©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Sem.beitr. 3/88 – Akad. Natursch. Landschaftspfl. (ANL) – Laufen/Salzach 1989

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

W. Rau und H. Hofmann

1. Einleitung und Problemstellung

1.1. Photoperiodische Steuerung der Blütenbildung

Es ist seit langem bekannt, daß bei vielen Pflanzen die Blütenbildung, d.h. die Umsteuerung des Vegetationspunkts von der Bildung vegetativer Organe zur Ausbildung von Blüten, von der Tageslänge abhängt. Diese, von GARNER und ALLARD (1920) erstmals als „Photoperiodismus" bezeichnete Steuerung kommt nicht nur bei der Blütenbildung, sondern auch bei anderen Entwicklungsprozessen von Pflanzen und Tieren vor. Eine solche Abhängigkeit des Blühzeitpunkts von der täglichen Lichtdauer ist für die Pflanzen von großer ökologischer Bedeutung: Sie ermöglicht den Pflanzen – und zwar unabhängig von Witterungsbedingungen, wie z.B. Temperatur – diejenige Jahreszeit zu messen, die sich im Laufe der Evolution als die günstigste für die Ausbildung von Blüten und dann von Früchten und Samen erwiesen hat.

Abgesehen von den Pflanzenarten, bei denen die Blütenbildung nicht von der Tageslänge gesteuert wird und die man deshalb als „tagneutral" bezeichnet (z.B. Gänseblümchen, Gartenerbsen), unterscheidet man zwei Haupttypen von photoperiodisch gesteuerten Arten: Solche, bei denen die Blütenbildung durch Verkürzung der täglichen Lichtdauer gefördert wird, sog. „Kurztag-Pflanzen" (z.B. Weihnachtstern, manche Chrysanthemen) und solche, bei denen die Blütenbildung durch Verlängerung der Tageslänge gefördert wird, sog. „Langtagpflanzen" (z.B. Kopfsalat, Spinat, einheimische Getreidearten). Bei manchen dieser Pflanzen ist die Regulation so strikt, daß sie oberhalb (Kurztagpflanzen) oder unterhalb (Langtagpflanzen) einer bestimmten Tageslänge (sog. „kritische" Tageslänge) überhaupt nicht blühen.

Die Grundtatsachen der photoperiodischen Steuerung der Blütenbildung werden in den gängigen Lehrbüchern der Botanik behandelt und wurden in Einzelheiten in verschiedenen zusammenfassenden Artikeln und Büchern dargestellt (z.B. VINCE-PRUE, 1975). Deshalb wird hier nur kurz auf einige Probleme für die Erklärung des Mechanismus der Steuerung hingewiesen, die auch zum Verständnis der im folgenden geschilderten Untersuchungen wichtig sind.

Die Messung der Tageslänge erfolgt in den Blättern, die Reaktion – d.h. die Ausbildung von Blüten – dagegen am Vegetationspunkt. Damit besteht für die Pflanze das Problem, wie sie das physikalische Signal „Licht" im Blatt in ein biochemisches Signal umsetzt, das dann zum Vegetationspunkt transportiert werden muß. CHAILAKHYAN (1936) hat die Hypothese aufgestellt, daß in den Blättern ein Blühstimulus gebildet wird, den er „Florigen" nannte, der dann am Vegetationspunkt die Umsteuerung bewirkt. Später wurde von anderen Autoren ein „Blühhemmstoff" postuliert, der allein oder im Zusammenspiel mit dem Stimulus regulierend wirkt. Unabhängig davon, welche Hypothese sich letztlich als richtig erweist, muß man aber annehmen, daß im Blatt die Bildung von Enzymen an-, oder abgeschaltet wird, die für die Synthese solcher Stoffe verantwortlich sind. Nach unserem heutigen Wissen erfolgt die Regulation der Enzymbildung in vielen Fällen über eine Änderung der Genaktivität und damit über die Neubildung von messenger-RNA (m-RNA).

1.2. Photoreceptoren

Wie schon oben gesagt wurde, erfolgt die Messung der Tageslänge in den Blättern. Durch welche Photoreceptoren das für die Steuerung der Blütenbildung verantwortliche Licht absorbiert wird, ist noch nicht endgültig geklärt. Für die Photoregulation der pflanzlichen Entwicklung kennt man 3 Haupttypen von Wirkungsspektren (Abb. 1): Induktions-Reversions-Reaktionen, die ausschließlich über das Phytochrom erfolgen (z.B. die Keimung mancher Samen), Reaktionen, die nur durch UV/Blau-Licht ausgelöst werden (z.B. Phototropismus) und für die man als Photoreceptor(en) ein noch unbekanntes „Cryptochrom" annimmt und schließlich die sog. „Hochintensitäts-Reaktionen", an denen möglicherweise beide Photoreceptoren beteiligt sind.
Über die Rolle des kürzerwelligen UV bei der Regulation der Entwicklung ist für Pilze einiges bekannt, z.B. bei der Ausbildung von Sporen (Lit. siehe GRESSEL und RAU, 1983). Die Ergebnisse bei höheren Pflanzen werden im Beitrag von Prof. WELLMANN in diesem Band behandelt.

1.3. Das UV-B-Problem

Das Problem einer erhöhten UV-B-Strahlung durch einen eventuellen Abbau der Ozon-Schicht ist hinlänglich bekannt. Abgesehen von einigen älteren Angaben war aber nichts darüber bekannt, ob UV-B die photoperiodische Steuerung der Blütenbildung beeinflußt. Würde UV-B eine solche Wirkung ausüben, so könnte bei entsprechend reagierenden Pflanzen der Zeitpunkt der Blüte verschoben werden, was für sie entscheidende Konsequenzen bei der rechtzeitigen Ausbildung von Samen haben würde.
Ausgangspunkt für die im folgenden dargestellten Untersuchungen war deshalb zunächst die Frage, ob UV-B-Bestrahlung überhaupt eine Wirkung auf die Blütenbildung hat. Falls dies der Fall ist, sollte weiterhin versucht werden zur Klärung des Problems beizutragen, auf welche Weise UV-B wirkt, d.h. welche Mechanismen dabei eine Rolle spielen.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

