy. Podobny efekt zaobserwowali Prasad i wsp. (2005) w roślinach soi odmiany Punjab 1, a Panagapoulos i wsp. (1990) stwierdzili wzrost aktywności peroksydazy w roślinach buraka cukrowego. Wskazuje to na uruchomienie typowych reakcji obronnych przeciwdziałających stresowi oksydacyjnemu. Badane rośliny soi okazały się wrażliwe na działanie promieniowania ultrafioletowego, na co wskazują obniżone w stosunku do roślin kontrolnych wartości natężenia fotosyntezy, zawartości chlorofilu, a także wysokości roślin. O wrażliwości mogą świadczyć także uruchomione mechanizmy obronne, zwłaszcza wzmożenie syntezy barwników ochronnych (flawonoidów) oraz zwiększenie aktywności enzymów antyoksydacyjnych (peroksydazy i katalazy). Zastosowane promieniowanie UV-B zakłóciło ponadto procesy wzrostowe, co znalazło swoje odzwierciedlenie w wyglądzie zewnętrznym roślin, które

okazały się znacznie niższe, a ich sucha biomasa była niemal dwukrotnie mniejsza w porównaniu do roślin kontrolnych.

Tabela 1

**Wartości badanych cech roślin soi kontrolnych i napromieniowanych UV-B**  
**Values of measured features of the control and UV-B irradiated soybean plants**

Badana cecha Measured feature	Jednostka Unit	Kontrola Control	UV-B	Istotność różnicy <sup>b</sup> Difference significance
Natężenie fotosyntezy netto Intensity of net photosynthesis	$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	6,1 ± 0,8 <sup>a</sup>	1,8 ± 0,3	***
Zawartość flawonoidów Flavonoid content	$\text{A}_{305}\cdot\text{g}^{-1}$	384 ± 44	486 ± 65	*
Indeks zieloności liści Index of leaf greenness	SPAD	33 ± 3	28 ± 3	**
Aktywność peroksydazy Peroxidase activity	$\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$	19 ± 7	51 ± 19	**
Aktywność katalazy Catalase activity	$\text{kU}\cdot\text{g}^{-1}$	20 ± 3	26 ± 2	**
Wysokość rośliny Height of plants	mm	329 ± 59	232 ± 31	***
Sucha masa części nadziemnej Dry mass of shoot	mg	986	543	

<sup>a</sup> Odchylenie standardowe; <sup>a</sup> Standard deviation

<sup>b</sup> Różnica między średnimi dla roślin kontrolnych i napromieniowanych UV-B istotna na poziomie  $\alpha < 0,05(*)$ ,  $0,01 (**)$  lub  $0,001(***)$ ; <sup>b</sup> Difference between means for control and UV-B irradiated plants at significance level of  $\alpha < 0,05 (*)$ ,  $0,01 (**)$  or  $0,001(***)$

#### WNIOSKI

Zastosowana dawka promieniowania UV-B spowodowała negatywne skutki w badanych roślinach soi, polegające na obniżeniu natężenia fotosyntezy netto, zawartości chlorofilu w liściach, a także zmniejszeniu wysokości roślin i biomasy części nadziemnych.

W napromieniowanych roślinach soi zaobserwowano reakcje obronne w postaci zwiększonej syntezy flawonoidów oraz zwiększonej aktywności peroksydazy i katalazy.

#### LITERATURA

- Aebi H. 1984. Catalase *in vitro*. In: Oxygen radicals in biological systems. (ed.) L. Packer. Methods in Enzymology 105: 121 — 126.
- Allen D. J., Nogues S., Morison J. I. L., Greenslade P. D., Mcleod A. R., Baker N. R. 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.
- Bartosz G. 1995. Druga twarz tlenu. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- Bornman J. F., Teramura A. H. 1993. Effects of ultraviolet-B radiation on terrestrial plants. In: Environmental UV photobiology ed. A. R. Young *et al.*, Plenum Press, New York, 14: 427 — 477.
- Boros L. 1996. Cechy użytkowe i stabilność produktywności odmian soi IHAR na tle kolekcji. Biul. IHAR 198: 87 — 95.

