

2.9 Wirkungen erhöhter UV-B Strahlung auf terrestrische und aquatische Ökosysteme

DONAT-P. HÄDER

Wirkungen erhöhter UV-B Strahlung auf terrestrische und aquatische Ökosysteme: Zahlreiche Studien an Pflanzen und terrestrischen Ökosystemen haben viele morphologische, biochemische und genetische Effekte erhöhter solarer UV-B Strahlung identifiziert, die auf eine partielle Zerstörung des stratosphärischen Ozons zurückgeht. Diese Ozonschichtzerstörung ist im antarktischen Ozonloch am ausgeprägtesten zu beobachten. UV-B schädigt Proteine, Lipide und andere Biomoleküle und beeinflusst den photosynthetischen Apparat und die DNA. Jedoch wurden die meisten Untersuchungen im Laboratorium oder unter künstlichen Bedingungen mit exzessiven Bestrahlungsstärken durchgeführt. Kürzliche Metaanalysen von Untersuchungen unter natürlichen Strahlungsbedingungen zeigten Einbußen des Wachstums und der Biomasse in der Größenordnung von wenigen Prozent, wenn überhaupt. Auch marine Ökosysteme scheinen bislang mit der erhöhten solaren UV-B Strahlung fertig zu werden, wenn auch eine Fülle von Effekten bei aquatischen Primärproduzenten in Kurzzeit-Labor- und Feldversuchen gefunden wurden. Jedoch erhöhen steigende Temperaturen durch den globalen Klimawandel die Exposition des Phytoplanktons in UV-B, da die Durchmischungszone, in der sich die Zellen aufhalten, schärfer begrenzt und dünner wird. Erhöhte atmosphärische CO₂ Konzentrationen verringern den pH im Wasser und reduzieren die Calcifikation von Phytoplankton, Makroalgen und Tieren, wodurch die Organismen ebenfalls einer erhöhten UV-B Strahlung ausgesetzt werden.

Effects of increased UV-B radiation on terrestrial and aquatic ecosystems. Numerous studies on plants and terrestrial ecosystems have identified many diverse morphological, biochemical and genetic effects of enhanced solar UV-B radiation which is due to the partial ozone depletion in the stratosphere with its most prominent effect of the Antarctic ozone hole. UV-B damages proteins, lipids and other biomolecules and affects the photosynthetic apparatus and the DNA. However, most investigations were carried out in the laboratory or under artificial conditions with excessive UV irradiances. Recent metaanalyses of investigations under natural radiation conditions revealed reductions in growth and biomass on the order of a few percent, if at all. Also marine ecosystems seem so far to cope with the increased solar UV-B radiation, even though numerous effects on aquatic primary producers have been found in short-term laboratory or field experiments. However, increasing temperatures due to global climate change expose phytoplankton to higher UV radiation because the mixing layer, in which the cells dwell, becomes sharper and shallower. Enhanced atmospheric CO₂ concentrations decrease the pH in the water resulting in reduced calcification in phytoplankton, macroalgae and animals which also exposes the organisms to higher UV-B radiation.

Solare UV Strahlung und Ozonschicht

Die Solarstrahlung, die die Erdoberfläche erreicht, lässt sich in infrarote Strahlung, sichtbare und UV Strahlung unterteilen. Alle Anteile sind für Pflanzen und Tiere, für terrestrische und aquatische Ökosysteme wichtig. Photosynthetische Organismen (Pflanzen, Phytoplankton, Makroalgen und Cyanobakterien) benötigen sichtbare Strahlung als Energiequelle, während die Infrarotstrahlung zur Erwärmung beiträgt. Aber gleichzeitig sind sie auch der solaren UV Strahlung ausgesetzt, die in der Regel eher schädigend wirkt. Die UV Strahlung kann man unterteilen in UV-A (315–400 nm) und UV-B (280–315 nm). Kürzere Wellenlängen bilden das UV-C (< 280 nm), aber diese Strahlung wird quantitativ von der Ozonschicht absorbiert, ebenso wie ein großer Teil der UV-B Strahlung. Die Absorption ist umso höher je kürzer die Wellenlänge ist. In mittleren Breitengraden beträgt die UV-A Strahlung im Sommer bei klarem Himmel und Sonnenhöchststand ca. 50–70 W/m² und die UV-B Strahlung 1,5–2 W/m², im Vergleich zu der sichtbaren Strahlung von 500–600 W/m². Dies sind sehr grobe Richtwerte; die wirklichen Bestrahlungsstärken

schwanken unter anderem mit der geografischen Position, der Luftreinheit, der Reflektion des Bodens (Albedo) und der Bewölkung. Je näher man zum Äquator kommt, desto höher werden die Bestrahlungsstärken mit steigender Sonnenhöhe (geringerem Azimut) und fallen in Richtung auf die Pole (MCKENZIE et al. 2011).

Der Abfall der Bestrahlungsstärke mit fallenden Wellenlängen erfolgt über mehrere Größenordnungen, so dass man Solarstrahlung unterhalb von 295 nm nur unter extremen Bedingungen, wie z.B. nahe des Äquators und auf hohen Bergen in sehr sauberer Luft nachweisen kann. Auf Grund der Absorption in der Atmosphäre steigt die UV-B Strahlung z.B. in den Alpen um ca. 4% pro 1.000 m Höhe (BLUMTHALER et al. 1997).

Eine entscheidende Bedeutung für die UV-B Bestrahlungsstärke kommt der Absorption in der stratosphärischen Ozonschicht zu. Seit ca. 1980 beobachtet man eine partielle Zerstörung der Ozonschicht durch anthropogene Emission von halogenierten Gasen wie Fluorchlorkohlenwasserstoffe und Methylbromid, die in die Stratosphäre gelangen und dort in einem katalytischen Prozess Ozon zerstören (Abb. 2.9-1). Die Ozon-

schichtdicke lässt sich mit Hilfe von Satellitenmessungen oder von der Erde aus messen (HERMAN 2010). Auf Grund der spezifischen Temperaturbedingungen ist dieser Vorgang über der Antarktis besonders stark und verursacht das bekannte »Ozonloch« im antarktischen Frühling. Auch über der Arktis sind kleinere und größere »Ozonlöcher« beobachtet worden (MANNEY et al. 2011). In mittleren nördlichen Breiten, wie z.B. in Europa betrug die Ozonabnahme im Frühling ca. 4% pro Dekade und ca. 6% auf der Südhalbkugel. Die Ozonschichtzerstörung und damit die Erhöhung der solaren UV-B Strahlung, die den Erdboden erreicht, ist in den Tropen am geringsten. Obwohl die globalen Messungen der Ozonschichtdicke und der UV-B Bestrahlungsstärken umfangreich sind, sind eindeutige Trends wegen der erheblichen Schwankungen durch Änderungen der Bewölkung, des Aerosolgehaltes der Luft und der Ozonschichtdicke erst über mehrere Jahre erkennbar. Dabei scheint das Maximum des Ozonschichtabbaus und damit der Erhöhung der UV-B Bestrahlung bereits erreicht oder leicht überschritten zu sein. Obwohl die Emission von ozonschädlichen Substanzen durch das Montreal Protokoll und Nachfolgevereinbarungen (mit Ausnahme geringer medizinisch indizierter Mengen) fast völlig zurückgegangen ist, wird eine Normalisierung auf Ozonwerte wie vor 1980 erst etwa 2065 erwartet, da die Schadgase in der Stratosphäre Lebensdauern von teilweise über 100 Jahren aufweisen.