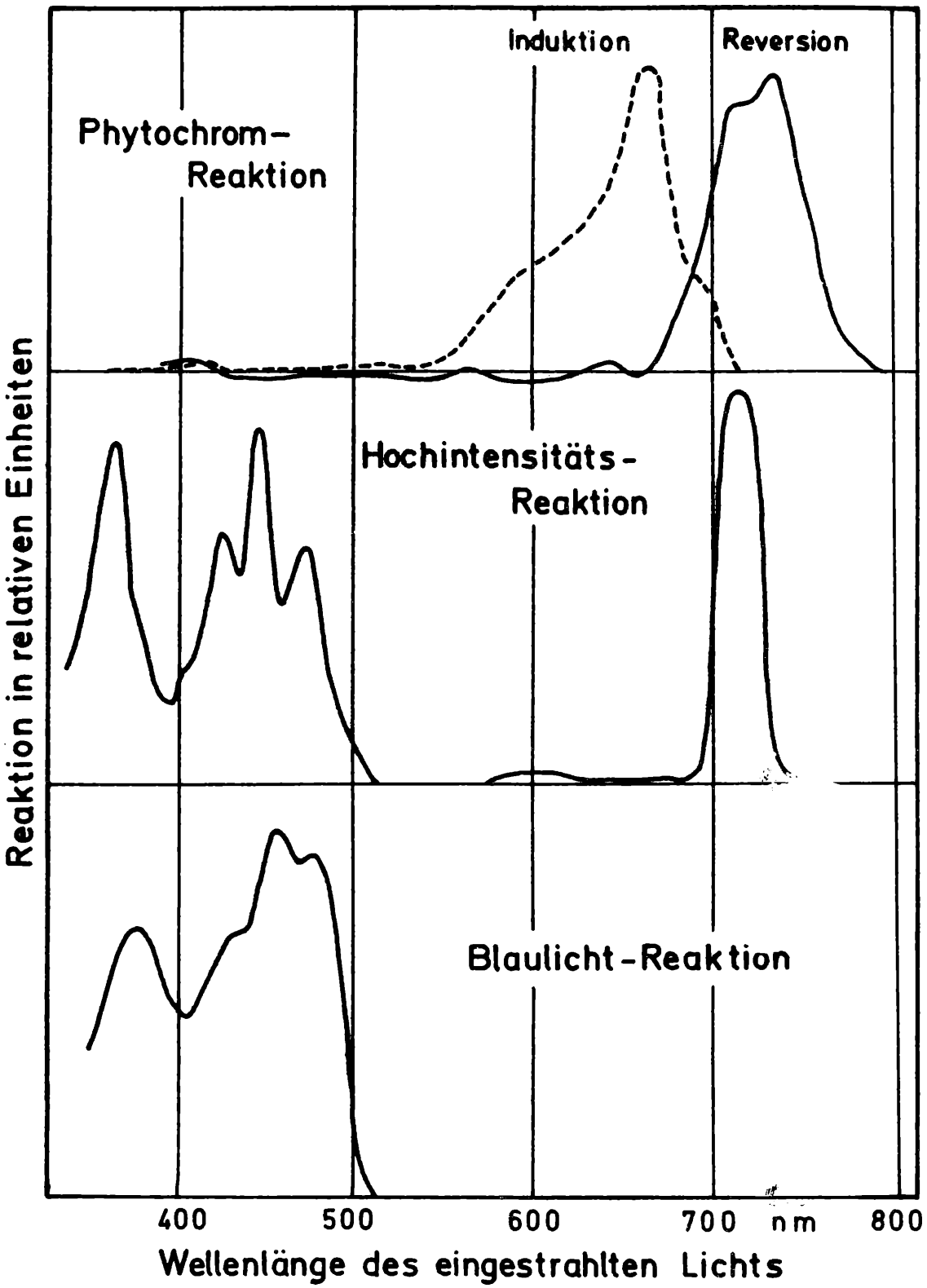

Abbildung 1

Vergleich der bei höheren Pflanzen ermittelten Typen von Wirkungsspektren für die Regulation der Entwicklung (aus RAU, 1975).

2. Die untersuchten Systeme

Als Untersuchungsobjekte wurden zwei Langtagpflanzen verwendet, deren photoperiodische Reaktion wir seit langem untersuchen oder die wir in letzter Zeit geprüft haben; sie werden im folgenden kurz vorgestellt. Außerdem wird auf die verwendete UV-B-Strahlungsquelle eingegangen.

2.1. *Hyoscyamus niger*

Diese Pflanze, zu deutsch Bilsenkraut (Solanaceae), hat eine „kritische" Tageslänge von ca. 11 Stunden. Im Kurztag von ca. 10 Stunden bildet sie eine Blattrosette und blüht nicht, bis die Pflanze abstirbt. Beim Übergang zur Blütenbildung streckt sich die Sproßachse (die Pflanze „schießt" oder „schoßt").

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

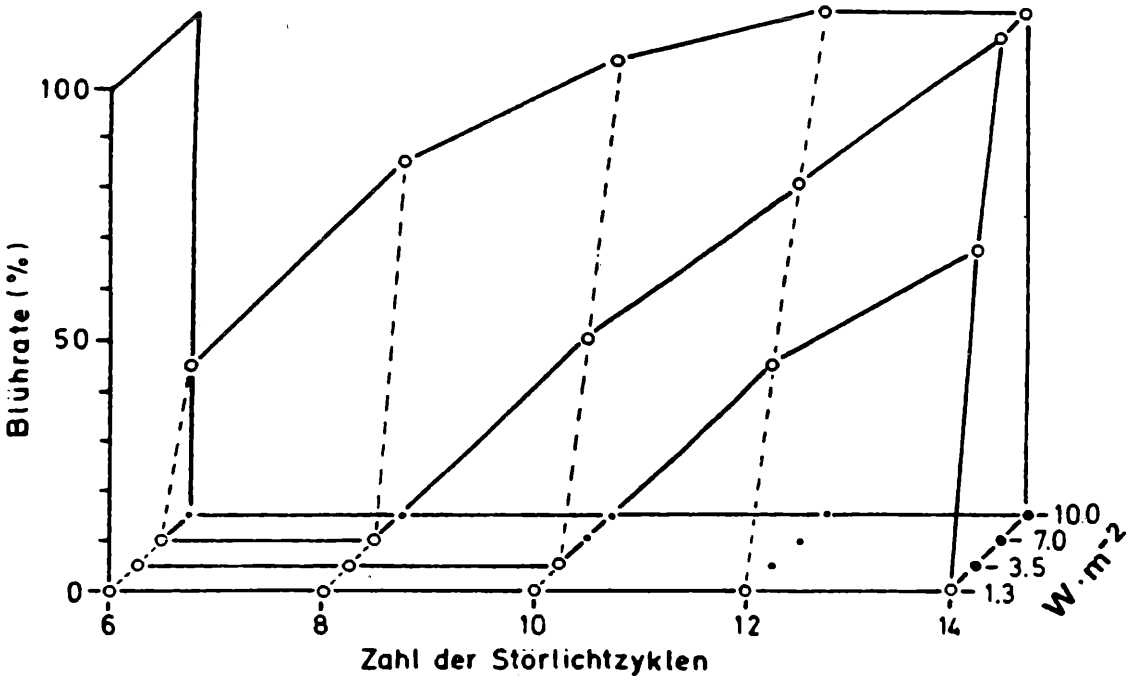

Abbildung 2

Abhängigkeit der Blührate von der Bestrahlungsstärke und der Zahl der Störlichtzyklen. Die Hauptlichtperiode betrug 10 Stunden Weißlicht; das hellrote Störlicht dauerte 45 min. (nach WARM und RAU, 1982).