- Caldwell M. M., Flint S. D., Searles P. S. 1994. Spectral balance and UV-B sensitivity of soybean: a field experiment. *Plant, Cell Environ.* 17: 267 — 276.
- 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: Biology.* 46: 40 — 52.
- Correia C. M., Areal E. L. V., Torres-Pereira M. S., Torres-Pereira J. M. G. 1999. Intraspecific variation in sensitivity to ultraviolet-B radiation in maize grown under field conditions II. Physiological and biochemical aspects. *Field Crops Res.* 62: 97 — 105.
- 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 L. 1997. The ratio UV-B/photosynthetically active radiation (PAR) de-termines the sensitivity of rye to increased UV-B radiation. *Environm. Exp. Bot.* 37: 3 — 12.
- Flint S. D., Caldwell M. M. 2003. Field testing of UV biological spectral weighting functions for higher plants. *Physiol. Plant.* 117: 145–153.
- Jordan B.R., 1996. The effect of ultraviolet-B radiation on plants: A molecular perspective. *Adv. Botan. Res.* 22: 97 — 162.
- Lichtenthaler H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Meth. Enzymol.* 148: 349 — 382.
- 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.
- Meier U. 2001. Growth stages of mono and dicotyledonous plants. *BBCH Monograph.* II Edition. 98 — 98.
- Panagopoulos I., Bornman J.F., Bjorn L. O., 1990. Effects of ultraviolet radiation and visible light on growth, fluorescence induction, ultraweak luminescence and peroxidase activity in sugar beet plants *J. Photochem. Photobiol.* 8: 73 — 87.
- Pisulewska E. 2000. Plonowanie polskich odmian soi oraz zawartość najważniejszych składników pokarmowych w ich nasionach. *Biul. Reg. Zakł. Dor. Roln. AR w Krakowie* 320: 19 — 21.
- Prasad S. M., Dwidevi R., Zeeshan M. 2005. Growth, photosynthetic electron transport, and antioxidant responses of young soybean seedlings to simultaneous exposure of nickel and UV-B stress. *Photosynthetica* 43: 177 — 185.
- Skórska E. 1998. Wpływ długotrwałego promieniowania UV-B na reakcje świetlne fotosyntezy i zawartość barwników w liściach roślin rzepaku. *Rośliny Oleiste* 19: 81 — 87.
- Skórska E. 2000 a. Comparison of responses of bean, pea and rape plants to UV-B radiation in darkness and in light. *Acta Physiol. Plant.* 22: 163 — 169.
- Skórska E. 2000 b. Reakcja wybranych roślin uprawnych na promieniowanie UV-B. *Rozprawy nr 192. Akademia Rolnicza w Szczecinie.*
- Skórska E., Lewandowski R. 2003. Porównanie reakcji roślin trzech odmian owsa na promieniowanie UV-B. *Biul. IHAR* 229: 199 — 204.
- Sullivan J. H. 1997. Effects of increasing UV-B radiation and atmospheric CO<sub>2</sub> on photosynthesis and growth: implications for terrestrial ecosystems. *Plant Ecol.* 128: 194 — 206.
- Śmiałek E. 2003. Postęp w hodowli roślin strączkowych. *Kurier Rolniczy* 2: 6 — 7.
- Teramura A. H., Sullivan J. H., 1994. Effect of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynth. Res.* 39: 463 — 473.
- Yuan L., Ming Y., Xun-Ling W., Zhi-De H. 1999. Competition and sensitivity of wheat and wild oat exposed to enhanced UV-B radiation at different densities under field conditions. *Environ. Exp. Bot.* 41: 47 — 55.

#### PODZIĘKOWANIE

*Materiał do badań udostępnił pan dr inż. Jerzy Nawracała z Katedry Genetyki i Hodowli Roślin Akademii Rolniczej w Poznaniu, za co mu autorzy tą drogą dziękują.*