Die Eindringtiefe in Gewässer ist begrenzt. Besonders im Süßwasser sinkt die UV-B Bestrahlungsstärke innerhalb weniger Zentimeter bis Dezimeter auf 1% der Bestrahlungsstärke an der Wasseroberfläche. Für die Absorption der Strahlung sind organische und anorganische, gelöste oder partikuläre Substanzen verantwortlich. Dazu gehört auch das Phytoplankton. Im UV Bereich absorbiert vor allem das gelöste organische Material (*dissolved organic matter*, DOM), das aus dem Abbau von Pflanzen und anderen Orga-

nismen stammt und von den ufernahen Zonen in die Gewässer eingespült wird. Diese Substanzen unterliegen dem Abbau im Wasser, der durch UV-B Strahlung beschleunigt wird. Dabei entstehen kleinere Moleküle, die von Bakterien als Nahrung aufgenommen werden, was die Transmission der Wassersäule erhöht (HÄDER et al. 2011). Gewässer oberhalb der Baumgrenze und in Wüstengebieten sind in der Regel sehr klar und lassen die UV Strahlung weiter eindringen, da keine absterbenden Blätter und andere organische Substanzen hineinfallen. So beträgt die Eindringtiefe von 320 nm Strahlung 27 m im Lake Tahoe (Kalifornien-Nevada) (ROSE et al. 2009) und 62 m in dem extrem oligotrophen Crater Lake (Oregon, USA) bis sie auf 1% reduziert ist (HARGREAVES et al. 2007).

Auch marine Küstengewässer sind auf Grund des aufgewirbelten Sedimentes und des eingetragenen DOM wenig transparent für Solarstrahlung, besonders im UV Bereich. Im Gegensatz dazu sind offene ozeanische Gewässer häufig oligotroph und enthalten wenig anorganische Sedimente, so dass die Solarstrahlung hier deutlich tiefer eindringen kann. Auch der Gehalt an DOM ist deutlich geringer als in Küstengewässern, da diese Substanzen im offenen Ozean nur aus absterbendem Phytoplankton stammen (BEHRENFELD et al. 2009). Eine Ausnahme bildet die Sargassosee, in der schwimmende Makroalgen zu der DOM-Bildung beitragen. In den hyper-oligotrophen Gewässern des südpazifischen Wirbels, in denen fast kein DOM nachzuweisen ist, wurden extrem große Eindringtiefen von UV-B und UV-A Strahlung gemessen: 1% der 325 nm Strahlung wurde noch in 84 m Wassertiefe gemessen (TEDETTI et al. 2007).

Einfluss solarer UV Strahlung auf terrestrische Ökosysteme

Da die meisten Pflanzen auf Licht von der Sonne als Energielieferant angewiesen sind (nur wenige Vollpa-

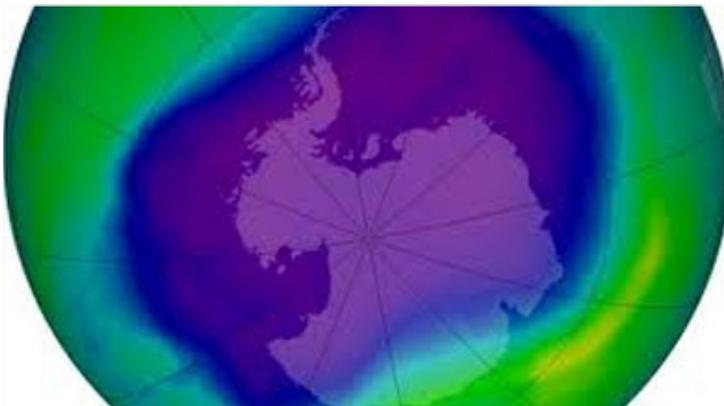


Abb. 2.9-1: Das Ozonloch über der Antarktis war 2013 kleiner als der langjährige Durchschnitt (https://encrypted-tbn1.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcRcnzFRS-WPY_dgkksApV0lvU4MBnWe_eU-KE-j8TZNqC78YPEU4).

rasiten benutzen keine Photosynthese zur Energiegewinnung), sind sie gleichzeitig der solaren UV-Strahlung ausgesetzt. Auch exzessive sichtbare Strahlung kann den Photosyntheseapparat der Pflanzen schädigen (Photoinhibition), aber UV Strahlung ist umso destruktiver, da die Photonen in diesem Wellenlängenbereich höhere Energien besitzen als im sichtbaren (TEVINI & HÄDER 1985). Besonders die kurzwellige UV-B Strahlung schädigt Proteine, deren Bestandteile, zyklische Aminosäuren, die energiereiche Strahlung absorbieren, aber auch Lipide und andere Biomoleküle. Auch die DNA wird durch das solare UV-B geschädigt. Absorption von UV Photonen erzeugt Dimere, wenn zwei Pyrimidinbasen (Thymin oder Cytosin) in der DNA nebeneinander liegen. Diese Cyclobutan Pyrimidin Dimere (CPD) stören die DNA Verdopplung während der Kern- und Zellteilung, was zu Mutationen führen kann (KAISER et al. 2009). Dieser Vorgang kommt nicht nur bei Pflanzen vor, sondern bei allen Organismen, die der Sonnenstrahlung ausgesetzt sind, von Bakterien über Phytoplankton bis zu Tieren, einschließlich des Menschen. Daneben induziert die solare UV-B Strahlung weitere DNA Schäden, wie z.B. die weniger häufigen 6,4 Photoprodukte. Es gibt eine Reihe von Reparatursystemen, mit denen alle lebenden Organismen diese Schäden reparieren können. Pflanzen, wie auch Bakterien, Algen und niedere Tiere verfügen über ein Reparatursystem, das Enzym Photolyase, das die Energie von UV-A oder blauen Photonen verwendet, um die CPD wieder zu spalten. Die meisten höheren Wirbeltiere – inklusive des Menschen – besitzen dieses Enzymsystem nicht (DECOME et al. 2005) und benutzen andere Reparaturmechanismen.