Eine Auslösung der Blütenbildung – die photoperiodische „Induktion" – ist bereits durch wenige Tage Dauerbelichtung möglich, wobei die Mindestzahl von Dauerlichttagen bei 3-4 liegt, d.h. daß dadurch nahezu alle Pflanzen induziert sind. Als Kriterium für Blütenbildung wird das Vorhandensein von Blütenanlagen am Vegetationspunkt ca. 30 Tage nach der Behandlung verwendet. *Hyoscyamus* kann aber außer durch Dauerbelichtung auch dadurch induziert werden, daß man die tägliche Dunkelzeit durch kurze Belichtung unterbricht (sog. „Störlicht"), wobei allerdings eine längere Behandlung erforderlich ist (Abb. 2). Wirksam ist bei dieser Reaktion nur hellrotes Licht.

2.2. *Arabidopsis thaliana*

Diese Pflanzenart, zu deutsch Ackerschmalwand (Brassicaceae), zeichnet sich durch schnelle Entwicklung (nur wenige Wochen von Aussaat bis Samenreife) sowie durch ihre geringe Größe (Durchmesser der Rosette wenige cm) aus. Sie bildet im vegetativen Zustand eine Rosette und schoßt wie Hyoscyamus beim Übergang zur Blütenbildung. In Europa, N-Afrika und N-Amerika gibt es eine Vielzahl von Populationen, die nach ihrem Fundort benannt und von Prof. KRANZ an der Universität Frankfurt in einer Samenbank gesammelt werden. Aufgrund ihres Blühverhaltens sind alle Populationen als Langtagpflanzen einzustufen. Für photoperiodische Untersuchungen haben sie aber den Nachteil, daß sie im Gegensatz zu Hyoscyamus auch im Kurztag nach längerer Kultur blühen. Genauere Kenntnisse über ihre photoperiodische Reaktion lagen nicht vor; diese wurde deshalb an

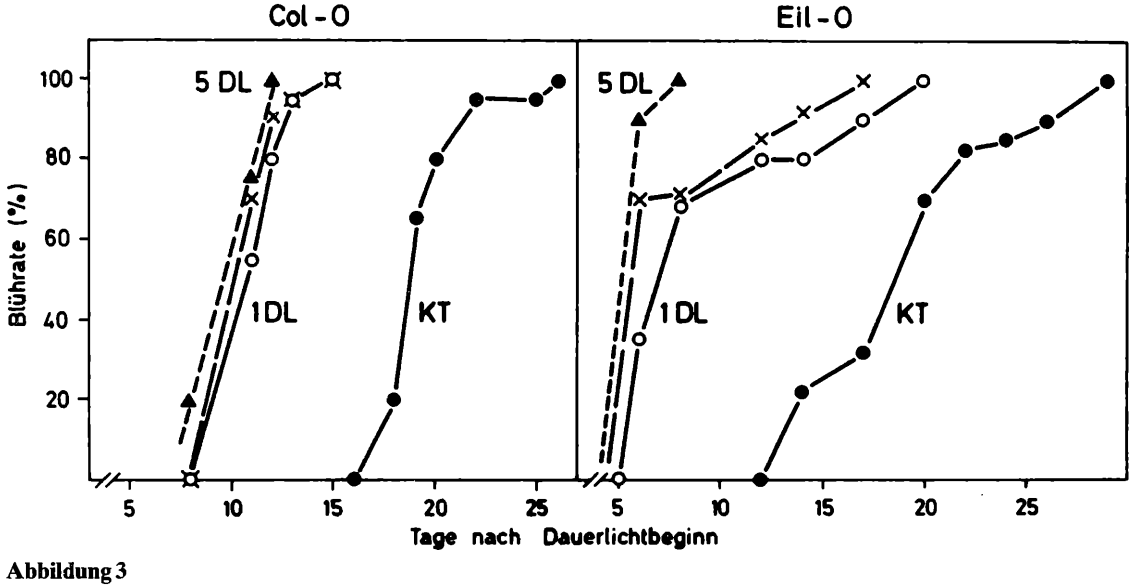

Abbildung 3

Abhängigkeit der Blührate von einer Behandlung mit Dauerweißlicht (DL) bei zwei Stämmen von *Arabidopsis*. (KT = Kurztag; o---o 1 Tag DL; x---x 3 Tage DL; ▲---▲ 5 Tage DL).

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

zwei ausgewählten Stämmen untersucht. Wie aus den in Abb. 3 dargestellten Ergebnissen hervorgeht, wird die Blütenbildung bereits durch einen Tag Dauerlicht drastisch gefördert; als Kriterium für Blütenbildung wird das Erscheinen von Blütenanlagen verwendet. Wichtig ist bei dieser Pflanze die Beschleunigung der Blütenbildung gegenüber Kontrollen, die im Kurztag gehalten werden.

2.3. UV-B-Strahlungsquelle

Als UV-Strahlungsquelle dienten UV-B-Leuchtstoffröhren Philips TL 12/40 W. Da diese Leuchtstoffröhren auch ein wenig UV-C emittieren, mußte ein geeignetes Filter gefunden werden, das diese kurzwelligen Strahlungsanteile eliminiert und dabei die Belichtungsstärke im übrigen Spektralbereich nicht wesentlich reduziert. Nach Prüfung verschiedener UV-absorbierender Chemikalien und Materialien erwies sich eine mit Uridin imprägnierte Cellophanfolie (Fa. Kalle) als für diese Zwecke am geeignetsten. Eine solche Folie schneidet die Strahlung im UV-B-Bereich sehr „steil" ab und ist zudem auch bei langen Bestrahlungszeiten mit unseren Lichtquellen sehr beständig. Die mit einem Spektroradiometer, das uns freundlicherweise von Prof. TEVINI/KARLSRUHE zur Verfügung gestellt wurde und mit dem Dr. STEINMÜLLER die Messungen ausführte, aufgenommene spektrale Energieverteilung einer UV-Leuchtstoffröhre in Kombination mit dem beschriebenen Uridin-Filter ist in Abb. 4 dargestellt. Der Anteil der Strahlung oberhalb 320 nm (also UV-A) störte deshalb nicht, weil die zusätzliche UV-B-Strahlung immer in Kombination mit Weißlicht verwendet wurde.

