

UV-B SPINDULIUOTĖS POVEIKIS SĖJAMOJO ŽIRNIO (*Pisum sativum* L.) FOTOSINTEZEI IR AUGIMUI

Irena JANUŠKAITIENĖ, Jurgita MIKELIONYTĖ

Vytauto Didžiojo universitetas

Daukanto g. 28, Kaunas

El. paštas: I.Januskaitiene@gmf.vdu.lt

Santrauka

Bandymo tikslas – ištirti 1 bei 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės dozių poveikį skirtingo vystymosi tarpsnio sėjamojo žirnio (*Pisum sativum* L.) fotosintezei ir augimui. Žirniai pasėti į vegetacinius indus su paruoštu neutralaus rūgštumo durpių substratu, o praėjus 10 ir 17 dienų po sudygimo, t. y. lapų vystymosi (BBCH 14–16) ir šoninių ūglių formavimosi (BBCH 21–23) tarpsniais, veikti skirtingomis UV-B dozėmis. Nustatyta, jog 1 ir 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės dozės lapų vystymosi tarpsnio augalų fotosintezės intensyvumą slopina atitinkamai 22,3 % ($p > 0,05$) ir 76,8 % ($p < 0,05$), o šoninių ūglių formavimosi tarpsnio augalų – 22,9 % ($p > 0,05$) ir 56,8 % ($p < 0,05$). 1 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B dozė nedarė esminio poveikio tirtų žirnių chlorofilo *a* kiekiui lapuose, o nuo 3 kJ m⁻² d⁻¹ dozės poveikio chlorofilo *a* kiekis žirnių lapuose BBCH 14–16 ir BBCH 21–23 tarpsniais sumažėjo atitinkamai 27,6 % ($p < 0,05$) ir 24 % ($p < 0,05$). Abi tirtos UV-B spinduliuotės dozės skatino chlorofilo *b* sintezę sėjamųjų žirnių lapuose ir BBCH 14–16, ir BBCH 21–23 tarpsniais, tačiau ne iš esmės ($p > 0,05$). Lapų vystymosi tarpsnio augalus 5 dienas paveikus 1 ir 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B dozėmis, sausos biomasės sumažėjo atitinkamai 13,8 % ($p > 0,05$) ir 35,2 % ($p < 0,05$), o šiomis dozėmis paveikus šoninių ūglių formavimosi tarpsnio žirnių daigus, biomasė sumažėjo atitinkamai 19,5 % ($p > 0,05$) ir 25,2 % ($p > 0,05$).

Reikšminiai žodžiai: UV-B spinduliuotė, fotosintezės intensyvumas, chlorofilas, karotenoidai, sausa biomasė, vystymosi tarpsniai, sėjamasis žirnis.

Įvadas

Keičiantis aplinkos sąlygoms, augalai stengiasi prisitaikyti ar kitaip įveikti stresą, o jų atsakas į nepalankius veiksnius priklauso ir nuo augalo augimo tarpsnio /Lichtenthaler, 1996; Larcher, 2003/. Streso įveikimo mechanizmai pirmiausia ima veikti jaunų augalų lapuose /Reifenrath, Muller, 2007/. Šiems procesams skiriama labai daug energijos, kuri galėtų būti panaudota augalo augimui bei vystymuisi. Be abejo, vėlesnio augimo tarpsnio augalai yra sukaupę didesnę masę, tad ir didesnius energijos resursus. Taigi, aplinkos poveikiui augalai jautriausi juvenaliniam (ankstyvajame) tarpsnyje, kuris prasideda sėkloms dygstant ir trunka iki dauginimosi organų susidarymo. Šis tarpsnis gali trukti ilgokai, ir augalas vėluoja žydėti arba visai nežydi, jeigu aplinkos sąlygos jam nepalankios /Duchovskis, 1998/.

Įvairių autorių atlikti tyrimai rodo, kad UV-B spinduliuotės poveikis augalams yra gana įvairiapusis. Dėl UV-B spinduliuotės poveikio sulėtėja daugelio rūšių augalų augimas, sumažėja žalia ir sausa biomasė, chlorofilų ir karotenoidų kiekis /Ambasht,

Agrawal, 1998; Nasser, 2001/. UV-B spinduliuotė iš esmės sumažino miežių augimo rodiklius – aukštį, atžalų kiekį, lapų plotą, biomasę /Nasser, 2001/. Atlikus tyrimus su žaliaja kreisve (*Crepis capillaris* L.) nustatyta, kad net nedidelės UV-B dozės ($1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) labai paveikia augalo augimą, superoksido dismutazės (SOD) aktyvumą ir baltymų kiekį lapuose /Rančelienė ir kt., 2005/. Augalų augimo sulėtėjimas taip pat siejamas su DNR pažeidimais /Rousseaux et al., 1999/ bei neigiamu poveikiu fotosintetinei sistemai /Greenberg et al., 1996/.

Augalai negali išvengti ultravioletinės spinduliuotės neigiamos įtakos, nes šią šviesą jie naudoja fotosintezei /Chadyšienė ir kt., 2005/. Šių spindulių poveikis siejamas su lapų žiotelių laidumo, fotosintetinių fermentų ir pigmentų, elektronų judėjimo grandinės, chloroplastų ir kitų ląstelės membranų pokyčiais /Ambasht, Agrawal, 1998/. Keletas tyrimų patvirtino, kad UV-B spinduliuotė gali sutrikdyti CO_2 patekimą į augalą per žioteles bei CO_2 fiksavimo procesus Kalvino ciklo metu /Xu, Qiu, 2007/. Didesnė negu įprasta ultravioletinė spinduliuotė sukelia įvairiausių pažeidimų augalo ląstelėse. Tai DNR pažeidimai, membranų bei fotosintezės sistemos pažeidimai, neigiamas poveikis fitohormonams /Frohnmeier, Staiger, 2003/. D. J. Allen ir kt. (1998) nurodo, kad tiesioginis UV-B spinduliuotės fotosintezės slopinimas vyksta tik esant palyginti didelėms dozėms, ir tai vyksta pirmiausia dėl tirpių Kalvino ciklo fermentų bei žiotelių laidumo sumažėjimo. Naujausių tyrimų duomenys rodo, jog neigiamas UV-B spinduliuotės poveikis fotosintezei labiausiai pasireiškia dėl antrosios fotosistemos (FS II) aktyvumo slopinimo /Gao, Ma, 2008; Lesser, 2008/. Tačiau yra ir priešingų rezultatų, kurie rodo, kad UV-B spinduliuotė neveikia fotosintezės intensyvumo. Manoma, kad UV-B absorbuojantys pigmentai, pavyzdžiui, flavonoidai, karotenoidai, gali patikimai apsaugoti fotosintezės sistemą nuo žalingo UV-B spinduliuotės poveikio /Allen et al., 1998/.

