

Molekulargenetische Grundlagen der Radiocäsium- und Radiostrontium-Akkumulation in *Arabidopsis thaliana*

Andreas Robert Hauser

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan
für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur
Erlangung des akademischen Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. R. Hückelhoven

Prüfer der Dissertation: 1. apl. Prof. Dr. J. Durner

2. Univ.-Prof. Dr. A. Gierl

Die Dissertation wurde am 25.03.2008 bei der Technischen Universität München
eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan
für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 27.05.2008 angenommen.

INHALTSVERZEICHNIS	I
ABBILDUNGSVERZEICHNIS	VII
TABELLENVERZEICHNIS	X
ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	XIV
1 EINLEITUNG.....	1
1.1 Chemische und physikalische Eigenschaften von Cäsium und Strontium	1
1.1.1 Alkalimetall Cäsium (Cs).....	1
1.1.2 Erdalkalimetall Strontium (Sr)	2
1.2 Freisetzung von Radiocäsium und Radiostrontium nach kerntechnischen Unfällen.....	3
1.3 Strategien zur Reduzierung der durch <i>Fallout</i>-Radionuklide verursachten Strahlendosis des Menschen	6
1.4 Cäsium- und Strontium-Aufnahme in Pflanzen.....	7
1.4.1 Apoplastischer und symplastischer Aufnahme- und Transportweg in der Wurzel	7
1.4.2 Unterschiedliche Verteilung in den Pflanzenorganen	9
1.4.3 Beeinflussung der Wurzelaufnahme durch Bodentypen und Nährstoffbedingungen bei Erdkultur.....	9
1.4.4 Genetische Grundlagen der Aufnahme	10
1.5 Genetische Variabilität der Modellpflanze <i>Arabidopsis thaliana</i>	12
1.6 Hintergrund und Fragestellung	14
1.7 Zielsetzung der Arbeit	16

2	MATERIAL UND METHODEN.....	17
2.1	Material	17
2.1.1	Pflanzenmaterial	17
2.1.2	Pflanzenkammern.....	20
2.1.3	Chemikalien und Verbrauchsmaterial	21
2.1.3.1	Hydroponische Kultur	21
2.1.3.2	Genotypisierung	22
2.1.3.3	Radiocäsium und Radiostrontium.....	23
2.1.4	Geräte.....	23
2.1.5	Software Programme	24
2.2	Methoden.....	24
2.2.1	Pflanzenanzucht	24
2.2.1.1	Vermehrung zur Samennachzucht	24
2.2.1.2	Hydroponische Kultur	25
2.2.1.3	Kreuzungen von <i>Arabidopsis thaliana</i>	27
2.2.2	Bestimmung der Konzentrationen von Cäsium, Strontium, Kalium, Calcium, Magnesium und Natrium.....	27
2.2.3	Statistische Auswertung	28
2.2.4	Genotypisierung und Errechnung einer genetischen Karte	29
2.2.4.1	DNA-Extraktion mit Saccharose-Präparation nach Berendzen, Searle et al. (Berendzen et al. 2005)	29
2.2.4.2	PCR-Amplifikation spezifischer DNA-Fragmente.....	29
2.2.4.3	Verdau des PCR-Amplifikats mit Restriktionsendonukleasen.....	30
2.2.4.4	Auftrennung der DNA-Fragmente in der Gelelektrophorese.....	31
2.2.4.5	Berechnung einer genetischen Karte	32
2.2.5	QTL(Quantitative Trait Locus)-Analyse.....	32
2.2.6	Berechnung der Parameter Transferfaktor (TF) und Diskriminierungsfaktor (DF) für Cäsium und Strontium.....	33
2.2.6.1	Berechnung des Transferfaktors (TF).....	33
2.2.6.2	Berechnung des Diskriminierungsfaktors (DF)	33
2.2.7	Abschätzung der Heritabilität (im weiteren Sinn)	34

3	ERGEBNISSE	36
3.1	Bestimmung der Bedingungen für die Cäsium- und Strontium-Aufnahme	36
3.1.1	Kinetiken der Cäsium- und Strontium-Aufnahme	36
3.1.2	Bestimmung der Chemotoxizität	37
3.1.2.1	Cäsium-Chemotoxizität	38
3.1.2.2	Strontium-Chemotoxizität	39
3.1.3	Cäsium-Akkumulation in Abhängigkeit von der Cäsiumkonzentration im Medium	39
3.2	Cäsium- und Strontium-Akkumulation in 86 <i>Arabidopsis thaliana</i> Ökotypen	40
3.2.1	Cäsium-Akkumulation der Ökotypenkollektion	42
3.2.2	Strontium-Akkumulation der Ökotypenkollektion	43
3.2.3	Korrelationen der Parameter Cäsium-Akkumulation, Strontium-Akkumulation und Pflanzenmasse (Spross) in den Ökotypen	44
3.3	Charakterisierung der Cäsium- und Strontium extremen Ökotypen in Bezug auf Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation. 45	
3.3.1	<i>Rescreen</i> der extremen Ökotypen	45
3.3.1.1	Statistische Auswertung der Cäsium extremen Ökotypen	46
3.3.1.2	Statistische Auswertung des <i>Rescreens</i> der Strontium extremen Ökotypen	48
3.3.2	Untersuchung der Ionenprofile von Cäsium extremen Ökotypen	49
3.3.3	Untersuchung der Ionenprofile von Strontium extremen Ökotypen	51
3.4	Einflüsse der Cäsium-Zugabe auf die Strontium-Akkumulation und der Strontium-Zugabe auf die Cäsium-Akkumulation.....	53
3.4.1	Einfluss der Cäsium-Zugabe auf die Strontium-Akkumulation	54
3.4.2	Einfluss der Strontium-Zugabe auf die Cäsium-Akkumulation	55
3.5	Einflüsse von unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen im Medium auf die Cäsium- und Kalium-Akkumulation	55
3.5.1	Kalium-Akkumulation im Spross	57
3.5.2	Cäsium-Akkumulation im Spross	59

3.5.3	Cäsium- und Kalium-Akkumulation in der Wurzel.....	60
3.6	QTL (<i>Quantitative-Trait-Locus</i>)-Analyse mittels einer segregierenden F2-Population	61
3.6.1	Genetische Variabilität der Radiocäsium-Akkumulation von 18 Genotypen der Bay-0 x Shahdara <i>Recombinant Inbred Line</i> Population	62
3.6.2	Aufbau einer segregierenden F2-Population	63
3.6.3	Überprüfung der F1-Pflanzen auf Heterozygotie	65
3.6.4	Genotypisierung der F2-Individuen und Errechnung einer genetischen Karte	66
3.6.5	Phänotypisierung der F3-Familien	69
3.6.5.1	Cäsium-Akkumulation.....	70
3.6.5.2	Strontium-Akkumulation.....	72
3.6.5.3	Frischgewicht pro Pflanze.....	73
3.6.6	Verrechnung der genotypischen und phänotypischen Daten in einer QTL-Analyse	73
3.6.6.1	Parametrische Intervall-Mapping Analyse	74
3.6.6.2	Nicht parametrische Kruskal-Wallis Analyse	76
3.7	Calcium- und Kalium-Akkumulation in 45 F3-Familien	78
3.7.1	Kalium-Akkumulation	78
3.7.2	Calcium-Akkumulation	81
3.7.3	Korrelationen der Parameter Cäsium-, Strontium-, Kalium- und Calcium-Akkumulation in 45 F3-Familien.....	81
4	DISKUSSION	84
4.1	Hydroponische Kultur von <i>Arabidopsis thaliana</i>.....	84
4.2	Kinetiken der Cäsium- und Strontium-Aufnahme	86
4.3	Chemotoxizitäten von Cäsium und Strontium	87
4.3.1	Chemotoxizität Cäsium.....	87
4.3.2	Chemotoxizität Strontium.....	89
4.4	Abhängigkeit der Cäsium-Akkumulation von der Cäsiumkonzentration im Medium	90

4.5	Genetische Variation der Cäsium- und Strontium-Akkumulation in <i>Arabidopsis thaliana</i>.....	91
4.5.1	Genetische Variation der Cäsium-Akkumulation.....	91
4.5.2	Genetische Variation der Strontium-Akkumulation	93
4.5.3	Korrelationen der Akkumulation von Cäsium und Strontium.....	94
4.6	Charakterisierung der Cäsium- und Strontium extremen Ökotypen in Bezug auf Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation. 95	
4.6.1	Cäsium extreme Ökotypen	95
4.6.2	Strontium extreme Ökotypen	96
4.7	Einflüsse der Cäsium-Zugabe auf die Strontium-Akkumulation und der Strontium-Zugabe auf die Cäsium-Akkumulation.....	96
4.8	Kompetition Kalium/Cäsium: Einfluss von unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen bei der Cäsium-Akkumulation.....	97
4.9	QTL-Analyse mittels einer segregierenden F2-Population	101
4.9.1	Genotypisierung der F2-Individuen und Errechnung einer genetischen Karte	101
4.9.2	Phänotypisierung der F3-Familien	102
4.9.2.1	Cäsium-Akkumulation.....	102
4.9.2.2	Strontium-Akkumulation.....	103
4.9.2.3	Erklärung der genetischen Variabilität von F3-Familien: Transgression	103
4.9.3	QTL-Analyse der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross).....	105
4.9.3.1	Parametrische Intervall-Mapping Analyse	105
4.9.3.2	Nicht-parametrische Kruskal-Wallis Analyse	108
4.9.4	Ausblick: Möglichkeiten der Bestätigung der Kandidatengene GORK und SOS2	108
4.9.5	Die Verwendung von F2/F3-Populationen im Vergleich zu RIL-Populationen.....	109