Ein weiterer wichtiger Angriffsort für solare UV-B Strahlung in Pflanzen ist die Photosynthese. Innerhalb des energieerzeugenden Apparates gibt es mehrere Zielstellen (Targets) für kurzwellige Photonen. Ein Angriffspunkt ist das D2 Protein in der photosynthetischen Elektronentransportkette innerhalb des Photosystems II (BABU et al. 1999). Dieses Protein ist für die Aufnahme und Weiterleitung von angeregten Elektronen vom Chlorophyll P680 zum Akzeptor Phaephytin verantwortlich (RENGER 2008). Das D2 Protein wird durch die Absorption eines energiereichen Photons so in seiner Struktur verändert, dass es seine Funktion nicht mehr wahrnehmen kann. Das geschädigte D2 Molekül wird dann von Enzymen erkannt und proteolytisch zerstört. Anschließend wird es durch ein neu synthetisiertes Protein ersetzt. Ab- und Aufbau laufen ständig parallel, und die Bestrahlungsstärke entscheidet darüber, welcher Prozess die Oberhand hat.

Ein weiterer Mechanismus, durch den UV-B Strahlung Pflanzen und andere Organismen schädigt, ist die

Bildung von reaktiven Sauerstoffradikalen (reactive oxygen species, ROS) wie Sauerstoffionen und Peroxide (HE & HÄDER 2002), die ihrerseits wiederum DNA, RNA, Proteine, Lipide und andere Biomoleküle sowie die daraus gebildeten Zellstrukturen zerstören können. Auch diese ROS werden normalerweise von Reparaturmechanismen erkannt und beseitigt; daran sind Enzyme wie Superoxiddismutase, Catalase, Lactoperoxidase und Glutathionperoxidase sowie nichtenzymatische kleine Antioxidantien, Moleküle wie Ascorbinsäure (Vitamin A), Tocopherol (Vitamin E) oder Glutathion beteiligt (HIDEG et al. 2006). Alle Reparatursysteme arbeiten nicht völlig fehlerfrei, so dass besonders bei erhöhten Bestrahlungsstärken Schäden im Gewebe entstehen, die bis zum Tod des Organismus führen können.

Eine Vielzahl von Untersuchungen hat eine Fülle von UV-B induzierten Schäden bei Pflanzen dokumentiert. Dabei wurden Hunderte von Wildpflanzen sowie land- und forstwirtschaftlich genutzten Pflanzen im Labor, in Klimakammern, Gewächshäusern und im Freiland untersucht. Dabei werden die Pflanzen einer erhöhten künstlichen UV Strahlung ausgesetzt oder die Sonnenstrahlung wird durch künstliche UV Strahler verstärkt oder die natürliche Strahlung wird durch zwischengeschobene Filter oder Folien abgeschwächt. Hierbei werden häufig Folien eingesetzt, die den UV-B Anteil oder den gesamten UV Bereich der Strahlung absorbieren, aber die restlichen Wellenlängen fast ungehindert transmittieren.

Morphologische Effekte durch erhöhte solare UV-B Strahlung sind vermindertes Blatt- und Sprosswachstum, aber erhöhtes Wurzelwachstum, verringerte Photosyntheseleistung und damit reduziertes Wachstum sowie Änderungen der biochemischen Zusammensetzung der Biomasse (CALDWELL et al. 2007). Danach erwiesen sich über 50% der untersuchten Spezies und Kultursorten als UV-B sensitiv. Neben Reduktionen des Wachstums wurden auch Veränderungen der Pigmentzusammensetzung gefunden (ROBINSON et al. 2005). Unterschiedliche Spezies sind unterschiedlich empfindlich gegenüber erhöhter solarer UV Strahlung, aber auch verschiedene Kultivare derselben Spezies sind unterschiedlich resistent. In einer 6jährigen Studie an Sojabohnen im Freiland mit zusätzlicher künstlichen UV-B Strahlung zeigte die Sorte Essex in der Photosyntheserate und dem Ertrag Einbußen von bis zu 25% gegenüber der resistenten Sorte Williams, was aber von Jahr zu Jahr mit unterschiedlichen klimatischen Verhältnissen unterschiedlich war. Allerdings basierte die eingesetzte künstliche UV-B Strahlung auf einer angenommenen – ökologisch unrealistischen – Annahme einer um 25% reduzierten Ozonschicht (TERAMURA et al. 1990).

Offensichtlich sind unterschiedliche, an mitteleuropäische bzw. mediterrane UV-Bestrahlungsstärken angepasste Genotypen gängiger Kulturpflanzen unterschiedlich resistent gegenüber natürlicher UV-B Strahlung, wie TEVINI in Portugal an Mais und Bohnen nachweisen konnte (MARK et al. 1996). Auch Wachstumsversuche mit europäischem Saatgut im Vergleich zu einer lokalen Sorte in Chile zeigten starke Unterschiede im Wachstum junger Keimpflanzen (HÄDER 1996). Beide Sorten wurden in der Atacamawüste auf 2.300 m Höhe in der Nähe des Äquators angezogen und waren dort extrem starken solaren UV Strahlungen ausgesetzt.

Auf Grund der Stresssituation durch solare UV Strahlung haben viele Pflanzen eine Reihe von Schutzmechanismen entwickelt. Neben der Reparatur von Schäden an der DNA und dem Photosyntheseapparat sowie der effizienten Beseitigung von ROS synthetisieren Pflanzen UV absorbierende Pigmente, die in der Epidermis eingelagert werden und das Eindringen der kurzwelligen solaren Strahlung in tiefere Gewebeschichten verhindern (ROZEMA et al. 2009). Gut untersuchte UV Schirmpigmente bei höheren Pflanzen sind Carotenoide und Flavonoide (STAHL & SIES 2007). Natürlich führt die Notwendigkeit der Biosynthese von UV absorbierenden Substanzen zu erhöhten metabolischen Kosten. Für den in Patagonien beheimateten Strauch *Grindelia* wurde berechnet, dass etwa 10% des photosynthetisch fixierten Kohlenstoffs für die Synthese solcher Schirmpigmente notwendig ist (ZAVALA & RAVETTA 2002). Die Synthese solcher UV absorbierenden Pigmente wird erst durch UV-B Strahlung induziert, so dass diese energetischen Kosten nur dann anfallen, wenn sie auch nötig und sinnvoll sind. Diese biochemischen Veränderungen durch Akklimatisierung und Adaptation werden durch UV-B induzierte Änderungen der Genexpression durch UV-B induzierte Signalwege eingeleitet, die z.B. den Phenylpropanstoffwechsel steuern, der für die Synthese UV absorbierender Substanzen verantwortlich ist (JENKINS 2009). Auch die Reduktion der Blattfläche und Ausbildung dickerer Blätter erfolgt unter erhöhter UV-B Strahlung. Die Synthese von UV-B absorbierenden Substanzen, die durch UV Stress induziert wird, hat häufig noch einen weiteren positiven Effekt, indem sie die Resistenz gegenüber Fraßfeinden erhöht, da diese phenolischen Metaboliten toxisch auf viele Insekten wirken (ZAVALA & RAVETTA 2002).