Taigi augalų reakcija į UV-B spinduliuotę yra gana įvairi. Tai gali būti aiškinama ir didele tyrimų metu naudotų augalų įvairove, ir nevienodomis eksperimentų sąlygomis. Kai kurių rūšių augaluose UV-B spinduliuotė slopina fotosintezės intensyvumą /Ambasht, Agrawal, 1998; Pal et al., 1999/, tačiau kitiems augalams poveikis silpnas arba neesminis /Searles et al., 2001/. UV-B spinduliuotė kai kurių rūšių augalų sausą biomą mažina /Balakumar et al., 1993/, kai kurių – ne /Hakala et al., 2002/. Atliekant šiuos tyrimus, vis dar mažai dėmesio skiriama augalų išsivystymo tarpsnio įtakai nustatyti. Taigi, šio bandymo tikslas – ištirti 1 ir $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuotės dozių poveikį skirtingų vystymosi tarpsnių sėjamojo žirnio (veislė 'Ilgiai') fotosintezės intensyvumui, fotosintetinių pigmentų kiekiui bei antžeminei sausai biomasei.

Sąlygos ir metodai

Tyrimams pasirinktas sėjamas žirnis (*Pisum sativum* L., veislė 'Ilgiai'), vienas iš Lietuvoje auginamų pupinių augalų, kuris pasižymi gana dideliu jautrumu UV-B spinduliuotei. Siekiant ištirti UV-B spinduliuotės poveikį sėjamajam žirniui, 2008 m. turimai atlikti Vytauto Didžiojo universiteto Aplinkotyros katedros laboratorijoje.

Atliekant eksperimentą pasirinktos veislės žirniai buvo sėjami po 20 sėklų į 5 l talpos indus su paruoštu neutralaus rūgštumo durpių substratu (6,0–6,5 pH). Pasėti augalai buvo auginami laboratorijoje (fotoperiodas – 14 val.). Praėjus 8 dienoms, pusė augalų dviem paroms pernešti į fitokameras (fotoperiodas – taip pat 14 val.), kad prisitaikytų prie pasikeitusių sąlygų, o 10-tą dieną po sudygimo, t. y. lapų vystymosi

(BBCH 14–16) tarpsnio žirniai /Growth stages..., 2001/, pradėti švitinti skirtingomis UV-B dozėmis. Poveikis tęsėsi penkias dienas, kasdien žirniai buvo veikiami 1 ir 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuote, siekiant įvertinti silpną ir stiprų UV-B poveikį. Šios dozės pasirinktos remiantis ankstesnių Aplinkotyros katedroje vykdytų tyrimų duomenimis /Januškaitienė, 2008/. Kontroliniai augalai augo gretimoje fitokameroje (fotoperiodas – taip pat 14 val.). Kiti žirniai iš laboratorijos į fitokameras pernešti po 15 dienų ir UV-B spinduliais pradėti veikti savaite vėliau, t. y. jau šoninių ūglių formavimosi (BBCH 21–23) tarpsniu /Growth stages..., 2001/, siekiant įvertinti spindulių poveikį skirtingų vystymosi tarpsnių augalams.

Pagrindiniai tirti rodikliai: fotosintezės intensyvumas, chlorofilo *a* ir *b*, karotenoidų kiekis bei sausa antžeminė biomasa.

Žirnių fotosintezės intensyvumas (CO₂ asimiliavimo greitis lape) matuotas fotosintezės intensyvumo matavimo įrenginiu LI-6400 (LI-COR, JAV). Kiekvieną dieną, po UV-B poveikio praėjus 1 val., fotosintezės (antrosios šakelės lapų) intensyvumas registruotas kas 20 sekundžių, matavimas truko 3 val. Iš šių duomenų buvo vedamas tos dienos momentinio fotosintezės intensyvumo vidurkis. Aplinkos sąlygų rodikliai, nustatyti fotosintezės intensyvumo matavimų metu, pateikti 1 lentelėje.

1 lentelė. Aplinkos sąlygų rodikliai eksperimento metu

Table 1. Parameters of environment conditions during experiment

UV-B dozė <i>UV-B dose</i> kJ m ⁻² d ⁻¹	Oro srauto greitis <i>Air flow rate</i> μmol s ⁻¹	Bloko ir lapo temperatūra <i>Block and leaf temperature</i> °C	CO ₂ koncentracija bandinio kameroje <i>CO₂ concentration in sample cell</i> μmol CO ₂ mol ⁻¹	Vidutinis santykinis drėgnis bandinio kameroje <i>Relative humidity in sample cell</i> %	Apšviestumas kvantais <i>Lightness in quant</i> μmol m ⁻² s ⁻¹
0	400	25	350–450	25–30	80–100
1	400	25	350–450	25–30	80–100
3	400	25	350–450	25–30	80–100