4.10	Heritabilität von 86 Ökotypen sowie von 108 F3-Familien	111
4.10.1	Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross) in 86 Ökotypen.....	111
4.10.2	Heritabilität der Cäsium-, Strontium-, Kalium-, und Calcium-Akkumulation, des TG/FG-Verhältnisses sowie der Pflanzenmasse (Spross) in 108 F3-Familien	112
4.10.3	Heritabilität verschiedener Parameter aus anderen Studien.....	115
4.11	Korrelationen der Parameter Cäsium-/Kalium-Akkumulation sowie Strontium-/Calcium-Akkumulation in 45 F3-Familien	116
4.11.1	Geringe Korrelation Cäsium/Kalium in 45 F3-Familien	116
4.11.2	Hohe Korrelation Strontium/Calcium in 45 F3-Familien	117
4.12	Transfer- und Diskriminierungsfaktoren	118
4.12.1	Transferfaktoren (TF) für Cäsium und Strontium	118
4.12.1.1	Transferfaktoren für Cäsium	118
4.12.1.2	Transferfaktoren für Strontium.....	119
4.12.2	Diskriminierungsfaktoren (DF) für Cäsium und Strontium.....	120
4.12.2.1	Diskriminierungsfaktoren Cäsium/Kalium	120
4.12.2.2	Diskriminierungsfaktoren Strontium/Calcium	121
5	ZUSAMMENFASSUNG	122
6	LITERATURVERZEICHNIS	126
7	ANHANG.....	134
	DANKSAGUNG	173
	CURRICULUM VITAE.....	174
	EIGENE VERÖFFENTLICHUNGEN	175

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1: Bodendeposition von Cäsium ^{137}Cs nach der Freisetzung durch die Reaktorkatastrophe von Tschernobyl 1986 (UNSCEAR 2000)	5
Abb. 1.2: Symplastischer und apoplastischer Aufnahmeweg der Cäsium-Kationen (White et al. 2003)	8
Abb. 1.3: Transportmechanismen der Cäsium-Aufnahme an der Plasmamembran von Wurzelzellen unter physiologischen Bedingungen. Die Pfeilbreite gibt die relative Bedeutung des betreffenden Kanals/Transporters für die Cäsium-Aufnahme an. (White und Broadley 2000).....	11
Abb. 1.4: Geographische Verbreitung von <i>Arabidopsis thaliana</i> (Koorneef et al. 2004)	13
Abb. 2.1: <i>Arabidopsis thaliana</i> in hydroponischer Kultur, 20 Tage nach der Aussaat in Kammer 1	26
Abb. 2.2: Gammaspektrum von ^{134}Cs (Peaks: 605 und 796 keV) und ^{85}Sr (Peak: 514 keV)	28
Abb. 3.1: Kinetik der Cäsiumkonzentration, der Strontiumkonzentration, der Wurzellänge und des Frischgewichts bei Ler-1 (N22618), normalisiert auf den zwölften Tag im radioaktiven Medium	37
Abb. 3.2: Cäsium-Chemotoxizität von Ökotyp Ler-1 (N22618), 20 Tage nach der Aussaat	38
Abb. 3.3: Strontium-Chemotoxizität von Ökotyp Ler-1 (N22618), 20 Tage nach der Aussaat	39
Abb. 3.4: Abhängigkeit der Cäsium-Akkumulation im Spross bei den Ökotypen Ler-1 (N22618) und Col-0 (N22625) von der Cäsiumkonzentration im Medium	40
Abb. 3.5: Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618) am Tag des Umsetzens in Cäsium und Strontium haltigem Medium, zehn Tage nach der Aussaat	41
Abb. 3.6: Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618) am Tag der Ernte, 20 Tage nach der Aussaat.....	41
Abb. 3.7: Histogramm der absoluten Cäsiumkonzentrationen von 86 <i>Arabidopsis thaliana</i> Ökotypen	42

Abb. 3.8: Histogramm der absoluten Strontiumkonzentrationen von 86 <i>Arabidopsis thaliana</i> Ökotypen	43
Abb. 3.9: Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation der Cäsium extremen Ökotypen. Alle Werte wurden auf das Trockengewicht bezogen.....	50
Abb. 3.10: Kalium/Cäsium-Verhältnisse in Cäsium extremen Ökotypen	51
Abb. 3.11: Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation der Strontium extremen Ökotypen. Alle Werte wurden auf das Trockengewicht bezogen.....	52
Abb. 3.12: Calcium/Strontium-Verhältnisse von Strontium extremen Ökotypen	53
Abb. 3.13: Kaliumkonzentration/Trockengewicht in der Pflanze in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium	57
Abb. 3.14: Cäsiumkonzentration/Trockengewicht in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium bei drei Ökotypen	59
Abb. 3.15: Histogramm der Cäsiumkonzentration des Core-Pop18 Sets von Bay-0 x Sha	62
Abb. 3.16: Schema des Aufbaus einer segregierenden F2-Population mit den Cäsium extremen Ökotypen Sorbo (N22653) und Sq-1 (N22600)	64
Abb. 3.17: Agarosegel von einem CAPS-Marker (At5g35460) nach der gelelektrophoretischen Auftrennung: links Eltern-Ökotypen Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653), rechte Seite F2-Individuen	67
Abb. 3.19: Histogramm der Cäsiumkonzentration bezogen auf das Trockengewicht von 108 Genotypen aus Kammer 1.....	70
Abb. 3.20: Histogramm der Cäsiumkonzentration bezogen auf das Gewebewasser von 108 Genotypen aus Kammer 1.....	71
Abb. 3.21: Histogramm der Strontiumkonzentration bezogen auf das Trockengewicht von 108 Genotypen aus Kammer 1.....	72
Abb. 3.22: Histogramm der Pflanzenmasse (Spross) bezogen auf das Frischgewicht von 108 Genotypen aus Kammer 1.....	73
Abb. 3.23: Intervall-Mapping der absoluten Cäsiumkonzentration/Gewebewasser. Der 5% Signifikanz-LOD liegt bei 2,4.	75
Abb. 3.24: Intervall-Mapping der absoluten Pflanzenmasse/Frischgewicht. Der 5% Signifikanz-LOD liegt bei 2,3.	75
Abb. 3.25: Histogramm der Kaliumkonzentration bezogen auf das Frischgewicht in 45 Genotypen aus Kammer 2.....	79

Abbildungsverzeichnis

Abb. 3.26: Histogramm der Kaliumkonzentration bezogen auf das Gewebewasser in 45 Genotypen aus Kammer 2.....	80
Abb. 3.27: Histogramm der Calciumkonzentration bezogen auf das Trockengewicht in 45 Genotypen aus Kammer 2.....	81
Abb. 4.1: Drei mögliche Korrelationen zwischen der Metallkonzentration (Erde) und der Metallkonzentration (Pflanze) (Shaw und Bell 1989).....	90

