

Zürich-Reckenholz
Liebefeld-Bern

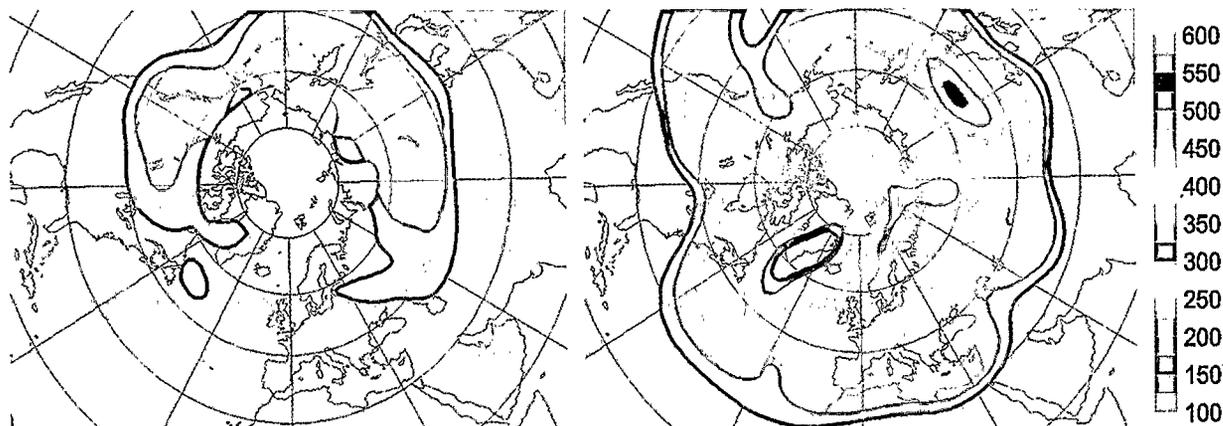
Schriftenreihe der FAL 30
Les cahiers de la FAL 30

Wirkung erhöhter UV-B-Strahlung auf landwirtschaftliche Kulturpflanzen und Risikoabschätzung für die Schweiz

Effet des rayons UV-B élevés sur des plantes agricoles et évaluation des risques pour la Suisse

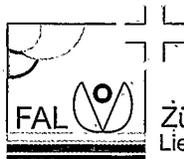
Impact of enhanced UV-B radiation on crops, and risk assessment for Switzerland

Christoph Haldemann



Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrarökologie und Landbau, Zürich-Reckenholz
Institut für Umweltschutz und Landwirtschaft, Liebefeld-Bern

Station fédérale de recherches en agroécologie et agriculture, Zurich-Reckenholz
Institut de recherches en protection de l'environnement et en agriculture, Liebefeld-Berne



Zürich-Reckenholz
Liebefeld-Bern

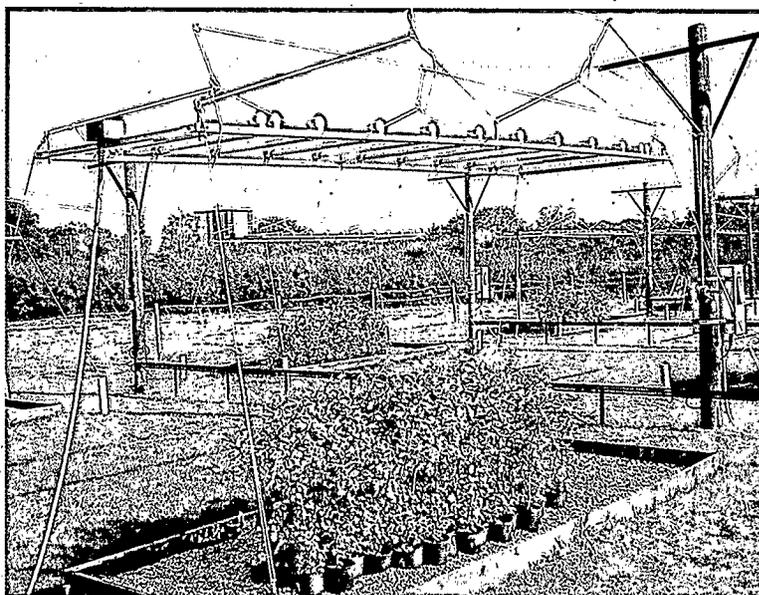
Schriftenreihe der FAL 30 **Les cahiers de la FAL 30**

Wirkung erhöhter UV-B-Strahlung auf landwirtschaftliche Kulturpflanzen und Risikoabschätzung für die Schweiz

Effet des rayons UV-B élevés sur des plantes agricoles et évaluation des risques pour la Suisse

Impact of enhanced UV-B radiation on crops, and risk assessment for Switzerland

Christoph Haldemann



**Eidgenössische Forschungsanstalt
für Agrarökologie und Landbau, Zürich-Reckenholz**
Institut für Umweltschutz und Landwirtschaft, Liebefeld-Bern

**Station fédérale de recherches en agroécologie et
agriculture, Zurich-Reckenholz**
Institut de recherches en protection de l'environnement
et en agriculture, Liebefeld-Berne

Titelbild

Stratosphärische Ozonschichtdicke über der Nordhemisphäre zu unterschiedlichen Zeitpunkten:

Teilbild links: 6. November 1998

Teilbild rechts: 1. April 1999

Die Ozonschichtdicke über der Schweiz liegt am 6. November im Bereich von 280 DU (Dobson-Einheiten, s. Glossar) und am 1. April um 370 DU. (World Meteorological Organization, Total Ozone Maps of the Northern Hemisphere).

Impressum:

ISSN 1421-4393 Schriftenreihe der FAL

ISBN 3-905608-21-9

Herausgeber: Eidgenössische Forschungsanstalt für Agrarökologie und Landbau
Zürich-Reckenholz, CH-8046 Zürich
mit
Institut für Umweltschutz und Landwirtschaft, Liebefeld, CH-3003 Bern
<http://www.admin.ch/sar/fal/>

Redaktion: Albrecht Siegenthaler

Gestaltung: Christoph Haldemann, Elisabeth Plüss

Preis Fr. 30.— inkl. Mwst.

© by FAL, 1999

Vorwort

Früherkennung und Prognose von Umweltveränderungen, welche für die Landwirtschaft von Bedeutung sind oder sein könnten, gehören zu den tragenden Aufgaben des Instituts für Umweltschutz und Landwirtschaft (IUL) der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Agrarökologie und Landbau.

Prognosen und Einschätzung der Konsequenzen einer Zunahme schädigender UV-B-Strahlung auf landwirtschaftliche Nutzpflanzen gehören somit in den Arbeitsbereich unseres Instituts. Die Erhöhung der UV-B-Strahlung auf der Erdoberfläche beruht auf der Zerstörung der stratosphärischen Ozonschicht. Hauptverursacher dieses Abbaus sind Fluorchlorkohlenwasserstoffe (FCKW) und verwandte Stoffe.

Die Entdeckung des Ozonabbaus im Jahr 1974 und des Ozonlochs über der Arktis im Jahr 1985 sowie die akute Gefahr, dass sich die Ozonschicht auch über der nördlichen Erdhalbkugel verdünnen könnte, haben die internationale Staatengemeinschaft zum Handeln bewegt. Die Schweiz hat 1987 das Protokoll von Montreal mitunterzeichnet, das eine Vermeidung der ozonschädigenden Stoffe zum Ziel hat. Infolge der langen Lebensdauer und Wirksamkeit der FCKW werden die bis heute ergriffenen Massnahmen aber erst in ca. 10 Jahren zu wirken beginnen. Nach heutigen Berechnungen wird erwartet, dass deren Konzentration erst in frühestens 100 Jahren auf ungefährliche Werte zurückgehen.

Weil über der nördlichen Erdhalbkugel mit einer Verringerung des stratosphärischen Ozonmantels gerechnet wird, ist auch hier mit einer Zunahme der UV-B-Strahlung zu rechnen.

Beim heutigen Stand der UV-B-Forschung sind die Konsequenzen einer erhöhten UV-B-Strahlung weder für landwirtschaftliche noch für natürliche Oekosysteme hinreichend geklärt. Von Interesse für die Landwirtschaft ist u.a. die Frage, wieweit Erträge wichtiger Kulturen, z.B. von Getreide, zurückgehen und ob sich Qualitätsmerkmale verändern. Ebenso wichtig ist die Frage, ob und wieweit sich das Konkurrenzverhalten einzelner Arten in Wiesen verändert, und welche Folgen dies für die Futterqualität haben könnte.

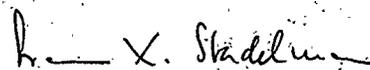
Anhand der vorliegenden Studie konnten die wichtigsten Wirkungen einer erhöhten UV-B-Strahlung aufgezeigt werden. Es wurden die kritischen Punkte der noch jungen UV-B-Forschungsexperimente herausgearbeitet. Dabei konnten mögliche Ansätze eigener Experimente zur Abklärung der Wirkung erhöhter UV-B-Strahlung aufgezeigt werden. Die wohl wichtigste Aussage ist, dass in der Schweiz bei dem zu erwarteten Ausmass des Abbaus der stratosphärischen Ozonschicht mit einem Ertragsverlust bei Nutzpflanzen zu rechnen ist.

Es gilt der UV-B-Strahlung weiterhin die dafür notwendige Beachtung zu schenken.

*Eidgenössische Forschungsanstalt für
Agrarökologie und Landbau (FAL)*

*Institut für Umweltschutz und
Landwirtschaft (FAL)*

Der Leiter:



F.X. Stadelmann, Vizedirektor-FAL

Préface

La mise en évidence rapide et la prévision de changements environnementaux, lesquels auraient ou pourraient avoir une influence significative sur l'agriculture, sont des travaux porteurs de l'Institut de recherches en protection de l'environnement et en agriculture (IUL) de la station fédérale de recherches en agroécologie et agriculture (FAL).

Les prévisions et l'évaluation des conséquences d'une augmentation du rayonnement UV-B nuisible sur les cultures agricoles appartiennent de ce fait au domaine de travail de notre Institut. L'augmentation du rayonnement UV-B à la surface terrestre est la conséquence de la destruction de la couche d'ozone stratosphérique. Celle-ci résulte principalement de la présence de chlorofluorocarbones (CFC) et autres substances apparentées.

La découverte de la destruction de la couche d'ozone en 1974, du trou d'ozone sur l'Arctique en 1985 et du danger aigu que celle-ci s'amenuise sur la partie nord de la terre, ont poussé la communauté internationale à réagir. La Suisse a signé en 1987 le protocole de Montréal qui a pour but l'élimination des substances nuisibles à la couche d'ozone. A cause des longues durées de vie et de réactivité des CFC et d'autres substances apparentées, les mesures prises aujourd'hui ne commenceront à agir que dans environ 10 ans. Selon les calculs actuels, il faut s'attendre à ce que leur concentration ne revienne à des valeurs tolérables que dans 100 ans au plus tôt.

Comme il faut escompter une diminution de la couche d'ozone stratosphérique dans l'hémisphère nord, on doit aussi s'attendre à une augmentation du rayonnement UV-B.

L'état actuel de la recherche ne permet pas de déduire les conséquences, relatives à une augmentation du rayonnement UV-B, pour les écosystèmes agricoles et naturels. Il est cependant d'intérêt évident pour l'agriculture de connaître entre autre la perte de rendement pour les cultures importantes, telles les céréales, et les changements éventuels en qualité de ces produits. Tout aussi importante est la question du comportement concurrentiel des espèces dans une prairie et des conséquences pour la qualité fourragère.

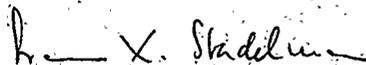
Cette étude a permis de montrer les effets les plus importants d'un rayonnement élevé d'UV-B. Certains points critiques de la jeune expérimentation en rayonnement UV-B ont pu être achevés et certaines expériences propres ont pu être débutées dans le but d'expliquer les conséquences d'un fort rayonnement UV-B. La conclusion la plus importante pour la Suisse est qu'il faut s'attendre à une perte en rendement des plantes cultivées à cause de la diminution de la couche d'ozone stratosphérique.

Il est donc essentiel de continuer à l'avenir l'observation selon les besoins du rayonnement UV-B.

Station fédérale de recherches en
agroécologie et agriculture (FAL)

Institut de recherches en protection
l'environnement et en agriculture (IUL)

Le chef:



F.X. Stadelmann, vice-directeur FAL

Preface

Early recognition and prognosis of changes in the environment related to agricultural activities are prominent tasks of the Institute of Environmental Protection and Agriculture (IUL), of the Swiss Federal Research Station for Agroecology and Agriculture (FAL).

The prognosis and assessment of the effect of an increase in harmful UV-B radiation on agricultural plants is therefore one of the study fields of our institute. A reduction of the stratospheric ozone layer caused by CFC (chlorofluorocarbons) and related substances leads to an increase in UV-B radiation on the earth's surface.

The observation of a reduced ozone layer in 1974 (and across the Arctic in 1985) as well as the acute danger that the ozone layer could decline over the northern hemisphere too, forced the international community to react. Switzerland, amongst other countries, signed the "Montreal protocol" in 1987. The aim is to abolish production and use of ozone-depleting substances. Due to the long life expectancy and effectiveness of CFCs the above-mentioned steps won't become effective until an average of 10 years. Actual calculations show that a period of 100 years is needed before the CFC concentration in the ozone layer could be reduced to a level regarded as harmless.

The expected decrease of the stratospheric ozone layer over the northern hemisphere will result in an increase in the amount of UV-B radiation. Present research in UV-B radiation effects, however, has failed to show the consequences of the above on our agriculture and ecosystems.

Of interest to agriculture is the question of how much the yield and quality of relevant crops, for example cereals, will be affected. Just as important is the question of the change in the competition between species found in grasslands, and its consequences for forage quality.

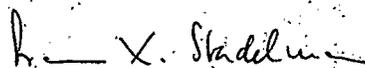
Critical points of UV-B experiments are shown and approaches for own experiments to investigate the effects of enhanced UV-B radiation are described.

Probably the most important factor is that Switzerland will have to expect a loss of crop productivity due to the depletion of the stratospheric ozone layer. Hence, particular attention and observation needs to be given to UV-B radiation and its change at the earth's surface.

Swiss Federal Research Station for
Agroecology and Agriculture (FAL)

Institute of Environmental Protection
and Agriculture (IUL)

Head:



F.X. Stadelmann, vice-director FAL

INHALTSVERZEICHNIS

| | |
|---|-----------|
| ZUSAMMENFASSUNG | 1 |
| RÉSUMÉ | 2 |
| SUMMARY | 3 |
| 1 ZIELSETZUNG | 5 |
| 2 EINLEITUNG | 6 |
| 3 OZONSCHICHT UND UV-STRAHLUNG | 8 |
| 4 WIRKUNGSSPEKTREN UND STRAHLUNGSWIRKUNGSGRAD | 12 |
| 4.1 WIRKUNGSSPEKTREN | 12 |
| 4.2 DER STRAHLUNGSWIRKUNGSGRAD (RAF) | 13 |
| 5 KÜNSTLICHE UV-B-STRAHLUNG IM EXPERIMENT | 15 |
| 6 AUSWIRKUNGEN VERSTÄRKTER UV-B-STRAHLUNG AUF DIE VEGETATION | 16 |
| 6.1 WIRKUNG AUF DAS WACHSTUM | 17 |
| 6.2 VERÄNDERUNG DES KONKURRENZVERHALTENS | 20 |
| 6.3 EINFLUSS AUF DIE BLÜTENBILDUNG | 20 |
| 6.4 DNA-SCHÄDIGUNG UND -REPARATUR | 23 |
| 6.5 PHOTOSYNTHESE | 25 |
| 6.5.1 Chlorophyll | 27 |
| 6.6 DUNKELATMUNG | 28 |
| 6.7 TRANSPIRATION | 29 |
| 7 UV-SCHUTZ UND ADAPTATION | 30 |
| 7.1 FLAVONOIDE | 30 |
| 7.2 EPIKUTIKULARE WACHSSCHICHT | 33 |
| 8 WECHSELWIRKUNGEN MIT ANDEREN STRESSFAKTOREN | 34 |
| 8.1-CO ₂ UND TEMPERATUR | 35 |
| 8.2 OZON | 38 |
| 8.3 STICKSTOFFDÜNGUNG | 39 |
| 8.4 SCHWERMETALLE | 40 |

| | |
|--|-----------|
| 9 BEURTEILUNG DES UV-B-RISIKOS FÜR DIE SCHWEIZ | 41 |
| 10 RÜCKSCHLÜSSE AUF EIGENE EXPERIMENTE: ANSÄTZE UND ZIELSETZUNGEN | 45 |
| 11 GLOSSAR | 48 |
| 12 LITERATURVERZEICHNIS | 51 |

Zusammenfassung

Der Ozonmantel in der Stratosphäre (zwischen 12 und 50 km Höhe über der Erdoberfläche) schützt die Biosphäre vor schädlicher UV-Strahlung. Der Schutz beruht darauf, dass Ozon solare extraterrestrische UV-C-Strahlung (200-280 nm) vollständig, UV-B-Strahlung (280-320 nm teilweise und UV-A-Strahlung (320-400 nm) geringfügig absorbiert. Durch die anthropogene Produktion und Freisetzung von stabilen ozonzerstörenden Gasen an die Umwelt, dringen diese bis zur Stratosphäre vor. Dort werden sie unter Zerstörung der Ozonschicht abgebaut. Die wichtigsten ozonzerstörenden Gase stellen die Fluorchlorkohlenwasserstoffe (FCKW) dar. Durch die Zerstörung der stratosphärischen Ozonschicht findet eine Erhöhung der UV-B-Strahlung auf der Erdoberfläche statt.

Die Entdeckung der Ozonschichtgefährdung im Jahr 1974 und des Ozonlochs über der Arktis im Jahr 1985 sowie die akute Gefahr, dass sich die Ozonschicht auch über der nördlichen Erdhalbkugel verdünnen könnte, haben die internationale Staatengemeinschaft zum Handeln bewogen. Die Schweiz hat 1987 das Protokoll von Montreal mitunterzeichnet, das einen Abbau der Stoffe zum Ziel hat, die zu einer Verringerung der Ozonschicht führen. Wegen der langen Lebensdauer und Wirksamkeit der FCKW und verwandter Stoffe werden die heute ergriffenen Massnahmen aber erst in ca 10 Jahren zu wirken beginnen und die Konzentration dieser Gase wird frühestens in 100 Jahren auf ungefährliche Werte zurückgehen. Aufgrund sachlicher Überlegungen und Berechnungen muss davon ausgegangen werden, dass, infolge der stratosphärischen Ozonzerstörung, in den nächsten 50 Jahren mit einer Zunahme der UV-B-Strahlung um 5 - 10% zu rechnen ist. Die zu erwartende Zunahme der UV-B-Strahlung auf der Erdoberfläche wird sich als eine behutsame dynamische Veränderung manifestieren.

UV-B-Strahlung kann aufgrund der physikalischen Einwirkung in biologischen Systemen zu Veränderungen führen. Bei Pflanzen ist eine Vielzahl von Wirkungen gegenüber einer erhöhten UV-B-Strahlung bekannt. Die wichtigsten sind:

- Schädigung der DNA
- Beeinträchtigung der Photosynthese
- Änderungen in der Biomasse sowie in der morphologischen und phänologischen Eigenschaften

Von den bisher über 300 untersuchten Pflanzenarten und Kultursorten wurden etwa die Hälfte als UV-B-sensitiv eingestuft. Die UV-B-Sensitivität einer Pflanze ist abhängig von Pflanzenart, Entwicklungszustand sowie Kultur- und Experimentierbedingungen. In dieser Definition von UV-Sensitivität sind auch positive Pflanzenreaktionen wie die Bildung von Schutzpigmenten eingeschlossen. Für Basilikum, Thymian, Majoran und Melonen konnte aufgrund einer Akkumulation sekundärer Schutzpigmente eine Geschmacksverbesserung festgestellt werden.

Ziel der vorliegenden Studie ist es, mögliche Auswirkungen und Konsequenzen einer erwarteten und bereits stattfindenden Erhöhung der UV-B-Strahlung auf Nutzpflanzen summarisch aufzuzeigen. Die durchgeführte Risikoanalyse lässt nach dem heutigen Wissensstand den folgenden Schluss zu: auch in nördlichen Breiten, wie der Schweiz, und in Höhenlagen wie sie das Mittelland darstellt, kann die prognostizierte UV-B-Zunahme negative Wirkungen auf Nutzpflanzen ausüben (Ertragseinbussen, Blühverzögerung usw.).

Da nicht alle Pflanzen gleich sensitiv auf eine erhöhte UV-B-Strahlung reagieren, kann es auch zu Verschiebung der Arten dominanz innerhalb eines Pflanzenbestandes kommen. Dies könnte zu einer Veränderung der Futterqualität von Wiesen führen. Diesbezüglich bestehen aber noch grosse Wissenslücken und Forschungsbedürfnisse.

Grosse Kenntnislücken bestehen auch in Bezug auf interaktive Wirkungen umweltrelevanter Grössen wie sie im Freiland vorkommen. Das Verstehen dieser Interaktionen könnte einen wichtigen Beitrag zur besseren Einschätzung der Wirkung erhöhter UV-B-Strahlung auf Pflanzen leisten.

Schliesslich werden mögliche Ansätze eigener Feldexperimente aufgezeigt, um die Sensitivität ausgewählter Nutzpflanzen gegenüber solarer UV-B-Strahlung zu untersuchen.

Résumé

La couche d'ozone stratosphérique (de 12 à 50 km au-dessus de la terre) protège la biosphère des rayons ultraviolets (UV) nuisibles. Cette protection se base sur une absorption complète par l'ozone des rayons extraterrestres UV-C (208-280 nm), partielle des UV-B (280-320 nm) et faible des UV-A (320 - 400 nm). Il devient alors évident qu'une destruction de la couche d'ozone stratosphérique provoquerait une augmentation du rayonnement UV-B à la surface terrestre. La production anthropogène et l'utilisation de gaz stables et destructeurs d'ozone, dont la famille des chlorofluorocarbones (CFC) est la plus dangereuse, conduisent à leur présence dans la stratosphère où ils sont décomposés en détruisant l'ozone. Les CFC représentent les plus importants gaz destructeurs d'ozone.

La menace sur la couche d'ozone (1974) et le trou d'ozone sur l'Arctique (1985), concomitant avec le danger aigu de diminution de la couche d'ozone dans l'hémisphère nord, ont incité la communauté internationale à réagir. En 1987, la Suisse a signé le protocole de Montréal qui a pour but de réduire les substances provoquant la destruction de la couche d'ozone. Cependant, les mesures prises aujourd'hui ne produiront leurs effets que dans environ 10 ans à cause de la longue durée de vie et de réactivité des CFC et autres produits apparentés. On estime qu'il faudra attendre au plus tôt environ 100 ans pour que la concentration de ces gaz redescende à des niveaux non dangereux. Sur la base de réflexions et de calculs pratiques, il faut compter que, suite à la destruction de la couche d'ozone stratosphérique, le rayonnement UV-B augmentera de 5 à 10 % dans les 50 années à venir. Cette augmentation attendue du rayonnement UV-B sur la surface terrestre se manifesterait comme un changement dynamique modéré.

Le rayonnement UV-B peut amener à des changements des systèmes biologiques. Les conséquences les plus importantes pour les plantes sont:

- une lésion de l'ADN
- une atteinte à la photosynthèse
- un changement de la biomasse, des propriétés morphologiques et phénologiques

Environ la moitié de plus de 300 plantes étudiées, est sensible au rayonnement UV-B. Cette sensibilité dépend de l'espèce, du stade de développement, de même que des conditions de culture et d'expérimentation. La définition de la sensibilité inclut des effets positifs comme la formation de pigments protecteurs. Pour le basilic, le thym, la marjolaine et les melons, une amélioration du goût due à l'accumulation secondaire de pigments protecteurs a été constatée.