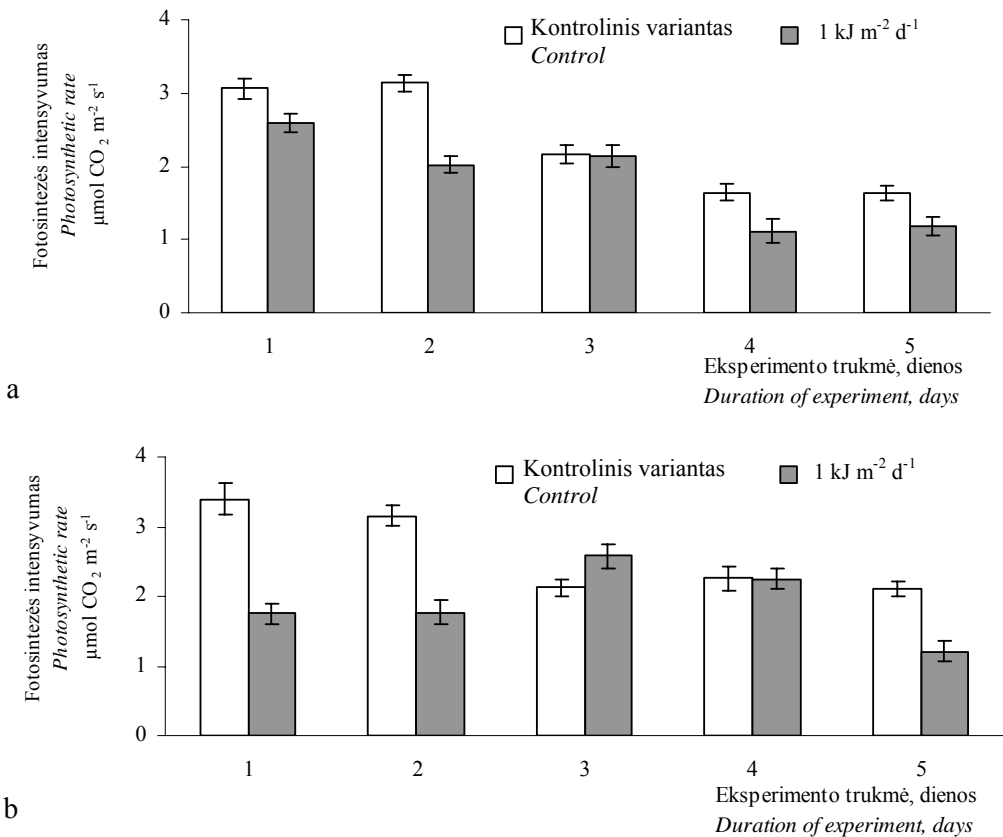
Chlorofilo *a*, *b* ir karotenoidų kiekis nustatytas paskutinę eksperimento dieną pagal Wettsteino metodiką /Гавриленко и др., 1975/ 100 % acetono ekstrakto spektrofotometru DU800 VU/VIS (JAV), trimis pakartojimais. Kad būtų nustatyta sausa biomasa, žirnių daigai džiovinti +60 °C temperatūroje vieną parą. Vieno augalo sausos biomosės vidurkis apskaičiuotas įvertinus penkis augalus.

Eksperimento metu tirtų veiksnių įtakos patikimumas įvertintas dispersinės analizės metodu *Anova*, skaičiuojant *F* kriterijų ir jo *p* reikšmę, o lyginant du atvejus skaičiuota *Stjudento t* kriterijaus *p* reikšmė. Skaičiavimai atlikti naudojantis programiniu paketu *Statistica 6.0*.

Rezultatai ir jų aptarimas

1 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės dozė lapų vystymosi (BBCH 14–16) tarpsnio sėjamųjų žirnių fotosintezės intensyvumą jau pirmą poveikio dieną sumažino 0,468 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, t. y. apie 15 % mažiau, palyginti su kontroliniais augalais (1 a pav.).

Antrą dieną nustatytas dar didesnis – 35,6 % – fotosintezės slopinimas. Trečią poveikio dieną pastebėtas $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuotės doze paveiktų žirnių fotosintezės proceso suaktyvėjimas ir paveiktų augalų fotosintezės intensyvumas nesiskyrė nuo neveiktų ($p > 0,05$). Galima daryti išvadą, jog augalai priešinasi stresui (šiuo atveju – UV-B), pradėdami įvairius apsauginius procesus, vyksta įvairių apsauginių medžiagų sintezė bei fotosintezės suintensyvėjimas ir dėl to prarandamas didelis kiekis energijos /Lichtenthaler, 1996; Larcher, 2003/. Bėgant laikui, šios UV-B dozės poveikis pradėjo daryti didesnę neigiamą įtaką – fotosintezės intensyvumas vėl tapo mažesnis negu neveiktų augalų. Augalų, paveiktų $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuote, fotosintezės intensyvumo vidurkiaai skyrėsi iš esmės (išskyrus trečią poveikio dieną) nuo kontrolinių augalų ($p < 0,05$).



1 paveikslas. Lapų vystymosi (BBCH 14–16) (a) ir šoninių ūglių formavomosi (BBCH 21–23) (b) tarpsnių sėjamųjų žirnių fotosintezės intensyvumas paveikus $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B doze, palyginti su kontrolinio varianto augalais (vidurkis $\pm PI_{0,05}$)

Figure 1. Photosynthetic rate of leaf development (BBCH 14–16) stage (a) and formation of side shoots (BBCH 21–23) stage (b) peas under impact of $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B dose compared to reference treatment (mean $\pm CI_{0,05}$)

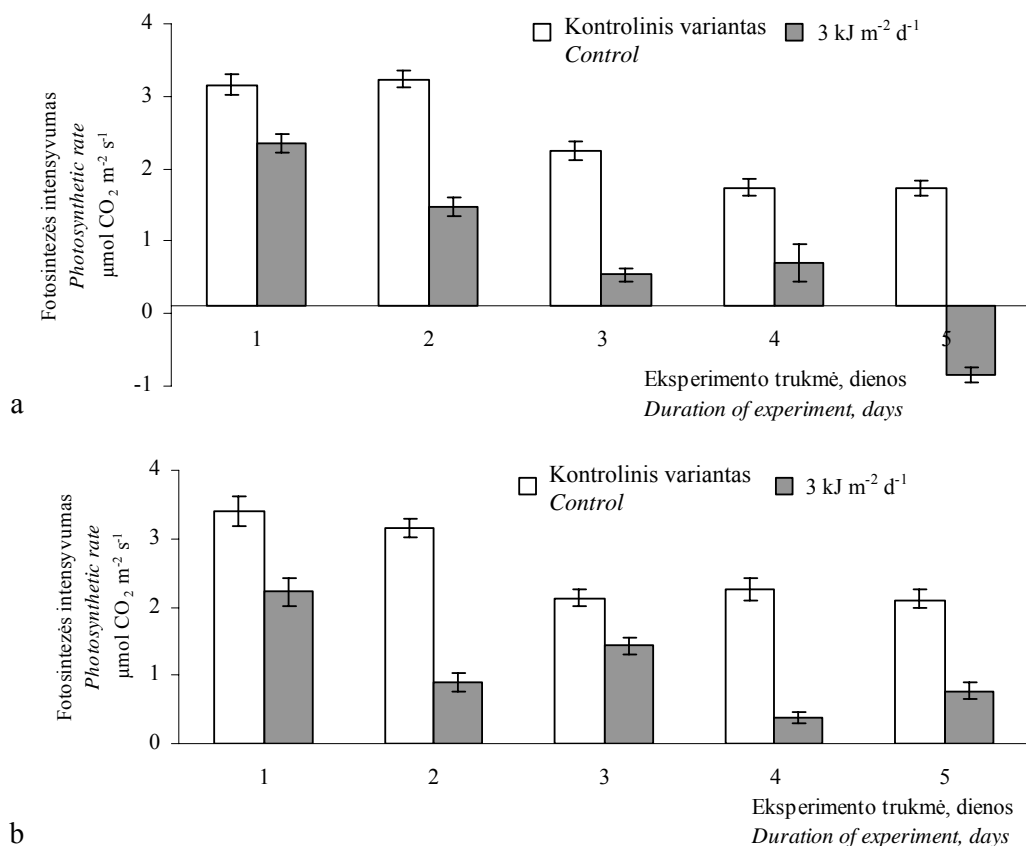
Žirnius pradėjus veikti UV-B spinduliuote šoninių ūglių formavimosi (BBCH 21–23) metu, jau pirmą poveikio dieną pastebėtas ryškus fotosintezės proceso slopinimas (1 b pav.), kai $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuotė fotosintezės intensyvumą slopino net 48,3 %, palyginti su kontroliniu variantu. Tačiau trečią poveikio dieną nustatytas $0,449 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ žirnių fotosintezės intensyvumo stimuliavimas, t. y. 21 % daugiau, palyginti su kontroliniu variantu ($p < 0,05$). Ketvirtą eksperimento dieną kontrolinių ir UV-B spinduliuote paveiktų žirnių fotosintezės intensyvumas nesiskyrė ($p > 0,05$), o penktą dieną paveiktų jau sumažėjo iki 42,8 % ($p < 0,05$). Panašius duomenis yra gavę ir kiti mokslininkai, nustatę, jog, skirtingus augalus veikiant nedidelėmis UV-B dozėmis, silpnėja jų fotosintezė bei augimas /Rančelienė ir kt., 2005; Gao, Ma, 2008; Lesser, 2008/.