Tabellenverzeichnis

Tab. 1.1: Atomradien und Ionenradien (nicht hydratisiert) der Alkalimetalle Natrium, Kalium und Cäsium (Holleman und Wiberg 2007).....	2
Tab. 1.2: Atomradien und Ionenradien (nicht hydratisiert) der Erdalkalimetalle Calcium, Strontium und Magnesium (Holleman und Wiberg 2007)	2
Tab. 2.1: 96 Akzessionen von <i>Arabidopsis thaliana</i>	17
Tab. 2.2: Parameter der drei verwendeten Pflanzenkammern	21
Tab. 2.3: Chemikalien und Verbrauchsmaterialien für hydroponische Kultur	21
Tab. 2.4: Chemikalien und Verbrauchsmaterial für die Genotypisierung	22
Tab. 2.5: Radiocäsium und Radiostrontium.....	23
Tab. 2.6: Geräte	23
Tab. 2.7: Software Programme.....	24
Tab. 2.8: Nährlösung nach Gibeaut, Hulett et al. (Gibeaut et al. 1997)	25
Tab. 2.9: Komponenten für 9 µl PCR-Mix.....	30
Tab. 2.10: Optimierter Temperatur- und Zeitablauf für PCR mit 52°C, 55°C oder 58°C Annealing-Temperatur.....	30
Tab. 2.11: Komponenten für Verdau mit Restriktionsendonukleasen.....	31
Tab. 2.12: Zusammensetzung TAE-Puffer	31
Tab. 2.13: Zusammensetzung 5 x Auftragspuffer.....	31
Tab. 3.1: Korrelationen der Mittelwerte von 86 Ökotypen. Rechte obere Hälfte Pearsonscher Korrelationskoeffizient, linke untere Hälfte genaue p-Werte.....	44
Tab. 3.2: Mittelwerte der Cäsiumkonzentration, Standardabweichung und Standardfehler von vier Cäsium extremen Ökotypen. Die Standardabweichungen beziehungsweise Standardfehler beziehen sich auf vier Durchgänge.....	46
Tab. 3.3: Statistische Unterschiede der Cäsium extremen Ökotypen angegeben als p-Werte. Sie wurden berechnet aus vier Durchgängen des <i>Rescreens</i> mit Mann-Whitney U-Test.....	47
Tab. 3.4: Wurzellänge gemessen am 20. Tag nach der Aussaat bei Cäsium extremen Ökotypen	47

Tabellenverzeichnis

Tab. 3.5: Mittelwerte der Strontiumkonzentration, Standardabweichung und Standardfehler von vier Strontium extremen Ökotypen. Die Standardabweichungen beziehungsweise Standardfehler wurden aus vier Durchgängen berechnet.	48
Tab. 3.6: Statistische Unterschiede der Strontium extremen Ökotypen angegeben als p-Werte. Die Berechnungen wurden aus vier Durchgängen des <i>Rescreens</i> mit Mann-Whitney U-Test durchgeführt.	49
Tab. 3.7: Cäsium-Akkumulation in Abhängigkeit der Strontium-Zugabe	54
Tab. 3.8: Strontium-Akkumulation in Abhängigkeit der Cäsium-Zugabe	55
Tab. 3.9: Zusammensetzung des Hoagland-Mediums mit unterschiedlich hohen Kaliumkonzentrationen	56
Tab. 3.10: Statistische Unterschiede der Mittelwerte der Kalium-Akkumulation von drei Ökotypen in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium, angegeben als p-Werte. Zur Berechnung mit Mann-Whitney U-Test wurden Daten aus drei Durchgängen verwendet.	58
Tab. 3.11: Statistische Unterschiede der Mittelwerte der Cäsium-Akkumulation von drei Ökotypen in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium, angegeben als p-Werte. Zur Berechnung mit Mann-Whitney U-Test wurden Daten aus drei Durchgängen verwendet.	60
Tab. 3.12: Kalium- und Cäsiumkonzentrationen in den Wurzeln der Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1(N22618).....	61
Tab. 3.13: Mikrosatelliten-Marker nach Bell und Becker (Bell und Ecker 1994) zur Überprüfung von F1-Pflanzen	65
Tab. 3.14: Zusammenfassung der genetischen Karte errechnet mit der Kosambi-Kartierungsfunktion. Zum Vergleich die physikalische Größe der fünf Chromsomen (Arabidopsis-Genome-Initiative 2000).....	69
Tab. 3.15: Positionen und LOD-Scores der potentiellen QTL von Cäsium- und Strontium-Akkumulation, Pflanzenmasse (Spross) und Trockengewicht/Frischgewichtverhältnis	76
Tab. 3.16: Kruskal-Wallis Analyse von Cäsium- und Strontium-Akkumulation, Pflanzenmasse (Spross) und Trockengewicht/Frischgewichtverhältnis	77

Tabellenverzeichnis

Tab. 3.17: Korrelation der Calcium-, Cäsium-, Kalium- und Strontium-Akkumulationen von 45 F3-Familien, die in Kammer 2 aufwuchsen. Rechte obere Hälfte Pearsonsche Korrelationskoeffizient, linke untere Hälfte Signifikanz-Niveaus. FG: Frischgewicht, TG: Trockengewicht, GW: Gewebewasser	82
Tab. 4.1: Veränderungen des hydroponischen Mediums in Bezug auf die Konzentrationen von Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium nach zehn Tagen Kultur. Drei Wiederholungen wurden durchgeführt. SD: Standardabweichung der drei Messwerte in %	85
Tab. 4.2: Cs/K-Diskriminierungsfaktoren (DF) der Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618)	98
Tab. 4.3: Vergleich des Cs/K-Verhältnisses im Medium mit der durchschnittlichen Cäsiumkonzentration der drei Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618)	99
Tab. 4.4: Erklärung der Transgression in einer F2-Population nach Rieseberg, Archer et al. (Rieseberg et al. 1999)	104
Tab. 4.5: Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross) von 85 Ökotypen aus Kammer 1	111
Tab. 4.6: Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross) von 108 F3-Familien aus Kammer 1. FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht; GW: Gewebewasser	113
Tab. 4.7: Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse von 45 F3-Familien aus Kammer 1 und Kammer 2. FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht; GW: Gewebewasser	114
Tab. 4.8: Heritabilität der Kalium- und Calcium-Akkumulation von 45 F3-Familien aus Kammer 2. FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht; GW: Gewebewasser	114
Tab. 7.1: Mikrosatelliten-Marker nach Bell und Becker zur Überprüfung von F1-Pflanzen (Bell und Ecker 1994)	134
Tab. 7.2: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen von 86 <i>Arabidopsis thaliana</i> Ökotypen. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618)	135
Tab. 7.3: Abweichungen der Cäsium- und Strontium-Akkumulationen von 86 <i>Arabidopsis thaliana</i> Ökotypen vom arithmetischen Mittelwert; Cs: 49,11 nmol/ FG(g) und Sr 402,87 nmol/ FG(g)	139
Tab. 7.4: CAPS- und DFLP-Marker nach Nordborg, Hu et al. (Nordborg et al. 2005)	143

Tab. 7.5: Locus-Genotyp-Häufigkeiten bei 73 CAPS- und vier DFLP-Markern. Die Allele des Elters Sq-1 (N22600) wurden mit A, die Allele des Elters Sorbo (N22653) wurden mit B und heterozygote Individuen mit H bezeichnet.	148
Tab. 7.6: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen sowie TG/FG-Verhältnisse von 108 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht.....	151
Tab. 7.7: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen von 108 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht;	155
Tab. 7.8: Cäsium-Akkumulationen bezogen auf das Gewebewasser, Transferfaktoren sowie Pflanzenmassen (Spross) von 108 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG: Frischgewicht; GW: Gewebewasser; TF: Transferfaktoren	159
Tab. 7.9: Calcium- und Kalium-Akkumulationen von 45 F3-Familien. TG: Trockengewicht; FG: Frischgewicht, GW: Gewebewasser.....	163
Tab. 7.10: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen sowie TG/FG-Verhältnisse von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). TG: Trockengewicht; FG: Frischgewicht.....	165
Tab. 7.11: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen sowie Transferfaktoren Strontium von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). TG: Trockengewicht	167
Tab. 7.12: Cäsium-Akkumulationen sowie Transferfaktoren Cäsium und Strontium von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). GW: Gewebewasser; TF: Transferfaktor;	169
Tab. 7.13: Diskriminierungsfaktoren (DF) von Cs/K, von Sr/Ca sowie Pflanzenmassen (Spross) von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG Frischgewicht	171

Abkürzungsverzeichnis

A	Adenin
Abb.	Abbildung
Ångström (Å)	Ångström (10^{-10} m)
ANOVA	<i>Analysis of Variance</i>
bp	Basenpaar
C	Cytosin
CAPS	<i>Cleavage Amplified Polymorphic Sequence</i>
cM	centi Morgan
Cs	Cäsium
dATP	Desoxyadenosintriphosphat
dCTP	Desoxycytidintriphosphat
DF	Diskriminierungsfaktor
DFLP	<i>DNA Fragment Length Polymorphism</i>
dGTP	Desoxyguanosintriphosphat
DNA	Desoxyribonukleinsäure
dNTP	Desoxyribonukleosidtriphosphat
dTTP	Desoxythymidintriphosphat
FG	Frischgewicht
FG/Pflanze	Masse (Spross) pro Pflanze bezogen auf das Frischgewicht
G	Guanin
IAEA	<i>International Atomic Energy Agency</i>
LOD	<i>Logarithm of Odds</i>
Mbp	Megabasenpaare
norm.	auf den Ökotyp Ler-1 (N22618) normalisiert
PCR	<i>Polymerase Chain Reaction</i>
QTL	<i>Quantitative Trait Locus/Loci</i>
RIL	<i>Recombinant Inbred Line</i>
SNP	<i>Single Nucleotide Polymorphism</i>

Abkürzungsverzeichnis

Sr	Strontium
SD	Standardabweichung
T	Thymin
Tab.	Tabelle
TF	Transferfaktor
TG	Trockengewicht
TG/FG	Verhältnis Trockengewicht zu Frischgewicht

1 Einleitung

Radioaktive Cäsium- und radioaktive Strontium-Isotope, im folgenden Text Radiocäsium und Radiostrontium genannt, gehören zu den wichtigsten künstlichen Radionukliden, die durch Kernspaltung entstehen. Beide Radionuklide können bei der Produktion von Kernwaffen, durch Kernwaffentests, durch die Entsorgung von radioaktivem Abfall oder durch Reaktorunfälle in die Umwelt gelangen und diese kontaminieren (Zhu und Smolders 2000; Soudek et al. 2006).