Die meisten Untersuchungen zu UV-B Effekten an höheren Pflanzen wurden mit unrealistisch hohen UV-B Bestrahlungsstärken durchgeführt. Unter natürlichen, auch durch die Ozonschichtschädigung erhöhten Bestrahlungsstärken wurden nur bei einigen Moosen und

höheren Pflanzen, vor allem in polaren und subpolaren Regionen der Erde kleinere, wenn auch signifikante Reduktionen der Biomasseproduktion, bedingt durch kleinere Blattflächen, nachgewiesen (BALLARÉ et al. 2011). Das bedeutet, dass die Netto-CO₂ Fixierung pro Blattflächeneinheit unter natürlichen Bedingungen nicht signifikant durch Änderungen der UV-B Bestrahlung beeinträchtigt wird. Eine Metaanalyse von Studien über die letzten 30 Jahre zeigt, dass ein Anstieg von 3% der UV-B Bestrahlungsstärke, die mit der für Pflanzen relevanten spektralen Funktion gewichtet wird (FLINT & CALDWELL 2003), eine 1%ige Reduktion im Wachstum bedingt. So führt die Ozonschichtverringern in Gegenden an der Südspitze von Südamerika (Tierra del Fuego, 55 °S) zu einem Anstieg der UV-B Strahlung von 20% im Sommer, was nach der obigen Berechnung einer Wachstumsreduktion der dortigen Pflanzen um 6% oder weniger seit 1979 bis heute entspricht (HERMAN 2010). Tatsächliche Messungen des Pflanzenwachstums in diesem Gebiet bestätigen diese Einschätzungen, da Wachstumsreduktionen von 3–4% unter der natürlichen erhöhten UV-B Strahlung gemessen wurden (BALLARÉ et al. 2001).

Neben der UV-B Strahlung müssen weitere Umweltparameter berücksichtigt werden, um klare Aussagen über die Stresssituation von Pflanzen in ihren natürlichen Ökosystemen machen zu können. So sind Bewölkung, Dürre, Kälte oder Hitze sowie Stress durch Herbivore entscheidende Faktoren, die die UV-B Belastung modifizieren. Veränderte Umweltbedingungen, die durch die globalen Klimaänderungen hervorgerufen werden, beeinflussen die Reaktionen der Pflanzen. Kurzzeit-Experimente mit erhöhter UV-B Strahlung berücksichtigen nicht die Anpassungsfähigkeit der Pflanzen. Sowohl über die Lebensdauer einer Generation als auch – und umso mehr – über viele Generationen sind Anpassungen an erhöhte UV-B Strahlung wahrscheinlich, wenn auch bisher wenige Untersuchungen über längere Zeiträume vorliegen.

Ein weiterer wichtiger globaler Aspekt betrifft biogeochemische Zyklen, bei denen die Aufnahme und Abgabe von Kohlenstoff, Stickstoff und anderen Substanzen betrachtet wird. Erhöhte Temperaturen können durch positive Effekte auf den Metabolismus die Wachstumsraten erhöhen. Andererseits werden auch die Abbauprozesse von abgestorbenen Pflanzenteilen durch Destruenten wie Insekten, Pilze und Bakterien bei höheren Temperaturen angeregt. Diese Organismen unterliegen ebenfalls der erhöhten UV-B Strahlung, so dass eine eingehende Analyse aller Umweltfaktoren erforderlich ist. Auch die Resistenz oder Sensitivität gegenüber Pflanzenpathogenen wird durch UV Strahlung und andere Umweltfaktoren beeinflusst (MAZZA et al. 2010).

In den kommenden Dekaden werden terrestrische Ökosysteme weiteren Veränderungen der UV Bestrahlung, Klimaänderungen (Änderungen der Temperatur, der Bewölkung und der Schneebedeckung) ausgesetzt sein, die zusammen mit anderen anthropogen bedingten Änderungen wie Abholzung, Landnutzung und landwirtschaftlichen Praktiken Einflüsse auf Wildpflanzen sowie land- und forstwirtschaftliche Pflanzen nehmen werden (BALLARÉ et al. 2011). Da die Begrenzung der Ozonschichtzerstörung durch das Montrealprotokoll so erfolgreich war und diese in den meisten Gebieten der Erde seit 1980 6% nicht überschritten hat, ist eine weitere massive, direkte Reduktion der Biomasseproduktion von Pflanzen durch UV-B Strahlung unwahrscheinlich. Allerdings muss man mit Generalisierungen vorsichtig sein, da es erhebliche Unterschiede in der Resistenz oder Sensitivität von Pflanzen gibt und im Vergleich zur Vielzahl der Arten nur sehr wenige daraufhin untersucht worden sind. Weiterhin muss man die Einflüsse auf Mikroorganismen im Boden und auf Herbivoren genauer untersuchen, um indirekte Effekte analysieren zu können. Auch die Einflüsse der anderen Komponenten der Solarstrahlung wie die des UV-A müssen betrachtet werden, das morphologische und biochemische Parameter der Pflanzen sowie die Mineralisierung von abgestorbenen Pflanzenteilen und besonders des Lignins darin beeinflusst (BALLARÉ et al. 2011).

Einflüsse solarer UV Strahlung auf aquatische Ökosysteme

Aquatische Primärproduzenten sind photosynthetische Bakterien, Cyanobakterien, Phytoplankton und Makroalgen (Abb. 2.9-2). Sie müssen sich zur Energiegewinnung aus der Sonnenstrahlung in der euphotischen

Zone aufhalten. Diese wird meist mit der Wassersäule definiert, in der die Strahlung an der Wasseroberfläche auf 1% abfällt. Die physikalische Dicke dieser Schicht hängt stark von der Transparenz der Wassersäule ab und ist in Küstennähe wesentlich geringer als im offenen Ozean. Wie oben dargestellt, dringt nur ein Teil der Solarstrahlung in die Wassersäule ein, wobei besonders die kürzerwellige Strahlung stärker absorbiert wird. Trotzdem werden aquatische Primärproduzenten durch exzessive sichtbare und vor allem durch solare UV Strahlung geschädigt (HÄDER et al. 2011). Die Targets und Schädigungsmechanismen sind dieselben wie die bei anderen Pflanzen. Auch die Reparaturmechanismen sind die gleichen.