Eksperimento metu nustatyta, jog, veikiant $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spindulių dozei, skirtingo išsivystymo žirnių augaluose galima išvelgti panašias fotosintezės intensyvumo kitimo tendencijas: pirmas dvi poveikio dienas fotosintezė slopinama, o trečią dieną išryškėja jos intensyvumo didėjimas (1 pav.). Atlikus gautų rezultatų dispersinę analizę nustatyta, jog, esant $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuotės poveikiui, eksperimento metu augimo tarpsnis nedarė esminės įtakos fotosintezės kitimui ($p > 0,05$).

Didėjant UV-B spinduliuotės dozei, stiprėjo neigiamas poveikis tirtų žirnių fotosintezės intensyvumui ir, tęsiantis eksperimentui, vyko nuoseklus fotosintezės intensyvumo silpnėjimas. Didesne ($3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) UV-B spinduliuotės doze paveikus lapų vystymosi tarpsnio žirnių daigus, stiprus poveikis pasireiškė jau pirmą tyrimo dieną (2 a pav.), kai ultravioletinė spinduliuotė fotosintezės intensyvumą sumažino $0,808 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (26,4 %), palyginti su kontrolinio varianto spinduliuote neveiktais augalais. Antrą poveikio dieną fotosintezės intensyvumas jau buvo silnesnis maždaug 55 %, palyginti su kontroliniu variantu. Skirtingai nei $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ poveikio atveju, trečią poveikio dieną fotosintezės intensyvumas ir toliau silpnėjo, t. y. buvo apie 80 % mažesnis, palyginti su kontrolinių augalų fotosintezės intensyvumu. Ketvirtą dieną nustatytas mažesnis fotosintezės sumažėjimas nei trečią, t. y. tik 63 % mažiau, palyginti su UV-B spinduliuote neveiktų žirnių fotosintezės intensyvumu ($p < 0,05$). Didžiausias žirnių fotosintezės intensyvumo slopinimas tyrimo metu gautas paskutinę eksperimento dieną ($p < 0,05$), kai šio proceso intensyvumas sumažėjo iki neigiamos $-0,94 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ reikšmės, t. y. buvo net 157,6 % mažesnis, palyginti su kontroliniu variantu ($p < 0,05$). Šiuo atveju stresoriaus intensyvumas viršija augalų pajėgumą išverti stresą, augalų fiziologinė būklė ir gyvybingumas regresuoja /Lichtenthaler, 1996; Larcher, 2003/.

$3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ultravioletinė spinduliuotė taip pat darė neigiamą poveikį ir šoninių ūglių formavimosi (BBCH 21–23) tarpsnio (2 b pav.) žirnių fotosintezės intensyvumui, nors ir nebuvo nuoseklios mažėjimo tendencijos, kaip lapų vystymosi (BBCH 14–16) tarpsnio atveju (2 a pav.). Pirmą ir antrą poveikio dieną paveiktų žirnių fotosintezės intensyvumas sumažėjo atitinkamai 34,5 ir 71,9 %. Trečią poveikio dieną nustatytas paveiktų žirnių fotosintezės proceso atsinaujinimas: fotosintezės intensyvumo skirtumas sumažėjo iki 32,6 % ($p < 0,05$). Tačiau ketvirtą ir penktą dieną skirtumas tarp UV-B spinduliuote neveiktų ir veiktų žirnių fotosintezės intensyvumo vėl padidėjo iki atitinkamai 82,8 ir 63,5 % ($p < 0,05$). Kitaip nei BBCH 14–16 tarpsnio žirnių poveikio atveju, paskutinę eksperimento dieną BBCH 21–23 tarpsnio žirnių fotosintezės intensyvumas nepasiekė neigiamos reikšmės ir buvo apie $0,8 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Streso

poveikio pradžioje (šiuo atveju – UV-B spinduliuotės poveikio pradžioje) vyksta ląstelių metabolizmo procesų pakitimai, o vėliau prasideda prisitaikymas ir eksperimento pabaigoje fotosintezės intensyvumas būna apie 63,5 % mažesnis, palyginti su kontroliniais augalais /Alexieva et al., 2003/. Didesnė nei įprasta ultravioletinė spinduliuotė sąlygoja įvairiausių neigiamus pokyčius augalo ląstelėse, pavyzdžiui, atsiranda membranos ir fotosintezės sistemos pažeidimų, daromas neigiamas poveikis fitohormonams ir t. t. /Frohnmeier, Staiger, 2003/. Fotosintezės susilpnėjimą (1 ir 2 pav.) gali sąlygoti chloroplastų ir fotosintetinės sistemos pažeidimai /Sullivan, Rozema, 1999/. UV-B pažeidžia FS II baltymus, daro neigiamą poveikį chlorofilo struktūrai ir mažina fotosintezės aktyvumą /Sullivan, 1997; Olsson et al., 2000/.