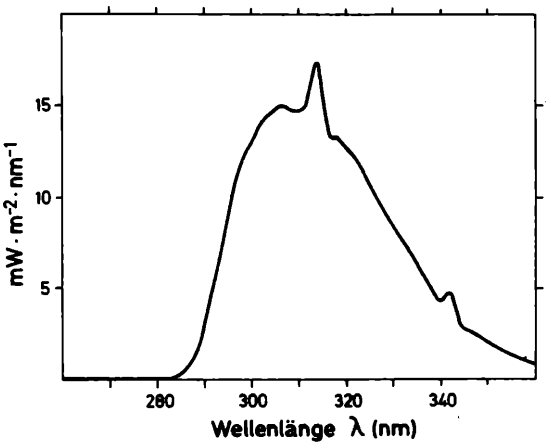

Abbildung 4

Emission einer UV-Leuchtstoffröhre (Philips TL 12/40 W) nach Durchtritt durch eine Uridin-Cellophanfolie

3. Die Wirkung von zusätzlichem UV-B auf die Blütenbildung

3.1. *Hyoscyamus niger*

Um eine *spezifische* Wirkung von UV-B auf die photoperiodische Regulation der Blütenbildung nachweisen zu können, darf die Pflanze durch eine UV-B-Bestrahlung nicht allgemein geschädigt werden; Indizien für eine allgemeine Schädigung sind z.B. die sog. „Bronzierung" oder eine Deformation mit nachfolgendem frühzeitigen Absterben der Blätter. Es mußte deshalb zunächst geprüft werden, welche Bestrahlungsstärken über welchen Zeitraum die Pflanzen ohne äußerlich sichtbare Schädigung überstehen. Dabei zeigte sich, daß Bestrahlungsstärken bis zu 1000 mW/m^2 UV-B auch bei längerer Bestrahlung keine solchen Schädigungen hervorrufen. Eine Bestrahlungsstärke von ca. 2000 mW/m^2 wird aber nur bei einer täglichen Bestrahlungsdauer von ca. 10 Stunden über längere Zeit bzw. bei einer Dauerbestrahlung nur bis zu drei Tagen toleriert. Diese Verträglichkeit wird deshalb bei allen folgenden Versuchen berücksichtigt, d.h. die Ergebnisse wurden nur von solchen Pflanzen gewonnen, die keine äußerlich sichtbare Schädigung zeigten.

Wie die in Abb. 5 zusammengefaßten Resultate erkennen lassen, bewirkt bereits eine zusätzliche Bestrahlung mit UV-B der Intensität von 100 mW/m^2 während der photoperiodischen Induktion eine Herabsetzung der Induktionsstärke; diese Wirkung nimmt mit der Erhöhung der Bestrahlungsstärke zu.

Für die Erklärung des Mechanismus dieser Wirkung ist es nun wichtig zu wissen, ob UV-B nur während der photoperiodischen Induktion diese schädigt oder ob der Perzeptionsmechanismus nicht auch schon durch eine vorangegangene UV-B-Bestrahlung beeinträchtigt wird; weiterhin könnte auch die Realisation der Induktion, wie z.B. die durch die photoperiodische Induktion eingeleitete Bildung des Blühstimulus geschädigt werden. Zur Klärung dieser Fragen wurden Pflanzen vor und nach der Dauerlicht-Induktion (ohne UV-B) im Kurztag – also unter photoperiodisch nicht-induktiven Bedingungen – zusätzlich mit UV-B bestrahlt. Die in Tab. 1 zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß offenbar auch die beiden oben geschilderten Reaktionen durch UV-B beeinträchtigt, z.T. so stark geschädigt werden, daß eine photoperiodische Induktion durch drei Tage Dauerlicht nicht mehr eintritt. Weitere Versuche haben aber gezeigt, daß diese Schädigung durch eine stärkere Induktion durch längere Dauerlichtbehandlungen kompensiert werden kann.

Tabelle 1

Hemmung der Blühinduktion bei *Hyoscyamus* durch zusätzliches UV-B (ca. 1 W/m^2) vor, während oder nach einer Schwelleninduktion mit Dauer-Weißlicht.

Bestrahlungsprogramm (Tage)			Blührate (%)
KT	3 DL	KT	95
KT	3 DL + UV	KT	0
3 KT + UV	3 DL	KT	0
KT	3 DL	14 KT + UV	5

3.2. *Arabidopsis thaliana*

Die beiden verwendeten Stämme von *Arabidopsis* zeigen bei einer Bestrahlung mit 1000 mW/m^2 äußerlich sichtbare Schäden; sie reagieren also empfindlicher als *Hyoscyamus*, was auf rein optischen Gründen beruhen könnte, weil die Blätter von Arabidopsis in der Rosette ausgebreitet liegen, während sie bei Hyoscyamus alle Winkel zur Waagrechten einnehmen. Andererseits scheint aber die Wirkung von UV-B auf die Blütenbildung viel weniger ausgeprägt zu sein, wie das in Abb. 6 dargestellte Beispiel zeigt; eine Bestrahlung mit den Intensitäten 100 und 300 mW/m^2 beeinträchtigt die

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

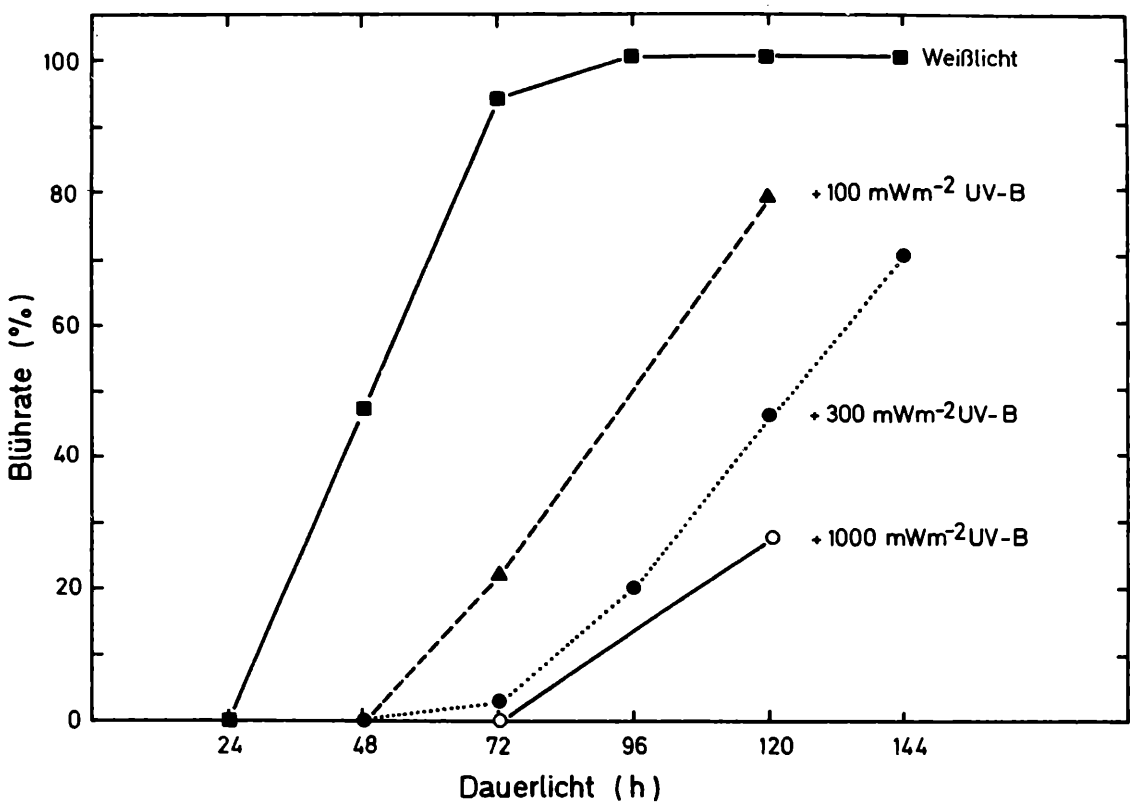

Abbildung 5

Induktion der Blütenbildung bei *Hyoscyamus* durch Dauer-Weißlicht mit zusätzlichem UV-B verschiedener Bestrahlungsstärken.