Le but de cette étude est de montrer les effets et les conséquences possibles de l'augmentation attendue et déjà actuelle des UV-B sur les plantes cultivées. Une analyse de risques permet, selon les connaissances actuelles, de tirer la conclusion suivante: l'augmentation prévue du rayonnement UV-B peut avoir des conséquences négatives sur les cultures (diminution des rendements, retard dans la floraison, etc.), même sous les latitudes nord comme la Suisse et à l'altitude du plateau.

Il est important d'entreprendre un programme de recherche approfondie sur les effets du UV-B; car la constatation, que les plantes sont de sensibilité différente, pourrait conduire à un changement de qualité fourragère des prairies suite à une modification de la diversité végétale.

L'interaction entre les différents paramètres environnementaux, tels qu'ils existent dans la nature, sont complexes et ils en résultent d'importantes lacunes de savoir. Une compréhension de ces interactions permettrait une meilleure évaluation des conséquences de l'augmentation du rayonnement UV-B sur les plantes.

En conclusion, des propositions et des objectifs de recherches spécifiques sont présentés pour tester la sensibilité au rayonnement UV-B de cultures choisies.

Summary

The ozone layer is located in the stratosphere about 12-50 km above the earth's surface and protects the biosphere against harmful UV-radiation. The ozone layer protects the earth by completely absorbing solar extraterrestrial UV-C radiation (200-280nm), partly absorbing UV-B radiation (280-320nm) and to a small extent absorbing UV-A radiation (320-400nm).

The anthropogenic production releases stable ozone-depleting gases into the environment which can reach up into the stratosphere. Once they reach the stratosphere they decay, and destroy the ozone layer. Chlorofluorocarbons (CFC) are considered the most powerful ozone killing gases. An increased UV-B radiation on the earth's surface is due to the destruction of the ozone layer.

The recognition of a reduced ozone layer in 1974 (and across the arctic in 1985) as well as the acute danger that the ozone layer could decline over the northern hemisphere too, forced the international community to react. Switzerland, amongst other countries, signed the "Montreal protocol" in 1987. The aim is to abolish production and use of ozone-depleting substances. Due to the long life expectancy and effectiveness of CFC the above-mentioned steps will not become effective until about 10 years. Calculations show that a period of 100 years is needed before the CFC concentration in the ozone layer could be reduced to a level regarded as harmless. Scientific evidence shows that due to the destruction of the stratospheric ozone layer there will be a 5 to 10% increase of UV-B radiation in the next 50 years. The expected increase in UV-B radiation will occur as a slow dynamic change.

UV-B radiation can change the biological system based on physical influences. Various effects on plants are already known. The most important ones are as follows:

- Damage of DNA
- Inhibition of photosynthesis
- Changes in the biomass as well as in morphological and phenological characteristics.

From more than 300 investigated plant species and crops, approximately half of them are known to be UV-B-sensitive. The UV-B sensitivity of a plant depends on its genetics, stage of development and the growing and experimental conditions. In this definition of UV-sensitivity, positive plant reactions, e.g. formation of protection pigments, are included. Based on an accumulation of secondary protection pigments for basil, thyme, marjoram and melon an improvement in taste was found.

The aim of this study was to show and list possible reactions and the consequences in agricultural crops due to an expected or already increased UV-B radiation. The risk assessment based on present knowledge leads to the following conclusions: In countries on northern latitudes like Switzerland with altitudes like those found on the Swiss Plateau (about 500m above sea-level), the projected increase in UV-B radiation might have negative effects on crops (loss in yield, blooming delay etc).

Not all plants have the same sensitivity to enhanced UV-B radiation. This can lead to a shift in the dominance of species within a community. Hence the quality of the forage might be affected too. However, regarding these questions there are still huge gaps in knowledge and further research is necessary.

There also are fundamental deficits in knowledge referring to interactive effects of environmental factors as they exist under ambient conditions. The understanding of these interactions could lead to a better estimate of effects of enhanced UV-B radiation on crops.

Finally possible approaches are shown for field experiments to investigate the sensitivity of selected crops to solar UV-B-radiation.

1 Zielsetzung

Ziel dieses Berichtes ist es, mögliche Auswirkungen und Konsequenzen einer erwarteten und bereits stattfindenden Erhöhung der UV-B-Strahlung auf Nutzpflanzen anhand einer Literaturstudie abzuklären. Um zudem Angaben über das Potential einer zukünftigen Ozonzerstörung in der Stratosphäre und die damit verbundene UV-B-Zunahme machen zu können, wird auch auf Literatur aus diesem Wissenschaftsbereich eingegangen.

Das Risiko einer erhöhten UV-B-Strahlung soll für den Standort Schweiz beurteilt werden. Diese Einschränkung ist insofern von Bedeutung, als die Intensität der UV-B-Strahlung von bestimmenden Faktoren wie der geographischen Breite und der Höhe

über Meer abhängig ist, d.h. für jeden Standort unterschiedlich ausfallen kann. Als Standort in der Schweiz wurde Ins (Hauptort im Berner Seeland: 47° N, 7.1° E; 476 müM) ausgewählt, da er infolge seiner geographischen Lage für wichtige Kulturen repräsentativ ist.

Ein weiteres Ziel bestand darin, durchführbare Ansätze und Zielsetzungen für eigene Experimente auszuarbeiten. Weil dieses Forschungsgebiet noch relativ jung ist, wird den methodischen Ansätzen besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Diese werden im Hinblick auf die effektiv im Freiland vorkommenden Strahlungsbedingungen kritisch beurteilt.

2 Einleitung

Einhergehend mit der Zerstörung der stratosphärischen Ozonschicht findet eine Erhöhung der UV-B-Strahlung auf der Erdoberfläche statt. Die Entdeckung der Ozonschichtgefährdung im Jahr 1974 und des Ozonlochs über der Arktis im Jahr 1985 sowie die akute Gefahr, dass sich die Ozonschicht auch über der nördlichen Erdhälfte verdünnen könnte, haben die internationale Staatengemeinschaft zum Handeln bewogen. Die Schweiz hat 1987 das Protokoll von Montreal mitunterzeichnet, das einen Abbau der Stoffe zum Ziel hat, die zu einer Verringerung der Ozonschicht führen. 1990 in London und 1992 in Kopenhagen ist das Montrealer Protokoll verschärft worden. Die heute ergriffenen Massnahmen haben bereits zu einer Verringerung der Emission von ozonzerstörenden Stoffe in die Atmosphäre und zu einer Stabilisierung der Fluorchlorkohlenwasserstoffe (FCKW) geführt. Wegen der langen Lebensdauer und Wirksamkeit der FCKW und verwandter Stoffe werden die heute ergriffenen Massnahmen aber erst in 10 Jahren zu wirken beginnen. Die Konzentration dieser Gase wird frühestens in 100 Jahren auf ungefährliche Werte zurückgehen. In der Schweiz sind Einfuhr, Abgabe und Verwendung von ozonschichtabbauenden Stoffen in den meisten Fällen untersagt. Die Statistik über die Einfuhr ozonschichtabbauender Stoffe zeigt, dass die Importe dieser Stoffe zwischen 1986 und 1995 um 90% zurückgegangen sind. Die Schweiz leistet einen Beitrag von 3 Millionen Franken an den multilateralen Fonds, der für die Umsetzung des Montrealer Protokolls in den Entwicklungsländern vorgesehen ist. Sie beteiligt sich auch am UNEP-Netz (UNO-Umweltprogramm) mit dem Ziel das Montrealer Protokoll umzusetzen (BFS und BUWAL 1997).

Beim heutigen Stand der UV-B-Forschung sind die Konsequenzen einer erhöhten UV-B-Strahlung weder für landwirtschaftliche noch für natürliche Ökosysteme hinreichend geklärt (Tevini 1996). In der Land-

wirtschaft interessiert besonders, wie weit die Erträge wichtiger Kulturen, z.B. von Getreidepflanzen, zurückgehen und ob sich Qualität und Quantität von Gemüse und Obst verändern. Ebenso wichtig in diesem Zusammenhang ist die Frage ob und wie weit sich das kompetitive Verhalten einzelner Arten in Wiesen verändert, und welche Folgen dies für die Futterqualität hätte. Ein einfacher Vergleich von Wachstum und Ertrag aus süd- und nordeuropäischen Ländern mit natürlicher UV-B-Differenz ist wegen völlig anderer klimatischer Verhältnisse nicht möglich. Zudem interessiert nur die Komponente UV-B. In Gewächshäusern oder Klimakammern ohne UV-Strahlung erfolgt die Veränderung alleine durch UV-B-Strahler. In Freilandversuchen wird die zusätzliche Strahlung durch zusätzliche UV-B-Strahler verändert, welche dem Tagesgang der Sonne folgend den Pflanzen einen additiven Beitrag verabreichen. In beiden Experimentansätzen müssen die Nachteile einer Gewichtung der zusätzlich applizierten UV-B-Strahlung in Kauf genommen werden, weil ein Wirkungs- oder Aktionsspektrum für die Ertragsbildung fehlt. Man behilft sich daher mit dem Wirkungsspektrum für 'allgemeine' Pflanzenwirkungen (Abbildung 3).

Da die UV-B-Sensitivität von Pflanzen genetisch fixiert ist, sind Wachstumsgrössen wie die Pflanzenhöhe oder die Blattfläche durch den Einfluss der UV-B-Strahlung je nach Pflanzenart in ganz unterschiedlichem Mass betroffen (Tevini und Teramura 1989; Tevini 1994a). In vielen UV-sensitiven Pflanzen wie Weizen, Reis, Mais, Roggen, Sojabohnen und Gurken konnten reduzierte Blattflächen und/oder reduziertes Halmwachstum festgestellt werden (Tevini und Teramura 1989).

Nicht nur verschiedene Arten, sondern auch Sorten innerhalb derselben Art können auf UV-B-Strahlung unterschiedlich reagieren. In Gewächshäusern mit 16 verschiedenen Reiskulturen, welche einer erhöhten UV-B-Strahlung entsprechend einer 20%-igen Reduktion der Ozonsäule ausgesetzt wurden, wiesen ein Drittel davon signifikante

Reduktionen der Biomasse, Blattfläche und Halmzahl von 25-38% auf (Teramura et al. 1991).

Eine Zusammenfassung möglicher Wirkungsorte und die Reaktionen einer erhöh-

ten UV-B-Strahlung in Kulturpflanzen aus landwirtschaftlichen Anbausystemen ist in Abbildung 1 dargestellt.

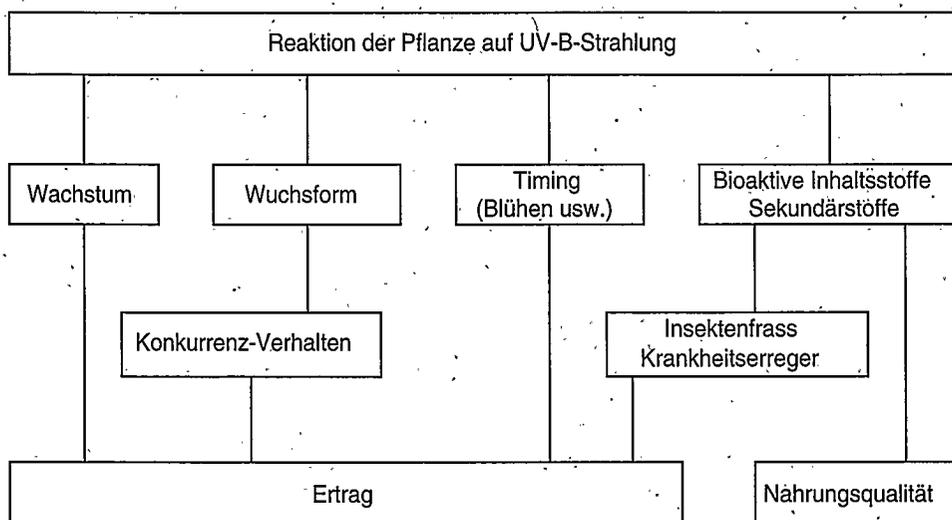


Abbildung 1: Mögliche Wirkungsziele und Reaktionen einer erhöhten UV-B-Strahlung in Kulturpflanzen aus landwirtschaftlichen Anbausystemen (modifiziert nach Caldwell et al. 1995).

3 Ozonschicht und UV-Strahlung

Die Sonnenstrahlung stellt die Grundlage für unser Leben dar. 99.9% der in der Biosphäre verwendeten Energie wird von ihr geliefert. Die Entstehung der Sonnenstrahlung beruht auf Kernfusionsprozessen, die innerhalb der Sonne ablaufen. Das dabei entstehende Spektrum umfasst Wellenlängen von ca. 0.5 nm bis ca. 5 fm (10^{-15} m) (Mark 1992).

Für lebende Organismen von Bedeutung ist jedoch nur der Anteil der Sonnenstrahlung, der die Erdoberfläche erreicht und als Globalstrahlung bezeichnet wird. Ein Grossteil der Solarstrahlung wird beim Durchgang durch die Atmosphäre absorbiert, bzw. abgeschwächt. Völlig abgeschirmt werden Wellenlängen die kleiner als 280 nm oder grösser als 3000 nm sind. Von der restli-

chen Strahlung erreicht nur ein geringer Prozentsatz, abhängig von der Wellenlänge, die Erdoberfläche. Besondere Bedeutung kommt neben der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) der UV-Strahlung zu, da viele wichtige biogene Moleküle in diesem Wellenbereich Strahlung absorbieren. Die UV-Strahlung wird in 4 Teilbereiche eingeteilt (Lockhart und Brodführer-Franzgrote 1961):

- Vakuum-UV: 100 - 200 nm
- UV-C: 200 - 280 nm
- UV-B: 280 - 320 nm
- UV-A: 320 - 400 nm

Die Einteilung der Spektralbereiche und deren Fluenzrate ist in Tabelle 1 dargestellt.

| Bereich | Wellenlänge [nm] | Fluenzrate [W/m^2] |
|---------------------|------------------|------------------------|
| UV-B | 280 - 320 | 5 |
| UV-A | 320 - 400 | 63 |
| PAR | 400 - 700 | 467 |
| Infrarot | 780 - 3000 | 493 |
| | | |
| Sichtbare Strahlung | 380 - 780 | 578 |

Tabelle 1: Spektrale Verteilung der Globalstrahlung und deren Einteilung in verschiedene Spektralbereiche (verändert nach Tevini und Häder 1985).

Der Ozonmantel in der Stratosphäre schützt die Biosphäre vor schädlicher UV-Strahlung. Der Schutz beruht darauf, dass Ozon solare extraterrestrische UV-C-Strahlung vollständig, UV-B-Strahlung teilweise und UV-A-Strahlung geringfügig absorbiert.

Im Vergleich zum CO_2 ist stratosphärisches Ozon kein Gas das uniform über den Globus verteilt ist. Solare UV-B-Strahlung nimmt mit dem Ansteigen der Höhe über Meer zu. Dabei ist mit einer Zunahme von 14-18% pro 1000m über Meer zu rechnen

(Caldwell et al. 1980). Bedeutend höhere Zunahmen werden bei der Abnahme der geographischen Breite beobachtet. Der Grund liegt einerseits in der Veränderung des Einfallswinkels der Sonnenstrahlung, andererseits im natürlich vorkommenden Dickengradient der stratosphärischen Ozonsäule, welcher auf der Höhe des Äquators am dünnsten, an den Polen am mächtigsten ist (Caldwell et al. 1989).

Auch sind saisonale Änderungen in der Ozonsäule feststellbar: ein Maximum im

frühen Frühjahr, ein Minimum im späten Herbst.

Die Intensität der UV-B-Strahlung auf der Erdoberfläche hängt somit von der Schichtdicke des Gesamt Ozons ab, das sich zu 90% in der Stratosphäre und zu 10% in der bodennahen Troposphäre befindet. Ferner spielt, wie bereits erwähnt, der Sonnenwinkel, unter dem eine definierte Ozonschicht durchstrahlt wird, eine entscheidende Rolle. Aufgrund niedriger Sonnenstände und hoher Ozonschichtdicken ist daher im Nord-Winter die UV-B-Strahlung im Vergleich zu den Sommermonaten gering. Auch der UV-B-Tagesgang wird durch die physikalischen Parameter bestimmt. Weitere natürliche und anthropogene Faktoren wie Wolken, Aerosol- und Staubpartikel sowie troposphärisches Ozon, können die globale UV-Strahlung in wechselndem Ausmass abschwächen. Jede Verringerung der gesamten Ozonschichtdicke, die häufig in Dobson Units (DU) gemessen wird (siehe dazu Glossar), führt bei klarem Himmel und in Reinluftgebieten zur Strahlungsverschiebung in den kürzerwelligen Bereich und damit zu einer Erhöhung der Bestrahlungsstärke (Abbildung 2). Eine Reduktion der Ozonschicht resultiert somit in einer sehr spezifischen Zunahme der Strahlung im kurzwelligen UV-B-Bereich. Diese Zunahme spielt sich im Wellenbereich zwischen 290 und 315 nm ab, wo sie infolge der Ozonabsorption um 4 Potenzen zu-, bzw. abnehmen kann (Caldwell et al. 1989). Eine Ozonreduktion erhöht die UV-B-Strahlung somit wellenspezifisch (innere Grafik, Abbildung 2). Die relativ grosse Zunahme der härteren UV-B-Wellenlängen kann für biologisch-

photochemische Prozesse, wie sie in Pflanzen vorkommen und auf kurzwelligere Strahlung empfindlicher als auf langwelligere reagieren, von grosser Bedeutung sein.

Durch die anthropogen bedingte Freisetzung von Spurengasen wird die stratosphärische Ozonschicht nachhaltig geschädigt und abgebaut (Caldwell et al. 1989). Dieser Ozonabbau konnte mit dem Anstieg von synthetischen FCKW in Verbindung gebracht werden. Die FCKW kommen weltweit als Treibgase in Spraydosen, als Blähmittel bei der Herstellung von Schaumstoffen, als Lösungs- und Reinigungsmittel, als Kältemittel in der Klima-, Energie- und Kältetechnik, zur Brandbekämpfung und für anderes mehr zur Anwendung. Diese langlebigen Substanzen, mit einer Lebensdauer von bis über 100 Jahre, haben sich in der Troposphäre angehäuft und dringen nun langsam, bis weit ins nächste Jahrhundert hinein, in die Stratosphäre vor. Bereits 1974 wurde darauf hingewiesen, dass FCKW in der Lage sind, stratosphärisches Ozon zu zerstören (Molina und Rowland 1974). Erst durch die Veröffentlichungen der Forschungsgruppe um Farman (Farman et al. 1985), welche einen Abbau der Ozonschicht während dem australischen Frühjahr feststellte, erlangte diese Tatsache weltweit Beachtung. Es gilt heute als gesichert, dass für den Ozonabbau hauptsächlich die FCKW verantwortlich sind (Toon und Turco 1991). Die FCKW werden in photochemischen Reaktionen zu Chloratomen zerlegt, die ihrerseits das stratosphärische Ozon zerstören. Ein FCKW-Molekül zerstört etwa 100'000 Ozonmoleküle (Coohill 1991).

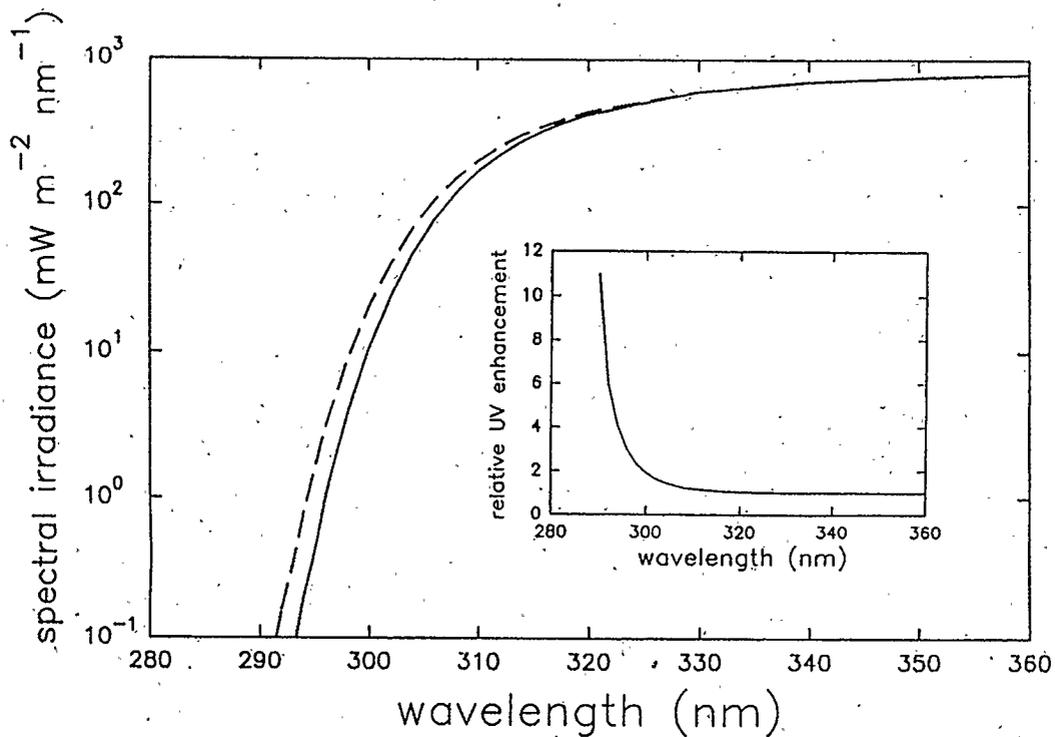


Abbildung 2: Solare UV-B-Strahlungskante bei „normaler“ (durchgezogene Linie) und bei einer um 20% geringeren Ozonschichtdicke (unterbrochene Linie) bei 40° Nord (Sonnenhöchststand, 21. Juni). Die innere Grafik zeigt die relative UV-Zunahme bei verschiedenen Wellenlängen, verursacht durch eine Ozonabnahme (nach Caldwell und Flint 1994).

Anhand von Beobachtungen mittels auf der Erdoberfläche stationierten „Dobson“ Instrumenten (siehe dazu Glossar), wie auch durch spektroskopische Messungen an Bord des Nimbus-7 Satelliten, konnte die zeitliche Entwicklung dieses Ozonloch ebenfalls nachgewiesen werden (Kerr 1988). Die Ozonerstörung ist heute bereits so weit fortgeschritten, dass über der Antarktis ein Verlust von maximal 50% registriert wird. Dies entspricht etwa 5% des globalen Ozons (Jordan 1996). Eine Zunahme der UV-B-Strahlung erfolgt besonders drastisch zu Zeiten des stärksten antarktischen Ozonabbaus zwischen September und November.

In den letzten Jahren wurde auch auf der Nordhemisphäre ein Ozonabbau beobachtet, wenn auch nicht im selben Ausmass wie über dem Südpol (Austin et al. 1992; Brune et al. 1991). Über Europa wurde eine Ab-

nahme des Gesamtozons von 3 - 6% pro Dekade (seit 1978) errechnet, die mit einer in den hochalpinen Reinluftgebieten gemessenen UV-B-Zunahme von bis zu 7% in Beziehung steht (Blumthaler 1993). In Industriegebieten konnte ein solcher UV-B-Trend bisher nicht festgestellt werden, weil die Zunahme der Luftverschmutzung und des troposphärischen Ozons teilweise abschwächend, bzw. maskierend wirkt (Brühl und Crutzen 1989). Aktuelle Messungen ergaben auch über der nördlichen Hemisphäre zum Teil erhebliche lokale Ozonverluste. Im März 1993 trat über Mitteleuropa ein Ozonschwund von 15% auf, im März 1995 über mittleren Breiten Osteuropas und Sibiriens ein solcher zwischen 15 und 35%. Diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass auch in Europa mit einer UV-B-Zunahme gerechnet werden muss.