2 paveikslas. Lapų vystymosi (BBCH 14–16) (a) ir šoninių ūglių formavomosi (BBCH 21–23) (b) tarpsnių sėjamųjų žirnių fotosintezės intensyvumas paveikus $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B doze, palyginti su kontrolinio varianto augalais (vidurkis $\pm PI_{0,05}$)

Figure 2. Photosynthetic rate of leaf development (BBCH 14–16) stage (a) and formation of side shoots (BBCH 21–23) stage (b) peas under impact of $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B dose compared to reference treatment (mean $\pm CI_{0,05}$)

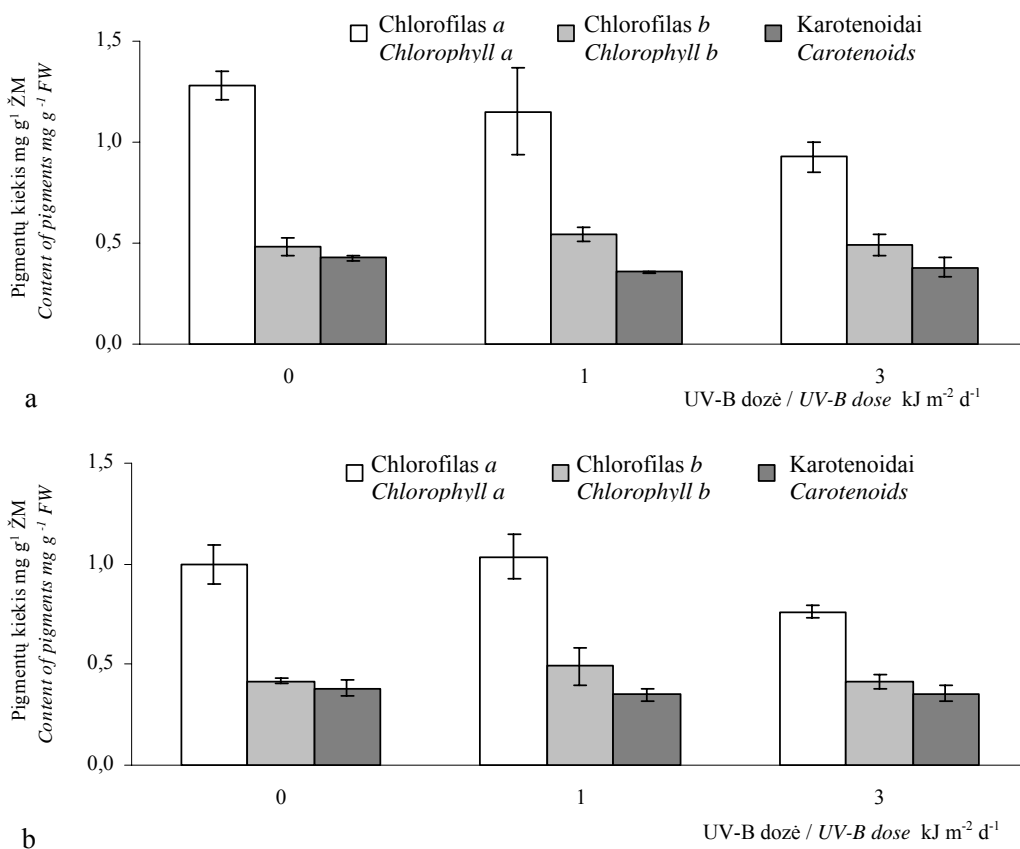
Esant $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuotės poveikiui, tarp žirnių lapų vystymosi ir šoninių ūglių formavimosi tarpsnių fotosintezės intensyvumo pokyčių panašių kitimo tendencijų, kurios buvo nustatytos $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ poveikio atveju, nenustatyta. Lapų vystymosi tarpsnio žirnius paveikus $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuote, fotosintezės intensyvumas viso eksperimento metu mažėjo, o šoninių ūglių formavimosi tarpsnio augalų atveju ši spinduliuotė veikė panašiai kaip ir silpnė: pirmas dvi dienas fotosintezė slopinama, o trečią poveikio dieną fotosintezės intensyvumas padidėja (2 b pav.). Tai leidžia daryti prielaidą, jog šoninių ūglių formavimosi tarpsnio žirniai yra atsparesni $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuotės poveikiui.

Tyrimų duomenys apie pigmentų kiekio pokyčius dėl UV-B spinduliuotės yra labai nevienodi. Vieni autoriai skelbia, kad nuo UV-B dozės chlorofilo kiekis sumažėja, kiti teigia, kad UV-B spinduliuotė fotosintetinių pigmentų nesumažina, dar kiti – kad, atvirkščiai, UV-B poveikis miežius skatina sintetinti daugiau chlorofilo ir karotenoidų /Nasser, 2001; Dėdelienė ir kt., 2006/. Duomenys apie mūsų tirtų UV-B dozių poveikį skirtingo vystymosi tarpsnio žirnių fotosintetiniams pigmentams pateikti 3 paveiksle. Nuo $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B paros dozės iš esmės (~28 %) sumažėjo chlorofilo *a* kiekis BBCH 14–16 tarpsnio žirnių lapuose, palyginti su neveiktais augalais. Žirnius paveikus $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B doze, chlorofilo *b* kiekis buvo tik viena šimtąja dalies didesnis ($p > 0,05$) už kontrolinių augalų lapuose nustatytą kiekį (3 a pav.). Šoninių ūglių formavimosi tarpsnio žirnių lapuose (3 b pav.) silpnė $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B dozė šiek tiek paskatino chlorofilo *a* pagausėjimą (3,6 %), palyginti su kontroliniais augalais ($p > 0,05$). Tačiau nuo stipresnės $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ultravioletinės spinduliuotės šio pigmento kiekis jau sumažėjo iki $0,76 \text{ mg g}^{-1}$ žalios masės ($p < 0,05$). Taigi, dėl didesnės UV-B dozės poveikio augalai sintetina mažiau chlorofilo *a*. Panašūs duomenys – chlorofilo *a* mažėjimas veikiant žirnius nedidelėmis UV-B dozėmis – gauti ir kitų mokslininkų /Brazaitytė ir kt., 2006/. UV-B daro neigiamą poveikį chlorofilo struktūrai ir kartu mažina fotosintezės aktyvumą /Sullivan, 1997/, – panašūs rezultatai buvo gauti ir šio tyrimo metu. Chlorofilo *b* kiekio mažėjimas nėra toks reikšmingas.

Lapų vystymosi tarpsnio augalus (3 a pav.) paveikus $1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B doze, eksperimento pabaigoje nustatytas ir 16,4 % karotenoidų kiekio sumažėjimas ($p < 0,05$). Visais kitais tyrimo atvejais, kintant ir vystymosi tarpsniui, ir spinduliuotės poveikio stiprumui, karotenoidų kiekio pokyčiai nebuvo esminiai. Gana skirtingus tyrimų duomenis pateikia ir kiti autoriai: H. Juno ir kt. (2001) teigimu, didėjant UV-B dozėms, pagausėja karotenoidų kiekis ryžių (*Oryza sativa* L.) lapuose, o A. Brazaitytė ir kt. (2006) nustatė, jog karotenoidų kiekis žirniuose nuo didesnės UV-B spinduliuotės dozės buvo beveik toks pat, kaip ir nepaveikuose augaluose.