Makroalgen – mit Ausnahme der in der Sargassosee schwimmenden Tange – sind genauso wie die meisten höheren Pflanzen sessil und somit den am Standort herrschenden Strahlungsbedingungen ausgesetzt. Zusätzlich zu den Änderungen der Bestrahlungsstärke über den Tag, dem jahreszeitlichen Rhythmus und der wechselnden Bewölkung unterliegen die Bestrahlungsbedingungen den Einflüssen der Gezeiten, die unabhängig vom Tagesverlauf erfolgen. Auch können durch Wasserströmungen schnelle Änderungen der Bestrahlungsstärke erfolgen. All diesen Änderungen im Strahlungsmuster müssen Makroalgen schnell folgen. In der Regel sind Makroalgen Schwachlichtpflanzen, die mit geringen Bestrahlungsstärken eine positive Nettophotosynthese realisieren können (HELBLING et al. 2010). Als Konsequenz werden sie durch bereits mäßige Bestrahlungsstärken im sichtbaren und UV Bereich photoinhibiert, d.h., sie schalten die Photosynthese ab. So beobachtet man hohe Quantenausbeuten der Photosynthese am Morgen, die über Mittag stark abfallen; im Verlauf des Nachmittags erfolgt die Regeneration und abends

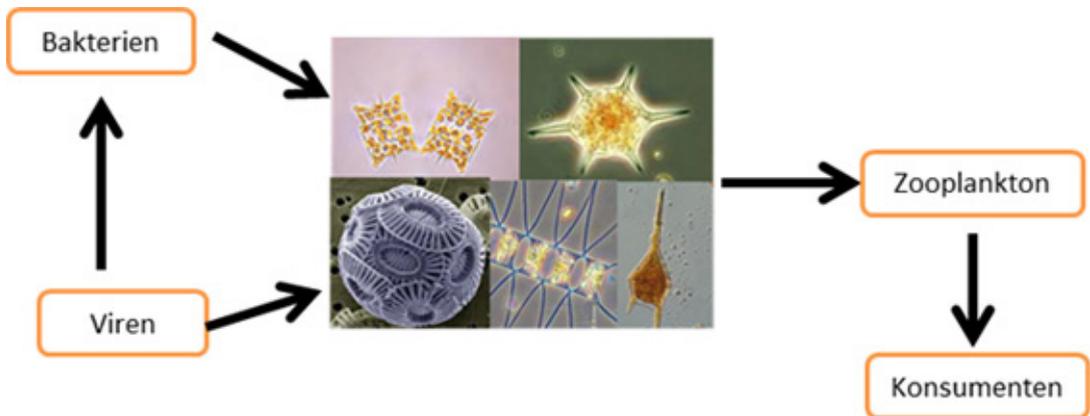


Abb. 2.9-2: Vereinfachtes aquatisches trophisches System mit Bakterien als Destruenten, Phytoplankton als Produzenten, Zooplankton und höhere trophische Ebenen als Konsumenten. Viren befallen Bakterien, Phytoplankton, aber auch alle anderen Elemente des Systems.

wird die volle Photosyntheseleistung wieder erreicht (HÄDER et al. 2003). Auch Makroalgen zeigen signifikante Unterschiede in der Sensitivität gegenüber solarer UV Strahlung, die sich in einer klaren Zonierung am Strand ausdrückt. So findet man relativ UV-resistente Grünalgen, wie *Ulva* und *Enteromorpha* (HÄDER et al. 2000) in den oberen Schichten des Eulitorals, in denen sie während der Ebbe sogar trocken fallen können. Im Gegensatz dazu besiedeln die meist UV-sensitiven Rotalgen, wie *Peyssonella* und *Callithamnion* (HÄDER et al. 2004, 1998) tiefere oder geschütztere Habitate.

Im Gegensatz zu den Makroalgen sind viele Cyanobakterien und Phytoplanktonorganismen nicht sessil. Viele können sich mit Hilfe von Geißeln oder Cilien oder durch Änderung des Auftriebs durch die Bildung von Gasvakuolen oder Ölvesikeln vertikal in der Wassersäule bewegen (OVERMANN et al. 1992, WALSBY 1987). Oft wird die Vertikalbewegung durch Licht und/oder Schwerkraft gesteuert, so dass die Organismen geeignete Habitate in der Wassersäule aufsuchen können (HÄDER et al. 2005). Das funktioniert besonders in kleineren Gewässern meist gut, während im offenen Ozean solche aktiven Bewegungen häufig durch Wind und Wellen überlagert werden. Die meisten Phytoplanktonorganismen befinden sich daher in der Durchmischungszone (mixing layer) (POLLARD et al.

2009), in der sie passiv transportiert werden. Dennoch findet man besonders bei ruhiger See eine charakteristische Vertikalverteilung mit Maxima der Chlorophyllkonzentration als Indikator für Phytoplanktonorganismen in für die Photosynthese optimalen Wassertiefen (FEHLING et al. 2012).

Durch die Durchmischung in der mixing layer ergeben sich andere Bedingungen für die aktiv oder passiv bewegten Phytoplanktonzellen als für sessile Pflanzen oder Makroalgen. Wenn sich die Zellen in der Nähe der Wasseroberfläche befinden, sind sie der exzessiven solaren sichtbaren und UV Strahlung ausgesetzt und werden geschädigt. Wenn sie dann ans untere Ende der Durchmischungszone transportiert werden, können die Reparaturmechanismen greifen und die Schäden an der DNA und dem Photosyntheseapparat beseitigen (HELBLING et al. 2013).

Viele Cyanobakterien, Phytoplankton und Makroalgen synthetisieren ebenso wie höhere Pflanzen UV-absorbierende Substanzen. Das sind neben Carotinoiden, dem nur bei Cyanobakterien gefundenen Scytonemin und einigen anderen Molekülen unbekannter chemischer Struktur vor allem mykosporinartige Aminosäuren (MAA). MAAs sind intrazelluläre, kleine (< 400 Da)*, farblose und wasserlösliche Moleküle, die aus einem Cyclohexanon- oder Cyclohexenimin-Chromophors bestehen, der mit dem Stickstoff einer Aminosäure oder ihres Iminoalkohols konjugiert ist (RASTOGI et al. 2010). Die meisten der bisher bekannten, etwa

* Da = Dalton. Da ist die Einheit für Molekülmasse.
 1 Da = 1/12 der Masse des ^{12}C -Isotops.
 D.h. $12,011\text{x Da-Masse} = 1\text{x }^{12}\text{C-Isotop-Masse}$.