1.1 Chemische und physikalische Eigenschaften von Cäsium und Strontium

1.1.1 Alkalimetall Cäsium (Cs)

In der ersten Hauptgruppe des Periodensystems, den Alkalimetallen, befinden sich die chemischen Elemente Lithium (Li), Natrium (Na), Kalium (K), Rubidium (Rb), Cäsium (Cs) und Francium (Fr). Bei Cäsium sind mehr als 20 verschiedene Isotope mit Atommassen von 123 bis 144 bekannt (White und Broadley 2000). Das natürlich vorkommende stabile Cäsium (^{133}Cs) stellt das seltenste der Alkalimetalle dar. Trotzdem können in den meisten Organismen Spuren davon nachgewiesen werden (Avery 1995).

Radioaktive Cäsium-Isotope sind künstliche Radionuklide, die beispielsweise nach Kernwaffentests zwischen 1952 und 1963 sowie aus Brennelementen von Kernreaktoren freigesetzt wurden. Eine besonders große Bedeutung kommt den radioaktiven Isotopen ^{134}Cs und ^{137}Cs zu, da diese zum einen eine große physikalische Halbwertszeit (^{134}Cs von 2,06 Jahren, ^{137}Cs von 30,17 Jahren) aufweisen und zum anderen durch ihre hohe biologische Verfügbarkeit gut von Organismen aufgenommen werden können. Die radioaktiven Isotope ^{134}Cs und ^{137}Cs geben beim Zerfall Beta- und/oder Gamma-Strahlung ab und können einen schädigenden Einfluss auf den Organismus ausüben (White und Broadley 2000; Zhu und Smolders 2000).

Cäsium liegt in Lösungen als einwertiges Kation vor. Im Vergleich zu Cäsium besitzen die beiden Alkalimetalle Natrium und Kalium sowohl kleinere Atomradien als auch kleinere Ionenradien (siehe Tab. 1.1).

1 Einleitung

Tab. 1.1: Atomradien und Ionenradien (nicht hydratisiert) der Alkalimetalle Natrium, Kalium und Cäsium (Holleman und Wiberg 2007)

Alkalimetall/Kation	Atomradius (Å)	Ionenradius (Å)
Natrium	1,91	1,16
Kalium	2,35	1,52
Cäsium	2,72	1,81

1.1.2 Erdalkalimetall Strontium (Sr)

Als Erdalkalimetalle werden die chemischen Elemente Beryllium (Be), Magnesium (Mg), Calcium (Ca), Strontium (Sr) und Barium (Ba) aus der zweiten Hauptgruppe des Periodensystems bezeichnet. Vier stabile Strontium Isotope sind bekannt, Strontium ^{84}Sr , ^{86}Sr , ^{87}Sr und ^{88}Sr . Von diesen kommt mit über 83% das ^{88}Sr -Isotop am häufigsten vor. Strontium ist für den Menschen nicht essentiell, trotzdem können etwa 4mg pro kg Körpergewicht nachgewiesen werden (Holleman und Wiberg 2007).

Beim Kernreaktorunfall von Tschernobyl wurden die instabilen, radioaktiven Strontium-Isotope ^{90}Sr mit einer physikalischen Halbwertszeit von 28,64 Jahren und ^{89}Sr mit einer physikalischen Halbwertszeit von 50,5 Tagen freigesetzt. Diese beiden Isotope geben beim Zerfall Betastrahlen ab. Das für die Experimente im Rahmen dieser Arbeit verwendete ^{85}Sr besitzt eine physikalische Halbwertszeit von 64,9 Tagen und emittiert bei seinem Zerfall Gamma-Quanten.

Ähnlich wie Cäsium weist Strontium eine hohe biologische Verfügbarkeit auf und kann damit über Pflanzen leicht in die Nahrungskette des Menschen gelangen (Pfennig et al. 1995; IAEA 2006).

In Lösungen wird Strontium als zweiwertiges Kation angetroffen. Die beiden Erdalkalimetalle Magnesium und Calcium weisen kleinere Atomradien und Ionenradien als Strontium auf (siehe Tab. 1.2).

Tab. 1.2: Atomradien und Ionenradien (nicht hydratisiert) der Erdalkalimetalle Calcium, Strontium und Magnesium (Holleman und Wiberg 2007)

Erdalkalimetall/Kation	Atomradius (Å)	Ionenradius (Å)
Magnesium	1,599	0,86
Calcium	1,974	1,14
Strontium	2,151	1,32

1 Einleitung

1.2 Freisetzung von Radiocäsium und Radiostrontium nach kerntechnischen Unfällen

Radioaktive Substanzen wie Cäsium ^{137}Cs und Strontium ^{90}Sr sind seit Beginn des Atomzeitalters (ab den vierziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts) bei zahlreichen Störfällen und Unfällen freigesetzt worden. Gemäß der siebenstufigen internationalen Bewertungsskala für nukleare Ereignisse, auch als INES (*International Nuclear Event Scale*) bezeichnet, sind die folgenden Unfälle als hoch einzustufen. Je größer die Auswirkungen der vorgefallenen Unfälle waren, umso höhere Stufen wurden zugeordnet (IAEA 2001).

- | | |
|---|---------|
| • Tschernobyl, Kernkraftwerk, UDSSR, 1986 | Stufe 7 |
| • Kyschtym, Wiederaufbereitungsanlage, UDSSR, 1957 | Stufe 6 |
| • Windscale, Brutreaktor, UK, 1957 | Stufe 5 |
| • Three Miles Island, Kernkraftwerk, USA, 1979 | Stufe 5 |
| • Windscale, Wiederaufbereitungsanlage, UK, 1973 | Stufe 4 |
| • Saint Laurent, Kernkraftwerk, Frankreich, 1980 | Stufe 4 |
| • Buenos Aires, Brennelemente-Fabrik, Argentinien, 1983 | Stufe 4 |

Der folgenschwerste Kernkraftwerksunfall ereignete sich in Tschernobyl (heutige Ukraine, damals UdSSR) in der Nacht vom 25. zum 26. April 1986. Im Rahmen von Wartungsarbeiten und eines gleichzeitig durchgeführten Experiments schmolz bei einem Kernreaktor der Urankeim und es wurden große Mengen an Wasserstoff freigesetzt. Bei der folgenden Explosion des Wasserstoffs wurde das Reaktorgebäude komplett zerstört und große Mengen des Uranoxid enthaltenen Brennstoffs gelangten in die Umwelt.

Der in Brand geratene Grafit des Reaktors führte dazu, dass radioaktive Stoffe durch einen starken Auftrieb in große Höhen gehoben wurden und bis nach Westeuropa transportiert werden konnten (Kugeler et al. 2006).

Den größten Anteil der beim Reaktorunfall in Tschernobyl freigesetzten Radioaktivität weisen die Elemente Jod ^{131}I (physikalische Halbwertszeit 8,02 Tage) sowie Cäsium ^{137}Cs (physikalische Halbwertszeit 30,17 Jahre) auf.

1 Einleitung

Stark wechselnde Wetterbedingungen sowie örtliche Niederschläge beeinflussten sowohl das Ausmaß als auch die Verteilung des ^{137}Cs -*Fallout*. Schätzungen zu Folge wurden in Belarus, der Russischen Föderation und der Ukraine 146300 km² mit mehr als 37 kBq/m² kontaminiert, davon 3100 km² mit mehr als 1480 kBq/m².

In anderen Ländern wurden 45360 km² mit mehr als 37 kBq/m² belastet (UNSCEAR 2000; Michel und Voigt 2006). Genauere Daten der Deposition können der Abbildung 1.1 entnommen werden.

In Deutschland wurden mittlere ^{137}Cs Depositionsdichten von 32 kBq/m² im Voralpenland, von 16 kBq/m² südlich der Donau und von 4 kBq/m² nördlich der Donau registriert (Michel und Voigt 2006).