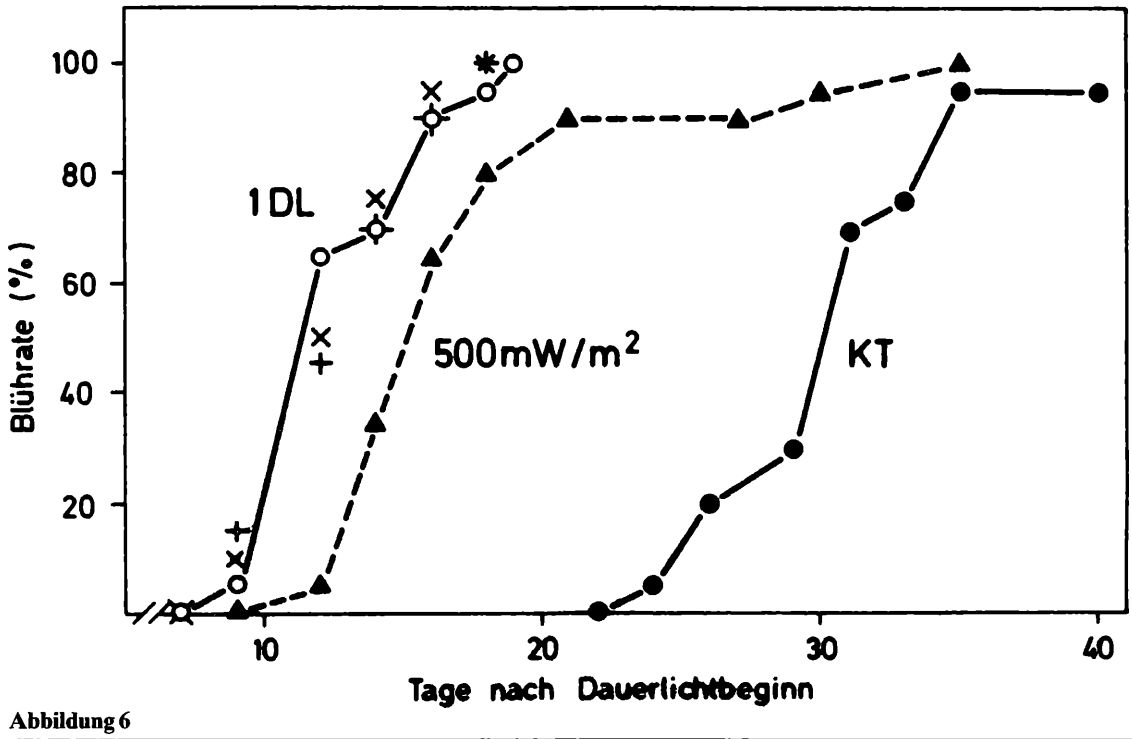

Abbildung 6

Induktion der Blütenbildung bei *Arabidopsis*, Stamm Col-o, durch 1 Tag Dauerlicht (DL) ohne UV-B (o---o); mit zusätzlichem UV-B 100 mW/m^2 (x); UV-B 300 mW/m^2 (*) und 500 mW/m^2 (▲). KT = Kurztag.

Blütenbildung nicht und nur die höchste verwendete Bestrahlungsstärke bewirkt eine deutliche Verzögerung. Dabei ist ein Phänomen besonders ausgeprägt, das auch bei den Kontrollen im Kurztag auftritt: Der Großteil der Pflanzen reagiert relativ einheitlich, während einige wenige Exemplare eine – nicht der statistischen Schwankungsbreite entsprechende – stark verzögerte Blütenbildung zeigen. Um solche „Ausreißer" nicht zu berücksichtigen und vielmehr die Reaktion der Population zu kennzeichnen, haben wir bei allen Versuchen einen Wert errechnet, bei dem 50 % der Pflanzen eine Reaktion zeigen (B_{50}-Wert); ein solcher Wert ist bei der Berechnung vieler physiologischer Vorgänge üblich.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Tabelle 2

Blütenbildung bei zwei Stämmen von *Arabidopsis* im Kurztag (KT) und nach Induktion mit einen Tag Dauer-Weißlicht (DL) ohne und mit zusätzlichem UV-B verschiedener Bestrahlungsstärken vor (vier Tage lang), während (ein Tag lang) oder nach (vier Tage lang) einem Tag Dauerlicht. B_{50}-Wert: Tage nach Versuchsbeginn an dem 50 % der Pflanzen Blütenanlagen zeigten. Werte mit + oder -: Unterschiede in Tagen zum B_{50}-Wert bei 1 DL.

Bedingungen und Stamm	B_{50}-Wert KT	B_{50}-Wert 1 DL	+ UV-B (mW/m^2) 100	300	500
UV-KT vor DL (4 Tage)					
Col-o	41	11	-5	-5	-17
Eil-o	43	15	-1	-1	±0
UV während DL					
Col-o	34	12	+1	±0	-5
Eil-o	39	12	+1	-2	-3
UV-KT nach DL (4 Tage)					
Col-o	37	12	-3	-6	-11
Eil-o	49	15	+3	+1	±0

In gleicher Weise wie bei Hyoscyamus wurde untersucht, ob eine UV-B-Bestrahlung vor oder nach der induktiven Dauerbelichtung die Induktion der Blütenbildung beeinträchtigt. Die in Tab. 2 zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß – wie bereits aus Abb. 6 hervorgeht – eine UV-B-Behandlung *während* der photoperiodischen Induktion nur bei 500 mW/m^2 eine deutliche Verzögerung der Blütenbildung bewirkt. UV-B *vor* oder *nach* der Induktion hat beim Stamm Eil-O keine signifikante Wirkung, während beim Stamm Col-O ein deutlich verzögernder Effekt eintritt. Die Ergebnisse machen sehr deutlich, daß – in Übereinstimmung mit Befunden anderer Autoren – beträchtliche Unterschiede der Wirkung von UV-B zwischen verschiedenen Pflanzenarten, im vorliegenden Fall sogar zwischen verschiedenen Populationen der gleichen Art, festzustellen sind.