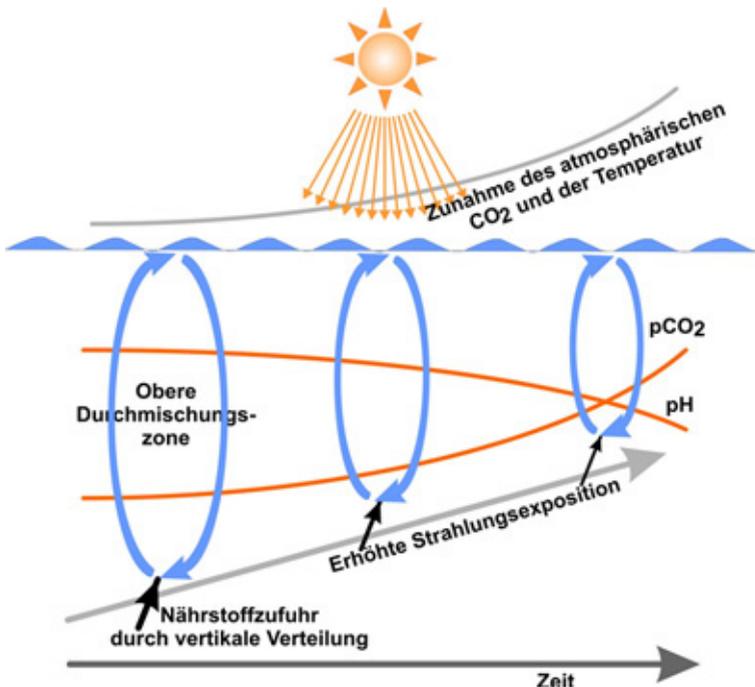


Abb. 2.9-3: Auf Grund der globalen Klimaänderung erhöht sich die CO₂ Konzentration in der Atmosphäre und im Wasser, die Temperatur steigt und die obere Durchmischungszone wird dünner und schärfer abgegrenzt. Dadurch werden die Organismen in der photischen Zone stärker der Sonnenstrahlung ausgesetzt und die Nährstoffzufuhr aus tieferen Schichten wird behindert.

20 MAAs besitzen eine Glyzin-Untereinheit am dritten Kohlenstoffatom oder sie enthalten Sulfatester oder glykosidische Bindungen. Diese Substanzen eignen sich besonders gut als UV-Absorber, da sie Absorptionsmaxima im Bereich von 310 bis 362 nm und sehr hohe molare Extinktionskoeffizienten ($\epsilon = 28,100\text{--}50,000 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) besitzen, sehr stabil sind und die absorbierte UV-Strahlung als Wärme abgeben.

Wie groß die Einbuße der Biomasse bei aquatischen Primärproduzenten wirklich ist, lässt sich schwer kalkulieren, da die meisten Untersuchungen im Labor unter künstlichen Strahlern oder unter standardisierten Freilandbedingungen in Kurzzeitexperimenten untersucht wurden. Um die Frage realistisch zu beantworten, sind Langzeitexperimente unter realistischen ökologischen Bedingungen notwendig. Das ist jedoch angesichts der immensen Ausdehnungen der Ozeane und der geringen Zelldichte im Wasser ausgesprochen schwierig (HÄDER 2011). Für die Phytoplanktonproduktion in der Wassersäule des Südatlantik unter dem Ozonloch wurden Einbußen in der Größenordnung von 0 bis 6% gemessen (SMITH et al. 1998).

Aus den bisherigen Messungen könnte man schließen, dass das solare UV-B keine erheblichen Einflüsse auf die aquatische Primärproduktion hat. Allerdings gibt es Änderungen in der Artenzusammensetzung innerhalb des Phytoplanktons, da unterschiedliche taxonomische Gruppen unterschiedlich sensitiv sind (XENOPOULOS & FROST 2003). Diese Änderungen wirken sich natürlich auch auf alle folgenden trophischen Ebenen in den Ökosystemen vom Zooplankton bis hin zu Fischen, Vögeln und Säugern aus. Gravierende Änderungen in der Phytoplanktonproduktion können sich durch die globalen Klimaänderungen ergeben. Die mittlere globale Oberflächentemperatur der Meere hat sich in den letzten 100 Jahren um ca. 1° erhöht (FISCHETTI 2013), und weitere Steigerungen werden prognostiziert. Temperaturänderungen verursachen ebenfalls Änderungen in der taxonomischen Zusammensetzung des Phytoplanktons mit weitreichenden Konsequenzen für die aquatischen Nahrungsketten (HUERTAS et al. 2011). Ein weiterer Aspekt der Temperaturerhöhung im Wasser ist, dass die Durchmischungsschicht dünner wird und die Stratifikation stärker ausgeprägt ist (Abb. 2.9-3). Dadurch wird der Eintrag von Nährstoffen und Mineralien aus tieferen Wasserschichten erschwert und die Organismen sind in der dünneren Schicht stärker der Sonnenstrahlung ausgesetzt (GAO et al. 2012a).

Ein zweites Problem der globalen Klimaänderung ist die Erhöhung der atmosphärischen CO_2 Konzentration, die von ca. 270 ppm vor Beginn der industriellen Revolution auf heute über 400 ppm angestiegen ist. Dadurch erhöht sich auch die CO_2 Konzentration in den

oberflächennahen Wasserschichten. Zwar ist der pH in den Ozeanen relativ gut gepuffert, doch die erhöhte CO_2 Konzentration hat bereits heute zu einer Abnahme von etwa 0,1 pH Einheiten geführt; dieser Wert klingt gering, bedeutet aber eine Erhöhung der Protonenkonzentration um 30%. Viele Phytoplanktonorganismen, Makroalgen und Tiere schützen sich durch Zellwände, Gehäuse oder Exoskelette aus Calciumcarbonat. Diese Calciumcarbonat-Hüllen absorbieren oder reflektieren auch die solare UV-B Strahlung. Die als Calcifikation bezeichnete Einlagerung von CaCO_3 wird durch die Ansäuerung der Meere behindert. Entsprechend ist es einer der Effekte der Verringerung des pH, dass es bei den Organismen vermehrt zu durch UV Strahlung bedingten Schäden kommt (GAO et al. 2012b), die u.a. zu deutlich ausgeprägten Wachstumshemmungen führen.