Im Vergleich zur Kontamination mit ^{137}Cs liegen für die Kontamination mit ^{90}Sr wesentlich weniger Daten vor, da Strontium ^{90}Sr Proben aufwändiger aufbereitet und gemessen werden müssen. Außerdem lagerte sich der Großteil des Strontium ^{90}Sr in der näheren Umgebung des Reaktors ab und wurde nicht wie ^{137}Cs großflächig verbreitet. Im Raum München konnten für Strontium ^{90}Sr Depositionswerte von 200 Bq/m² festgestellt werden (UNSCEAR 2000; Michel und Voigt 2006).

1 Einleitung

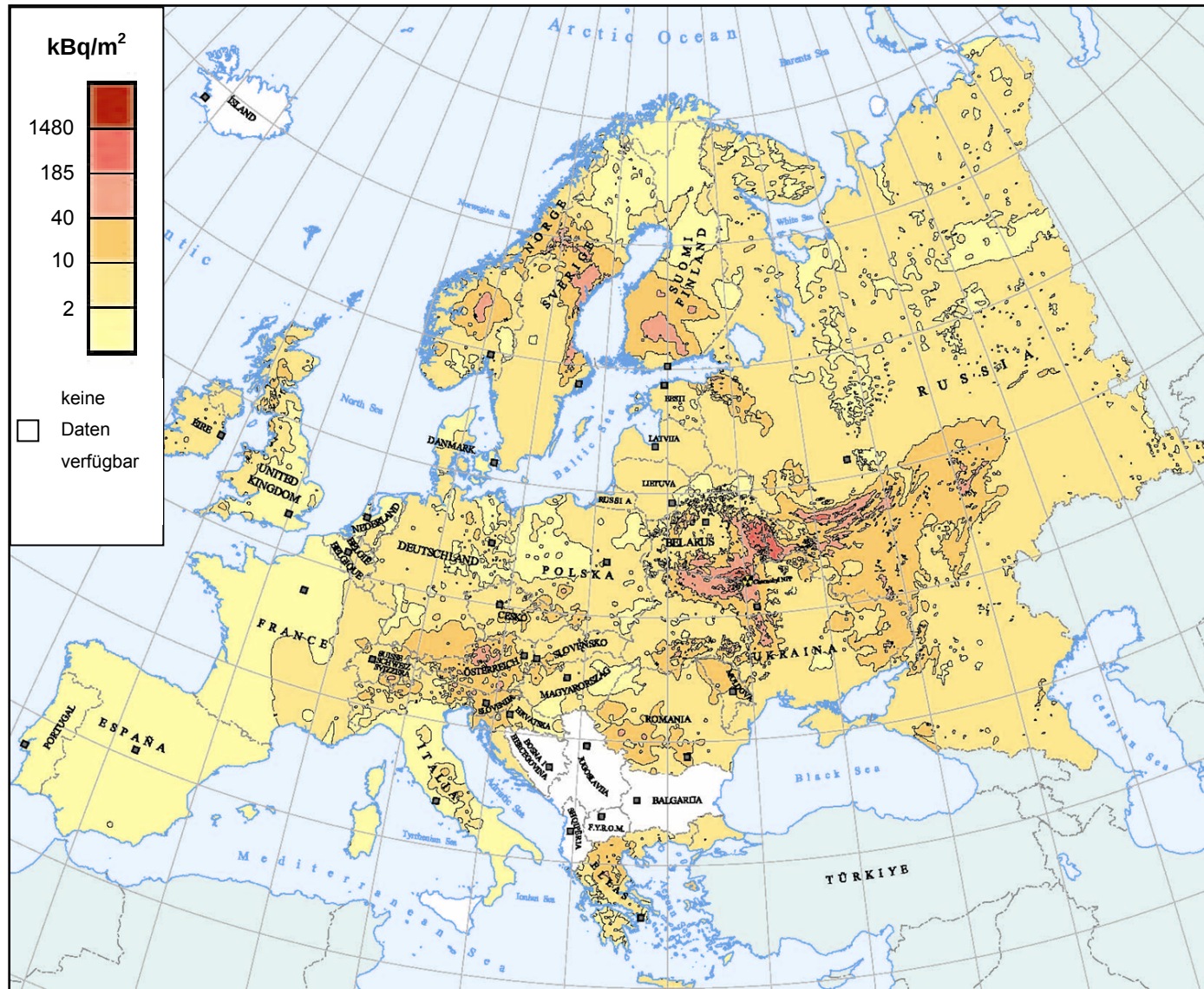


Abb. 1.1: Bodendeposition von Cäsium ¹³⁷Cs nach der Freisetzung durch die Reaktorkatastrophe von Tschernobyl 1986 (UNSCEAR 2000)

1.3 Strategien zur Reduzierung der durch *Fallout*-Radionuklide verursachten Strahlendosis des Menschen

Auf Grund der hohen biologischen Verfügbarkeit von Radionukliden werden diese gut von Pflanzen aufgenommen. Da Pflanzen ein primäres Glied der Nahrungskette sind, an deren Ende der Mensch steht, ist es notwendig, die Qualität von pflanzlichen Produkten sicherzustellen und gesundheitsschädliche Kontaminationen auszuschließen. Es gibt mehrere Möglichkeiten nach einem Reaktorunfall die Verfügbarkeit der Radionuklide für Pflanzen zu verringern und damit die Radionuklid-Akkumulation in der pflanzlichen Nahrung zu minimieren. Eine Maßnahme besteht darin, die absolute Radionuklidmenge, die zu den Pflanzen transportiert werden kann, zu reduzieren. Dies kann dadurch geschehen, dass radioaktives Material abgetragen wird, die Radioaktivität zum Beispiel durch Pflügen in tiefere Bodenschichten gebracht und dadurch an der Oberfläche verdünnt wird, die Zusammensetzung der Bodenlösung verändert wird oder die Interaktion Boden-Radionuklid durch eine Veränderung der Radionuklidfixierung beeinflusst wird (Vidal et al. 2001).

Eine weitere Möglichkeit sieht vor, durch die Auswahl geeigneter Pflanzenfamilien (zum Beispiel Poaceae), die beispielsweise wenig Cäsium akkumulieren, die Aktivitäten von Radionukliden in der Nahrungskette zu reduzieren. Pflanzenfamilien mit einer hohen Cäsium-Aufnahme (zum Beispiel Chenopodiaceae) könnten dagegen für eine Phytoremediation von kontaminiertem Land, also der Sanierung von belasteten Böden, eingesetzt werden (Broadley et al. 1999).

Nicht nur zwischen den verschiedenen Familien können Unterschiede in der Radionuklid-Akkumulation festgestellt werden, auch die verschiedenen Arten innerhalb einer Familie akkumulieren unterschiedlich hoch Radionuklide. Beispielsweise bei Poaceae konnten bei Roggen (*Secale*) deutlich höhere Cäsiumkonzentrationen als bei Hafer (*Avena*) ermittelt werden (Broadley et al. 1999).

Wiederum in den Arten treten ebenfalls Sortenunterschiede in der Akkumulation von Cäsium und Strontium auf, die für eine Reduktion der internen Strahlenbelastung des Menschen zusätzlich Berücksichtigung finden sollten (Schimmack et al. 2004; Gerstmann und Schimmack 2006; Putyatin et al. 2006; Schneider et al. 2008).

1.4 Cäsium- und Strontium-Aufnahme in Pflanzen

Werden Radionuklide in die Umwelt freigesetzt, so können Pflanzen diese über die Blätter oder die Wurzeln aufnehmen (Carini und Lombi 1997). Unmittelbar nach einem *Fallout* stellt die Blattaufnahme den bevorzugten Weg für die Kontamination von Pflanzen dar, wohingegen langfristig die Radionuklid-Aufnahme über die Wurzeln eine höhere Bedeutung aufweist (Amaral et al. 1994).

Die Pflanzenwurzeln besitzen als Hauptfunktionen die feste Verankerung der Pflanze im Boden sowie die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen. Da die Nährstoffe im Boden nicht homogen verteilt sind, versuchen Pflanzen die Aufnahme der Nährstoffe zu erhöhen, indem sie ihr Wurzelsystem anpassen (Lopez-Bucio et al. 2003).

1.4.1 Apoplastischer und symplastischer Aufnahme- und Transportweg in der Wurzel

Wasser und Nährstoffe können im Rindenparenchym in der Wurzelrinde (Cortex) sowohl apoplastisch über den Zellzwischenraum als auch symplastisch über Plasmodesmata transportiert werden. Beim extrazellulären apoplastischen Transport erfolgt erst am Casparischen Streifen die Aufnahme in den Symplasten.

Wurzeln nehmen das nicht essentielle Element Cäsium, das große Ähnlichkeiten zu dem essentiellen Element Kalium besitzt, als einwertiges Kation aus der Bodenlösung auf. Im Vergleich zu Kalium absorbieren die Wurzeln Cäsium jedoch weniger effizient. Bei der Aufnahme muss das Cäsium-Ion mehrere Zellschichten passieren.