4. Mechanismus und „Target"

Bei den bisher dargestellten Untersuchungen wurden zunächst nur die Phänomene geprüft, d.h. ob UV-B überhaupt einen Einfluß auf die photoperiodisch gesteuerte Blütenbildung hat, welche Bestrahlungsstärken eine Schädigung hervorrufen und zu welchem Zeitpunkt UV-B wirkt. Die Untersuchungen sollen aber nicht dabei stehen bleiben, *was* UV-B bewirkt, sondern darüberhinaus die Frage klären, *wie* diese Strahlung wirkt, d.h. welche Substanzen in der Zelle oder welche Strukturen der Zelle UV-B absorbieren und dadurch verändert werden (Angriffsort oder „Target") und wie sich eine solche Veränderung auf den Stoffwechsel und die Entwicklung der Pflanzen auswirkt („Mechanismus" der Schädigung). Die Klärung solcher Fragen ist nicht nur von großem wissenschaftlichen Interesse, sondern könnte eventuell auch Anhaltspunkte dafür liefern, durch welche Eigenschaften (z.B. durch Züchtung verändert) oder Behandlungen Pflanzen gegen erhöhte UV-B-Strahlung resistenter sein könnten.

4.1. DNA (Desoxy-ribonukleinsäure)

Schon seit langem ist bekannt, daß Bakterien durch sehr kurzwellige UV-Strahlung – sog. UV-C (Wellenlängen ‹280 nm) – abgetötet werden; das Target für diese Reaktion ist die DNA, in der die genetische Information gespeichert ist. Durch eine solche Strahlung wird die Vermehrung von Bakterien unterbunden; man verwendet deshalb entsprechende UV-C-Lampen zur „Entkeimung". Durch UV-C werden in der DNA Thymidin-Dimere gebildet; diese Schädigung kann durch anschließende Bestrahlung mit längerwelligem UV oder mit Blaulicht durch Spaltung der Dimere mit Hilfe eines lichtabhängigen Enzyms wieder behoben werden („Photoreaktivierung"; Lit. siehe JAGGER, 1985).

Da DNA auch im Bereich des UV-B absorbiert, könnte die schädigende Wirkung von UV-B auf die Blütenbildung auf einer DNA-Schädigung beruhen. Aus unseren bisher dargestellten Versuchen geht aber hervor, daß UV-B-Bestrahlungsstärken, die keine äußerlich sichtbaren Schäden verursachen und auch das weitere Wachstum der Versuchspflanzen nicht beeinträchtigen, trotzdem die photoperiodisch gesteuerte Blütenbildung stören. Dazu kommt noch, daß bei unseren Versuchen UV-B immer zusammen mit Weißlicht gegeben wurde, was bei primärer DNA-Schädigung zu einer Photoreaktivierung führen würde. Diese Befunde sprechen gegen eine Schädigung mit DNA als Target, zumindest aber dagegen, daß DNA das *alleinige* Target ist. UV-B-Wirkungen auf DNA-Ebene werden im Beitrag von Prof. WELLMANN behandelt.

4.2. RNA (Ribonukleinsäure)-Ebene

Wie in der Einleitung dargestellt wurde, müssen bei

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

der Bildung eines Blühstimulus im Blatt ebenso wie bei der Eliminierung eines Hemmstoffs Enzyme an- oder abgeschaltet werden, was sehr wahrscheinlich über eine Änderung der Genaktivität und damit über Änderungen bei der Bildung von m-RNA's geschieht. Es wurden deshalb solche Änderungen unter dem Einfluß von UV-B untersucht.

Dazu wurden aus den Blättern von *Hyoscyamus* nach verschiedenen Bestrahlungsprogrammen die Gesamt-RNA extrahiert und daraus durch Absorptionschromatographie eine poly(A)-RNA-Fraktion (RNA, die eine Sequenz von vielen Adeninen enthält und „messenger"-Eigenschaften besitzt) gewonnen. Diese Fraktion wurde dann in ein sog. in vitro-Translationssystem eingesetzt – ein System, das alle Komponenten für die Synthese von Proteinen enthält, außer der m-RNA – und in dem durch Angebot einer radioaktiv markierten Aminosäure (^{35}S-Methionin) die neugebildeten Proteine markiert werden. Die in diesem System synthetisierten Polypeptide wurden durch zweidimensionale Gelelektrophorese aufgetrennt; sie repräsentieren die Translationsaktivität der in das System eingesetzten m-RNA's (WARM, 1984).

Die Ergebnisse zeigen, daß zusätzliche UV-B-Bestrahlung sowohl während Kurztagen wie auch während einer die Blütenbildung induzierenden Behandlung mit drei Tagen Dauerlicht den Gehalt der Blätter an Gesamt-RNA und an poly(A)-RNA nur wenig herabsetzt. Legt man die Auftrennungen der radioaktiv markierten Polypeptide einige Zeit auf einen Röntgenfilm unter Zusatz impulsverstärkender Substanzen auf, so erhält man Fluorogramme, die durch unterschiedlichen Schwärzungsgrad Änderungen in der Translationsaktivität einzelner m-RNA's erkennen lassen. Ein Beispiel für solche Fluorogramme ist in Abb. 7 gezeigt. Durch Vergleich von Fluorogrammen, die nach Behandlung der Pflanzen mit verschiedenen Bestrahlungsprogrammen gewonnen wurden, fanden wir, daß einige Flecken bei UV-B-Bestrahlung deutlich abnehmen, andere dagegen zunehmen; weitere Flekken treten nach photoperiodisch induzierenden Bedingungen neu auf, nicht aber mit zusätzlichem UV-B. Aus den Ergebnissen kann geschlossen werden, daß UV-B die photoperiodische Induktion der Blütenbildung auf der Ebene der m-RNA's beeinflußt; welches Target dafür verantwortlich ist, kann aufgrund der vorliegenden Befunde noch nicht entschieden werden.

4.3. Gibberelline

Bei manchen Langtagpflanzen löst eine Applikation der pflanzlichen Hormongruppe der Gibberelline Blütenbildung unter photoperiodisch nichtinduktiven Bedingungen aus, wenn sie auf den Vegetationspunkt aufgebracht werden; aus verschie-