Literatur

- ABU, T. S., M.A.K.JANSEN, B. M. GREENBERG, V.GABA, S. MALKIN, A. K. MATTOO & A. K. EDELMAN (1999): Amplified degradation of photosystem II D1 and D2 proteins under a mixture of photosynthetically active radiation and UVB radiation: Dependence on redox status of photosystem II. *Photochemistry and Photobiology* 69, 553-559.
- BALLARÉ, C. L., M. M. CALDWELL, S. D. FLINT, S. A. ROBINSON & J. F. BORNMAN (2011): Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochem. Photobiol. Sci.* 10, 226-241.
- BALLARÉ, C. L., M. C.ROUSSEAU, P. S. SEARLES, J. G. ZALLER, C. V. GIORDANO, T. M. ROBSON, M. M CALDWELL, O. E. SALA & A. L. SCOPEL(2001): Impacts of solar ultraviolet-B radiation on terrestrial ecosystems of Tierra del Fuego (southern Argentina). An overview of recent progress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 62, 67-77.
- BEHRENFELD, M. J., T. K. WESTBERRY, E. S. BOSS, R. T. O'MALLEY, D. A. SIEGEL, J. D. WIGGERT, B. A. FRANZ., C. R. MCCLAIN, G. C. FELDMAN, S. C. DONEY, J. K. MOORE, G. DALL'OLMO, A. J. MILLIGAN, I. LIMA & N. MAHOWALD (2009): Satellite-detected fluorescence reveals global physiology of ocean phytoplankton. *Biogeosciences* 6, 779-794.
- BLUMTHALER, M., W. AMBACH & R. ELLINGER (1997): Increase of solar UV radiation with altitude. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 39, 130-134.
- CALDWELL, M. M., BORNMAN, J. F. BALLARE, C. L. FLINT, S. & D. KULANDAIVELU (2007): Terrestrial ecosystems, increased ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors. *Photochemical & Photobiological Sciences* 6, 252-266.

- DECOME, L., M. DE MÉO, A. GEFFARD, O. DOUCET, G. DUMÉNIL & A. BOTTA (2005): Evaluation of photolyase (Photosome©) repair activity in human keratinocytes after a single dose of ultraviolet B irradiation using the comet assay. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 79, 101-108.
- FEHLING, J., K. DAVIDSON, C. J. S. BOLCH, T. D. BRAND & B. E. NARAYANASWAMY (2012): The Relationship between Phytoplankton Distribution and Water Column Characteristics in North West European Shelf Sea Waters. *Plos One*
- FISCHETTI, M. (2013): Deep heat threatens marine life. *Scientific American* 2013, 72.
- FLINT, S. D. & M. M. CALDWELL (2003): Field testing of UV biological spectral weighting functions for higher plants. *Physiologia Plantarum* 117, 145-153.
- GAO, K., E. W. HELBLING, D.-P. HÄDER & D. A. HUTCHINS (2012a): Responses of marine primary producers to interactions between ocean acidification, solar radiation, and warming. *Marine Ecology Progress Series* 470, 167-189
- GAO, K., J. XU, G. GAO, Y. LI, D. A. HUTCHINS, B. HUANG, Y. ZHENG, P. JIN, X. CAI, D.-P. HÄDER, W. LI, K. XU, N. LIU & U. RIEBESELL (2012b): Rising carbon dioxide and increasing light exposure act synergistically to reduce marine primary productivity. *Nature Climate Change* 2, 519-523.
- HÄDER, D.-P. (1996): Effects of solar radiation on local German wheat seedlings in a Chilean high mountain station. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 35, 181-187.
- HÄDER, D.-P. (2011): Does enhanced solar UV-B radiation affect marine primary producers in their natural habitats? *Photochemistry & Photobiology* 87, 263-266.
- HÄDER, D.-P., E. W. HELBLING, C. E. WILLIAMSON & R. C. WORREST (2011): Effects of UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with climate change. *Photochemical and Photobiological Sciences* 10, 242-260.
- HÄDER, D.-P., M. PORST & R. SANTAS (1998): Photoinhibition by solar radiation in the Mediterranean alga *Peyssonnelia squamata* measured on site. *Plant Ecology* 139, 167-175.
- HÄDER, D.-P., M. LEBERT & E. W. HELBLING (2000): Photosynthetic performance of the chlorophyte *Ulva rigida* measured in Patagonia on site. *Recent Research in Developments in Photochemistry & Photobiology* 4, 259-269.
- HÄDER, D.-P., M. LEBERT & E. W. HELBLING (2003): In situ effects of solar radiation on photosynthesis in the Patagonian rhodophyte, *Porphyra columbina Montagne*. *Recent Research in Developments in Biochemistry* 4, 931-944.
- HÄDER, D.-P., M. LEBERT & E. W. HELBLING (2004): Variable fluorescence parameters in the filamentous Patagonian rhodophytes, *Callithamnion gaudichaudii* and *Ceramium* sp. under solar radiation. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 73, 87-99.
- HÄDER, D.-P., R. HEMMERSBACH, M. LEBERT (2005): *Gravity and the Behavior of Unicellular Organisms*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, Melbourne, Madrid, Cape Town, Singapore, Sao Paulo.
- HARGREAVES, B. R., S. F. GIRDNER, M. W. BUKTENICA, R. W. COLLIER, E. URBACH & G. L. LARSON (2007): Ultraviolet radiation and bio-optics in Crater Lake, Oregon. *Hydrobiologia* 574, 107-140.
- HE, Y. Y. & D.-P. HÄDER (2002): Reactive oxygen species and UV-B: effect on cyanobacteria. *Photochemical & Photobiological Sciences* 1, 729-736.
- HELBLING, E. W., P. CARRILLO, J. M. MEDINA-SÁNCHEZ, C. DURÁN, G. HERRERA, M. VILLAR-ARGAIZ & V. E. VILLAFANE (2013): Interactive effects of vertical mixing, nutrients and ultraviolet radiation: in situ photosynthetic responses of phytoplankton from high mountain lakes in Southern Europe. *Biogeosciences* 10, 1037-1050.
- HELBLING, E. W., V. E. VILLAFANE & D.-P. HÄDER (2010): Ultraviolet radiation effects on macroalgae from Patagonia, Argentina. In: ISRAEL, A. R., EINAV, R. & J. SECKBACH (Eds.). *Seaweeds and their role in globally changing environments*. Springer, Heidelberg, 199-214.
- HERMAN, J. (2010): Global increase in UV irradiance during the past 30 years (1979 to 2008) estimated from satellite data. *Journal of Geophysical Research* in press accepted 25 September 2009 ((2009JD012219),
- HIDEG, Ü., T. KÁLAI, P. B. KÓS, K. ASADA & K. HIDEG (2006): Singlet oxygen in plants - its significance and possible detection with double (fluorescent and spin) indicator reagents. *Photochemistry and Photobiology* 82, 1211-1218.
- HUERTAS, I. E., M. ROUCO, V. LÓPEZ-RODAS & E. COSTAS (2011): Warming will affect phytoplankton differently: evidence through a mechanistic approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278, 3534-3543.
- JENKINS, G. I. (2009): Signal transduction in responses to UV-B radiation. *Annual Review of Plant Biology* 60, 407-431.
- KAISER, G., O. KLEINER, C. BEISSWENGER & A. BATSCHAUER (2009): Increased DNA repair in Arabidopsis plants overexpressing CPD photolyase. *Planta* 230, 505-515.
- MANNEY, G. L., M. L. SANTEE, M. REX, N. J. LI-VESEY, M. C. PITTS, P. VEEFKIND, E. R. NASH, I. W., R. LEHMANN, L. FROIDEVAUX, L. R. POOLE, M. R. SCHÖBERL, D. P. HAFFNER, J. DAVIES, V. DOROKHOV, H. GERLANDT, B. JOHNSON, R. KIVI, E. KYRÖ, N. LARSEN, P. F. LEVELT, A. MAKSHITAS, C. T. MCELORY, H. NAKAJIMA, M. C. PARRONDO, et al. (2011): Unprecedented Arctic ozone loss in 2011. *Nature* 478,