In der Schweiz (Arosa) konnte zwischen 1969 und 1988 ein leichter Ozonabbau von 4% nachgewiesen werden (Stahelin und Dütsch 1989). Dieser Ozonabbau stimmt gut mit dem zwischen 1981 und 1989 auf dem Jungfraujoch (Reinluftgebiet) festgestellten UV-B-Anstieg überein. Dabei wurde gegenüber der Globalstrahlung eine jährliche Zunahme des UV-B-Flusses von 1 % ermittelt (Blumthaler und Ambach 1990).

Obwohl das Montreal Protokoll den Ausstieg aus der Produktion und Anwendung von ozonzerstörenden Substanzen vorsieht, wird es noch mehrere Jahrzehnte dauern, bis der vorindustrielle Zustand des Ozongleichgewichts wieder hergestellt ist. Mensch, Pflanzen und Tiere haben folgedessen in den nächsten Jahrzehnten mit einer erhöhten UV-B-Strahlung zu leben.

4 Wirkungsspektren und Strahlungswirkungsgrad

4.1 Wirkungsspektren

Um die biologische Wirkung der UV-B-Strahlung abschätzen zu können, werden sogenannte Wirkungsspektren erarbeitet. Solche Wirkungsspektren werden im Laboratorium mittels monochromatischer Strahlung und einer Expositionsdauer in der Größenordnung von Stunden aufgenommen. Je nach dem für welche Reaktion sie erarbeitet wurden, weisen sie unterschiedliche Kurvenverläufe auf (Abbildung 3). DNA von ungeschützten Zellen oder Mikroorganismen wird beson-

ders stark durch UV-B-geschädigt, was zu einer fehlerhaften genetischen Expression, im schlimmsten Fall zum Absterben des Organismus führt (DNA-Kurve, Abbildung 3), (Tevini 1996). Wirkungsspektren für DNA-Schäden oder physiologische Funktionen in Pflanzen, wie Photosynthese und Wachstum, weisen im UV-B-Bereich einen flacheren Kurvenverlauf auf, da die gefährdeten Zielmoleküle durch UV-B-absorbierende Pigmente teilweise geschützt sind (PLANT- und Plant Growth-Kurve, Abbildung 3), (Tevini et al. 1991).

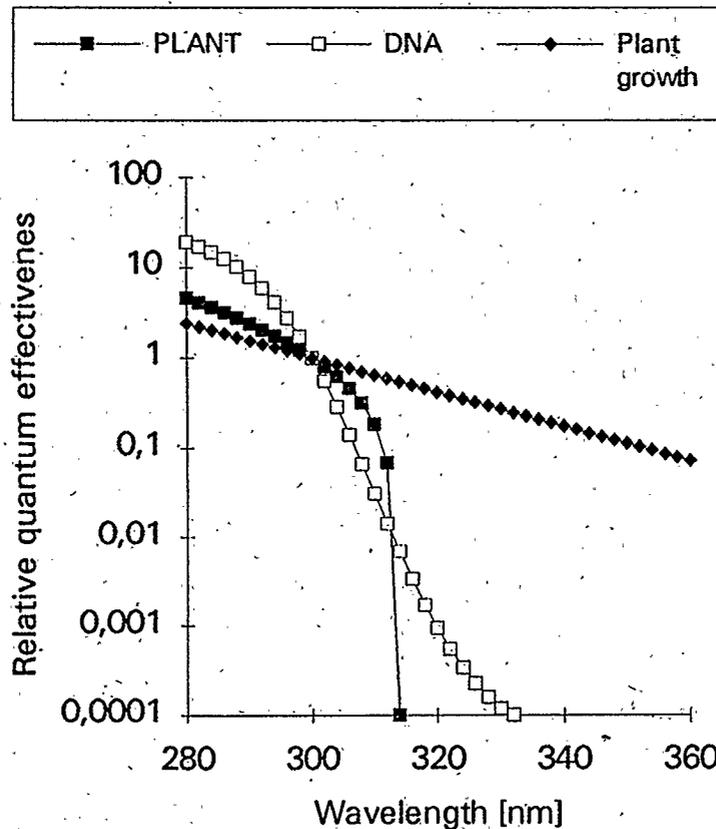


Abbildung 3: Wirkungsspektrum für allgemeine Pflanzenwirkung (PLANT), DNA-Schäden (DNA) und Pflanzenwachstum (Plant Growth), (Tevini 1994b).

4.2 Strahlungswirkungsgrad (RAF)

Die biologische Sensitivität gegenüber Strahlungsänderungen und damit auch gegenüber Änderungen der Ozonschichtdicke wird durch eine einfache Proportionalität definiert:

$$\Delta E/E = \text{RAF} \cdot (\Delta O_3/O_3)$$

Dabei sind:

$\Delta E/E$: (prozentuale) Änderung der biologisch gewichteten Bestrahlungsstärke

$\Delta O_3/O_3$: (prozentuale) Änderung der Ozonschichtdicke

RAF : Radiation Amplification Factor = Strahlungswirkungsgrad

Der Strahlungsfaktor (RAF) für die Zunahme der biologisch wirksamen Strahlung wird dabei gewöhnlich für eine 1-prozentige Reduktion der Gesamtozonschicht angegeben (Caldwell et al. 1989).

In Tabelle 2 sind einige Strahlungswirkungsfaktoren (RAF) für verschiedene pflanzenphysiologische Wirkungen aufgeführt. Dabei ist u.a. ersichtlich, dass eine Reduktion der Gesamtozonschicht um 1% zu einer Erhöhung der DNA-Schädigung in Pflanzenkeimlingen (Luzerne) im Sommer (Juli) von 0.6% führt.

| | RAF Januar (290 DU) | RAF Juli (305 DU) |
|--|------------------------|----------------------|
| DNA-Schädigung in Luzernenkeimlingen | 0.5 | 0.6 |
| Generelles Pflanzenwirkungsspektrum | 2.0 | 1.6 |
| Wachstumshemmung von Kressekeimlingen | 3.6 | 3.0 |
| Photosynthesehemmung | 0.2 | 0.3 |
| Hemmung der phytochrominduzierten Anthocyan synthese in Senfkeimlingen | 1.5 | 1.4 |

Tabelle 2: Strahlungswirkungsfaktoren (RAF) verschiedener Wirkungen bei 30° Nord, (Madronich et al. 1994).

Im allgemeinen basieren diese Wirkungsfaktoren, oft auch Gewichtungsfunktionen genannt, auf biologischen Aktionsspektren. Aktionsspektren welche bei zunehmender Wellenlänge steil abfallen, haben höhere RAF's als Spektren die flach verlaufen und weit in den UV-A-Bereich hinein reichen.

Häufig setzt sich eine Gewichtungsfunktion auf der Stufe einer molekularen Wirkung aus mehr als einem Spektrum zusammen und wird, bevor die Strahlung ihr Wirkungsziel erreicht, durch strahlungsabsorbierende Moleküle modifiziert. Die Wirkungsfaktoren hängen damit meistens von verschiedenen unabhängigen Faktoren ab und sind deshalb mit Vorsicht zu interpretieren.

Auch die Aktionsspektren sind kritisch zu betrachten. Traditionsgemäss wurden Ak-

tionsspektren für andere Zwecke als für den Einfluss einer Ozonabnahme auf biologische Wirkungen entwickelt. Sie sind im Bereich der Photobiologie entstanden. Aktionsspektren erlauben es Photobiologen Schlüsse über den Einfluss von strahlungsabsorbierenden Pigmenten oder Moleküle auf einen Organismus zu ziehen. Photobiologen gehen der Frage nach, wie ein absorbierendes Molekül unter Ausschluss anderer interferierender Substanzen im Organismus wirkt. Um aber den Einfluss einer Ozonreduktion und deren biologischen Konsequenzen abschätzen zu können, ist es nun wichtig zu wissen, wie ein Molekül (z.B. DNA) als ganzes in einem Organismus durch UV-B-Strahlung beeinflusst wird, und wie diese Beeinflussung durch andere ab-

sorbierende Moleküle mitbeeinflusst werden.

Aktionsspektren werden gewöhnlich aufgenommen indem Organismen einer Strahlung von nur einer Wellenlänge, oder einem engen Wellenband ausgesetzt werden (monochromatisch). In der Natur jedoch sind die Organismen gleichzeitig dem vollen, die Erdoberfläche erreichenden Strahlungsspektrum ausgesetzt (polychromatisch). Dabei ist die Strahlung im sichtbaren und UV-A-Wellenbandbereich um Größenordnungen intensiver als jene im UV-B-Bereich. Unter solchen naturnahen Bedingungen können Pigmentträger (Chromophoren) interaktive Wirkungen auslösen, die den schädigenden Einfluss von UV-B vermindern können (Caldwell und Flint 1994). Bedingt durch experimentelle Limitierungen kann die Bestrahlung mit einer einzigen Wellenlänge bei der

Ermittlung von Aktionsspektren nur während einigen Stunden erfolgen. In der Natur sind die Organismen aber meistens während Tagen, Monaten oder noch länger dem vollen Sonnenlicht-Spektrum ausgesetzt. Auch das kann zu interaktiven Effekten führen, welche von einem Aktionsspektrum nicht vorhergesagt werden können.

All diese Vorbehalte und Einschränkungen, betreffend RAF müssen bei der Beurteilung der Bedeutung von biologisch wirksamer Strahlung mitberücksichtigt werden. Trotzdem ist aber eine Gewichtung der UV-Strahlung besser als keine.

Nach internationaler Absprache wird für Pflanzen ein generalisiertes Wirkungsspektrum, nämlich das PLANT-Wirkungsspektrum (Abbildung 3) verwendet, um die UV-B-Strahlung biologisch zu bewerten und auch mit anderen Arbeiten vergleichen zu können:

5 Künstliche UV-B-Bestrahlung im Experiment

Um die möglichen Wirkungen von UV-B-Strahlung auf biologische Systeme untersuchen zu können, werden Experimente mit künstlichen UV-B-Strahlungsquellen durchgeführt. Die Intensität der UV-B-Strahlung wird dabei entsprechend eines vorgegebenen stratosphärischen Ozonabbaus variiert. Die dabei verwendeten UV-B-Strahlungsquellen haben die nachteilige Eigenschaft, dass sie zusätzlich zur UV-B-Strahlung geringe Mengen an sehr schädlichem UV-C emittieren, das in der Solarstrahlung auf der Erdoberfläche nicht vorkommt. Der UV-C-Anteil kann durch Folien herausgefiltert werden. Diese altern relativ rasch und müssen entsprechend häufig ersetzt werden. Weil sich aber auch die spektrale Energieverteilung künstlicher UV-B-Strahler im UV-B-Bereich stark von der Sonne unterscheidet, muss aus Vergleichsgründen stets die biologische Wirkung der UV-Strahlungsquelle mit Hilfe von Wirkungsspektren bestimmt werden, die ihrerseits als Gewichtsfunktionen dienen. Dabei ist die genaue spektrale Vermessung des UV-Strahlers von zentraler Bedeutung. Bereits Abweichungen der spektralen Kante von 1 - 2 nm führen, je nach Steilheit des Wirkungsspektrums, zu erheblichen Berechnungsfehlern und damit zu Fehldosierungen.

Auch die Wahl des 'richtigen' Wirkungsspektrums ist schwierig, da die meisten von ihnen monochromatisch im UV-B-Bereich erstellt wurden. Besser und naturnäher wären polychromatische Wirkungsspektren,

bei denen auch UV-A- und Weisslichtwirkungen miteingefasst werden. Diese Lichtanteile sind in der Lage, aufgrund ihrer Induktion von Reparatur- und Schutzmechanismen schädigende Wirkung von UV-B abzumildern (Tevini 1996) (mündl. Mitteilung von A. McLeod, Huntingdon und N. Paul, Lancaster).

Im allgemeinen können 2 Typen von Experimenten unterschieden werden: a) Laboratoriums- oder Gewächshäuser-Experimente und b) Feldexperimente. Die ersterwähnten können Informationen über Mechanismen und Prozesse einer UV-B-Wirkung geben, jedoch nur die letzteren sind in der Lage eine realistische Aussage über den Einfluss einer Abnahme der stratosphärischen Ozonsäule zu machen.

Ein grundsätzlich anderer Ansatz als mit zusätzlich künstlicher UV-B-Strahlung den Einfluss einer ausschließlich solarer UV-B-Strahlung zu untersuchen besteht darin, mittels geeigneter Absorber (Plexigläser, spezielle Plastikfolien) die solare UV-B-Strahlung abzuschwächen oder ganz auszuschliessen. Diese UV-B-Abschirmung kann auch mittels UV-durchlässigen Plexiglasküvetten erreicht werden, die je nach gewünschtem Abschwächungsgrad mit mehr oder weniger Ozon durchströmt werden (Tevini 1996; Mark 1992). Mit dieser Technik kann, beispielsweise in südlichen Regionen mit einer natürlich erhöhten UV-B-Strahlung, jeder beliebige Standort mit einer tieferen Strahlung simuliert werden.

6 Auswirkungen verstärkter UV-B-Strahlung auf die Vegetation

Künstlich erhöhte wie auch unter natürlichen Bedingungen simulierte UV-B-Strahlung können verschiedenste direkte und indirekte Wirkungen auf Pflanzen haben. Dazu gehören: Beeinträchtigung der Photosynthese, DNA-Schädigung, morphologische und phänologische Umgestaltungen sowie Änderungen in der Biomasse. Biologische Ziel- oder Angriffspunkte für UV-B-Strahlung auf molekularer Ebene sind meistens DNA, Proteine, Lipide und Phytohormone (Abbildung 4). Da die Pflanzen aber in ihrer Entstehungs- und Entwicklungsgeschichte (Phylogenese) immer einem gewissen Ausmass dieser Strahlung unterworfen waren, verfügen sie über Schutzmechanismen zur Vermeidung, Verringerung oder Behebung von UV-B-Schädigungen, welche sie sich im Verlaufe ihrer Evolution erworben haben (Pang und Hays 1991).

Bisher wurden über 300 Pflanzenarten und Kultursorten in Klimakammern, Gewächshäusern und im Freiland auf ihre Empfindlichkeit gegenüber zusätzlicher UV-Strahlung untersucht. Dabei handelt es sich vornehmlich um land- und forstwirtschaftliche Pflanzen. Von diesen werden etwa die Hälfte als UV-B-sensitiv eingestuft worden. Eine detaillierte Uebersicht ist bei Krupa und Kickert (1989) zu finden.

Die Sensitivität einer Pflanze wird aufgrund der Änderung des Wachstums, der Morphologie, des Ertrages sowie weiterer physiologischer und biochemischer Prozesse relativ zu einer Kontrolle definiert. Sie ist abhängig von Pflanzenart, Entwicklungszustand, Kultur- und Experiment-Bedingungen. In dieser Definition sind auch positive Pflanzenreaktionen, wie die Bildung von UV-Schutzpigmenten, eingeschlossen (Tevini 1994b, Caldwell et al. 1995).

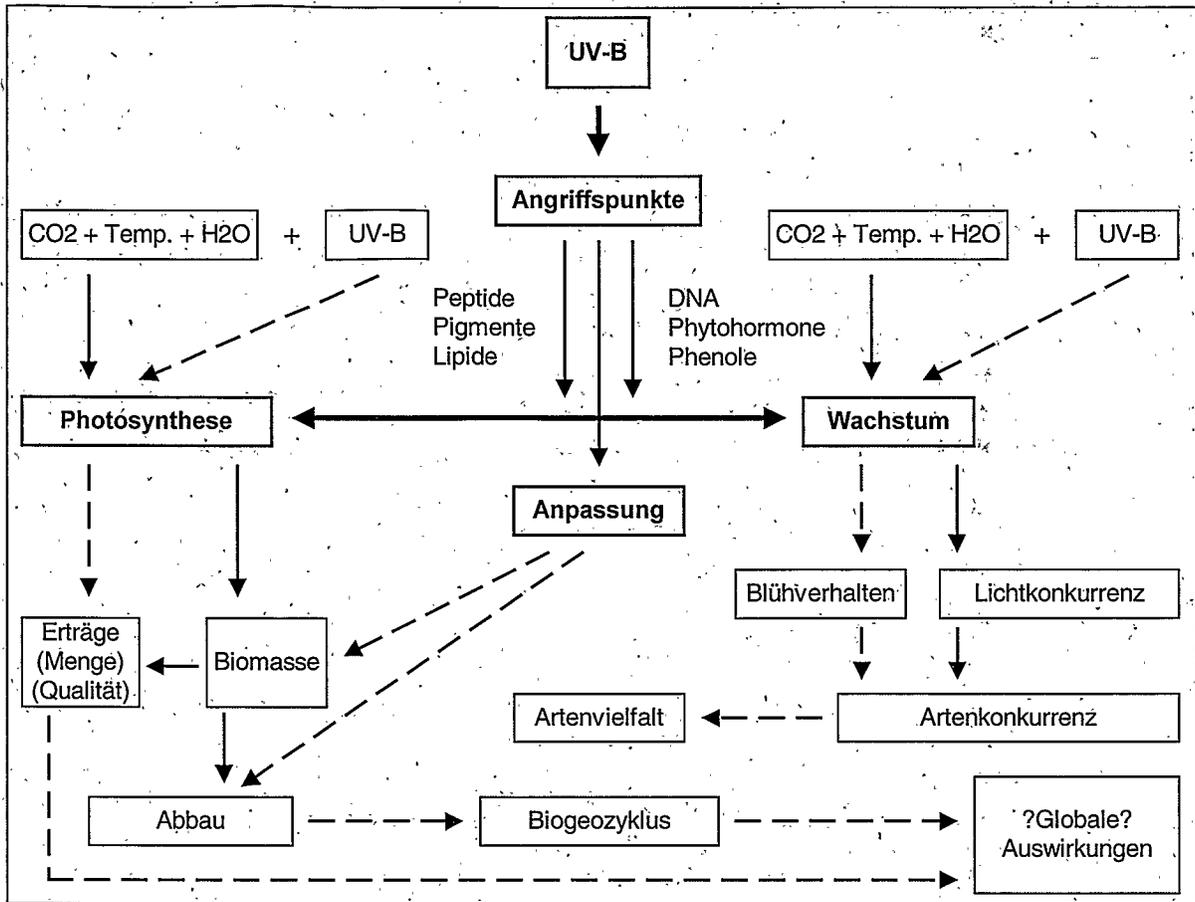


Abbildung 4: Potentielle Wirkungen einer erhöhten UV-B-Strahlung infolge Ozonabbaus. Gestrichelte Linien: bisher keine oder unzureichende experimentelle Untersuchungen vorhanden. Durchgezogene Linien: qualitative und zum Teil quantitative Erkenntnisse vorhanden (Tevini 1996).

6.1 Wirkung auf das Wachstum

Bei einer 6 Jahre dauernden Freilandstudie mit den beiden kommerziellen Sojabohnensorten Williams und Essex konnte bei der UV-B-sensitiven Sorte (Essex), unter einer simulierten Ozonreduktion von 25% in 4 Jahren eine Ertragseinbuße von bis zu

25% beobachtet werden (Abbildung 5). Die Trockenjahre 3 und 4 führten zu einem merkbareren Wasserstress für die Pflanzen. Dieses Experiment macht somit deutlich, dass die UV-B-Wirksamkeit durch andere Stressfaktoren, wie hier durch den Trockenstress, maskiert werden kann (Teramura et al. 1990a).

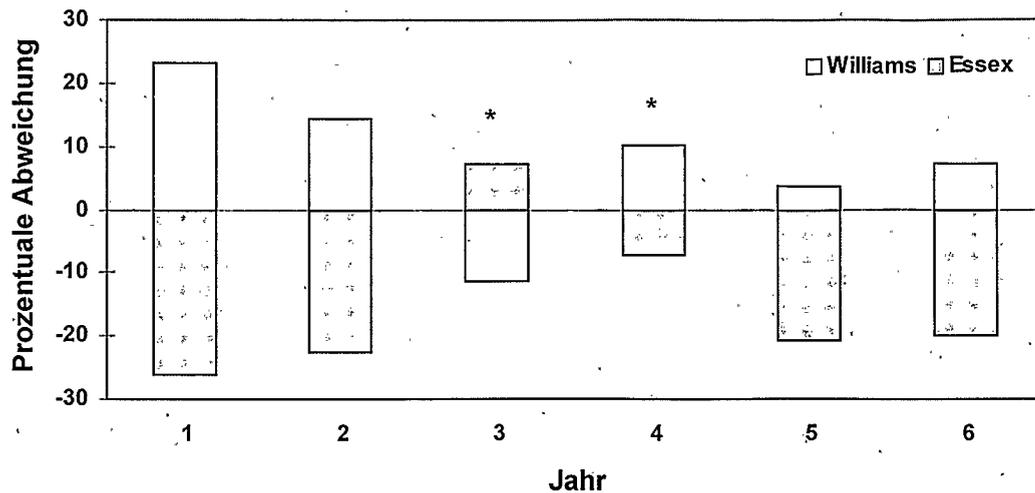


Abbildung 5: Prozentuale Abweichung des Ertrags in einer 6-jährigen Freilandstudie mit einer UV-B-sensitiven (Essex) und einer UV-B-insensitiven (Williams) Sojabohnensorte nach UV-B-Bestrahlung entsprechend einem 25%-igen Ozonabbau; College Park, Maryland (39° N). * = Trockenjahr (nach Teramura et al. 1990a)

Aus einem weiteren Versuch (Saile-Mark 1993) geht hervor, dass die Veränderung der Blattfläche und Trockenmasse von Bohnen eher in einer frühen als in einer späten Entwicklungsphase eintritt. Die

reproduktive Phase hingegen würde verzögert, was sich in einer höheren Knospenanzahl und in einer geringeren Anzahl von Blüten und Schoten manifestierte (Tabelle 3).

| Bohnensorte | Hilds Maja | | Primel | | Copper Teepee | | Purple Teepee | |
|----------------|------------|-------|--------|-------|---------------|-------|---------------|-------|
| | -UV | +UV | -UV | +UV | -UV | +UV | -UV | +UV |
| Knospen | 11.61 | 19.89 | 10.01 | 13.53 | 29.78 | 37.89 | 27.79 | 36.46 |
| Blüten | 9.11 | 7.00 | 6.37 | 4.74 | 10.33 | 6.72 | 14.47 | 10.26 |
| Schoten | 18.56 | 9.72 | 7.16 | 3.63 | 5.66 | 1.06 | 5.68 | 1.68 |

Tabelle 3: Anzahl der Knospen, Blüten und Schoten von 4 Bohnensorten, gewachsen in Gewächshäusern bedeckt mit einem 5mm (-UV-B), bzw. einem 3mm (+UV-B) dicken Plexiglas. Experimentierort: Portugal, 39° N. -UV-B: entspricht der UV-Strahlung wie sie in Karlsruhe, D, 49° N, vorkommt; +UV-B: entspricht einer um 8-10% erhöhten UV-B-Strahlung in Bezug zu Karlsruhe (Saile-Mark 1993).