Duomenys apie 1 ir $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B spinduliuotės dozių poveikį skirtingo vystymosi tarpsnio žirnių antžemeinei sausi biomasei, lyginant su kontroliniais augalais, pateikti 4 paveiksle. Penkias dienas BBCH 14–16 tarpsnio sėjamosius žirnius (4 a pav.) veikiant mažesne ($1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) spinduliuotės doze, sausa biomasė sumažėjo apie 0,03 g (13,8 %), palyginti su kontroliniu variantu ($p > 0,05$). Šio vystymosi tarpsnio žirnius veikiant didesne – $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B – spinduliuotės doze, sausa biomasė sumažėjo net 35,2 % ($p < 0,05$). Savaite vėliau 1 ir $3 \text{ kJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ UV-B dozėmis pradėtų veikti BBCH 21–23 tarpsnio žirnių sausa biomasė sumažėjo atitinkamai 19,5 ir 25,2 % – abiem atvejais ne iš esmės ($p > 0,05$). UV-B spinduliuotė neigiamai veikia daugelio augalų

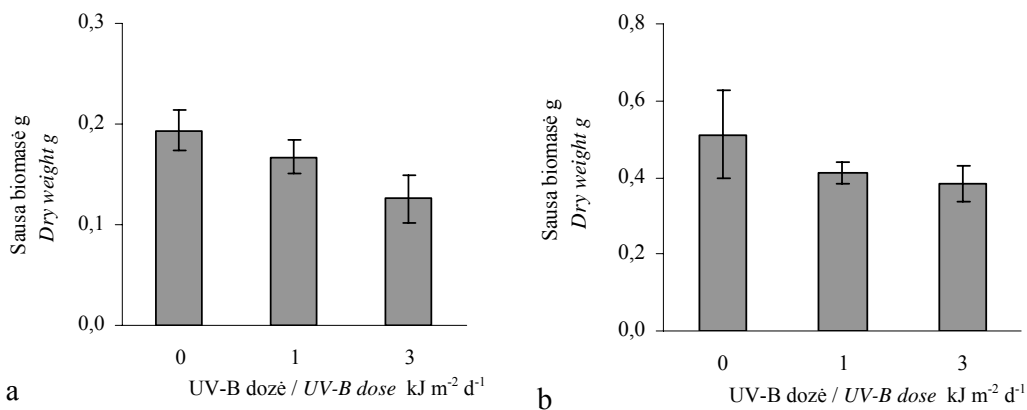
sausą biomasę /Balakumar et al., 1993/. Teigiama, kad sausos biomasės sumažėjimą lemia morfologinių bei fiziologinių procesų pokyčiai, t. y. sumažėjęs bendras asimiliacijos greitis ir sausos masės produkcijos lapo ploto vienetui efektyvumas, taip pat susilpnėjęs bendras fotosintezės intensyvumas. Tačiau kai kurie autoriai nurodo, kad UV-B spinduliuotė nesumažina biomasės arba šis sumažėjimas buvo nedidelis. K. Hakala ir kt. (2002) nagrinėjo įvairių žemės ūkio augalų jautrumą UV-B spinduliuotei natūraliomis augimo sąlygomis (esant 30 % ozono sluoksnio suplonėjimui) ir nenustatė jokio esminio neigiamo poveikio biomasės akumuliacijai.



Pastaba / Note. ŽM – žalia masė (vidurkis \pm $PI_{0,05}$) / FW – fresh weight (mean \pm $CI_{0,05}$).

3 paveikslas. Lapų vystymosi (BBCH 14–16) (a) ir šoninių ūglių formavomosi (BBCH 21–23) (b) tarpsnių sėjamųjų žirnių fotosintetinių pigmentų kiekis esant skirtingam UV-B dozių poveikiui

Figure 3. Photosynthetic pigments content of leaf development (BBCH 14–16) stage (a) and formation of side shoots (BBCH 21–23) stage peas under impact of different UV-B doses



4 paveikslas. Lapų vystymosi (BBCH 14–16) (a) ir šoninių ūglių formavomosi (BBCH 21–23) (b) tarpsnių sėjamųjų žirnių antžeminės dalies vidutinė vieno augalo sausa biomasė, esant skirtingam UV-B dozių poveikiui (vidurkis $\pm PI_{0,05}$)

Figure 4. One plant dry weight of over ground biomass of leaf development (BBCH 14–16) stage (a) and formation of side shoots (BBCH 21–23) stage (b) peas under impact of different UV-B doses (mean $\pm CI_{0,05}$)

Skirtingo vystymosi tarpsnio sėjamųjų žirnių fotosintezės intensyvumo, fotosintetinių pigmentų ir sausos antžeminės biomasės pokyčiai eksperimento pabaigoje, esant 1 ir 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuočių poveikiui, pateikti 2 lentelėje. Didesnė UV-B spinduliuotės dozė lėmė ir didesnius tirtų rodiklių pokyčius, o BBCH 21–23 tarpsnio žirniai buvo labiau atsparūs neigiamam tirtos spinduliuotės poveikiui. Tačiau matyti, jog, skirtingo vystymosi tarpsnio augalus paveikus 1 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės doze, ryškus fotosintezės intensyvumo susilpnėjimo ir BBCH 14–16, ir BBCH 21–23 tarpsnių sėjamuosiuose žirniuose nebuvo, t. y. fotosintezės intensyvumo susilpnėjimas viso eksperimento metu sudarė 22,3 ir 22,9 % ($p > 0,05$). Sėjamuosius žirnius paveikus 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės doze, BBCH 14–16 tarpsnio augalų fotosintezės procesas buvo slopinamas labiau (76,6 %) negu BBCH 21–23 (56,8 %), palyginti su kontroliniais augalais. Taigi, tirta mažesnė 1 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotė nedarė esminės įtakos sėjamųjų žirnių fotosintezės intensyvumui, o 3 kJ m⁻² d⁻¹ dozė šį rodiklį sumažino iš esmės. Panašius rezultatus gavo ir M. Qaderi bei kt. (2007), kurie tyrė 4,2 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės poveikį rapsų fotosintezės intensyvumui ir nustatė, kad paveiktų augalų anglies dioksido asimiliavimo greitis taip pat buvo iš esmės mažesnis.