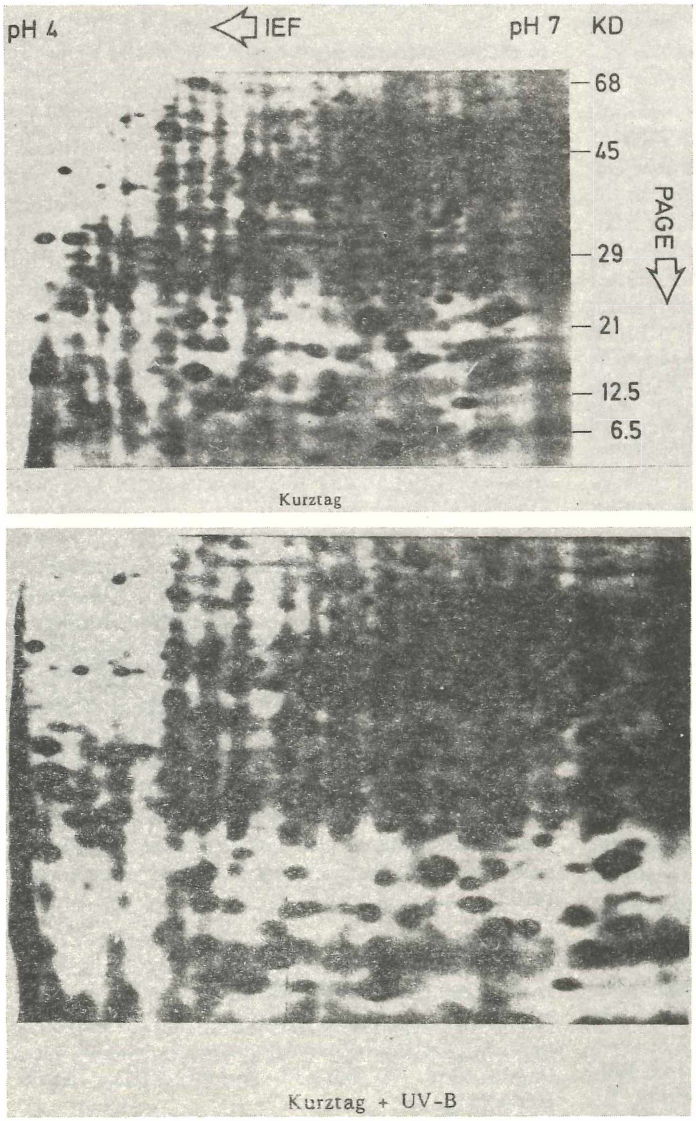

Abbildung 7

Fluorographien elektrophoretisch aufgetrennter Translationsprodukte von mRNA aus Blättern von *Hyoscyamus* nach Belichtung der Pflanzen mit und ohne zusätzlichem UV-B.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

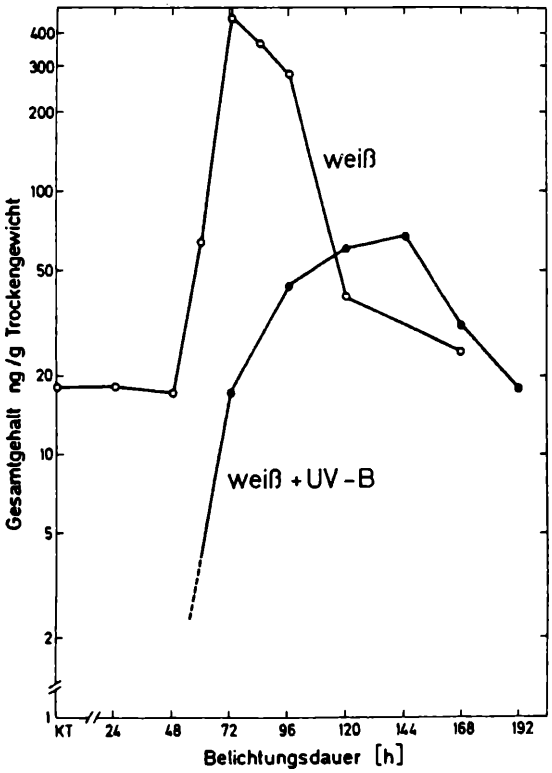

Abbildung 8

Gehalt der Blätter von *Hyoscyamus* an Gibberellinen unter Dauer-Weißlicht ohne und mit zusätzlichem UV-B (300 mW/m²) (nach KRIECHBAUM, 1986).

denen Befunden geht aber hervor, daß sie nicht mit dem Blühstimulus identisch sind (Lit. siehe VINCE-PRUE, 1975). In früheren Versuchen wurde gefunden, daß eine Zufuhr von Gibberellinen in die Blätter nur eine unvollständige Induktion der Blütenbildung bewirkt (WARM, 1980), daß aber bei photoperiodischer Induktion der Gehalt der Blätter an Gibberellinen vorübergehend drastisch gesteigert wird (KRIECHBAUM, 1986). Wie Abb. 8 zeigt, wird dieser Anstieg durch zusätzliches UV-B sowohl verzögert als auch vermindert, was wiederum darauf hindeutet, daß UV-B auf Prozesse im Blatt wirkt, die mit der photoperiodischen Steuerung in Zusammenhang stehen.

5. Schutzmechanismen

Ein weiteres wichtiges Problem bei der Abschätzung des Risikos einer erhöhten UV-B-Strahlung ist die Frage, ob und welche Schutzmechanismen die Pflanzen gegen diese Strahlung besitzen oder entwickeln können. Eine erhöhte UV-Toleranz kann z.B. auf morphologischen Besonderheiten wie starke Behaarung, reflektierende Oberfläche und gedrungener Wuchs beruhen (Lit. siehe TEVINI und IWANZIK, 1982). Von den Carotinoiden ist bekannt, daß sie den Photosyntheseapparat vor Photodestruktion durch zu hohe Lichtintensitäten schützen (Lit. siehe SCHROTT, 1985). Andere pflanzliche Pigmente, die Anthocyane und andere Flavonoide, werden erst nach Belichtung gebildet; von ihnen absorbieren einige gerade UV-B sehr stark und könnten somit eine aktive Anpassung an das Strahlungsklima sein (Lit. siehe WELLMANN et al., 1986).
Das Problem der Schutzmechanismen wird im Beitrag von Prof. Wellmann ausführlich behandelt. Es soll deshalb hier nur über einige Befunde berichtet werden, die im Rahmen der Untersuchungen zur Blütenbildung erhoben wurden.

5.1. Carotinoide

Eine Bestrahlung von *Hyoscyamus*-Pflanzen mit Weißlicht und zusätzlichem UV-B hatte bis zu einer UV-B-Bestrahlungsstärke von 1 000 mW/m² und bis zu einer Bestrahlungsdauer von sieben Tagen keine signifikanten Veränderungen im Gehalt an Carotinoiden zur Folge; ebenso änderte sich auch die Menge an Chlorophyll a und b nicht. TEVINI und IWANZIK (1982) hatten an Keimlingen verschiedener Arten eine Abnahme des Pigmentgehalts gefunden; da auch andere Autoren keine Erniedrigung des Chlorophyllgehalts durch UV-B gefunden hatten, muß man davon ausgehen, daß Keimpflanzen offenbar empfindlicher reagieren.

5.2. Flavonoide

Unter den gleichen Bestrahlungsbedingungen wie oben angegeben, wird der Anthocyangehalt der Blätter von *Hyoscyamus* durch UV-B nicht beeinflußt. Dagegen wird in Übereinstimmung mit den früheren Befunden von WELLMANN (1983) die Synthese von Flavonoiden gesteigert (Abb. 9). Die Werte zeigen bis zu einer Bestrahlungsstärke von 300 mW/m² einen fördernden Effekt, bei höheren Intensitäten scheint es zu einer Hemmung der Synthese zu kommen.