Die Bedeutung von Wachstumsänderungen bei Gurkenkeimlingen, bzw. Maiskeimlingen entlang eines willkürlich gewählten UV-B-Gradienten ist in Tabelle 4, bzw. Abbildung 6 dargestellt. Gurkenkeimlinge sowie Maiskeimlinge, die unter biologisch wirksamen

Tagesdosen entlang eines biologisch effektiven UV-B-Gradienten von Nordeuropa (ca. 1-3 KJ/m²•Tag¹) bis zum Äquator (14-16 KJ/m²•Tag¹) angezogen wurden, zeigten eine deutliche Abstufung in der Pflanzengröße.

| Filter | UV-B-Tagesdosis [kJ/m ²] | Hypokotyllänge [cm] | Blattfläche [cm ²] |
|-------------|---|------------------------|-----------------------------------|
| WG 295/2 mm | 14.1 | 4.41 | 5.28 |
| WG 305/2 mm | 9.5 | 5.74 | 6.27 |
| WG 305/3 mm | 5.2 | 6.74 | 7.45 |
| WG 305/4 mm | 3.7 | 6.97 | 9.04 |
| WG 305/5mm | 2.3 | 7.66 | 9.06 |

Tabelle 4: Hypokotyllänge und Blattfläche von Gurkenkeimlingen, die 18 Tage unter künstlichem Licht und ausgewählten UV-Filtern gewachsen sind. Die Tagesdosen sind nach 'PLANT' gewichtet, auf 300 nm normalisiert und können von oben nach unten einem UV-Gefälle vom Äquator bis nach Nordeuropa zugeordnet werden (Tevini 1996).

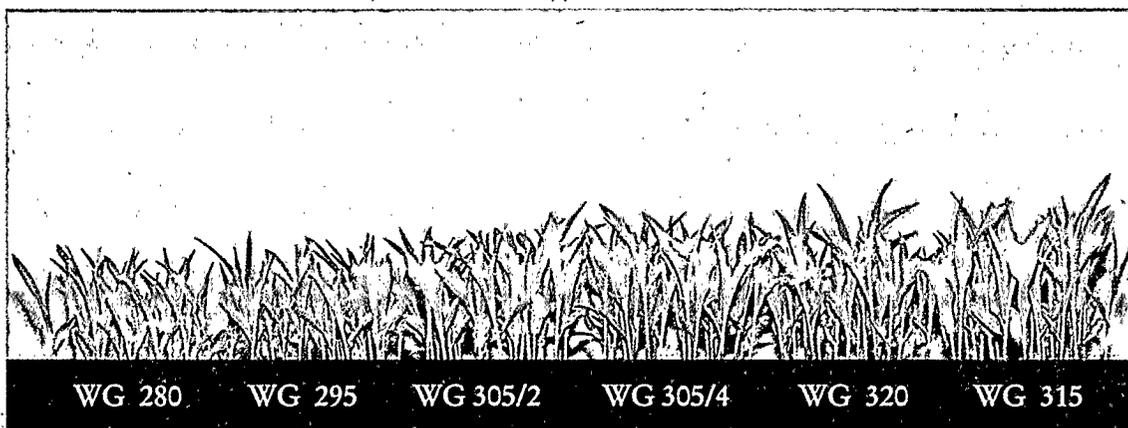


Abbildung 6: Maiskeimlinge bei Anzucht unter verschiedenen Kantenfiltern (Schott WG-Serie) mit von rechts nach links zunehmend kürzeren Wellenlängen (Tevini 1996).

Auf molekularer Ebene sind die Wachstumsreduktionen einer Aenderung der DNA und/oder von Phytohormonen zuzuschreiben. Phytohormone, wie Indolelessigsäure und Auxin, steuern das Pflanzenwachstum durch Aenderungen ihrer Konzentration im wachstumsempfindlichen Gewebe und durch Aenderungen von phytohormon-abhängigen Prozessen. In Sonnenblumenkeimlingen wurden UV-induzierte Abbauprodukte der Indolelessigsäure (IES), die für das Streckungswachstum verantwortlich ist, nachgewiesen (Ros und Tevini 1995). Eine Zerstörung der IES durch UV-B-Strahlung

konnte sowohl *in vitro* wie auch *in vivo* nachgewiesen werden.

Die Aktivität von oxidativen Enzymen, wie Peroxidasen, können durch eine Erhöhung der UV-B-Strahlung zunehmen und in den phytohormon-regulierten Wachstumsprozess eingreifen. (Panagopoulos et al. 1990; Ros 1990).

Aethylen, ein Phytohormon, welches u.a. das Längenwachstum ins radiale Wachstum umpölt, wird in Sonnenblumen unter erhöhter UV-B-Strahlung in vermehrtem Masse produziert (Ros 1990). Dabei handelt

es sich allerdings um eine allgemeine Stressreaktion.

Auch epidermale Flavonoide, die als UV-B-Photorezeptoren die Induktion der Pigmentsynthese bewirken und das Streckenwachstum hemmen, werden unter UV-B verstärkt produziert (Ballaré et al. 1995).

Abschliessend zum Thema Wachstum sei auch erwähnt, dass zahlreiche UV-B-bestrahlte Pflanzen im Vergleich zu den unbestrahlten kleinere, dafür jedoch dickere Blätter aufweisen. Diese Anpassung kann als Schutzmechanismus interpretiert werden, da durch diese morphologische Anpassung die UV-B-Absorption erhöht werden kann.

6.2 Veränderung des Konkurrenzverhaltens

Ein wichtiges Problem in der Landwirtschaft stellt die Pflanzenkonkurrenz zwischen Unkräutern und Nutzpflanzen dar. UV-B-Wirkungen auf das Pflanzenwachstum und auf die morphologischen Änderungen äussern sich bei manchen Pflanzen in einer Beeinflussung des Konkurrenzverhaltens. Vorteile verschafft sich eine Pflanze beispielsweise indem sie die Anzahl der Seitentriebe und Blätter erhöht oder die Blattansatzhöhe heraufsetzt, was ihr eine effizientere Lichtausnutzung bietet (Barnes et al. 1995, Barnes et al. 1990, Barnes et al. 1988). Solche Anpassungsstrategien sind für Mischkulturen und Pflanzengemeinschaften von Bedeutung in denen eine Pflanzenart durch ihren Vorteil andere Arten zurückdrängt. Dies

könnte u.U. zu einer Veränderung der Artenzusammensetzung von Wiesen führen (Gold und Caldwell 1983).

Trotzdem liegen über das kompetitive Verhalten einzelner Arten in landwirtschaftlichen Ökosystemen bis jetzt noch relativ wenige Arbeiten vor. Bei Untersuchungen mit Weizen als Kulturpflanze und Wildhafer als Unkraut, die in Mischkulturen unter erhöhter und reduzierter UV-B-Strahlung aufgezogen wurden, wies der Weizen gegenüber dem Wildhafer bei erhöhter UV-B-Strahlung einen kompetitiven Vorteil auf (grösseres Wachstum). Bei 'normaler' UV-B-Strahlung war das Verhalten der Pflanzen gerade umgekehrt (Barnes et al. 1988). Mit einer Modellberechnung, welche die mikroklimatische Bestandesbedingungen und die UV-B-Strahlung miteinbezieht, konnten diese kompetitiven Veränderungen mittels Verschiebung der Wachstumsform innerhalb der Pflanzenarten erklärt werden (Ryel et al. 1990).

6.3 Einfluss auf die Blütenbildung

UV-B-Strahlung kann die Blütenbildung verzögern. Sie kann sogar bis zu deren Unterdrückung führen, wie z.B. beim Bilsenkraut (*Hyoscyamus niger*), einer Langtagpflanze (Abbildung 7). Die Unterdrückung der Blütenbildung ist mit einer Veränderung der Konzentration des Phytohormons Gibberellinsäure korreliert (Rau und Hoffmann, 1988). Solche massiven Einwirkungen auf den reproduktiven Apparat könnten bis zum Aussterben der Pflanzenart führen.



Abbildung 7: UV-B-Wirkung auf das Blühverhalten einer Langtagpflanze (Bilsenkraut). Nach Abbildung von W. Rau (Tevini 1996).

Mit Hilfe von UV-B-Abschirmungen wurden in Portugal je 8 Mais- und Bohnensorten (je 4 süd- bzw. mitteleuropäischer Herkunft) in 2 Gewächshäusern mit einer solaren UV-B-Differenz von ca. 10 - 12% bis zur Ernte angebaut. 5 der 8 Maissorten wiesen bei der erhöhten UV-B-Strahlung signifikante Ertragseinbußen auf. Bei der zweiten Ernte 14 Tage später waren alle Erträge mit denen unter reduzierter UV-B-Strahlung vergleichbar. Die Ursache für diese Beob-

achtung lag in der Blühverzögerung dieser Sorten. Diese Blühverzögerung ist für die beiden Maissorten „Fanion“ und „Zenit“ in Abbildung 8 dargestellt. Bei der Maissorte „Fanion“ mit einer Ertragseinbuße von 31% bei der ersten Ernte verzögerte sich unter erhöhter UV-B-Strahlung der Blühzeitpunkt um 4 Tage. Bei der Sorte „Zenit“, ohne signifikante Ertragseinbuße beim ersten Schnitt, trat keine merkliche Verzögerung auf.

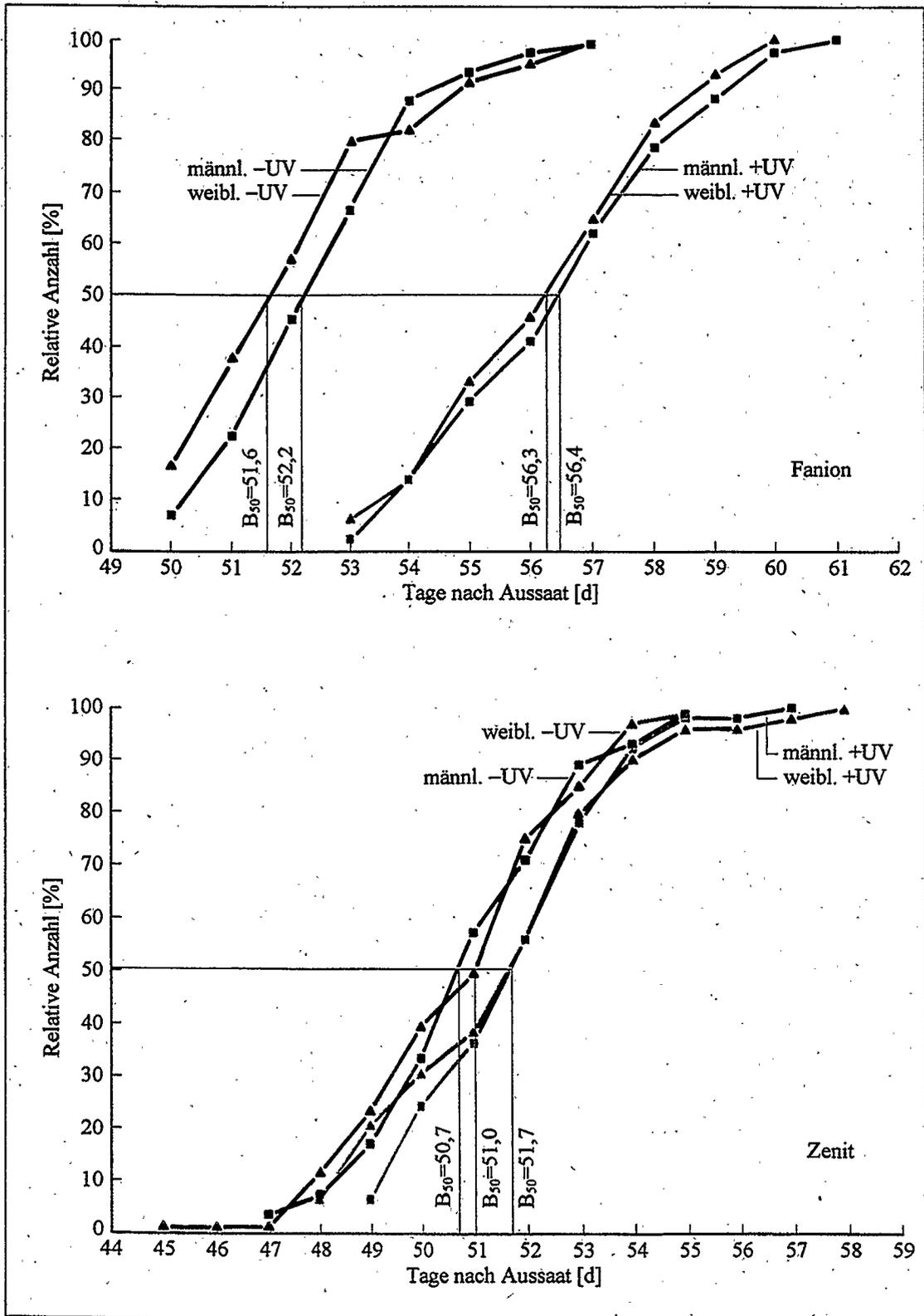


Abbildung 8: Blühzeitpunkte (50% der weiblichen und männlichen Blütenstände blühen) der Maiskulturen Fanion und Zenit bei 12% UV-B-Unterschied (Tevini 1996).

Aus diesen Resultaten darf geschlossen werden, dass für die untersuchten Mais-sorten kein eigentliches UV-B-Risiko besteht. Mit der Ernte muss so lange zuge-wartet werden bis auch die „Blühnach-zügler“ zur Vollreife gelangen. Mit 12% sind die UV-B-Unterschiede jedoch gering. Grössere Unterschiede könnten zu längeren Verzögerungen führen, welche die Wahl eines klimatisch günstigen Zeitpunktes für die Ernte nicht mehr erlauben. Bei spät im Herbst fruchtenden Kulturpflanzen, die vor dem ersten Reif geerntet werden müssen, könnte dieses Szenario Probleme verur-sachen.

Auch bei Bohnen könnten Blühverzöge-rungen nachgewiesen werden (Saile-Mark 1993). Bei dieser Untersuchung wurde so-gar eine Reduktion der Blütenzahl beob-achtet, was letztlich zu einer Einbusse des Ertrages führte.

Bei einer Blühverzögerung gilt es ferner zu beachten, dass das Aufkommen der natürli-chen Insektenbestäuber nicht mehr mit dem „normalen“ Blühzeitpunkt der Pflanzen zu-sammenfällt. Dies kann zu Konsequenzen für die Biodiversität von Oekosystemen füh-ren. Es ist somit leicht vorstellbar, dass Pflanzenarten in problematischen Jahren durch Verschiebung des Blühzeitpunktes in ihrem Fortpflanzungserfolg gefährdet sein können.

6.4 DNA-Schädigung und -Reparatur

Die DNA ist ein hoch reaktives Molekül, welches auf eine grosse Anzahl physischer und chemischer Einflüsse empfindlich rea-giert. UV-Strahlung wird von der DNA stark absorbiert. Das Absorptionsmaximum liegt bei 260nm (UV-C-Bereich) und fällt allmäh-lich in die Region vom UV-B. Jegliche Schädigung des genetischen Systems stellt ein akutes Problem für Wachstum und Ent-wicklung der Pflanzen dar. Es ist deshalb zwingend, dass die Pflanzen ein wirksames DNA-Reparatursystem besitzen müssen, welches es ihnen erlaubt mit einer erhöhten UV-B-Strahlung fertig zu werden.

Die durch UV-B-Strahlung bekannten Schä-digungen der pflanzlichen DNA führen zur Bildung von Cyclobutan-Pyrimidin-Dimern (CPD's) und Pyrimidine-(6-4)-Pyrimidone-Photoprodukten, auch (6-4) Photoprodukt genannt (Abbildung 9) (Beggs et al. 1986). Mit deren Einbau in einen Strang der DNA wird sowohl die Replikation wie auch die Genexpression des betreffenden DNA Ab-schnittes blockiert (Rüegsegger 1996).

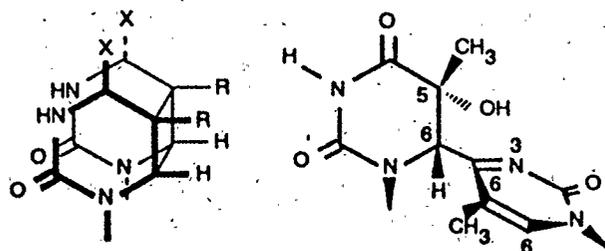


Abbildung 9: Durch UV-B-Strahlung induzierte Cyclobutan-Pyrimidin-Dimere (links) und (6-4) Photoprodukt (rechts) (Mitchell und Karentz 1993).

Beide Produkte konnten in Pflanzen mit fehlenden Flavonoid-Pigmenten in erhöhter Menge vorgefunden werden (Jordan 1996).

Weil aber die genetische Information in bei-den Strängen der DNA-Doppelhelix vorhan-den ist, kann die UV-B-geschädigte DNA repariert werden. Für Pflanzen stehen dabei

zwei Reparaturmechanismen zur Diskussion: Die Reparatur durch Photoreaktivierung und die Excision (Fiscus et al. 1996, Taylor et al. 1996, Hearst 1995, Mohr 1994, Mitchell und Karentz 1993, Stapleton 1992, Pang und Hays 1991, Diffey 1991). Bei der Photoreaktivierung werden die Dimere durch das Enzym 'Photolyase' monomerisiert, womit die ursprüngliche DNA-Form wieder hergestellt wird (Abbildung 10). Ein Charakteristikum der DNA-Photolyase ist, dass sie im Wellenbereich von 300 bis 500 nm induziert wird. In Arabidopsis (Kresse)

konnte *in vitro* und *in vivo* eine temperaturabhängige Photolyaseaktivität gemessen werden. Diese Beobachtung könnte in Szenarien bei denen mit einer globalen Erwärmung gerechnet wird von Bedeutung sein.

Die Nukleotid-Excision-Reparatur folgt einem komplexeren Mechanismus als die Photoreaktivierung. Sie kann in 3 Phasen eingeteilt werden: (i) Aufschneiden des DNA-Stranges in der Nähe der Schädigung, (ii) Entfernung des beschädigten Teilstückes und (iii) Wiedersynthese des fehlenden Teilstücks (Abbildung 10).

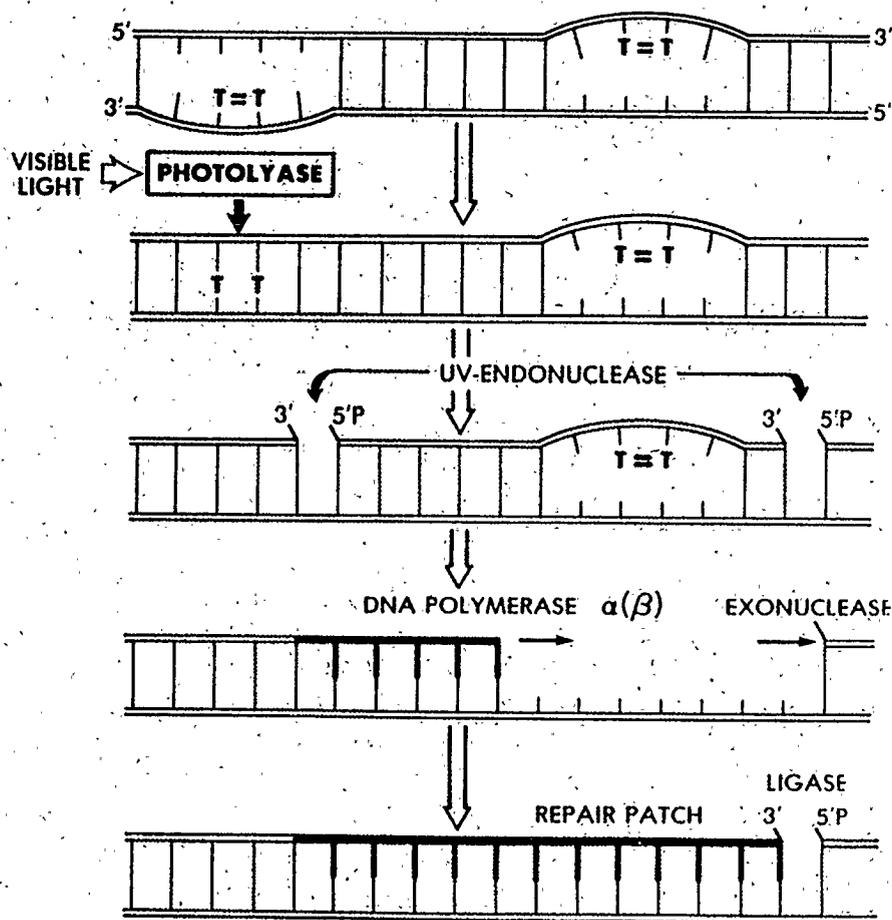


Abbildung 10: DNA-Reparatur von Cyclobutan-Pyrimidin-Dimeren (T=T) durch Photoreaktivierung (1. und 2. DNA-Doppelstrang) und Excision (3. - 5. DNA-Doppelstrang) (Mitchell und Karentz 1993).

Im allgemeinen werden Cyclobutan-Thymidin-Dimere im Licht rasch, aber im Dunkeln stark verlangsamt repariert, was auf einen lichtabhängigen Reparaturmechanismus hindeutet. Im Gegensatz zur Reparatur vom (6-4)-Photoprodukt, welches lichtunabhängig zu sein scheint.

6.5 Photosynthese

Die Photosynthese ist einer der wichtigsten pflanzenphysiologischen Prozesse und steht im Zusammenhang mit der Produktivität von Kulturpflanzen im Zentrum. Die Photosyntheseaktivität wird im Experiment meist als CO_2 -Austauschrate gemessen. Eine Uebersicht bekannter Effekte einer erhöhten UV-B-Strahlung ist in Tabelle 5 dargestellt (Jordan 1996).

| |
|--|
| <ul style="list-style-type: none"> • Abnahme der photosynthetischen Effizienz: C3-Pflanzen reagieren in der Regel empfindlicher als C4-Pflanzen. |
| <ul style="list-style-type: none"> • Hemmung der Chloroplastenfunktion assoziiert mit der CO_2-Fixierung, dem Elektronentransport, der Photophosphorylierung usw. |
| <ul style="list-style-type: none"> • Abnahme der Proteinkonzentration im Chloroplasten, gewöhnlich einhergehend mit einem Verlust der Ribulosebisphosphat-Carboxylase (Rubisco). |
| <ul style="list-style-type: none"> • Schnelle Reduktion der mRNA-Transkription und Proteinsynthese. |
| <ul style="list-style-type: none"> • Aenderungen im Kohlenhydrat-Metabolismus |
| <ul style="list-style-type: none"> • Aenderungen in der Struktur und den physikalischen Eigenschaften der Chloroplastenmembran. |

Tabelle 5: Einflüsse einer erhöhten UV-B-Strahlung auf die Photosynthese (Jordan 1996).

In der Regel sind die in Tabelle 5 aufgeführten Einflüsse nach der UV-B-Exposition reversibel. Eine Hemmung der Photosynthese könnte gewöhnlich unter relativ hoher UV-B-Strahlung und tiefer photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR, 400-700 nm) beobachtet werden. Höhere PAR:UV-B-Verhältnisse können die schädigende UV-B-Strahlung vermindern.

Unter hohen UV-B-Bestrahlungen, verbunden mit einem geringen Anteil an weissem Licht (was häufig in Klimakammern der Fall ist), konnte in UV-B-empfindlichen Pflanzen eine negative Auswirkung auf die Photosynthese festgestellt werden. Auch in Feldexperimenten mit einem hohen Weisslichtanteil wurden in Soyabohnen eine Abnahmen der photosynthetischen Aktivität festgestellt (Murali und Teramura 1986).