Von außen gesehen geschieht der Cäsium-Transport von den Wurzelhaaren über die Rhizodermis, die Wurzelrinde, die Endodermis zum Zentralzylinder durch das Xylem in den Spross (siehe Abb. 1.2) (White und Broadley 2000; Zhu und Smolders 2000; White et al. 2003).

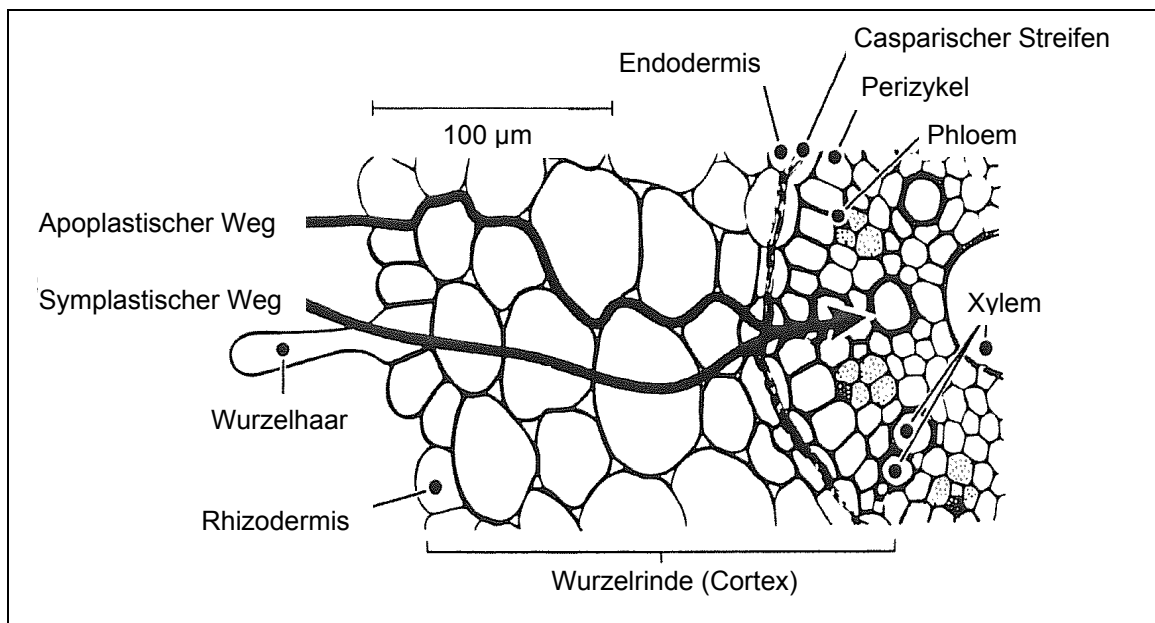


Abb. 1.2: Symplastischer und apoplastischer Aufnahmeweg der Cäsium-Kationen (White et al. 2003)

Ein Großteil der Cäsium-Kationen wird im symplastischen Weg über die mit Plasmodesmata verbundenen Wurzelzellen transportiert und nur ein geringer Anteil apoplastisch im Zellzwischenraum. Cäsium-Ionen müssen somit beim Transport bis zum Xylem mindestens zwei Mal eine Plasmamembran durchqueren (White und Broadley 2000; White et al. 2003; Hampton et al. 2004; Hampton et al. 2005; Sahr et al. 2005). Bis jetzt gibt es bei Pflanzen keine Hinweise auf eine Isotopen-spezifische Cäsium-Aufnahme. Demnach können Pflanzen bei der Aufnahme nicht zwischen dem stabilen ^{133}Cs und den radioaktiven Isotopen wie ^{134}Cs oder ^{137}Cs diskriminieren (White und Broadley 2000; Soudek et al. 2004).

Strontium hat chemisch und physikalisch betrachtet ein ähnliches Verhalten wie Calcium. Ähnlich wie Cäsium ist Strontium kein essentielles Element. Beim essentiellen Element Calcium erfolgt die Aufnahme hauptsächlich über den apoplastischen Weg (Ehlken und Kirchner 2002).

Ob Strontium bis zum Casparischen Streifen ebenfalls großteils apoplastisch transportiert wird, ist zum gegenwärtigen Kenntnisstand noch nicht bekannt.

1 Einleitung

Ähnlich wie bei Cäsium gibt es bei Pflanzen bisher keine Hinweise auf eine Isotopenspezifische Strontium-Aufnahme. So können Pflanzen bei der Aufnahme nicht zwischen den stabilen Sr-Isotopen und dem radioaktiven Sr-Isotop wie ^{90}Sr diskriminieren (Soudek et al. 2006).

1.4.2 Unterschiedliche Verteilung in den Pflanzenorganen

Nach der Wurzelaufnahme akkumulieren Cäsium und Strontium in den verschiedenen Pflanzenorganen in unterschiedlich hohen Konzentrationen. Beispielsweise für die Weinrebe (*Vitis vinifera*, Vitaceae) konnte gezeigt werden, dass Cäsium ^{134}Cs hauptsächlich in den Beeren und Wurzeln und weniger in Blättern, Stiel und Spross akkumuliert wird. Hingegen Strontium ^{85}Sr wird vor allem in Spross und in Blättern akkumuliert. In Stiel, Wurzeln und Beeren finden sich vergleichsweise geringere ^{85}Sr -Konzentrationen (Carini und Lombi 1997).

1.4.3 Beeinflussung der Wurzelaufnahme durch Bodentypen und Nährstoffbedingungen bei Erdkultur

In Erdkultur wird die Cäsium- und Strontium-Aufnahme der Wurzel durch verschiedene Faktoren wie Nährstoffgehalte, Mengen an organischer Substanz und an Tonmineralien, Nährstoff-Kompetitionen und Bodentypen bestimmt.

Eine hohe Radiocäsium-Aufnahme findet man auf Böden mit wenigen Nährstoffen, einem hohen Gehalt an organischer Substanz und einem geringen Anteil an Tonmineralien. Dadurch tritt eine geringe Konkurrenz von Kalium und Ammonium mit Radiocäsium bei der Wurzelaufnahme auf. Andererseits kann eine geringe Radiocäsium-Aufnahme in nährstoffreichen Böden mit einem hohen Gehalt an Tonmineralien angetroffen werden. Es kommt hier zu einer starken Konkurrenz von Kalium und Ammonium mit Radiocäsium, außerdem wird Radiocäsium stark von der Bodenmatrix festgehalten (IAEA 2006).

Radiostrontium wird gut in nährstoffarmen Podsol- und Sandböden, die einen geringen Anteil an organischer Substanz besitzen, aufgenommen. Die Bedingungen der Bodentypen führen zu einer geringen Konkurrenz von Calcium und Radiostrontium.

1 Einleitung

In Gleye- und Torfböden mit einem mittleren bis hohen Gehalt an Nährstoffen und einem hohen Anteil an organischer Substanz tritt eine starke Konkurrenz von Calcium und Radiostrontium auf, wodurch es nur zu einer geringen Radiostrontium-Aufnahme kommt (IAEA 2006).

1.4.4 Genetische Grundlagen der Aufnahme

Die genetische Seite der Cäsium-Aufnahme ist speziell bei *Arabidopsis thaliana* gut charakterisiert, nicht jedoch die Strontium-Aufnahme.

Bei der Cäsium-Aufnahme geschieht der Cäsium-Influx in der Plasmamembran von Wurzelzellen über einwärts gleichrichtende Kaliumkanäle (*inward rectifying K⁺ channels*, KIRCs), spannungsunabhängige Kationenkanäle (*voltage-insensitive cation channels*, VICCs), die auch als nichtspezifische Kationenkanäle (*nonspecific cation channels*, NSCCs) oder als zyklisch Nukleotid gesteuerte Kanäle (*cyclic nucleotide-gated channel*, CNGCs) bezeichnet werden, spannungsabhängige Calciumkanäle (*hyperpolarisation-activated Ca²⁺ channels*, HACCs und *depolarisation-activated Ca²⁺ channels*, DACCs) und K⁺/H⁺-Symporter (*K⁺ uptake permeases*, KUPs und *high affinity K⁺ transporters*, HAKs) (Hampton et al. 2005; Willey 2006).

Die Aufnahme von Cäsium in das Xylem erfolgt wahrscheinlich durch stelare auswärts gleichrichtende Kalium-Kanäle (*stelar outward rectifying K⁺ channels*, SKORs). Der Cäsium-Efflux kann außerdem über auswärts gleichrichtende Kaliumkanäle (*K⁺ outward rectifying channels*, KORCs und *nonselective outward rectifying channels*, NORCs) katalysiert werden (Hampton et al. 2005; Willey 2006).