- 469-475.
- MARK, U., M.SAILE-MARK & M. TEVINI (1996): Effects of solar UVB radiation on growth, flowering and yield of Central and Southern European maize cultivars (*Zea mays* L.). *Photochemistry and Photobiology* 64, 457-463.
- MAZZA, C. A., M. M. IZAGUIRRE, J. CURIALE, & C. L. S.BALLARÉ (2010): A look into the invisible: ultraviolet-B sensitivity in an insect (*Caliothrips phaseoli*) revealed through a behavioural action spectrum. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 277, 367-373.
- MCKENZIE, R. L., P. J.AUCAMP, A. F. BAIS, L.O. BJÖRN, M. ILYAS & S. MADRONICH, (2011): Ozone depletion and climate change: impacts on UV radiation. *Photochemical & Photobiological Sciences* 182-198.
- OVERMANN, J. & N. PFENNIG (1992): Buoyancy regulation and aggregate formation in *Amoebobacter purpureus* from Mahoney Lake. *FEMS Microbiology Ecology* 101, 67-79.
- POLLARD, R. T., I. SALTER, R. J. SANDERS, M. I. LUCAS, C. M. MOORE, R. A. MILLS, P. J. STATHAM, J. T. ALLEN, A. R. BAKER, D. C. E. BAKKER, M. A. CHARETTE, S. FIELDING, G. R.FONES, M. FRENCH, A. E. HICKMAN, R. J. HOLLAND, J. A. HUGHES, T. D. JICKELLS, R. S. LAMPITT, P. J. MORRIS, F. H. NEDELEC, M. NIELSDOTTIR, H. PLANQUETTE, E. E. POPOVA, A. J. POULTON, J. F. READ, S. SEEYAVE, T.SMITH, M.STINCHCOMBE, S.TAYLOR, S. THOMALLA, H. J. VENABLES, R. WILLIAMSON & M. V. ZUBKOV (2009): Southern Ocean deep-water carbon export enhanced by natural iron fertilization. *Nature* 457, 577-U581.
- RASTOGI, R. P., RICHA, R. P. SINHA, S. P. SINGH & D.-P. HÄDER (2010): Photoprotective compounds from marine organisms. *Journal of Industrial Microbial Biotechnology* 37, 537-558.
- RENGER, G. (2008): Primary Processes of Photosynthesis. In *Comprehensive Series in Photochemical and Photobiological Sciences*, Vol. 1. In: HÄDER, D.-P. & G. JORI (Eds.), *The Royal Society of Chemistry*, Cambridge, UK. 474. S.
- ROBINSON, S. A., J. D.TURNBULL & C. E. LOVELOCK (2005): Impact of changes in natural ultraviolet radiation on pigment composition, physiological and morphological characteristics of the Antarctic moss, *Grimmia antarctici*. *Global Change Biology* 11, 476-489.
- ROSE, K. C., C. E. WILLIAMSON, S. G. SCHLADOW, M. WINDER & J. T. ORIS (2009): Patterns of spatial and temporal variability of UV transparency in Lake Tahoe, California-Nevada. *Journal of Geophysical Research* 114, 1-9.
- ROZEMA, J., P. BLOKKER, M. A. MAYORAL FUERTES & R. BROEKMAN (2009): UV-B absorbing compounds in present-day and fossil pollen, spores, cuticles, seed coats and wood: evaluation of a proxy for solar UV radiation. *Photochemical & Photobiological Sciences* 8, 1233.
- SMITH, R. C., K. S. BAKER & M. VERNET (1998): Seasonal and interannual variability of phytoplankton biomass west of the Antarctic Peninsula. *Journal of Marine Systems* 17, 229-243.
- STAHL, W. & H. SIES (2007): Carotenoids and flavonoids contribute to nutritional protection against skin damage from sunlight. *Molecular Biotechnology* 37, 26-30.
- TEDETTI, M., R. SEMPERE, A. VASILKOV, B. CHARRIERE, D. NERINI, W. L. MILLER, K. KAWAMURA & P. RAIMBAULT (2007): High penetration of ultraviolet radiation in the south east Pacific waters. *Geophysical Research Letters* 34, L126101-L126105.
- TERAMURA, A. H., J. H. SULLIVAN & J. LYDON (1990): Effects of UV-B radiation on soybean yield and seed quality: a 6-year field study. *Physiologia Plantarum* 80, 5-11.
- TEVINI, M. & D.-P. HÄDER (1985): *Allgemeine Photobiologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- WALSBY, A. E. (1987): Mechanisms of buoyancy regulation by planktonic cyanobacteria with gas vesicles. In: Fay, P., Van Baalen, C. editors. *The Cyanobacteria*. Elsevier Science Publishers, 385-392.
- XENOPOULOS, M. A. & P. C. FROST (2003): UV radiation, phosphorus, and their combined effects on the taxonomic composition of phytoplankton in a boreal lake. *Journal of Phycology* 39, 291-302.
- ZAVALA, J. A. & D. A. RAVETTA (2002): The effect of solar UV-B radiation on terpenes and biomass production in *Grindelia chiloensis* (Asteraceae), a woody perennial of Patagonia, Argentina. *Plant Ecology* 161, 185-191.

Kontakt:

Prof. Dr. Dr. H. C. Donat-P. Häder
 Department Biologie
 Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
 donat@dphaeder.de

Häder, D.-P. (2014): *Wirkungen erhöhter UV-B Strahlung auf terrestrische und aquatische Ökosysteme*. In: Lozán, J. L., Grassl, H., Karbe, L. & G. Jendritzky (Hrsg.). *Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen*. 2. Auflage. *Elektron. Veröffentlich. (Kap. 2.9)* - www.klima-warnsignale.uni-hamburg.de.