Bei Sonnenblumen- und Maiskeimlingen konnte unter erhöhter UV-B-Strahlung eine signifikante Abnahme der photosynthetischen Aktivität, bezogen auf den Chlorophyllgehalt, festgestellt werden. Bezogen auf die Blattfläche waren jedoch keine Unterschiede mehr auszumachen (Tevini und Teramura 1989). Diese Diskrepanz ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Blattfläche durch UV-B reduziert wird und die Blattdicke zunimmt, was zu einer Erhöhung des Chlorophyllgehaltes und der Chloroplastenzahl pro Blattfläche führt. Dies kann zu einer Fehleinschätzung der UV-Wirkung führen, wobei eine Stimulation der Photosynthese vorgetäuscht wird. Der Chlorophyllgehalt pro Pflanze scheint hier nicht betroffen zu sein (Mark 1992). Die Blattfläche als Bezugsgröße für photosynthetische Gaswechselfmessungen, bzw. für Nettphotosynthesemessungen, scheint also ein un-

geeigneter Parameter zu sein. Bessere Bezugsgrößen wären die Gesamtpflanze oder der Chlorophyllgehalt.

Die Angriffspunkte einer erhöhten UV-B-Strahlung stellen das Reaktionszentrum des Photosystems II (PS II) sowie die CO₂-Fixierungsenzyme, die Ribulosebiphosphat-Carboxylase (RubisCo) und die Phospho-

enolpyruvat-Carboxylase (PEP-Co) dar (Tevini 1996, Mark 1992).

Die Messung der Chlorophyll-Fluoreszenz ist eine gute Annäherung um die Leistungsfähigkeit des PS II zu bestimmen (Abbildung 11). Sie wird als Verhältnis der variablen Fluoreszenz F_v (effektiv gemessene Fluoreszenz) zur maximalen Fluoreszenz F_m (nach Induktion) ausgedrückt.

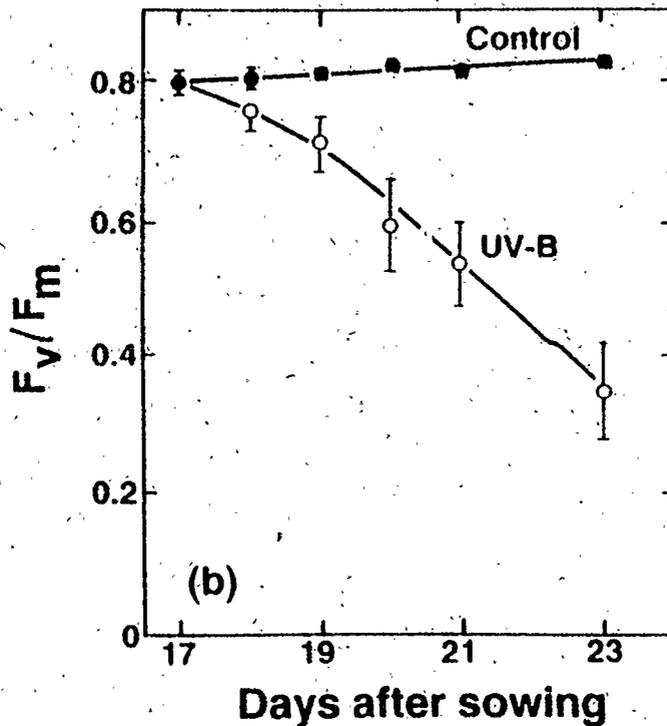


Abbildung 11: Wirkung der UV-B-Strahlung auf das Photosystem II, gemessen als Chlorophyll-Fluoreszenz. F_v : variable Fluoreszenz, F_m : maximale Fluoreszenz; (●) Kontrollen, (○) UV-B behandelte Erbsenblätter 17 Tage nach Aussaat. Die Streuung ist in den vertikalen Balken dargestellt (Strid et al. 1990).

Aus Abbildung 11 geht hervor, dass das PS II durch UV-B-Exposition stark beeinträchtigt wird. Das PS II ist ein multifunktionaler Komplex, der aus wasserspaltenden Komponenten, lichteinfangenden Komplexen und dem Reaktionszentrum besteht. Der Kern dieses Reaktionszentrums besteht aus D2 und D1 Proteinen, welche für den Elek-

tronentransport zwischen dem Plastoquinon Q_A und Q_B agieren (Melis et al. 1992).

Greenberg et al. (1989) konnten einen Abbau des D1-Polypeptides nachweisen, welches im UV-B-Bereich am höchsten war. Als dafür verantwortliche Photorezeptoren wurden Plastoquinone eruiert.

Auch bei den wichtigsten CO₂-fixierenden Enzymen, der Ribulosebiphosphat-Carboxylase (RubisCo) bei Sonnenblumen und der Phosphoenolpyruvat-Carboxylase (PEP-Co) bei Mais konnte unter erhöhter UV-B-Strahlung ein Rückgang der Aktivität festgestellt werden (Mark 1992). Keine Veränderungen der Photosyntheseraten ergaben sich hingegen bei Weizen und Hafer (Beyschlag et al. 1988). Diese Pflanzen sind offenbar gegenüber UV-B-Strahlung weniger empfindlich oder sie haben sich während ihrer Entwicklung an UV-B-Strahlung angepasst. Die Diskrepanz dieser Resultate könnte allerdings auch auf der Bezugsgröße beruhen. Die Ergebnisse letzterer Untersuchung basieren auf der Blattfläche als Bezugsgröße die, wie oben beschrieben, für diese Fragestellung ungeeignet ist.

Für die Änderung der RubisCo, das am reichlichsten vorkommenden Protein in Blättern, ist eine Erhöhung der Abbaurrate und eine Aktivitätserniedrigung verantwort-

lich. Die erste schnelle Abnahme der Enzymaktivität ist einer Inaktivierung des Moleküls zuzuschreiben. Obwohl die Photosynthese auch durch die schädigende Wirkung der UV-B-Strahlung auf die DNA im Zellkern und in den Plasmiden beeinträchtigt werden kann, überwiegen die in diesem Kapitel aufgeführten Wirkungen auf die Veränderungen der Photosynthese (Rüegsegger 1996).

6.5.1 Chlorophyll

Chlorophyll, Hauptpigment für die Photosynthese, kann auf UV-B-Strahlung empfindlich reagieren. In Bohnenblättern konnte nach einer UV-B-Behandlung mit einer täglichen Wirkungs-dosis von 18 kJ/m² eine Abnahme im totalen Chlorophyll-Gehalt festgestellt werden. Das Verhältnis Chlorophyll a / Chlorophyll b veränderte sich jedoch nicht (Abbildung 12).

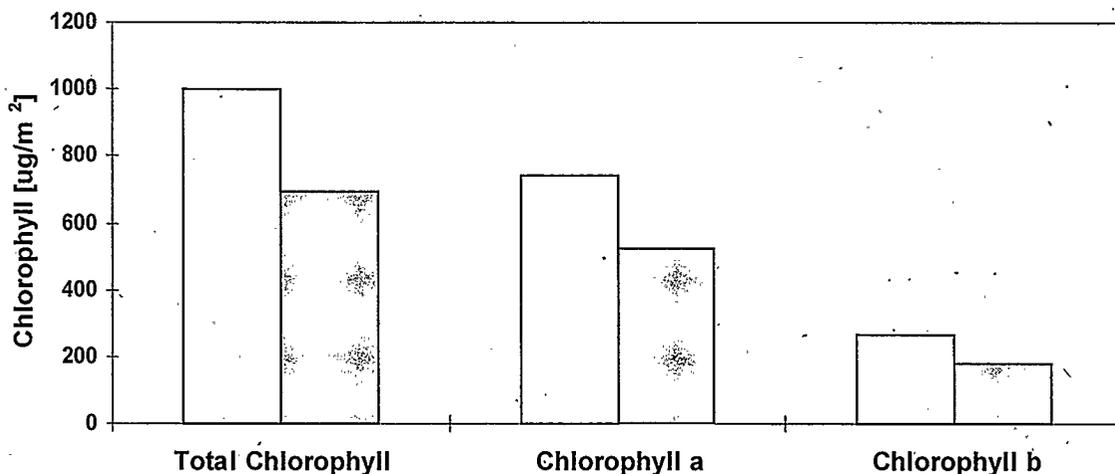


Abbildung 12: Total Chlorophyll, Chlorophyll a und Chlorophyll b in Bohnenblättern aufgezogen ohne (□) bzw. mit einer täglichen UV-B-Wirkungsdosis von 18 kJ/m² (▨) (Day und Vogelmann 1995).

Die Verteilung der absoluten Chlorophyllkonzentration innerhalb der Blattschicht von Bohnen unterscheidet sich zwischen den UV-B-Behandlungen. In Bohnenblättern, welche keiner UV-B-Strahlung ausgesetzt

wurden, war die Chlorophyllkonzentration an der adaxialen Blattfläche des oberen Palysadenparenchyms am höchsten, nahm mit zunehmender Blatttiefe ab, um wieder mit einem leichten Anstieg im Schwamm-

parenchym des Mesophylls an der abaxialen Blattfläche zu enden.

Im Gegensatz zu den Bohnenblättern, welche einer täglichen UV-B-Wirkungsdosis von 18 kJ/m^2 ausgesetzt wurden, war die Chlorophyllkonzentration an der adaxialen Blattfläche am geringsten und nahm mit stetiger Blatttiefe zu (Abbildung 13). Die Gesamtchlorophyllkonzentration war unter UV-

B-Behandlung geringer, was auf eine 'Verdünnung' infolge dickerer Blätter zurückzuführen ist. Diese Umverteilung des UV-B-empfindlichen Chlorophylls von der dem Sonnenlicht exponierten Blattoberseite an die Blattunterseite darf auch als Anpassungsstrategie an eine erhöhte UV-B-Strahlung angesehen werden.

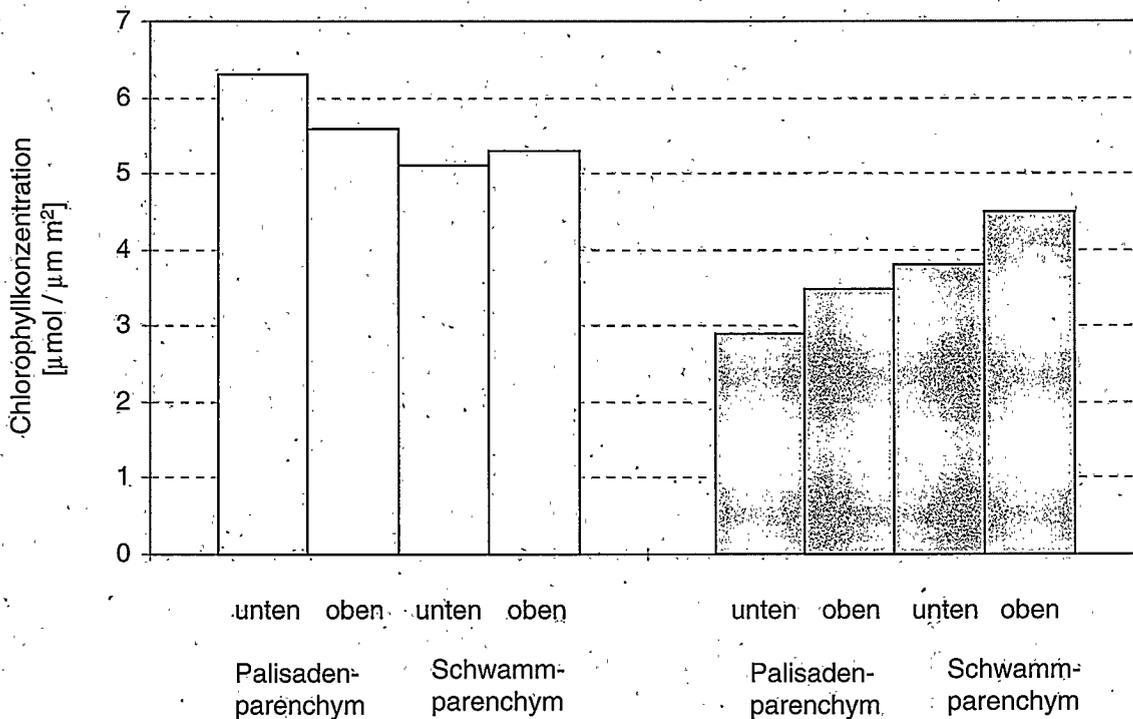


Abbildung 13: Chlorophyllverteilung in Abhängigkeit der Schichttiefe von Bohnenblättern, gewachsen ohne UV-B (□) oder mit einer täglichen Wirkungs-dosis von 18 kJ/m^2 (▨). Der Chlorophyllgehalt ist als Konzentration einer $1\text{-}\mu\text{m}$ dicken Schicht innerhalb der vier Gewebeschichten ausgedrückt (Day und Vogelmann 1995).

6.6 Dunkelatmung

Bei Sonnenblumen- und Maiskeimlingen konnte, unabhängig vom Alter, mit zunehmender UV-B-Strahlung (Fluenzraten von $0.5 - 1391.1 \text{ mW/m}^2$) eine Erhöhung der Dunkelatmung pro Blattfläche beobachtet werden. Wurde die Atmungsrate auf die Gesamtpflanze bezogen, so war nur bei Sonnenblumenkeimlingen und erst bei ho-

hen Fluenzraten (ab ca. 990 mW/m^2) eine Zunahme feststellbar (Mark 1992). Es kann auch hier, wie bei der Photosynthese, davon ausgegangen werden, dass es sich um einen indirekten Einfluss handelt, der über die Wirkung der UV-B-Strahlung auf das Wachstum, bzw. auf eine Reduktion der Blattfläche, zurückzuführen ist. Möglich wäre jedoch auch, dass die Dunkelatmung bei C4-Pflanzen weniger empfindlich als bei

C3-Pflanzen reagieren könnte (Tevini 1994b).

6.7 Transpiration

Auch für die Transpiration ist aufgrund der bereits erwähnten Überlegungen die Blattfläche eine ungeeignete Bezugsgrösse. Es werden daher nur die Transpirationsraten bezogen auf die Gesamtpflanze diskutiert.

Unter künstlicher Beleuchtung (Fluenzraten von 0.5 - 1391.1 mW/m² während 23 Tagen) kommt es bei Sonnenblumenkeimlingen mit zunehmender UV-B-Strahlung und Bestrahlungsdauer zu einer Abnahme der Transpiration, einhergehend mit einem Schliessen der Stomata. Eine Änderung der Wasserausnutzungseffizienz (siehe Glossar) konnte jedoch nicht festgestellt werden.

Bei Maiskeimlingen konnte hingegen zu Beginn der Entwicklung eine Verringerung der Transpirationsrate eruiert werden, welche sich wieder auf die Ausgangswerte der Kontrolle erhöhte und erst bei der stärksten UV-B-Behandlung (Fluenzrate von 1390 mW/m²) wieder abnahm. Die Wasserausnutzungseffizienz von Maiskeimlingen war insgesamt doppelt so hoch wie die von Sonnenblumenkeimlingen. Bei zunehmender Bestrahlungsdauer ging sie jedoch um bis zu 42% zurück.

Unter solarer UV-B-Strahlung unterlag weder die Transpiration noch die Wasserausnutzungseffizienz in den Sonnenblumen- und Maiskeimlingen Veränderungen. Diese Diskrepanz zwischen den Behandlungsarten ist möglicherweise auf einen höheren Anteil an UV-A und/oder der PAR im solareren Spektrum zurückzuführen.

7 UV-Schutz und Adaptation

7.1 Flavonoide

Im Laufe der Evolutionsgeschichte haben sich die Pflanzen durch die Entwicklung von Schutzmechanismen der UV-B-Strahlung angepasst. Dabei handelt es sich hauptsächlich um die Photoreaktivierung und um die Akkumulation von UV-B-absorbierenden Pigmenten. Die Schutzpigmente werden in der oberen Epidermis eingelagert, um tieferliegenden Zellorganellen Schutz zu bieten. Bei den Schutzpigmenten handelt es sich vorwiegend um Flavonoide und Anthocyane. Eine durch UV-B induzierte Bildung von Flavonoiden konnte in verschiedenen Pflanzen und Pflanzengeweben nachgewiesen werden (Tabelle 6) Mit Ausnahme der Anthocyane lassen diese stark

UV-B-absorbierenden Verbindungen die photosynthetisch aktive Strahlung passieren. Anthocyane bieten nur in sehr hohen Konzentrationen UV-B-Schutz. Dies mag der Grund dafür sein, dass in der Literatur mit dem Begriff Flavonoide oft alle Flavonoide ausser den Anthocyanen bezeichnet werden (Beggs und Wellmann 1994).

Die schützende Wirkung der Flavonoide auf den photosynthetischen Apparat konnte u.a. bei Roggenkeimlingen und Weisskohlblättern demonstriert werden (Tevini et al. 1991, Beggs und Wellmann 1994). Die Akkumulation dieser Verbindungen wird durch eine verstärkte UV-B-Strahlung erhöht (Abbildung 14).

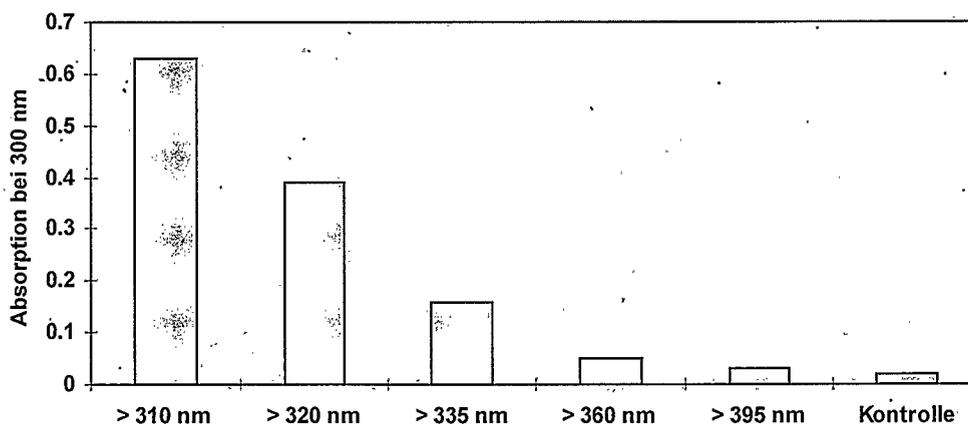


Abbildung 14: Akkumulation von Flavonoid-Pigmenten in der Epidermis von Weisskohlblättern. Die Pflanzen wurden unter UV-freiem Weisslicht (Kontrolle) angezogen und danach für 2 Tage dem UV/Weisslicht ausgesetzt. Die Pflanzen wurden mit selektiv absorbierende UV-Filtern bedeckt (Beggs und Wellmann 1994).

Der Synthesepfad der Flavonoide ist in Abbildung 15 vereinfacht dargestellt. Dabei nimmt die Phenylalaninammoniumlyase (PAL), mit den Zimtsäuren als Reaktionsprodukte, eine wichtige Stellung ein. Durch eine Erhöhung des kurzwelligen Bereichs

von UV-B kommt es zu einer cis-trans-Isomerisierung der Zimtsäurederivate, d.h. das Gleichgewicht verschiebt sich von der trans-zugunsten der cis-Form. Diese Verschiebung stimuliert die Phenylalaninammoniumlyase was zu einer Akkumulation

von Zimtsäurederivaten führt, welche ihrerseits UV-B-Strahlung zu absorbieren vermögen (Tevini 1996; Braun und Tevini 1993). Diese rasche enzymatische Bildung UV-absorbierender Zimtsäurederivate könnte zumindest für frisch aus der Erde hervorstossende Keimlinge einen Sofortschutz bieten. Zeitlich versetzt folgt die ge-

netisch geregelte Synthese der Flavonoide verbunden mit massiver Akkumulation von Schutzpigmenten. Ein Teil der Zimtsäurederivate kann auch zur Zellversteifung benutzt werden. Bei UV-B bestrahlten Sonnenblumenkeimlingen wurde eine geringere Elastizität isolierter Hypokotylepidermen nachgewiesen (Ros. 1990).

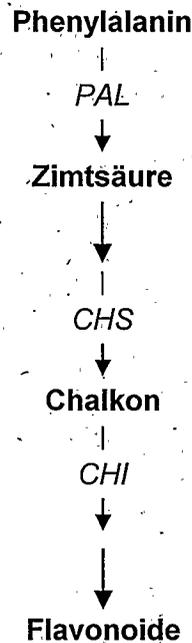


Abbildung 15: Stoffwechselweg der Flavonoid-Synthese (vereinfacht); *PAL*: Phenylalanin-Ammoniumlyase, *CHS*: Chalkonsynthase, *CHI*: Chalkonisomerase (nach Rügsegger 1996).

| Pflanzenart / Gewebe | Induziertes Pigment | | Bestrahlungsdauer |
|----------------------|---------------------|------------|-------------------|
| | Flavonoide | Anthocyane | |
| <i>Petersilie</i> | | | |
| Hypokotyl | X | | Minuten |
| Keimlingswurzel | X | | Minuten |
| Zellkultur | X | | Sekunden |
| <i>Dill</i> | | | |
| Hypokotyl | X | | Stunden |
| Keimlingswurzel | X | | Minuten |
| Zellkultur | X | | Minuten |
| <i>Möhre</i> | | | |
| Hypokotyl | X | | Stunden |
| Keimlingswurzel | X | | Minuten |
| Zellkultur | X | | Minuten |
| <i>Weisser Senf</i> | | | |
| Hypokotyl | X | X | Stunden |
| Keimlingswurzel | X | | Minuten |
| Zellkultur | X | | Minuten |
| <i>Garten Ampfer</i> | | | |
| Hypokotyl | | X | Stunden |
| <i>Mais</i> | | | |
| Koleoptile | | X | Sekunden |
| <i>Weizen</i> | | | |
| Koleoptile | X | X | Minuten, Stunden |
| <i>Roggen</i> | | | |
| Koleoptile | X | X | Minuten |
| <i>Tabak</i> | | | |
| Hypokotyl | X | | Stunden |

Tabelle 6: Beispiele UV-B-induzierter Bildung von Flavonoide und Anthocyane in verschiedenen Pflanzenarten und Geweben. Die Bestrahlungsdauer gibt die Zeit mit welcher mit monochromatischem Licht (298nm) bei einer Fluenzrate von 0.1 W/m^2 die Pflanzen behandelt wurden. Die Pigmente wurden 24h nach der Behandlung extrahiert. Zwischen Behandlung und Extraktion wurden die Pflanzen bei 25°C im Dunkeln gehalten (Beggs und Wellmann 1994).

7.2 Epikutikulare Wachsschicht

Auch die epikutikulare Wachsschicht könnte eine schützende Wirkung gegenüber UV-B-Strahlung ausüben. Für Tabakblätter konnte für den UV-B-unempfindlichen Wildtyp wie für den UV-B-empfindlichen Genotyp unter einer täglichen biologischen UV-B-Wirkungsdosis ($UV-B_{BE}$) von 0 (Kontrolle) und 4.54 kJ/m^2 eine höhere Wachsmenge auf der adaxialen als auf der abaxialen Blattseite vorgefunden werden. Der UV-B-empfindliche Genotyp weist jedoch auf beiden Blattseiten geringere Wachsmengen auf als der Wildtyp (Abbildung 16). Die Wirkungsdosis von 4.54 kJ/m^2 entspricht einer UV-B-

Strahlung wie sie im Sommer in Lancaster (UK, $54^{\circ}N$, $2^{\circ}W$) unter klarem Himmel auftritt.

Eine um 25% (5.66 kJ/m^2) erhöhte UV-B-Wirkungsdosis bewirkte eine starke Reduktion der Wachsdeposition auf der adaxialen Blattseite beim empfindlichen Genotyp. Auf der abaxialen Seite konnte hingegen kein Unterschied beobachtet werden. Beim Wildtyp trat weder auf der adaxialen noch auf der abaxialen Blattfläche ein Unterschied in der Wachsmenge auf; es könnte sogar beidseitig tendenziell eine leicht höhere Wachsmenge gemessen werden. Diese Resultate weisen auf einen UV-B-Schutz der epikutikulären Wachsschicht hin.