Bei Pflanzen, die mit ausreichend Kalium versorgt sind, erfolgt die Cäsium-Aufnahme größtenteils über spannungsunabhängige Kationenkanäle (VICCs), die nichtspezifischen Kationenkanäle (NSCCs) beziehungsweise zyklisch Nukleotid gesteuerten Kanäle (CNGCs) entsprechen, wohingegen bei Pflanzen mit Kaliummangel der Großteil der Cäsium-Aufnahme über hoch Affinitäts K⁺-Transporter (HAKs) katalysiert wird (siehe Abb. 1.3) (White und Broadley 2000; Hampton et al. 2005).

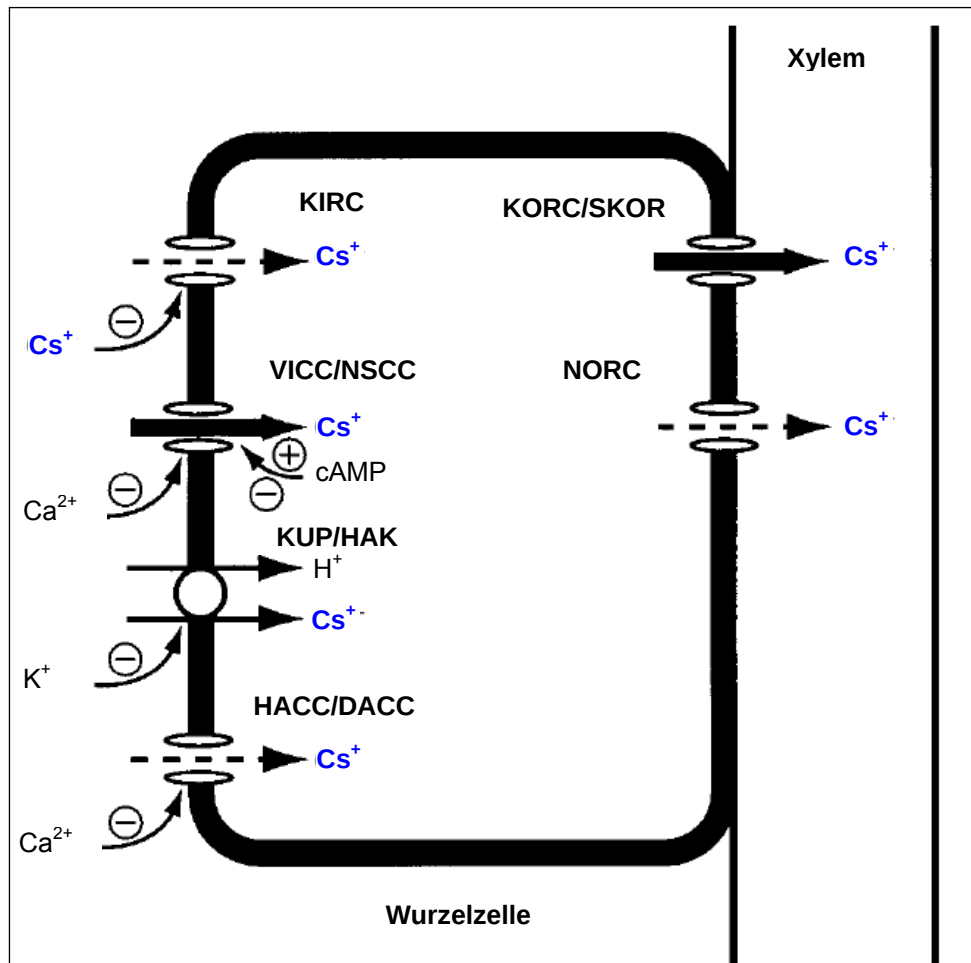


Abb. 1.3: Transportmechanismen der Cäsium-Aufnahme an der Plasmamembran von Wurzelzellen unter physiologischen Bedingungen. Die Pfeilbreite gibt die relative Bedeutung des betreffenden Kanals/Transporters für die Cäsium-Aufnahme an. cAMP: zyklisches Adenosinmonophosphat (White und Broadley 2000)

Die Aufnahme von Strontium geschieht über Calcium-Kanäle (Ehken und Kirchner 2002; IAEA 2006).

Bei den Calcium-Kanälen können drei verschiedene Typen unterschieden werden, die den Strontium-Influx katalysieren könnten. Maxi Kationenkanäle (*maxi cation channel*), spannungsabhängige Kationenkanäle (*voltage dependent cation channel two*, VDCC2) sowie Hyperpolarisationskanäle (*hyperpolarisation-activated Ca^{2+} channels*, HACCs) sind für Strontium Sr^{2+} -Kationen permeabel (White et al. 2002).

1 Einleitung

Die genauen Mechanismen der Wurzel-Aufnahme von Strontium in *Arabidopsis thaliana* sind bisher noch nicht erforscht. Allerdings kann davon ausgegangen werden, dass in Nährlösungen mit niedrigen pH-Werten (4,5-4,7) eine Strontiumkonzentration von 200 μM ähnlich wie eine Calciumkonzentration von 200 μM einer Protonentoxizität an der Wurzel entgegenwirken kann (Koyama et al. 2001).

1.5 Genetische Variabilität der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana*

Arabidopsis thaliana (L.) Heynhold ist im Gegensatz zu den meisten anderen Vertretern der Familie der Brassicaceae, wie beispielsweise *Arabidopsis lyrata*, ein Selbstbefruchter. Selbstbefruchtung kann einerseits zu einer Inzuchtdepression führen, andererseits bringt sie bei der Besiedelung von neuen Territorien Vorteile mit sich und kann deswegen häufig bei Unkraut und Neophyten angetroffen werden (Tang et al. 2007).

Durch die Selbstbefruchtung sind die meisten an Naturstandorten gesammelten *Arabidopsis thaliana*-Populationen Inzuchtlinien und weisen größtenteils ein homozygoten Genom auf. *Arabidopsis thaliana*-Populationen, die sich an unterschiedliche Habitate genetisch angepasst haben, werden auch als Ökotypen bezeichnet.

Arabidopsis thaliana ist eine weltweit verbreitete Spezies, es wurden Fundorte in Europa, Asien, Amerika, Afrika, und Australien dokumentiert (siehe Abb. 1.4) (Alonso-Blanco und Koornneef 2000).



Abb. 1.4: Geographische Verbreitung von *Arabidopsis thaliana* (Koornneef et al. 2004)

grüne Farbe: Verbreitungsgebiet von *Arabidopsis thaliana*; rote Punkte: etwa 300 Akzessionen, die gesammelt wurden und über *Stock Centre* erhältlich sind

Über *Stock Centre* waren im März 2006 mehr als 1400 Akzessionen erhältlich (Shindo et al. 2007).

Durch die große geographische Verbreitung und damit verbunden erheblichen Unterschieden in den Umweltbedingungen entwickelte *Arabidopsis thaliana* eine bemerkenswerte Variation sowohl des Phänotyps als auch des Genotyps. Diese Variation kann sich beispielsweise in der Pflanzengröße sowie der Toleranz gegenüber biotischem (Insekten, Pilze, Bakterien und Viren) oder abiotischem Stress (zum Beispiel Metalle) zeigen (Alonso-Blanco und Koornneef 2000).

Die erbliche Variation zwischen verschiedenen Individuen kann häufig durch eine Aufspaltung mehrerer Gene, deren Allele einen relativ geringen Effekt ausüben, erklärt werden. Dies ist auch der Grund, warum bei der intergenetischen Variation eher quantitative und weniger qualitative Unterschiede gefunden werden (Maloof 2003).

Arabidopsis thaliana besitzt eine kleine Pflanzengröße, einen kurzen Generationszyklus, Selbstfruchtbarkeit, eine große Nachkommenschaft und eine relativ hohe Rekombinationswahrscheinlichkeit (Shindo et al. 2007).

1 Einleitung

Zudem ist seit dem Jahr 2000 die komplette Sequenz des *Arabidopsis thaliana*-Genoms verfügbar (Arabidopsis-Genome-Initiative 2000). Daher ist *Arabidopsis thaliana* als Modellorganismus gut geeignet, um in einer QTL-Analyse (*Quantitative-Trait-Locus* Analyse) die für ein quantitatives Merkmal verantwortlichen genetischen Faktoren zu erforschen (Shindo et al. 2007).

1.6 Hintergrund und Fragestellung

Die Wissenschaftler waren sich schon frühzeitig darüber im Klaren, dass sowohl Röntgenstrahlen als auch Strahlen von künstlichen radioaktiven Stoffen nicht nur positive, sondern auch negative Auswirkungen haben können. Während Röntgendiagnostik und Strahlenbehandlung bei Krebserkrankungen als Erfolg verbucht wurden, beobachtete man gleichzeitig bei den Personen, die mit den ‚neuen Werkzeugen‘ umgingen, ein Risiko für Strahlenschäden (Lindell 2004).