6. Schlußbetrachtung

Die in diesem Beitrag dargestellten Probleme und Ergebnisse zeigen, daß UV-B in Bestrahlungsstärken, die in der gleichen Größenordnung liegen, wie sie derzeit auf die Erdoberfläche auftreffen und die bei den verwendeten Pflanzen keine äußerlich sichtbaren Schäden hervorrufen, wichtige Entwicklungsprozesse wie die Blütenbildung stören. Eine Verzögerung des durch die Tageslänge gesteuerten Zeitpunkts der Ausbildung der Blüten – und nachfolgend auch der von Früchten und Samen – könnte weitreichende Folgen für das Überleben einer Pflanzenart haben und bei landwirtschaftlich oder gärtnerisch genutzten Pflanzen zu Ertragseinbußen führen.
Bei der Abschätzung des Risikos einer erhöhten UV-B-Belastung muß aber noch ein anderer Gesichtspunkt betrachtet werden: Alle für die Versuche verwendeten Pflanzen wurden im Gewächshaus angezogen, waren also durch die UV-Absorption des Glases nicht dem unter natürlichen Bedingungen herrschenden Strahlungsklima ausgesetzt. Nachdem bekannt ist, daß Pflanzen einige Schutzmechanismen besitzen oder entwickeln können, könnte es durchaus sein, daß sie dadurch eine etwas erhöhte Strahlenbelastung tolerieren können. Beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse ist es deshalb verfrüht, das Ausmaß von möglichen UV-B-Schäden vorherzusagen. Um dies abschätzen zu können sind weitere Untersuchungen an den verschiedensten Organismen nötig.

Literatur

CHAILAKHYAN, M. KH. (1936):
Dokl. Acad. Sci USSR 12, 443-447.

GRESSEL, J. and W. RAU (1983):
Photocontrol of fungal development; In: Encycl. Plant Physiol, Vol. 16, 603-639. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

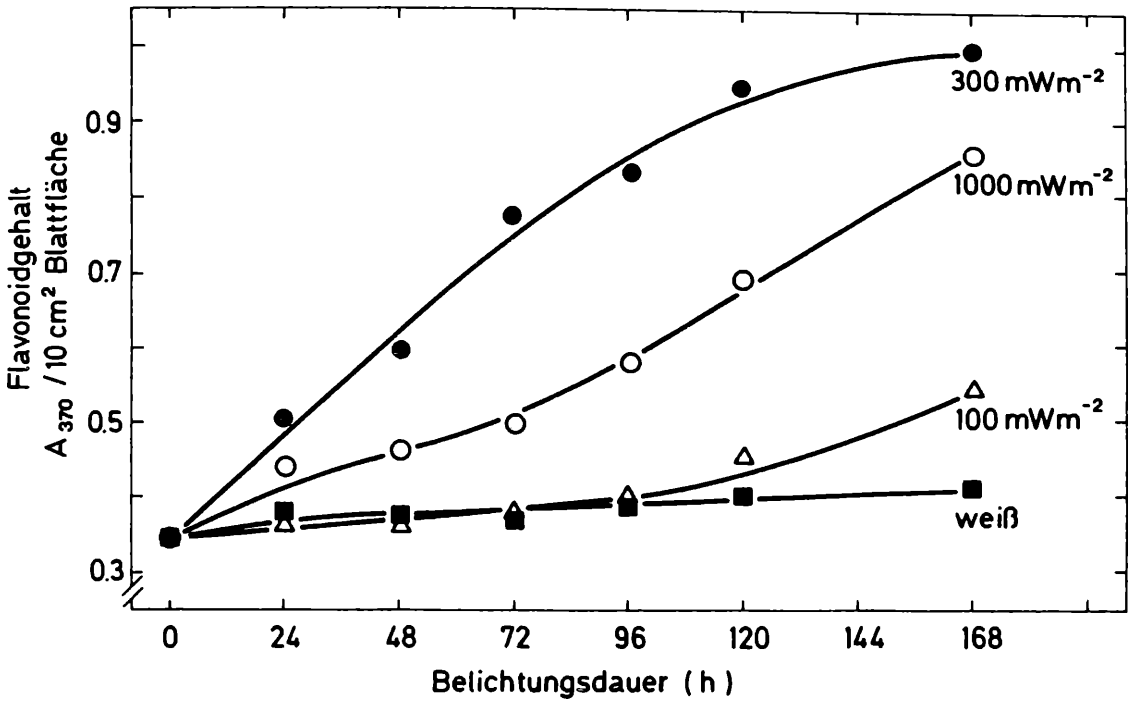

Abbildung 9

Flavonoidgehalte der Blätter von *Hyoscyamus* im Dauer-Weißlicht ohne und mit zusätzlichem UV-B unterschiedlicher Bestrahlungsstärke.

JAGGER, J. (1985):
Solar-UV actions on living cells; Prager Scientific, New York.

KRIECHBAUM, D. (1986):
Untersuchungen zur Beteiligung von Ethylen und Gibberellinen an pflanzlichen Entwicklungsprozessen. Diss. München.

RAU, W. (1975):
Zum Mechanismus der Photoregulation von Morphosen am Beispiel der Carotinoidsynthese. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 88, 45-60.

SCHROTT, E.L. (1985):
Carotinoids in plant photoprotection. – Pure Appl. Chem. 57, 729-734.

TEVINI, M. und I. IWANZIK (1982):
Untersuchungen über den Einfluß erhöhter UV-B-Strahlung auf Entwicklung, Zusammensetzung, Struktur und Funktion von Pflanzen; BTP-Bericht 1/82, Ges. f. Strahlen- und Umweltforschung, München.

VINCE-PRUE, D. (1975):
Photoperiodism in plants; McGraw-Hill, London.

WARM, E. (1980):
Die Wirkung von Phytohormonen und von Salicylsäure auf die Blütenbildung und Sproßverlängerung bei der Langtagpflanze *Hyoscyamus niger*. – Z. Pflanzenphysiol. 99, 325-330.

WARM, E. (1984):
Changes in the composition of in vitro translated leaf m-RNA caused by photoperiodic flower induction of *Hyoscyamus niger*. – Physiol. Plant. 61, 344-350.

WARM, E. and W. RAU (1982):
A quantitative and cumulative response to photoperiodic induction of *Hyoscyamus niger*, a qualitative long day plant. – Z. Pflanzenphysiol. 105, 111-118.

WELLMANN, E. (1983):
UV-radiation in photomorphogenesis; In: Encyclopedia of plant physiology, Vol. 16, 745-756, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

WELLMANN, E., BEGGS, CH., MÖHLE, B., SCHNEIDER-ZIEBERT, U., STEINMETZ, V. und U. KOCH (1986):
UV-B-Wirkungen auf Pflanzen: Schädigungs-Wirkungsspektren, Primärschäden und UV-Schutzmechanismen; BTP Bericht 4/86, Ges. f. Strahlen- und Umweltforschung, München.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. W. Rau
Botanisches Institut der
Universität München
Menzingerstr. 67
8000 München 19

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 3_1988

Autor(en)/Author(s): Rau W., Hofmann H.

Artikel/Article: Die Wirkung von UV-B auf die photoperiodische Steuerung der Blütenbildung. 53-61