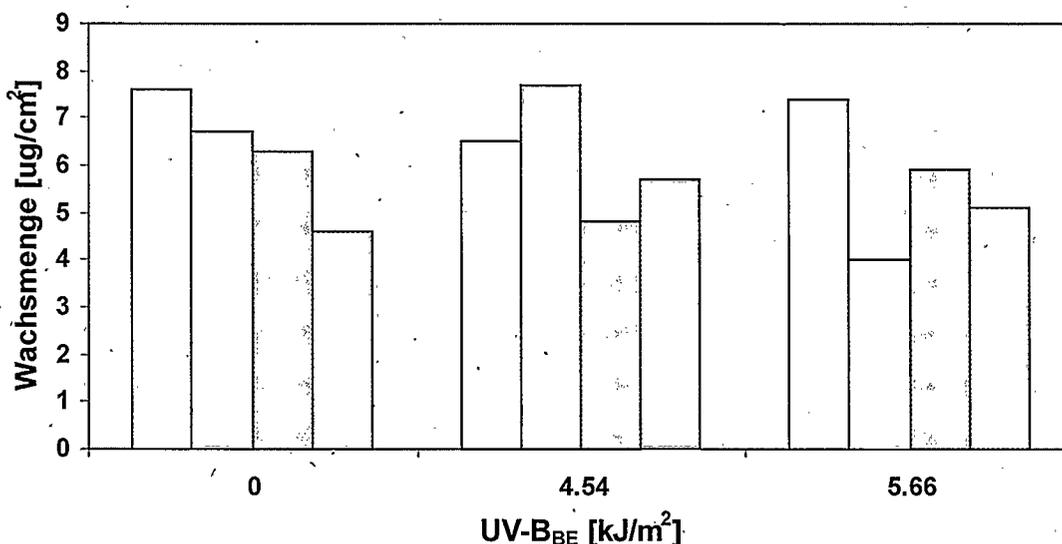


Abbildung 16: Wirkung verschiedener UV-B-Wirkungsdosen auf die Wachsdeposition von Blattflächen zweier Tabakpflanzen. □: Blattoberseite, □: Blattunterseite der UV-B-resistenten Tabakpflanze (Wildtyp); □: Blattoberseite, □: Blattunterseite der UV-B-empfindlichen Tabakpflanze (Genotyp). Weitere Erläuterungen siehe Text (Barnes et al. 1996).

Im Gegenzug dazu konnte in einer anderen Studie mit Bohnen keine Beeinflussung der epikutikulären Wachsschicht auf die UV-B-Empfindlichkeit nachgewiesen werden (Gonzalez et al. 1996). Dabei ist jedoch

beizufügen, dass das Verhältnis UV-B : PAR höher war als unter Feldbedingungen. Für die Bildung der epikutikulären Wachsschicht scheint das UV-B : PAR-Verhältnis wichtig zu sein.

8 Wechselwirkungen mit anderen Stressfaktoren

Das meiste Wissen über die Wirkungen erhöhter UV-B-Strahlung stammt aus Studien unter kontrollierten oder zumindest partiell kontrollierten Umweltbedingungen. Das kann zu einer engen und oft auch fehlerhaften Sicht bei der Interpretation der Ergebnisse führen, denn Pflanzen, aufgewachsen unter künstlichen Bedingungen, können unter Freilandbedingungen verschieden auf UV-B-Einflüsse reagieren.

Die Schwierigkeit bei Untersuchungen in Klimakammern und Gewächshäusern besteht darin, dass immer nur ein Umweltfaktor, in diesem Fall die UV-B-Strahlung, verändert wird, während die anderen Komponenten für ein ideales Pflanzenwachstum optimiert werden. Dies erlaubt zwar den Einfluss eines einzelnen Stressfaktors auf andere Parameter wie Wachstum, Morphologie, physiologische Prozesse usw. gut zu quantifizieren. Unter Freilandbedingungen sind derartige Einzelstressfaktoren jedoch selten oder nie anzutreffen. Im Freiland begegnen Pflanzen mehreren umweltbedingten Stressfaktoren gleichzeitig, die mei-

stens auch simultan auf sie einwirken. Diese Interaktionen können in ihrer Wirkung unterschiedlich ausfallen: sie können additiv (gleichbleibend), antagonistisch (abschwächend) oder synergistisch (verstärkend) wirksam sein. Im weiteren muss der Tatsache Beachtung geschenkt werden, dass nicht jede Pflanzenart oder -sorte auf den selben Stressor oder dieselbe Stressorenkombination mit einer gleichen Antwort reagiert.

Das Beispiel der Abbildung 17 versucht diesen Sachverhalt bildlich darzustellen. Im Tagesverlauf fallen Perioden mit maximaler UV-B-Einstrahlungen mit Maxima von Wasserdampf-Sättigungsdefizit (vpd) und Blatttemperatur zusammen. Durch dieses Zusammentreffen ist es möglich, dass die Wirkung der UV-B-Strahlung nicht die gleiche ist, die man aufgrund von Experimenten mit konstantem vpd und tieferer Blattemperatur erwarten würde. Die Interaktion der verschiedenen Einflussgrößen kann nur anhand eines faktoriellen Versuchs geklärt werden.

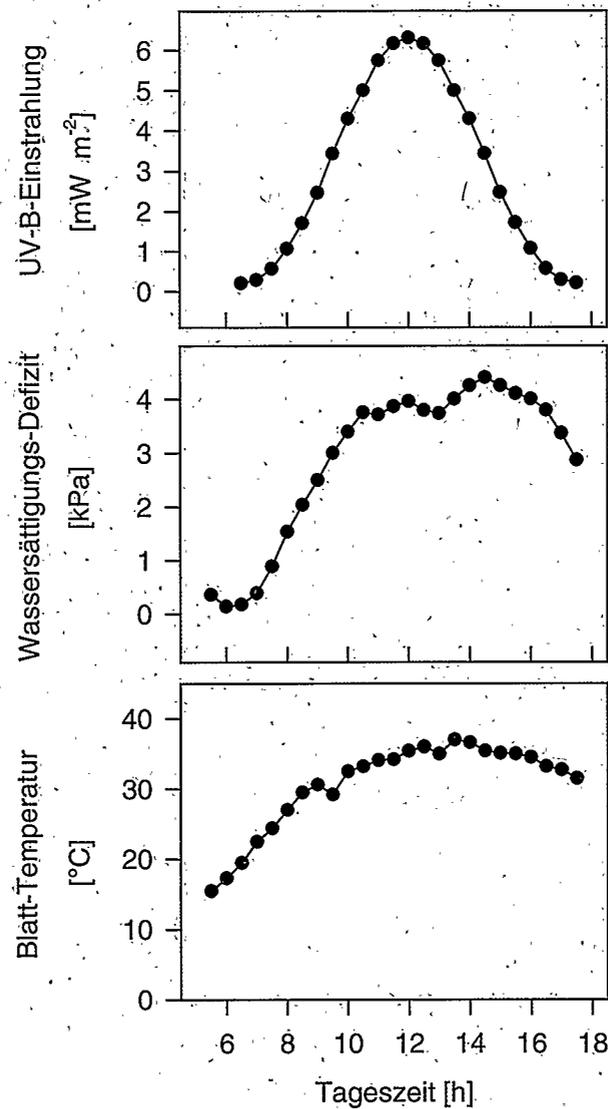


Abbildung 17: Tageszeitliche Veränderung der UV-B-Einstrahlung, des Wassersättigungsdefizits und der Blattemperatur (nach Teramura 1986).

8.1 CO₂ und Temperatur

Eine Zunahme der CO₂-Konzentration und der Temperatur, letztere hervorgerufen durch den Treibhauseffekt, ist für die nächste Zukunft zu erwarten. Gemäss der Modellrechnungen steigt bis Mitte des

nächsten Jahrhunderts die Temperatur um 1-5°C und die CO₂-Konzentration wird verdoppelt. Es ist deshalb von grossem Interesse zu wissen, wie diese Stressfaktoren kombiniert mit einer UV-B-Zunahme wirken können.

Verschiedene Studien haben die interaktive Wirkung einer erhöhten UV-B-Strahlung im Zusammenhang mit Temperatur und CO₂-Konzentrationen untersucht. Eine Zusammenfassung einiger Zielparame-

ter für Weizen, Reis sowie Sonnenblumen- und Maiskeimlinge ist in Tabelle 7, Tabelle 8 und Tabelle 9 dargestellt.

| | Körnerertrag [%] | Biomasse [%] | Photosynthese [%] |
|----------------------------|------------------|--------------|-------------------|
| Weizen | | | |
| Kontrolle | 100 ca | 100 b | 100 b |
| + UV-B | 92 c | 101 b | 100 b |
| + CO ₂ | 151 a | 165 a | 160 a |
| + CO ₂ , + UV-B | 114 bc | 137 a | 54 a |
| Reis | | | |
| Kontrolle | 100 b | 100 b | 100 b |
| + UV-B | 98 b | 97 b | 97 b |
| + CO ₂ | 118 a | 111 a | 120 a |

Tabelle 7: Prozentuale Änderung von Körnerertrag, Biomasse und Photosyntheserate für Weizen und Reis relativ zur Kontrolle unter Umgebungsbedingungen. Mittelwerte mit den gleichen Buchstaben unterscheiden sich auf dem 95%-Niveau nicht signifikant voneinander (Tevini 1994b).

Erhöhte UV-B-Strahlung reduzierte die CO₂-induzierte Zunahme des Kornertrages, der Biomasse und der Photosynthese von Weizen und Reis. Für Sojabohnen wurde hingegen von einer Zunahme der Biomasse bei gleichbleibendem Ertrag unter beiden Umweltstressoren berichtet. Die Ursachen eines UV-B-induzierten Ertragsverlustes

dürfte in den weiter oben beschriebenen Schädigungen des Photosystems II und des biochemischen Prozesses der CO₂-Fixierung zu suchen sein. Für andere landwirtschaftliche Kulturpflanzen wie Bohnen und Tomaten konnten ähnlich negative Effekte beobachtet werden.

| | A | B [%] | C [%] | D [%] |
|---|---|-------|-------|-------|
| Wachstum | | | | |
| Frischgewicht | a | -18 b | 12 c | 6 ac |
| Trockengewicht | a | -14 b | 17 c | 4 d |
| Grösse | a | -27 b | -2 a | -3 a |
| Blattfläche | a | -17 b | 16 c | 11 c |
| Chlorophyll | | | | |
| chl [mg/cm ²] | a | 18 b | 9 ab | 0 a |
| chl [mg/Pfl.] | a | 9 a | 23 a | 8 a |
| Gaswechsel | | | | |
| NP [μmolCO ₂ /m ² ·s] | a | 12 b | -5 a | -1 a |
| NP [μmolCO ₂ /Pfl·s] | a | -9 b | -1 ab | 9 a |
| NP [μmolCO ₂ /g·chl·s] | a | -19 b | -22 b | 0 a |
| DA [μmolCO ₂ /m ² ·s] | a | 14 b | -6 a | -3 a |
| TR [mmolH ₂ O/m ² ·s] | a | 13 ab | -11 b | -18 b |
| TR [mmolH ₂ O/Pfl·s] | a | -6 a | -6 a | -10 a |
| WUE | a | 3 a | 11 a | 48 b |

Tabelle 8: Prozentuale Aenderungen von Wachstum, Chlorophyllgehalt, Gaswechsel und WUE von 18-tägigen Sonnenblumenkeimlingen, relativ zur Kontrolle unter Umgebungsbedingungen (Tevini 1994b). Zahlen mit den selben Buchstaben unterscheiden sich auf dem 95%-Niveau nicht signifikant voneinander. chl: Chlorophyllgehalt, NP: Netto-Photosynthese, DA: Dunkelatmung, TR: Transpiration, WUE: Wasserausnutzungseffizienz.

| | | | | |
|----|-----------|-------------------|--------|-----------------|
| A: | Kontrolle | 28 ⁰ C | 340ppm | CO ₂ |
| B: | +25% UV-B | 28 ⁰ C | 340ppm | CO ₂ |
| C: | +25% UV-B | 32 ⁰ C | 340ppm | CO ₂ |
| D: | +25% UV-B | 32 ⁰ C | 680ppm | CO ₂ |

| | A | B [%] | C [%] | D [%] |
|---|---|-------|--------|-------|
| Wachstum | | | | |
| Frischgewicht | a | -20 b | 9 a | 6 a |
| Trockengewicht | a | -25 b | 31 c | 32 c |
| Grösse | a | -15 b | 23 c | 12 d |
| Blattfläche | a | -22 b | 6 a | 5 a |
| Chlorophyll | | | | |
| chl [mg/cm ²] | a | 15 b | -9 a | 3 ab |
| chl [mg/Pfl.] | A | 0 a | 1 a | -6 a |
| Gaswechsel | | | | |
| NP [μmolCO ₂ /m ² ·s] | A | -4 a | -19 ab | -32 b |
| NP [μmolCO ₂ /Pfl·s] | A | -20 b | -2 a | -5 a |
| NP [μmolCO ₂ /g·chl·s] | A | -29 b | -4 a | 0 a |
| DA [μmolCO ₂ /m ² ·s] | A | 13 b | 5 ab | -8 a |
| TR [mmolH ₂ O/m ² ·s] | A | -5 a | 19 b | -55 c |
| TR [mmolH ₂ O/Pfl·s] | A | -20 a | 46 b | -37 c |
| WUE | A | -1 a | -30 b | 56 |

Tabelle 9: Prozentuale Änderungen von Wachstum, Chlorophyllgehalt, Gaswechsel und WUE von 18-tägigen Maiskeimlingen relativ zur Kontrolle unter Umgebungsbedingungen (Tevini 1994b). Zahlen mit den selben Buchstaben unterscheiden sich auf dem 95%-Niveau nicht signifikant voneinander. chl: Chlorophyllgehalt, NP: Netto-Photosynthese, DA: Dunkelatmung, TR: Transpiration, WUE: Wasserausnutzungseffizienz.

A: Kontrolle 28°C 340ppm CO₂
 B: +25% UV-B 28°C 340ppm CO₂
 C: +25% UV-B 32°C 340ppm CO₂
 D: +25% UV-B 32°C 680ppm CO₂

Im Vergleich zu Sonnenblumen- und Maiskeimlingen, aufgezogen in Kammern mit einer durch Ozon-Filtertechnik regulierten UV-B-Bestrahlung, hatte eine Verdoppelung der CO₂-Konzentration keine Zunahme der Biomasse zur Folge.

Eine Zunahme des täglichen Temperaturverlaufes um 4°C kann die UV-B-induzierte Biomassereduktion kompensieren (Tabelle 8 und Tabelle 9). Da Schutzpigmente in UV-B bestrahlten Pflanzen wie Roggen, Bohnen und Mais akkumuliert werden, nicht aber in Sonnenblumen, darf hier von einem artspezifischen Schutzmechanismus ausgegangen werden.

8.2 Ozon

Für die Untersuchung der interaktiven Wirkung erhöhter UV-B-Strahlung zusammen mit dem troposphärischen, bodennahen Ozon kommen zwei unterschiedliche methodische Ansätze zum Tragen: a) sequentielle Exposition: die Behandlungen erfolgen unmittelbar nacheinander. b) simultane Exposition: die Behandlungen erfolgen gleichzeitig.

Die erste Behandlungsweise soll für Städte und Agglomerationsgebiete mittlerer nördlicher geografischer Breite zur Anwendung kommen. Die zweite Behandlungsweise für

Gebiete in subtropischen Breiten. Grund: die UV-B-Strahlung ist in südlicheren Breiten höher als in nördlicheren Breiten (siehe Kapitel 2). Bei bodennahen Ozonepisoden wird auch in südlicheren Breiten die UV-B-Strahlung reduziert, sie bleibt aber im Vergleich zu nördlicheren Breiten erhöht. Die Vegetation ist hier einer simultan erhöhten UV-B-Strahlung und erhöhten Ozonkonzentration ausgesetzt (Krupa und Kickert 1989)

Über diese interaktive Wirkung sind bis heute nur wenige Untersuchungen vorhanden. Zudem sind die wenigen vorliegenden Resultate widersprüchlich.

Für Haargerste, ein perennierendes Sumpfgas, konnte weder für die Biomasse, die Morphologie noch für physiologische Parameter wie die Nettophotosynthese, die Transpiration und die Wasserausnutzungseffizienz ein Unterschied für die interaktive Wirkung von Ozon mit UV-B-Strahlung beobachtet werden (Van De Staaij et al.

1997). Die Pflanzen wurden hier simultan den Ozon und UV-B ausgesetzt.

In einem anderen Experiment, durchgeführt mit 3 Mutanten von Arabidopsis, wurde nach einer Ozonbegasung und einer anschließenden UV-B-Behandlung für alle 3 Mutanten eine Reduktion des Spross-trockengewichtes, relativ zur Kontrolle unter Umgebungsbedingungen, festgestellt. Wurden die Pflanzen nur einer Ozonbehandlung ausgesetzt, konnten keine Unterschiede beobachtet werden (Ormrod et al. 1995).

In Tabelle 10 sind die Resultate der Wechselwirkung von Ozon und UV-B auf das Pollenschlauchwachstum aufgeführt. Das Pollenschlauchwachstum wird durch jeden einzelnen Stressor reduziert. In Kombination beider Stressoren verstärkt sich diese Reduktion noch. Da es sich hier um eine additive Wirkung zu handeln scheint, dürften diese beiden Stressoren mehrere Wirkungsziele haben.

| Pflanze | Behandlung | Prozentuelle Reduktion der Pollenschlauchlänge |
|--------------------------|-----------------------|--|
| Nicotiana tabacum | Kontrolle | 0 a |
| | O ₃ | 61 b |
| | UV-B | 52 c |
| | UV-B + O ₃ | 80 c |
| Petunia hybrida | Kontrolle | 0 e |
| | O ₃ | 28 f |
| | UV-B | 57 g |
| | UV-B + O ₃ | 71 h |

Tabelle 10: Prozentuelle Reduktion der Pollenschlauchlänge nach O₃-, UV-B- und UV-B + O₃-Behandlung. Werte mit den selben Buchstaben unterscheiden sich auf dem 95%-Niveau nicht signifikant voneinander (modifiziert nach Feder und Shrier 1990).

8.3 Stickstoffdüngung

Das Ausmass der UV-B-Empfindlichkeit von Pflanzen hängt vom Stickstoffangebot ab. UV-B-abhängige Wachstumsreduktionen wurden für Roggen bei 50mg N/kg Boden,

für Sonnenblumen, Bohnen und Mais bei 150mg N/kg Boden festgestellt. Beim höchsten Stickstoffangebot (290mg N/kg Boden) verschwindet UV-B-Empfindlichkeit bei fast allen Pflanzen (Tabelle 11). Die Stickstoffzunahme ist positiv mit einer Chlorophyll-

Akkumulation korreliert, wegen einer Abnahme des Stickstoffangebots, mit einer

Abnahme der Schutzpigmente und löslichen Proteine verbunden ist.

| | -UV 50mg N | +UV 50mg N | -UV 150mg N | +UV 150mg N | -UV 290mg N | -UV 290mg N |
|--|---------------|---------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Sonnenblume | | | | | | |
| Höhe [cm] | 32.20a | 29.30b | 39.89c | 35.00dc | 33.50ad | 36.20e |
| Trockengewicht | 1.56a | 1.44a | 3.15b | 1.89ac | 2.25c | 2.43c |
| Blattfläche [cm ² /Pflanze] | 97.43a | 109.23a | 355.31b | 296.71c | 379.04b | 405.79b |
| Chlorophyll [ug/cm ²] | 22.02a | 21.66a | 37.41b | 39.92b | 57.61c | 49.93c |
| Mais | | | | | | |
| Höhe [cm] | 53.40a | 48.30b | 63.73c | 60.60d | 60.30d | 60.00d |
| Trockengewicht | 1.12a | 1.09a | 1.79b | 1.47c | 1.59bc | 1.53bc |
| Blattfläche [cm ² /Pflanze] | 201.83a | 195.86a | 340.70b | 331.92b | 351.16b | 347.03b |
| Chlorophyll [ug/cm ²] | 7.53a | 9.13ab | 15.00bc | 17.60c | 19.38cd | 24.25d |

Tabelle 11: Wachstumsparameter und Chlorophyllgehalt von Sonnenblumen und Bohnen, gewachsen während 7 Wochen unter verschiedenem N-Angebot und verschiedener UV-B-Behandlung. Werte mit den selben Buchstaben unterscheiden sich auf dem 95%-Niveau nicht signifikant voneinander (nach Tevini 1994b).

UV-B-Kontrolle: PAR 400 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$, UV-B 0.22 $\text{kJ}/\text{m}^2\text{Tag}$

UV-B-Behandlung: 5:0 $\text{kJ}/\text{m}^2\text{Tag}$

8.4 Schwermetalle

Im allgemeinen verstärkt der kombinierte Einfluss von Schwermetallen und erhöhter UV-B-Strahlung die Reduktion des Pflanzenwachstums und der Photosyntheserate, d.h. die kombinierte negative Wirkung von

Schwermetallen und erhöhter UV-B-Strahlung auf das Pflanzenwachstum und die Photosynthese ist stärker als wenn nur ein Stressfaktor alleine wirkt. Diese additiv wirkenden Stressoren müssen besonders für naturnahe Freilandexperimente zutreffen und entsprechend berücksichtigt werden.

9 Beurteilung des UV-B-Risikos für die Schweiz

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass eine Vielzahl morphologischer, physiologischer, biochemischer und genetischer Veränderungen an Einzelpflanzen bei einer Erhöhung der UV-B-Strahlung zu beobachten ist. Neben diesen artspezifischen Reaktionsmustern konnten auch entwicklungsabhängige Unterschiede beobachtet werden.

Anhand der einschlägigen Literatur zur Wirkung erhöhter UV-B-Strahlung auf landwirtschaftliche Nutzpflanzen ist eine Analyse zur Abschätzung des Risikos für den Standort Schweiz durchgeführt worden. Als Standort wurde Ins (Kanton Bern) ausgewählt, weil er infolge seiner geografischen Lage für wichtige in der Schweiz angebaute Kulturen repräsentativ ist.

Als Bewertungskriterium für das UV-B-Risiko wurde die stratosphärische Ozonreduktion herangezogen, d.h. für jedes einzelne Experiment wurde anhand der im Experiment eingesetzten erhöhten UV-B-Strahlung die entsprechende erwartete Ozonreduktion ermittelt. Dabei wurde folgendermassen vorgegangen:

- die in der Literatur angegebene Ozonreduktion wurde, entsprechend der im Experiment erhöhten UV-B-Strahlung, direkt übernommen
- ist nur die im Experiment angegebene UV-B-Fluenzrate oder UV-B-Tagesfluenz bekannt, welche zur Überprüfung eines Effektes eingesetzt wurde, wurde mit Hilfe eines allgemein akzeptierten empi-

rischen Berechnungsmodells (Green et al. 1974, Björn und Murphy 1985) die zu erwartete stratosphärische Ozonreduktion für den Standort Ins berechnet. Im Modell wurden für diesen Standort folgende Angaben verwendet:

- Breite: 47° N- Länge: 7.1° E
- mittlerer Luftdruck: 950 mbar
- mittlerer relative Luftfeuchtigkeit: 60%
- mittlere Aerosoldichte: 0.35 (0 = klarer Himmel, 1 = stark bedeckter Himmel)
- Landbedeckung (Albedo der Erdoberfläche): Grünland
- Biologische Gewichtung der UV-B-Strahlung nach Caldwell (1971)

In Abbildung 18 sind die für den Standort Ins bei einer bestimmten Reduktion der stratosphärischen Ozonsäule beobachteten UV-B-Effekte mittels ausgefülltem Pfeil aufgetragen. Das Risiko einer schädigenden UV-B-Wirkung ist umso höher, je geringer die Reduktion der Ozonsäule zu sein braucht, damit ein Effekt auftritt. Mit anderen Worten: je mehr sich die UV-B-Effekte im roten Bereich des Balkens befinden, umso höher ist das Risiko einer schädigenden UV-B-Strahlung. Erste Reaktionen (Reduktion von Ertrag und Wuchshöhe, Verzögerung der Blütenbildung) konnten bereits bei einer Ozonreduktion von ca. 5% beobachtet werden.