2 lentelė. Fotosintezės intensyvumo, fotosintetinių pigmentų bei sausos biomasės sumažėjimas, esant skirtingam vystymosi tarpsniui ir skirtingoms UV-B dozėms, palyginti su kontroliniais augalais

Table 2. Comparison of photosynthetic rate, photosynthetic pigments content and dry weight differences from control under impact of different UV-B doses

Rodiklis / Indicator	UV-B dozė UV-B dose kJ m ⁻² d ⁻¹	Sumažėjimas, palyginti su kontroliniu variantu % Decrease from control %	
		BBCH 14–16 tarpsnis BBCH 14–16 stage	BBCH 21–23 tarpsnis BBCH 21–23 stage
		Vidutinis fotosintezės intensyvumas Average photosynthetic rate	1 3
Chlorofilo <i>a</i> kiekis Content of chlorophyll <i>a</i>	1 3	10,2 27,6*	+3,6 24,0*
Chlorofilo <i>b</i> kiekis Content of chlorophyll <i>b</i>	1 3	+12,4 +1,4	+17,6 +1,0
Karotenoidų kiekis Content of carotenoids	1 3	16,4* 10,9	8,7 7,8
Sausa biomasė Dry weight	1 3	13,8 35,2*	19,5 25,2

Pastaba / Note. * – skirtumas esminis, palyginti su kontroliniu variantu, $p < 0,05$ / statistical significant difference from the control, $p < 0,05$.

Mažiausią neigiamą įtaką abi tirtos UV-B spinduliuotės dozės darė chlorofilo *b* kiekiui, nes UV-B spinduliuotė net skatino šio pigmento sintezę. Tačiau BBCH 21–23 tarpsnio žirnių lapuose šio pigmento buvo nustatyta daugiau nei BBCH 14–16. Paveikus 1 kJ m⁻² d⁻¹ spinduliuote BBCH 21–23 tarpsnio žirnius, taip pat buvo nustatytas ir didesnis chlorofilo *a* kiekis ($p > 0,05$), palyginti su kiekiu kontroliniuose augaluose, o 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B dozė šio pigmento kiekį sumažino 24 % ($p < 0,05$). Kaip ir fotosintezės intensyvumo atveju, ultravioletinė spinduliuotė didesnę neigiamą įtaką darė BBCH 14–16 tarpsnio žirnių fotosintetinių pigmentų kiekiui. Šoninių ūglių formavimosi tarpsnio žirnių daigų sausą biomasę 1 kJ m⁻² d⁻¹ ultravioletinė spinduliuotė veikė priešingai, t. y. stipriau negu lapų vystymosi tarpsnio, o didesnė neigiama įtaka lapų vystymosi tarpsnio sėjamųjų žirnių sausos biomasės formavimui nustatyta tik 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B dozės poveikio atveju. Nors sausos biomasės skirtumai nėra esminiai (išskyrus 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B dozės poveikį lapų vystymosi tarpsnio augalams), vis dėlto abi UV-B spinduliuotės dozės stabdė žirnių sausos antžeminės biomasės formavimąsi.

Išvados

1. Skirtingo vystymosi tarpsnio žirnius paveikus 1 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės doze, ryškus fotosintezės intensyvumo skirtumas tarp lapų vystymosi (BBCH 14–16) ir šoninių ūglių formavimosi (BBCH 21–23) tarpsnių sėjamųjų žirnių nenustatyta ($p > 0,05$), tačiau 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuotės dozė BBCH 14–16 tarpsnio žirnių

fotosintezės intensyvumą slopino net 76,6 % ($p < 0,05$), o BBCH 21–23 tarpsnio – 56,8 % ($p < 0,05$), palyginti su kontrolinių augalų fotosintezės intensyvumu.

2. 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B dozės poveikis chlorofilo *a* kiekį BBCH 14–16 ir BBCH 21–23 tarpsnių žirnių lapuose sumažino atitinkamai 27,6 % ($p < 0,05$) ir 24 % ($p < 0,05$).

3. Lapų vystymosi (BBCH 14–16) tarpsnio sėjamuosius žirnius paveikus 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuote, sausa antžeminė biomasa sumažėjo 35,2 % ($p < 0,05$), o šoninių ūglių formavimosi (BBCH 21–23) tarpsnio žirnius – tik 25,2 % ($p > 0,05$), palyginti su kontroliniais augalais.

4. Šoninių ūglių formavimosi (BBCH 21–23) tarpsnio žirniai yra atsparesni 1 ir 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B spinduliuočių poveikiui nei lapų vystymosi (BBCH 14–16) tarpsnio.

LITERATŪRA

1. Alexieva V., Ivanov S., Sergiev I., Karanov E. Interaction between stresses // Bulgarian Journal of Plant Physiology. – 2003, spec. iss., p. 1–17

2. Allen D. J., Nogues S., Baker N. R. Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis? // Journal of Experimental Botany. – 1998, vol. 49, p. 1775–1788

3. Ambasht N. K., Agrawal M. Physiological responses of field grown *Zea mays* L. plants to enhanced UV-B radiation // Biotronics. – 1998, vol. 24, p. 15–23

4. Balakumar T., Vincent V. H. B., Paliwal K. On the interaction of UV-B radiation (280–315) with water stress in crop plant // Physiologia Plantarum. – 1993, vol. 87, p. 217–222

5. Brazaitytė A., Juknys R., Sakalauskaitė J. ir kt. Žemės ūkio augalų fotosintezės pigmentų sistemos tolerancija ozono ir UV-B spinduliuotės sukeltam stresui // Sodininkystė ir daržininkystė. – 2006, t. 25, Nr. 2, p. 14–24

6. Chadyšienė R., Girgždienė R., Girgždys A. Ultraviolet radiation and ground-level ozone variation in Lithuania // Journal of Environmental Engineering and Landscape Management. – 2005, vol. XIII, iss. 1, p. 31–35

7. Dėdelienė K., Brazaitytė A., Stankevičiūtė S. Vasarinių miežių adaptacija prie diferencijuoto ir kompleksinio UV-B ir ozono poveikio // Sodininkystė ir daržininkystė. – 2006, t. 25, Nr. 2, p. 107–117

8. Duchovskis P. Problems of resistance to abiotic factors of horticultural plant in Lithuania and their solution // Sodininkystė ir daržininkystė. – 1998, t. 17, Nr. 3, p. 3–11

9. Frohnmeyer H., Staiger D. Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection // Plant Physiology. – 2003, vol. 133, p. 1420–1428

10. Gao K., Ma Z. Photosynthesis and growth of *Arthrospira (Spirulina) platensis (Cyanophyta)* in response to solar UV radiation, with special reference to its minor variant // Environmental and Experimental Botany. – 2008, vol. 63, p. 123–129

11. Greenberg B. M., Wilson M. I., Gerhardt K. E., Wilson K. E. Morphological and physiological responses of *Brassica napus* to ultraviolet-B radiation: photomodification of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase and potential acclimation processes // Journal of Plant Physiology. – 1996, vol. 148, p. 78–85

12. Growth stages of mono- and dicotyledonous plants // German federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry: BBCH monograph / ed. U. Meier. – 2001, p. 10–11

13. Hakala K., Jauhiainen L., Koskela T. et al. Sensitivity of crops to increased ultraviolet radiation in northern growing conditions // Journal of Agronomy and Crop Science. – 2002, vol. 188, p. 8–18

14. Januškaitienė I. UV-B spinduliuotės poveikis sėjamojo žirnio (*Pisum sativum* L.) fotosintezės intensyvumui // Jaunujų mokslininkų darbai (Journal of Young Scientists). – 2008, t. 3, Nr. 19, p. 52–56

15. Jun H., Hye-Sook K., Tadashi K. Differences in the sensitivity to UV-B radiation of two cultivars of rice (*Oryza sativa* L.) // Plant and Cell Physiology. – 2001, vol. 37, No. 6, p. 742–747

16. Juozaitytė R., Ramaškevičienė A., Sliesaravičius A. ir kt. Effects of UV-B radiation on photosynthesis pigment system and growth of pea (*Pisum sativum* L.) // Sodininkystė ir daržininkystė. – 2008, Nr. 27 (2), p. 176–186

17. Larcher W. Physiological plant ecology. – Berlin, 2003. – 513 p.

18. Lesser M. P. Effects of ultraviolet radiation on productivity and nitrogen fixation in the *Cyanobacterium, Anabaena* sp. (Newton's strain) // Hydrobiologia. – 2008, vol. 598, p. 1–9

19. Lichtenthaler H. L. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants // Journal of Plant Physiology. – 1996, vol. 148, p. 4–14

20. Nasser L. E. Effects of UV-B radiation on some physiological and biochemical aspects in two cultivars of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Egyptian Journal of Biology. – 2001, vol. 3, iss. 1, p. 97–105

21. Olsson L. C., Fraysee L., Bornman J. F. Influence of high light and UV-B radiation on photosynthesis and D1 turnover in atrazine-tolerant and sensitive cultivars of *Brassica napus* // Journal of Experimental Botany. – 2000, vol. 51, p. 265–274

22. Pal M., Sengupta U. K., Srivastava A. C. et al. Changes in growth and photosynthesis of mungbean induced by UV-B radiation // Indian Journal of Plant Physiology. – 1999, vol. 4, p. 79–84

23. Qaderi M., Reid D., Yeung E. Morphological and physiological responses of canola (*Brassica napus*) siliques and seeds to UV-B and CO₂ under controlled environment conditions // Environmental and Experimental Botany. – 2007, vol. 60, p. 428–437

24. Rančelienė V., Vyšniauskienė R., Jančys Z., Šlekytė K. Action of UV-B on *Crepis capillaris* (L.) Wallr. plants in controlled environmental conditions // Biologija. – 2005, vol. 3, p. 74–80

25. Reifenrath K., Muller C. Species-specific and leaf-age dependent effects of ultraviolet radiation on two *Brassicaceae* // Phytochemistry. – 2007, vol. 68, p. 875–885

26. Rousseaux M. C., Ballar'e C. L., Giordano C. V. et al. Ozone depletion and UV-B radiation: impact on plant DNA damage in South America // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1999, vol. 96, p. 15310–15315

27. Searles P. S., Flint S. D., Caldwell M. M. A meta-analysis of plant field studies stimulating stratospheric ozone depletion // Oecologia. – 2001, vol. 127, p. 1–10

28. Sullivan J. H. Effects of increasing UV-B radiation and atmospheric CO₂ on photosynthesis and growth: implications for terrestrial ecosystems // Plant Ecology. – 1997, vol. 128, p. 195–206

29. Sullivan J. H., Rozema J. UV-B effects on terrestrial plant growth and photosynthesis / Stratospheric ozone depletion: the effects of enhanced UV-B radiation on terrestrial ecosystems. – Leiden, 1999, p. 39–57

30. Xu K., Qiu B. Responses of superhigh-yield hybrid rice Liangyoupeijiu to enhancement of ultraviolet-B radiation // Plant Science. – 2007, vol. 3, p. 139–149

31. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. – Москва, 1975. – 392 с.

THE IMPACT OF UV-B RADIATION ON THE PHOTOSYNTHESIS AND GROWTH OF PEAS (*Pisum sativum* L.)

I. Januškaitienė, J. Mikelionytė

Vytautas Magnus University

Summary

The impact of 1 and 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B radiations on peas (*Pisum sativum* L.) photosynthesis system and growth was investigated in this work. Peas were sown in vegetative pots with prepared neutral acidity peat substrate. Ten and seventeen days after germination, i.e. at leaf development (BBCH 14–16) stage and formation of lateral shoots (BBCH 21–23) stage pea plants were exposed to different UV-B radiation. Investigated 1 and 3 kJ m⁻²d⁻¹ UV-B doses decreased photosynthetic rate of BBCH 14–16 stage peas 22.3% ($p > 0.05$) and 76.8% ($p < 0.05$), and BBCH 21–23 ones – 22.9% ($p > 0.05$) and 56.8% ($p < 0.05$) respectively. 1 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B dose had no statistically significant impact on chlorophyll *a* content of all treated plants, contrary 3 kJ m⁻² d⁻¹ impact chlorophyll *a* content of BBCH 14–16 and BBCH 21–23 stages peas decreased 27.6% ($p < 0.05$) and 24% ($p < 0.05$) respectively. Both investigated UV-B doses stimulated chlorophyll *b* synthesis in all treated plants but statistical insignificant ($p > 0.05$). 1 and 3 kJ m⁻² d⁻¹ UV-B radiations decreased dry biomass of BBCH 14–16 stage peas 13.8% ($p > 0.05$) and 35.2% ($p < 0.05$) respectively. And dry biomass of BBCH 21–23 ones exposed to 1 and 3 kJ m⁻² d⁻¹ radiations decreased 19.5% ($p > 0.05$) and 25.2% ($p > 0.05$) respectively.

Key words: UV-B radiation, photosynthetic rate, chlorophyll, carotenoids, dry biomass, development stages, pea.