UV-B Risikoabschätzung für die Schweiz (Standort Ins)

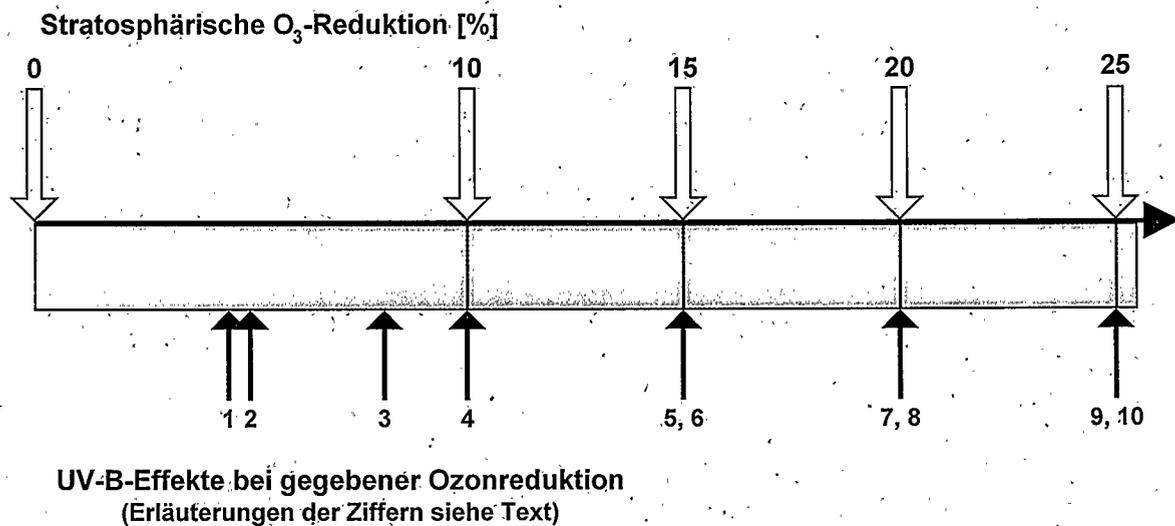


Abbildung 18: Beobachtete Effekte erhöhter UV-B-Strahlung auf landwirtschaftliche Nutzpflanzen in Bezug zur stratosphärischen Ozonreduktion

Erläuterungen und Quelle der UV-B-Effekte zu den in Abbildung 18 aufgeführten Ziffern:

- 1 Pflanzenart: **Bohne**
Effekte: - Reduktion des Ertrages
- Reduktion der Wuchshöhe
- Verzögerung der Blütenbildung
Quelle: Saile-Mark und Tevini (1997)
- 2 Pflanzenart: **Gerste**
Effekt: - Zunahme der Bildung von Flavonoiden
Quelle: Liu et al. (1995)
- 3 Pflanzenart: **Gurkenkeimlinge**
Effekte: - Reduktion der Blattfläche
- Reduktion der Hypokotyllänge
Quelle: Tevini (1996)
- 4 Pflanzenart: **Sojabohne**
Effekt: - Reduktion der Biomasse
Quelle: Teramura et al. (1990b)
- 5 Pflanzenart: **Bohne**
Effekte: - Abnahme der Stomatadichte
- Abnahme der Dichte der Epidermiszellen
- Zunahme des Chlorophyllgehaltes

- Zunahme der PAR-Absorption
Quelle: Visser et al. (1997)

- 6 Pflanzenart: **Bohne**
Effekte: - Abnahme der Biomasse
- Reduktion der Anthocyanbildung
Quelle: Mepsted et al. (1996)
- 7 Pflanzenart: **Bohne**
Effekte: - Reduktion der Biomasse
- Zunahme der Wachsschicht auf der Blattober- und -unterseite
Quelle: Gonzalez et al. (1996)
- 8 Pflanzenart: **verschiedene Reissorten**
Effekte: - Reduktion der Photosynthese
- Positive wie negative Änderungen der Biomasse
- Positive wie negative Änderungen der Anzahl der Bestockungstriebe
Quelle: Teramura et al. (1991)
- 9 Pflanzenart: **Tabak**
Effekte: - Änderung der epikutikulären Wachsschicht, bei empfindli-

chen Sorten konnte eine Reduktion, bei UV-B-resistenten tendenziell eine Zunahme beobachtet werden

Quelle: Barnes et al. (1996)

10 Pflanzenart: **Bohne**

Effekte: - Reduktion der Photosynthese
- Reduktion der Dunkelatmung
- Reduktion der mRNA Transkription für Proteine des Photosyntheseapparates

Quelle: Mackerness et al. (1997)

Die aufgeführten und beobachteten Effekte bei den entsprechenden stratosphärischen Ozonreduktionen sind konservative Bewertungen. Aufgrund der vor Experimentbeginn vorgegebenen UV-B-Strahlungsintensität, ist nicht nachzuweisen inwieweit Effekte auch unterhalb des definierten Wertes liegen könnten.

Voraussagen, wie sich die UV-B-Strahlung in den nächsten Dekaden entwickeln wird, sind in der Literatur kaum zu finden. Ein Grund dafür ist, dass die UV-B-Transmission der Atmosphäre durch viele verschiedene Faktoren beeinflusst wird (Aerosol- und Staubpartikel, Wolkenbedeckung, erdnahe anthropogen erzeugtes Ozon usw.). Weiter besteht in mittleren geographischen Breiten eine starke saisonale Variation der stratosphärischen Ozonkonzentration. All diese Einflussgrößen führen zu einer grossen Variabilität der UV-B-Strahlung, welche die effektive UV-B-Änderung maskieren. Um diese Störgrößen zu minimieren, werden UV-B-Messungen in sogenannten 'Reinluftgebieten' durchgeführt. Auf dem Jungfrauoch (Schweiz) wurde in den Jahren 1981-1991 eine Zunahme der UV-B-Strahlung von $7 \pm 3\%$ gemessen. Diese Zunahme korreliert mit der Ozonabnahme von 3-6% pro Dekade, gemessen in Arosa (Schweiz) (Blumthaler 1993). Aufgrund sachlicher Überlegungen und Berechnungen muss davon ausgegangen werden, dass in den nächsten 50 Jahren, infolge der stratosphärischen Ozonzerstörung, mit einer Zunahme der UV-B-Strahlung um 5 - 10% zu rechnen ist. Das ist eine mittlere Angabe und soll als Richtlinie dienen. Andere verbreitete Angaben, welche von we-

niger als 1% bis zu 100% ausgehen sind offenbar wenig gesichert und als spezifisch für gewisse Interessensgruppen zu betrachten (Strasser 1994). Die zu erwartende Zunahme der UV-B-Strahlung auf der Erdoberfläche wird sich als eine behutsame, dynamische Veränderung manifestieren. Die Pflanzen besitzen aber das Potential sich an veränderte Strahlungsbedingungen anpassen zu können. Dafür spricht einerseits, dass sie sich aufgrund von Schutz- und Reparaturmechanismen einer UV-B-Strahlung anzupassen vermochten; andererseits ihr Anpassungsvermögen an die unterschiedlichen UV-B-Strahlungsintensitäten auf der Erdoberfläche, bedingt durch den Gradienten der geographischen Breite und denjenigen der Meeresspiegelhöhe. Obwohl es ausserordentlich schwierig ist, Prognosen bezüglich der Konsequenzen einer allfälligen Zunahme der UV-B-Strahlung zu machen, dürfte sie sich in Bezug auf den Ertrag der natürlichen Pflanzenwelt in den nächsten Jahrzehnten wenig ändern. Trotzdem darf deren Problematik nicht verharmlost werden. Gerade Kulturpflanzen, welche durch zu einseitige Züchtungs- und Selektionsverfahren in der Leistung gesteigert wurden, könnten infolge genetischer Verarmung an Anpassungsfähigkeit verlieren und somit gegenüber einer UV-B-Zunahme empfindlicher reagieren. Auch könnte es sein, dass die Produktivität wegen des vermehrten metabolischen Aufwandes für die Stresstoleranz abnimmt. Dies infolge einer Umverteilung der Ressourcen. Aus ökonomischer Sicht können schon Ertragseinbussen von wenigen Prozenten schwerwiegende Folgen für die globale Nahrungsmittelproduktion haben (Rüeggsegger 1996).

Die durchgeführte Risikoanalyse lässt nach dem heutigen Wissensstand den folgenden Schluss zu: auch in nördlichen Breiten wie der Schweiz, und in Höhenlagen wie sie das Mittelland darstellt, kann die prognostizierte UV-B-Zunahme negative Wirkungen auf Nutzpflanzen ausüben (Abbildung 18). Ebenso muss erwartet werden, dass sich aufgrund gradueller Unterschiede in der UV-B-Sensitivität zwischen einzelnen Pflanzenarten und -sorten auch ganze Pflanzengemeinschaften verändern können. Bis heute gibt es jedoch noch sehr

wenige Untersuchungen, die sich diesen komplexen Fragen widmen. Diesbezüglich bestehen noch grosse Wissenslücken und Forschungsbedürfnisse.

Pflanzen aus der äquatorialen Gürtelzone wie auch Pflanzen aus unseren Breiten könnten an der oberen Grenze der UV-B-Anpassungsfähigkeit angelangt sein. Wie hoch der verfügbare Spielraum bei einer weiteren UV-B-Erhöhung ist, kann nicht angegeben werden und müsste ausführlich untersucht werden. Dazu ist auch die Pflanzenzüchtung gefordert, mit dem Ziel anpassungsfähige und resistente Sorten für die Land- und Forstwirtschaft zu selektionieren.

Auch die Nahrungsqualität kann durch zusätzliche UV-B-Strahlung verändert werden. Die Anhäufung von Schutzpigmenten aus der Gruppe der sekundären Pflanzenstoffe kann die Nahrungskette für Tier und Mensch beeinflussen. Positive Beispiele für eine Geschmacksverbesserung konnten bei Basilikum, Thymian, Majoran und Melonen festgestellt werden (Zinser et al. 1997). Derartige Veränderungen des Pflanzenmaterials können aber auch Auswirkungen auf Krankheitserreger, die Pflanzenfresser und somit für Nährstoffkreisläufe in Agrarökosystemen haben (Rozema et al. 1997, Newsham et al. 1997; McCloud und Berenbaum 1992, Gwynn-Jones et al. 1996 und 1997).

10 Rückschlüsse auf eigene Experimente: Ansätze und Zielsetzungen

Im Hinblick auf eigene Experimente ist auf Unzulänglichkeiten und Schwierigkeiten methodischer Art bei UV-B-Experimenten hinzuweisen, welche insbesondere für die Interpretation der Ergebnisse eine ganz entscheidende Rolle spielen: In Gewächshäusern und Klimakammern wird mittels spezieller Lampen den Pflanzen zusätzliches Licht angeboten. Solche Versuche könnten und können neue Erkenntnisse über die Wirkungsmechanismen einer Zunahme der UV-B-Strahlung liefern, jedoch kann mit dieser Vorgehensweise die Strahlungszusammensetzung, wie sie unter Freilandbedingungen auftritt, nicht exakt simuliert werden. Zudem emittieren die auf dem Markt erhältlichen Lampen geringe Mengen an hochschädigendem UV-C. Ueberdies schliessen derartige Experimente natürlich vorkommende Interaktionen mit verschiedenen Organismen weitgehend aus.

Das Problem der Strahlungszusammensetzung liegt im Verhältnis UV-B : UV-A : PAR, das zu stark auf der Seite des UV-B-Anteils liegt. Die UV-B-Reparaturmechanismen, die im Wellenbereich vom UV-A und PAR wirksam sind, können somit zu wenig greifen, was zu einer Ueberschätzung oder Ueberbewertung der UV-B-Wirkung in Experimenten in Gewächshäusern mit künstlicher UV-B-Strahlung führt (Křízek et al. 1997, Deckmyn und Impens 1997).

Aktuellere Untersuchungen wurden deshalb im Freiland mit UV-Lampen durchgeführt, welchen mittels geeigneten Filtern oder Folien den nicht erwünschten UV-Anteil herausgefiltert wird. Dabei können grundsätzlich zwei UV-B-Bestrahlungssysteme zur Anwendung kommen, nämlich das 'switched' oder 'square-wave' System und das 'modulated' System (Abbildung 19) (McLeod 1997). Beim ersten System wird das zusätzliche UV-B-Licht stufenweise hoch, bzw. runtergefahren, beim zweiten System wird die künstliche Lichtquelle mit der effektiv gemessenen und vorhandenen natürlichen UV-B-Strahlung gekoppelt ge-

steuert. Letzteres stellt technisch sehr hohe Ansprüche, hat aber den enormen Vorteil, dass das Verhältnis UV-B : UV-A : PAR, entsprechend einer vorgegebenen Reduktion der stratosphärischen Ozonsäule, dem tatsächlich vorliegenden Verhältnis nachgefahren werden kann.

Für zukünftige Abklärungen hinsichtlich möglicher Wirkungen einer erhöhten UV-B-Strahlung sind Freilandexperimente gefragt, in denen auch der Einfluss anderer umweltrelevanter Stressfaktoren mitberücksichtigt werden kann. Wenn auch diesem Untersuchungsansatz wegen der daraus resultierenden Komplexität Grenzen gesetzt sind, so kann doch ein derartiges Vorgehen neue Erkenntnisse über den Mechanismus von Toleranz und/oder Anpassung der Pflanzen im Umgang mit einer erhöhten UV-B-Strahlung liefern.

Da die UV-B-Strahlung von wichtigen Faktoren wie der geographischen Breite, der Höhe über Meer sowie von der Qualität und Quantität der Luftverschmutzung abhängt, tritt sie auf der Erdoberfläche nicht uniform in gleichem Ausmass auf. Auch bei Einhaltung des Montrealer-Protokolls, das den Ausstieg aus der Produktion und Verwendung von FCKW vorsieht, ist auch in Zukunft mit einer Zunahme der UV-B-Strahlung zu rechnen. Um jetzt detailliertere und spezifischere Prognosen über eine allfällige UV-B-Zunahme für die Schweiz und deren Besonderheiten hinsichtlich Kulturpflanzenauswahl machen zu können, wäre die Durchführung eigener Experimente durchaus sinnvoll und angebracht.

Bei beschränkten finanziellen und personellen Ressourcen könnte mit einer technisch wenig aufwendigen Methode versucht werden, die Sensitivität ausgewählter Nutzpflanzen gegenüber solarer UV-B-Strahlung zu untersuchen. Konkret heisst das, dass durch Abschwächung oder Ausschluss solarer UV-B-Strahlung mittels geeigneter Plexigläsern oder UV-absorbierender Folien deren Einfluss untersucht werden könnte. Eine Versuchsanordnung im Freiland mit

dieser Vorgehensweise ist in Abbildung 20 dargestellt. Um dem aktuellen Erkenntnisstand auch in methodischer Hinsicht genüge zu tun, müsste ein Versuch unter Freilandbedingungen vorgesehen werden. In einem ersten Schritt könnte er als Screening-Experiment in Kleinparzellen angelegt werden. Das Ziel wäre es sodann,

die Ergebnisse für eine Risikoabschätzung über Qualität und Ertragsänderungen von landwirtschaftlichen Nutzpflanzen einzusetzen. Eine weitere Möglichkeit wäre es, morphologische Indikatoren zu suchen, welche als Merkmale für die UV-B-Resistenz von Pflanzen verwendet werden könnten.



Abbildung 19: Versuchsanordnung im Freiland mit zusätzlicher UV-B-Bestrahlung nach dem 'modulated' System (Versuch von A. McLeod, Huntington, UK)

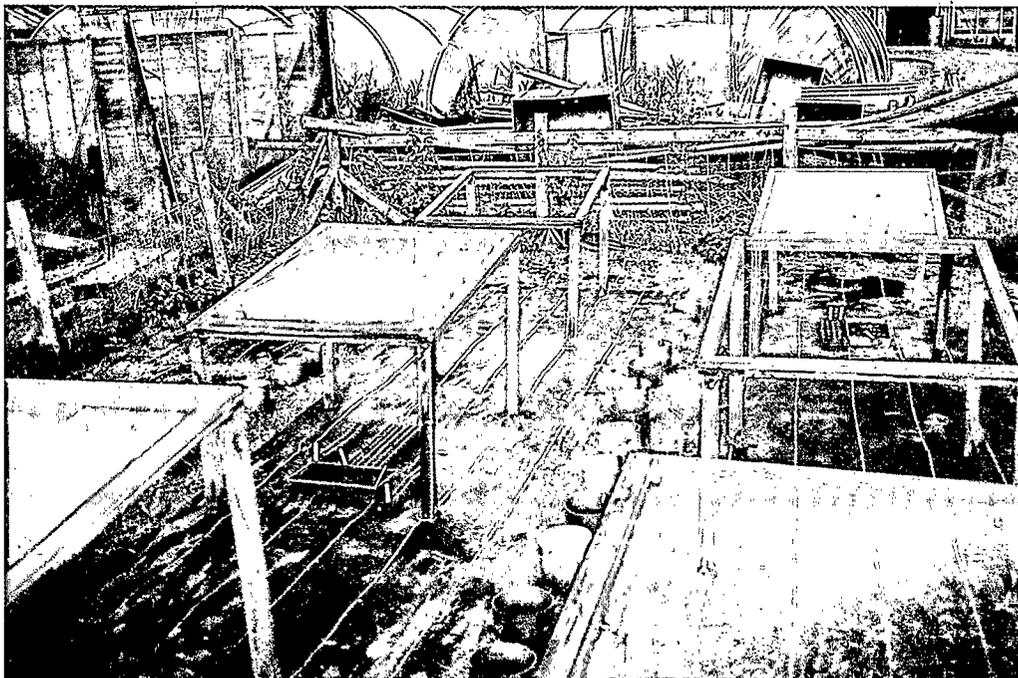


Abbildung 20: Versuchsanordnung im Freiland durch Abschwächung oder Ausschluss solarer UV-B-Strahlung (Versuch von N. Paul und R. Gonzalez, Lancaster, UK)

11 Glossar

DNA = Desoxyribonucleinsäure (desoxyribonucleic acid)

Selbst-vervielfältigende (selbstreplikative) Nucleinsäure, die den genetischen Code der Zellen enthält. Die Grundstruktur besteht aus zwei langen Nucleotid-Ketten, die über Wasserstoffbrücken miteinander verbunden sind. Dadurch werden die beiden Ketten in der Form einer Doppelhelix (Doppelspirale) ineinander verdreht.

DU = Dobson-Einheiten (Dobson Units)

Die Einheit, in denen die Menge des in der Atmosphäre vorhandenen Ozons angegeben wird, heißt Dobson Unit (DU). Sie wurde nach dem Pionier der Meßtechnik für atmosphärisches Ozon benannt. Dobson erfand das sogenannte Dobson-Spektrometer und setzte es jahrzehntelang auch selbst ein.

Die Ozonmenge in Dobson Units ist die gesamte Menge an Ozon, die man in einer Säule vorfindet, die aus der Atmosphäre "herausgeschnitten" wurde. Dabei ist die Säule so gedacht, als reiche sie vom Erdboden bis zur Oberkante der Atmosphäre (sie enthält also auch die geringsten Mengen an Ozon in der Troposphäre, die bei dem Sommersmog eine wichtige Rolle spielen). Zur Angabe der Ozonmenge in DU stellt man sich weiter vor, daß das Ozon in der Säule so weit nach unten gedrückt würde, bis es sich über dem Erdboden in einer Schicht ansammeln würde, in der es unter dem Druck von 1024 mbar, also dem

normalen Atmosphärendruck, stehen würde. Die Höhe dieser Schicht liefert dann den Zahlenwert für die Ozonmenge in DU. Um auf bequeme Zahlen zu kommen, wurde willkürlich festgesetzt, daß einer Höhe der imaginären Schicht von einem Millimeter gerade 100 DU entsprechen.

Im Mittel kommt Ozon in einer Konzentration von etwa 330 DU in der Atmosphäre vor. Würde man also alles Ozon über unseren Köpfen auf dem Erdboden unter einem Druck von einer Normalatmosphäre (1024 mbar) und bei einer Temperatur von 273 K (0 °C) ansammeln können, würde sich ein "Ozon-Ozean" von nur (!) etwa 3 mm Höhe (genau: 3,3 mm) ergeben!

Gelegentlich findet man anstelle der Einheit DU auch die Angabe matm-cm (sprich: milli-Atmosphäre Zentimeter). Dabei sind 300 matm-cm gerade 0,3 atm-cm oder 3 atm-mm, was wieder eine 3 mm dicke Schicht bei einem Druck von 1 atm (= Bodenluftdruck von 1024 mbar) bedeutet. Die Einheit DU entspricht also der Einheit matm-cm.

Rechnet man die Ozon-Menge 1 DU in die über einem Quadratzentimeter Grundfläche vorhandene Anzahl von Molekülen Ozon um, so ergibt sich, daß sie äquivalent zu $2,69 \cdot 10^{16}$ Molekülen pro cm^2 ist (26,9 Millionen mal 1 Milliarde Moleküle pro cm^2).

FCKW = Fluor-Chlor-Kohlenwasserstoffe

Die FCKW sind eine Stoffklasse, in die Verbindungen von Kohlenstoff, Chlor und Fluor eingeordnet werden. Wichtige FCKW sind:

| Chemischer Stoff | Chemische Formel | ODP ¹⁾ | Lebensdauer in der Atmosphäre |
|------------------|---|-------------------|-------------------------------|
| FCKW-10 | CCl ₄ | 1,2 | 42 Jahre |
| FCKW-11 | CCl ₃ F | 1,0 | 50 +/- 5 Jahre |
| FCKW-12 | CCl ₂ F ₂ | 0,9 | 102 Jahre |
| FCKW-13 | CClF | 3 | 640 Jahre |
| FCKW-114 | C ₂ Cl ₂ F ₄ | 0,85 (1) | 300 Jahre |
| FCKW-113 | C ₂ Cl ₃ F ₃ | 0,9 | 85 Jahre |
| FCKW-115 | C ₂ ClF ₅ | 0,4 (1) | 1700 Jahre |

¹⁾ siehe Glossar

Lebensdauer und ODP-Werte dieser Tabelle wurden der Referenz-Dokumentation der World Meteorological Organization, dem Report Nr. 37 (Scientific Assessment of Ozone Depletion: 1994), entnommen. Die hier angegebenen ODP-Werte sind semiempirische Werte, mit Ausnahme der mit (1) gekennzeichneten, mittels theoretischer Modelle ermittelten Größen.

Die Nomenklatur der FCKW und der H-FCKW folgt der Definition:

- die Einer-Stelle gibt die Anzahl der Fluor-Atome an
- die Zahl an der Zehner-Stelle repräsentiert die Zahl der Wasserstoffatome plus eins
- die Hunderter-Stelle gibt die um eins verminderte Zahl der Kohlenstoffatome an (z.B. enthalten die FCKW 11 bis 13 jeweils nur ein C-Atom, da in der Hunderter-Stelle die nicht bequemerweise ausgelassene Zahl Null steht)
- die Zahl der Chloratome läßt sich aus den drei vorstehenden Angaben ermitteln, da jedes C-Atom immer mit vier anderen Atomen (ggf. auch mit anderen C-Atomen in einer linearen Kette) verbunden ist, also bei den FCKW mit Chloratomen, soweit die freien Verbindungsstellen eines C-Atoms nicht durch Fluor-, Wasserstoff- oder andere Kohlenstoffatome belegt sind.

ODP = Ozonerstörungspotential (Ozone Depletion Potential)

Das ODP ist ein Einstufungssystem, mit dem die Stärke der Zerstörungsfähigkeit verschiedener ozonerstörender Verbindungen angegeben wird. Das ODP gibt an, wie groß die gesamte Zerstörung des Ozons durch die gesamte Menge einer Verbindung im Verhältnis zu dem Effekt der gleichen Menge der Verbindung CFC-11 ist. CFC-11 wurde als Vergleichsmaßstab gewählt, weil es eines der ersten Fluorchlorkohlenwasserstoffe ist. Ein Stoff mit einem ODP von 13, hat also die 13-fache Zerstörungsgewalt wie sie die gleiche Menge CFC-11 hat.

Stratosphäre

Die Stratosphäre ist der Teil der Atmosphäre, der sich zwischen etwa 12 bis 18 km Höhe (im Mittel also 15 km) und ca. 50 km Höhe befindet. Er zeichnet sich dadurch aus, daß in ihr die Temperatur nach Erreichen eines Minimums am unteren Ende der Stratosphäre, der Tropopause, wieder mit zunehmender Höhe ansteigt, bis sie in ca. 50 km Höhe in der Stratopause ein Maximum erreicht. Der Temperaturanstieg wird durch die Absorption solarer UV-Strahlung verursacht, die die Atmosphäre in diesem Höhenbereich erwärmt.

Die Stratosphäre ist ein sehr stabil geschichteter Bereich, woher auch der Name

rührt. Die Bewegungen der Luft sind im Vergleich zu den übrigen Bereichen der Atmosphäre, speziell der Troposphäre, so gering, daß erst in den letzten Jahren erkannt wurde, daß auch in der Stratosphäre dynamische Vorgänge von Bedeutung sind.

Troposphäre

Der unterste Bereich der irdischen Atmosphäre ist die Troposphäre. Sie endet, abhängig von der geographischen Lage und der Jahreszeit, in einer Höhe von 12 bis 18 km. Die Abgrenzung der Troposphäre vom Rest der Atmosphäre erfolgt nicht willkürlich. Vielmehr zeichnet sich dieser Bereich durch ein in etwa einheitliches Verhalten aus, das charakteristisch für diesen Höhenbereich der Atmosphäre ist. Dies wird im wesentlichen dadurch bedingt, daß grundsätzlich die Temperatur der troposphärischen Luft mit zunehmender Höhe über dem Erdboden stetig abnimmt. Sie erreicht an der Tropopause ein Minimum. Darüber nimmt die Temperatur zunächst wieder zu (Stratosphäre). Die Tropopause ist wegen der Temperaturumkehr, die innerhalb der Tropopause stattfindet, eine stabile Trennschicht zur Stratosphäre, die nur selten von den von unten aufsteigenden Luftmassen durchbrochen wird. Ausnahmen bilden massive Gewittertürme oder Luft- und Aerosolmassen, die von großen Vulkanausbrüchen hochgeschleudert werden (z.B.: Pinatubo, Philippinen).

UV-Strahlung

Die solare UV-Strahlung ist ein Teil des solaren Spektrums, also der Strahlung, die Sonne aussendet. Der UV-Bereich wird nach seiner biologischen Wirksamkeit in drei Bereiche eingeteilt:

UV-A: 320 - 400 nm (biologisch relativ un-kritisch)

UV-B: 290 - 320 nm (biologisch kritisch)

UV-C: kleiner 290 nm (biologisch extrem kritisch)

UV-C wird in der oberen Stratosphäre durch die Aufspaltung des molekularen Sauerstoffes in zwei Atome und durch Absorption durch das Ozon vollständig absorbiert. Es gelangt also nicht bis zum Erdboden. Solares UV-C bedeutet daher keine Belastung für die Pflanzen und Lebewesen. UV-B wird zum größten Teil - aber nicht vollständig - durch Ozon absorbiert. In dem Maße, in dem Ozon zerstört wird, nimmt die Strahlenbelastung durch UV-B am Erdboden zu. Diese Zunahme wirkt sich nachteilig auf die Biosphäre aus.

WUE = Wasserausnutzungseffizienz (Water Use Efficiency)

Die Wasserausnutzungseffizienz, im englischen als Water Use Efficiency (WUE) bezeichnet, wird als das Verhältnis der CO₂-Aufnahmerate zur Transpirationsrate angegeben. Sie gibt somit den Kohlenstoffgewinn pro transpirierte Wassermenge an, also die Effizienz des Wasserverbrauchs bei der Netto-CO₂-Aufnahme.

12 Literaturverzeichnis

- Austin, J., Butchart, N. and Shine, K.P. (1992)
Possibility of an arctic ozone hole in a double-CO₂ climate.
Nature **360**: 221-225.
- Ballaré, C.L., Barnes, P.W. and Flint, S.D. (1995)
Inhibition of hypocotyl elongation by ultraviolet-B radiation in de-etiolating tomato seedlings. I The photoreceptor.
Physiol. Plant. **93**: 584-592.
- Barnes, P.W., Jordan, P.W., Gold, W.G., Flint, S.D. and Caldwell, M.M. (1988)
Competition, morphology and canopy structure in wheat (*Triticum aestivum* L.) and wild oat (*Avena fatua* L.) exposed to enhanced Ultraviolet-B radiation.
Funct. Ecol. **2**: 319-330.
- Barnes, P.W., Flint, S.D. and Caldwell, M.M. (1990)
Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation.
Am. J. Bot. **77**: 1354-1360.
- Barnes, P.W., Flint, S.D. and Caldwell, M.M. (1995)
Early-season effects of supplemented solar UV-B radiation on seedling emergence, canopy structure, simulated stand photosynthesis and competition for light.
Global Change Biology **1**: 43-53.
- Barnes, J.D., Percy, K.E., Paul, N.D., Jones, P., McLaughlin, C.K., Mullineaux, P.M., Creissen, G. and Wellburn, A.R. (1996)
The influence of UV-B radiation on the physiochemical nature of tobacco (*Nicotinia tabacum* L.) leaf surfaces.
J. Exp. Bot. **47** (294): 99-109.
- Beggs, C.J., Schneider-Ziebert, U. and Wellmann, E. (1986)
UV-B radiation and adaptive mechanisms in plants. In: Worrest, R.C., Caldwell, M.M. (eds), Stratospheric ozone reduction, solar ultraviolet radiation and plant life, NATO ASI Series, Vol. G 8, Springer Verlag, Berlin, 235-250.
- Beggs, C.J. and Wellmann, E. (1994)
Photocontrol of flavonoid biosynthesis. In: Kendrick, R.E., Kronenberg, G.H.M. (eds), Photomorphogenesis in plants, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 733-751.
- Beyschlag, W., Barnes, P.W., Flint, S.D. and Caldwell, M.M. (1988)
Enhanced UV-B Irradiation has no effect on photosynthetic characteristic of wheat (*Triticum aestivum* L.) and wild oat (*Avena fatua* L.) under greenhouse and field conditions.
Photosynthetica **22** (4): 516-525.
- BFS und BUWAL (1997)
Umwelt in der Schweiz 1997. Daten, Fakten, Perspektiven.
Umweltbericht : 1-376.
- Björn, L.O. and Murphy, T.M. (1985)
Computer calculation of solar ultraviolet radiation at ground level.
Physiol Veg **23**: 555-561.
- Blumthaler, M. and Ambach, W. (1990)
Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine regions.
Nature **248**: 206-208.
- Blumthaler, M. (1993)
Solar UV measurements. In: M. Tevini (Hrsg.): UV-B radiation and ozone depletion, Lewis Publ. Boca Raton, 71-94.
- Braun, J. and Tevini, M. (1993)
Regulation of UV-protective pigment synthesis in the epidermal layer of rye seedlings (*Secale cereale* L. cv. KUSTRO).
Photochem. Photobiol. **57** (2): 318-323.

- Brühl, C. and Crutzen, P.J. (1989)
On the disproportionate role of tropospheric ozone as filter against solar UV-B radiation. *Geophys. Res. Lett.* **16** (7): 703-706.
- Brune, W.H., Anderson, J.G., Toohey, D.W., Fahey, D.W., Kawa, S.R., Jones, R.L., McKenna, D.S. and Poole, L.R. (1991)
The potential for ozone depletion in the arctic polar stratosphere. *Science* **252**: 1260-1266.
- Caldwell, M.M. (1971)
Solar UV irradiation and the growth and development of higher plants. In: Giese, A.C. (eds), *Photophysiology VI*, Academic Press, New York, 131-177.
- Caldwell, M.M., Robberecht, R. and Billings, W.D. (1980)
A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet-B radiation in the arctic alpine life zone. *Ecology* **61** (3): 600-611.
- Caldwell, M.M., Teramura, A.H. and Tevini, M. (1989)
The Changing Solar Ultraviolet Climate and the Ecological Consequences for Higher Plants. *Trends Ecol. Evol.* **4** (12): 363-367.
- Caldwell, M.M. and Flint, S.D. (1994)
Stratospheric Ozone Reduction, Solar UV-B Radiation and Terrestrial Ecosystems. *Climatic Change* **28** (4): 375-394.
- Caldwell, M.M., Teramura, A.H., Tevini, M., Bornman, J.F., Björn, L.O. and Kulandavelu, G. (1995)
Effects of Increased Solar Ultraviolet Radiation on Terrestrial Plants. *Ambio* **24** (3): 166-173.
- Coohill, T.P. (1991)
Stratospheric ozone depletion as it affects life on earth - The role of ultraviolet action spectroscopy. In: Abrol, Y.P., Wattal, P.N., Gnanam, A., Govindjee, Ort, D.R., Teramura, A.H. (eds), *Impact of global climatic changes on photosynthesis and plant productivity*, Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd. New Delhi, 3-23.
- Day, T.A. and Vogelmann, T.C. (1995)
Alterations in photosynthesis and pigment distributions in pea leaves following UV-B exposure. *Physiol. Plant.* **94**: 433-440.
- Deckmyn, G. and Impens, I. (1997)
The ratio UV-B/photosynthetically active radiation (PAR) determines the sensitivity of rye to increased UV-B radiation. *Environ. Exp. Bot.* **37** (1): 3-12.
- Diffey, B.L. (1991)
Solar ultraviolet radiation effects on biological systems. *Phys. Med. Biol.* **36**: 299-328.
- Farman, J.C., Gardiner, B.G. and Shanklin, J.D. (1985)
Large losses of total ozone in antarctica reveal seasonal ClO_x/NO_x interaction. *Nature* **315**: 207-210.
- Feder, W.A. and Shrier, R. (1990)
Combination of U.V.-B and ozone reduces pollen tube growth more than either stress alone. *Environ. Exp. Bot.* **30** (4): 451-454.
- Fiscus, E.L., Booker, F.L. and Miller, J.E. (1996)
Response of Soybean bulk leaf water relations to Ultraviolet-B irradiation. *J. Plant Physiol.* **148** (1/2): 63-68.
- Gold, W.G. and Caldwell, M.M. (1983)
The effects of ultraviolet-B radiation on plant composition in terrestrial ecosystems. *Physiol. Plant.* **58**: 435-444.
- Gonzalez, R., Paul, N.D., Percy, K., Ambrosè, M., McLaughlin, C.K., Barnes, J.D., Areses, M. and Wellburn, A.R. (1996)
Responses to ultraviolet-B radiation (280-315 nm) of pea (*Pisum sativum*) lines differing in leaf surface wax. *Physiol. Plant.* **98** (4): 852-860.
- Green, A.E.S., Sawada, T. and Shettle, E.P. (1974)
The middle ultraviolet reaching the ground. *Photochem. Photobiol.* **19**: 251-259.

- Greenberg, B.M., Gaba, V., Canaani, O., Malkin, S., Mattoo, A.K. and Edelman, M. (1989)
Separate photosensitizers mediate degradation of the 32-kDa Photosystem II reaction center protein in the visible and UV spectral regions.
Proc. Natl. Acad. Sci. (USA) **86**: 6617-6620.
- Gwynn-Jones, D., Björn, L.O., Callaghan, T.V., Gehrke, C., Johanson, U., Lee, J.A. and Sonesson, M. (1996)
Effects of enhanced UV-B radiation and elevated concentrations of CO₂ on a subarctic heathland. In: Körner, C., Bazzaz, F.A. (eds), Carbon dioxide, populations, and communities, Academic Press Inc, San Diego, 13, 197-207.
- Gwynn-Jones, D., Lee, J.A. and Callaghan, T.V. (1997)
Effects of enhanced UV-B radiation and elevated carbon dioxide concentrations on a sub-arctic forest heath ecosystem.
Plant Ecology **128**: 242-249.
- Hearst, J.E. (1995)
The structure of Photolyase: Using photon energy for DNA repair.
Science **268**: 1858-1859.
- Jordan, B.R. (1996)
The effects of ultraviolet-B radiation on plants: A molecular perspective.
Adv. Bot. Res. **22**: 97-162.
- Kerr, R.A. (1988)
Ozone hole bodes ill for the globe.
Science **241**: 785-786.
- Krizek, D.T., Mirecki, R.M. and Britz, S.J. (1997)
Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on growth of cucumber.
Physiol. Plant. **100**: 886-893.
- Krupa, S.V. and Kickert, R.N. (1989)
The Greenhouse Effect: Impacts of Ultraviolet-B (UV-B) Radiation, Carbon Dioxide (CO₂), and Ozone (O₃) on Vegetation.
Environ. Pollut. **61**: 263-393.
- Liu, L., Gitz III, D.C. and McClure, J.W. (1995)
Effects of UV-B on flavonoids, ferulic acid, growth and photosynthesis in barley primary leaves.
Physiol. Plant. **93** (4): 725-733.
- Lockhart, J.A. and Brodführer-Franzgrote, U. (1961)
The effects of ultraviolet radiation on plants.
Handbuch Pflanzenphysiologie **16**: 532-554.
- Mackerness, S.A.-H., Surplus, S.L., Jordan, B.R. and Thomas, B. (1997)
Ultraviolet-B effects on transcript levels for photosynthetic genes are not mediated through carbohydrate metabolism.
Plant Cell Environ. **20**: 1431-1437.
- Madronich, S., McKenzie, R.L., Caldwell, M.M. and Björn, L.O. (1994)
Changes in ultraviolet radiation reaching the earth's surface. In: van der Leun, J.C., Tevini, M., Teramura, A.H. (eds), Environmental effects of ozone depletion: 1994 assessment, United Nations Environment Programme (UNEP), Nairobi, Kenya, 1-22.
- Mark, U. (1992)
Zur Wirkung erhöhter artifizieller und solarer UV-B-Strahlung in Kombination mit erhöhter Temperatur und Kohlendioxidkonzentration auf das Wachstum und den Gaswechsel von ausgewählten Nutzpflanzen.
Karls. Beitr. Entw. Ökophysiologie. **11**: 1-220.
- McCloud, E.S. and Berenbaum, M.R. (1992)
Stratospheric ozone depletion and plant-insect interactions: Effects of UV-B radiation on foliage quality of *Citrus jambhiri* for *Trichoplusia ni*.
J. of Chem. Ecol. **20**: 525-539.
- McLeod, A.R. (1997)
Outdoor supplementation systems for studies of the effects of increased UV-B radiation.
Plant Ecology **128**: 79-92.

Melis, A., Nemson, J.A. and Harrison, M.A. (1992)

Damage to functional components and partial degradation of photosystem II reaction center proteins upon chloroplast exposure to ultraviolet-B radiation.

Biochimica and Biophysica Acta **1100**: 312-320.

Mepsted, R., Paul, N.D., Stephen, J., Corlett, J.E., Nogués, S., Baker, N.R., Jones, H.G. and Ayres, P.G. (1996)

Effects of enhanced UV-B radiation on pea (*Pisum sativum* L.) grown under field conditions in the UK.

Global Change Biology **2** (4): 325-334.

Mitchell, D.L. and Karentz, D. (1993)

The induction and repair of DNA photo-damage in the environment. In: Young, A.T., Björn, L.O., Moan, J., Nultsch, W. (eds), Environmental UV photobiology, Plenum Press, New York, 345-377.

Mohr, H. (1994)

Auswirkungen von Veränderungen des Strahlungsfeldes auf die Pflanzenwelt. In: Fröhlich, C. (Hrsg.), Der Mensch im Strahlungsfeld der Sonne, Forum Davos. Wissenschaftliches Studienzentrum, 59-65.

Molina, M.J. and Rowland, F.S. (1974)

Stratospheric sink for chlorofluoro-methanes: chlorine atom-catalyzed destruction of ozone.

Nature **249**: 810-812.

Murali, N.S. and Teramura, A.H. (1986)

Effectiveness of UV-B radiation on the growth and physiology of field-grown soybean modified by water stress.

Photochem. Photobiol. **44**: 215-219.

Newsham, K.K., Low, M.N.R., McLeod, A.R., Greenslade, P.D. and Emmett, B.A. (1997)

Ultraviolet-B radiation influences the abundance and distribution of phylloplane fungi on pedunculate oak (*Quercus robur*).

New Phytol. **136**: 287-297.

Ormrod, D.P., Landry, L.G. and Conklin, P.L. (1995)

Short-term UV-B radiation and ozone exposure effects on aromatic secondary metabolite accumulation and shoot growth of flavonoid-deficient *Arabidopsis* mutants.

Physiol. Plant. **93**: 602-610.

Panagopoulos, I., Bornman, J.F. and Björn, 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.

Pang, Q. and Hays, J.B. (1991)

UV-B-inducible and temperature-sensitive photoreactivation of cyclobutane pyrimidine dimers in *Arabidopsis thaliana*.

Plant Physiol. **95**: 536-543.

Rau, W. and Hoffmann, H. (1988)

Die Wirkung von UV-B auf die photoperiodische Steuerung der Blütenbildung.

Akad. Natursch. Landschaftspf. (ANL) Laufener Sem. **3**: 53-61.

Ros, J. (1990)

Zur Wirkung von UV-Strahlung auf das Streckungswachstum von Sonnenblumenkeimlingen (*Helianthus annuus* L.).

Karls. Beitr. Entw. Ökophysiologie. **8**: 1-157.

Ros, J. and Tevini, M. (1995)

Interaction of UV-radiation and IAA during growth of seedlings and hypocotyl segments of sunflower.

J. Plant Physiol. **146**: 295-302.

Rozema, J., Van De Staaij, J.W.M., Björn, L.O. and Caldwell, M.M. (1997)

UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation.

Trends Ecol. Evol. **12**: 22-28.

Rüegsegger, A. (1996)

UV-B-Strahlung. In: Brunold, C., Rüegsegger, A., Brändle, R. (eds), Stress bei Pflanzen, UTB für Wissenschaft, Bern Stuttgart Wien, 103-118.

Ryel, R.J., Barnes, P.W., Beyschlag, W. and Caldwell, M.M. (1990)

Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. I. Model development and influence of enhanced UV-B conditions on photosynthesis in mixed wheat and wild oat canopies.

Oecologia **82**: 304-310.

Saile-Mark, M. (1993)

Zur Beteiligung von Phytohormonen an Wachstum und Blütenbildung verschiedener Bohnenkulturvarietäten (*Phaseolus vulgaris* L.) in Abhängigkeit von artifizieller und solarer UV-B-Strahlung.

Karls. Beitr. Entw. Ökophysiol. **13**: 1-152.

Saile-Mark, M. and Tevini, M. (1997)

Effects of solar UV-B radiation on growth, flowering and yield of central and southern European bush bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.).

Plant Ecology **128**: 114-125.

Staelin, J. and Dütsch, H.U. (1989)

Zeigen die schweizerischen Messungen eine Gefährdung der Ozon-Schicht?

Chimia **43**: 338-348.

Stapleton, A.E. (1992)

Ultraviolet radiation and plants: Burning questions.

The Plant Cell **4**: 1353-1358.

Strasser, R. (1994)

Auswirkungen von Veränderungen des Strahlungsfeldes auf Photosynthese und Ertrag. In: Fröhlich, C. (eds), Der Mensch im Strahlungsfeld der Sonne, Forum Davos. Wissenschaftliches Studienzentrum, 67-75.

Strid, A., Chow, W.S. and Anderson, J.M. (1990)

Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthesis in *Pisum sativum*.

Biochimica et Biophysica Acta **1020**: 260-268.

Taylor, R.M., Nikaido, O., Jordan, B.R., Rosamond, J., Bray, C.M. and Tobin, A.K. (1996)

Ultraviolet-B-induced DNA lesions and their removal in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves.

Plant Cell Environ. **19**: 171-181.

Teramura, A.H. (1986)

Interaction between UV-B radiation and other stresses in plants. In: Worrest, R.C., Caldwell, M.M. (eds), Stratospheric Ozone Reduction, Solar Ultraviolet Radiation and Plant Life, NATO ASI Series, Springer Verlag, Berlin, Vol. G 8, 327-343.

Teramura, A.H., Sullivan, J.H. and Lydon, J. (1990a)

Effects of UV-B radiation on soyabean yield and seed quality: A 6-year field study.

Physiol. Plant. **80**: 5-11.

Teramura, A.H., Sullivan, J.H. and Ziska, L.H. (1990b)

Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and CO₂ on productivity and photosynthetic characteristics in wheat, rice and soyabean.

Plant Physiol. **94**: 470-475.

Teramura, A.H., Ziska, L.H. and Szein, A.E. (1991)

Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. Physiol. Plant. **83**: 373-380.

Tevini, M. and Häder, D.-P. (1985)

Allgemeine Photobiologie.

Georg Thieme Verlag, Stuttgart

Tevini, M. and Teramura, A.H. (1989)

UV-B effects on terrestrial plants.

Photochem. Photobiol. **50** (4): 479-487.

Tevini, M., Braun, J. and Fieser, G. (1991)

The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiation.

Photochem. Photobiol. **53** (3): 329-333.

Tevini, M. (1994a)

UV-B effects on terrestrial plants and aquatic organisms.

Progress in Botany **55**: 174-189.

Tevini, M. (1994b)

Physiological changes in plants related to UV-B radiation: an overview. In: Biggs, R., Joyner, M.E.B. (eds), Stratospheric ozone depletion/UV-B radiation in the biosphere, Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 37-56.

Tevini, M. (1996)
Erhöhte UV-B-Strahlung: Ein Risiko für Nutzpflanzen?
Biologie in unserer Zeit 4: 245-254.

Toon, O.B. and Turco, R.P. (1991)
Polar stratospheric clouds and ozone depletion.
Sci. Amer. 6: 40-47.

Van De Staaij, J.W.M., Tonneijck, A.E.G. and Rozema, J. (1997)

The effect of reciprocal treatments with ozone and ultraviolet-B radiation on photosynthesis and growth of perennial grass *ELYMUS AETHERICUS*.

Environ. Pollut. 97 (3): 281-286.

Visser, A.J., Tosserams, M., Groen, M.W., Magendans, G.W.H. and Rozema, J. (1997)

The combined effects of CO₂ concentration and solar UV-B radiation on faba bean grown in open-top chambers.

Plant Cell Environ. 20: 189-199.

Zinsér, C., Heller, W., Rau, W. and Sandermann, H.J. (1997)

Erhöhte UV-B-Strahlung: ein Problem für die Landwirtschaft?

Agrarforschung 4 (8): 320-323.