Eine langfristige Strahlenexposition durch künstliche Radionuklide wird beim Menschen überwiegend von Radiocäsium (^{137}Cs , physikalische Halbwertszeit 30,17 Jahre) und Radiostrontium (^{90}Sr , physikalische Halbwertszeit 28,64 Jahre) verursacht (IAEA 2006). Radiocäsium war Hauptbestandteil der beiden großen radioaktiven *Fallouts* des 20. Jahrhunderts, des Kernwaffenfallouts, Hauptperiode von 1952 bis 1963, und des Tschernobyl-*Fallouts* von 1986 (White und Broadley 2000). Dagegen wurde Radiostrontium hauptsächlich im Kernwaffen-*Fallout* und nur in geringerem Maß während des Tschernobyl-*Fallouts* deponiert (Tsukada et al. 2005; IAEA 2006).

Als Folge dieser *Fallouts* sind alle Böden in Mitteleuropa mit Radiocäsium und Radiostrontium kontaminiert. Beide Radionuklide werden von den Pflanzenwurzeln aufgenommen, so dass alle auf diesen Böden wachsenden Pflanzen und die einheimischen Nahrungsmittel der dort lebenden Menschen sowohl Radiocäsium als auch Radiostrontium enthalten, allerdings in sehr unterschiedlichen Konzentrationen.

Radiocäsium wird nach der Aufnahme in den Menschen im Weichteilgewebe abgelagert, Radiostrontium in den Knochen deponiert (IAEA 2006). Daraus resultiert eine interne Strahlenexposition des Menschen durch die von ihm selbst erzeugten künstlichen Radionuklide. Zusätzlich ist auch die externe Strahlenexposition des Menschen durch die Gammastrahlung des im Boden befindlichen ^{137}Cs beziehungsweise seines Tochternuklids, des metastabilen Bariums $^{137\text{m}}\text{Ba}$ von Bedeutung.

1 Einleitung

Schon während des Kernwaffenfallouts und in erheblich gesteigertem Ausmaß nach dem Tschernobyl-*Fallout* wurden zahlreiche Untersuchungen durchgeführt, um die durch die *Fallout*-Nuklide verursachte Strahlendosis des Menschen zu reduzieren.

Dies geschah im Hinblick auf die anzutreffende Kontamination in weiten Landstrichen Westeuropas, aber auch im Hinblick auf die Situation in der näheren Umgebung des Tschernobyl-Reaktors. Dort ist die Kontamination des Bodens mit Radiocäsium und Radiostrontium an vielen Orten um den Faktor hundert bis tausend (und darüber hinaus) höher als in Westeuropa (siehe Abb. 1.1.). Diese Kontamination verursacht eine so hohe Strahlendosis, dass ein dauerhafter Aufenthalt ohne Gesundheitsschäden nicht möglich ist. Ein wichtiges Ziel im Fall einer Kontamination ist die Senkung der Strahlenexposition bis auf ein vertretbares Niveau. Falls dies nicht möglich ist, sollten neue Wege gesucht werden, das brachliegende Land in irgendeiner Weise zu nutzen.

Durch die vielfältigen Forschungsaktivitäten zur Reduzierung der Strahlendosis seit 1986 wurden beachtliche Erfolge erzielt, jedoch kein echter Durchbruch, der eine bestimmte Methode vor allen anderen ausgezeichnet hätte. Da sich ein nuklearer Unfall auch in Westeuropa ereignen könnte, sollte nach neuen Wegen gesucht werden, die Strahlendosis signifikant zu senken. Diese Maßnahmen müssen nicht unbedingt alternativ zu anderen, etablierten Methoden sein, sondern sollten eher Ergänzung darstellen.

Seit langem wird der Anbau von Nutzpflanzen-Familien und Nutzpflanzen-Arten mit relativ geringer Aufnahme von *Fallout*-Radionukliden auf kontaminierten Flächen empfohlen (Alexakhin et al. 1993). Erst seit einigen Jahren wird zusätzlich die natürliche genetische Variabilität zwischen den Sorten einer Nutzpflanze ausgenutzt. Beispielsweise bei Weizen oder Mais wird nach bestimmten Sorten gesucht, die relativ zu anderen Sorten weniger (oder mehr) *Fallout*-Nuklide aufnehmen (Schimmack et al. 2004; Gerstmann und Schimmack 2006; Putyatin et al. 2006; Schneider et al. 2008). Diese Strategie hat den Vorteil, dass die sozialen und wirtschaftlichen Folgen der radioaktiven Kontamination minimiert werden können, weil die sonst brach liegenden Flächen wieder bewirtschaftet werden (Alexakhin et al. 1993).

In den letzten Jahren wurden nun aber die Transportwege der Radionuklide von der Bodenlösung in die Wurzelzellen der Pflanzen und von diesen in essbare Pflanzenteile auf molekularbiologischer Ebene mehr und mehr aufgeklärt (Zhu und Smolders 2000; Ehlken und Kirchner 2002).

1 Einleitung

Daher liegt der Versuch nahe, die genetischen Faktoren für die in manchen Sorten beobachtete verringerte oder erhöhte Radionuklid-Akkumulation aufzuklären. Folglich könnten die identifizierten Gene die Grundlage zur Züchtung von ‚safe crops‘, gentechnisch veränderten Nutzpflanzen mit einer deutlich reduzierten Radionuklid-Akkumulation, darstellen. Wenn dies gelänge, eröffneten sich völlig neue Möglichkeiten, die durch *Fallout*-Nuklide in Nahrungsmitteln verursachte interne Strahlendosis des Menschen zu reduzieren.

1.7 Zielsetzung der Arbeit

In der vorliegenden Arbeit sollten die molekularbiologischen und genetischen Grundlagen der Radiocäsium- und Radiostrontium-Akkumulation über die Wurzeln in dem Modellorganismus *Arabidopsis thaliana* untersucht werden:

- Bestimmung der Versuchsbedingungen (Cäsium- und Strontium-Toxizität, Erntezeitpunkt) für Aufnahmeexperimente
- Ermittlung der natürlichen genetischen Variabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation in einer Kollektion von 86 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen (Nordborg et al. 2005)
- Identifikation der genetischen Faktoren mit einem quantitativen Einfluss auf die Cäsium- beziehungsweise Strontium-Akkumulation mittels einer QTL-Analyse
- Korrelationsanalyse der Cäsium-/Kalium-Akkumulation sowie der Strontium-/Calcium-Akkumulation
- Abschätzung der Einflussfaktoren Umwelt und Genotyp auf die Merkmale Cäsium- und Strontium-Akkumulation in einer Heritabilitätsanalyse

2 Material und Methoden

2 Material und Methoden

2.1 Material

2.1.1 Pflanzenmaterial

Für die Experimente wurde eine Kollektion von 96 Akzessionen (Ökotypen) der Spezies *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynhold verwendet (siehe Tab 2.1). Dieses Set entwickelten Joy Bergelson, Martin Kreitman und Magnus Nordborg (Nordborg et al. 2005). Samen der entsprechenden Ökotypen wurden vom *European Arabidopsis Stock Centre* in Nottingham bezogen.

Tab. 2.1: 96 Akzessionen von *Arabidopsis thaliana*

Zugriffsnummer	Name	Herkunft
N22564	RRS-7	USA, Mittlerer Westen (Indiana); North Liberty
N22565	RRS-10	USA, Mittlerer Westen (Indiana); North Liberty
N22566	Knox-10	USA, Mittlerer Westen (Indiana); Knox
N22567	Knox-18	USA, Mittlerer Westen (Indiana); Knox
N22568	Rmx-A02	USA, Mittlerer Westen (Michigan); St. Joseph
N22569	Rmx-A180	USA, Mittlerer Westen (Michigan); St. Joseph
N22570	Pna-17	USA, Mittlerer Westen (Michigan); Benton Harbor
N22571	Pna-10	USA, Mittlerer Westen (Michigan); Benton Harbor
N22572	Eden-1	N Schweden (Harnosand Gebiet); Eden
N22573	Eden-2	N Schweden (Harnosand Gebiet); Eden
N22574	Lov-1	N Schweden (Harnosand Gebiet); Lovvik
N22575	Lov-5	N Schweden (Harnosand Gebiet); Lovvik
N22576	Fab-2	N Schweden (Harnosand Gebiet); Faberget
N22577	Fab-4	N Schweden (Harnosand Gebiet); Faberget
N22578	Bil-5	N Schweden (Harnosand Gebiet); Billaberget
N22579	Bil-7	N Schweden (Harnosand Gebiet); Billaberget
N22580	Var2-1	S Schweden (Skane); Varhallarna
N22581	Var2-6	S Schweden (Skane); Varhallarna
N22582	Spr1-2	S Schweden (Skane); Spratteboda

2 Material und Methoden

Zugriffsnummer	Name	Herkunft
N22583	Spr1-6	S Schweden (Skane); Spratteboda
N22584	Omo2-1	S Schweden (Skane); Ostra Mocklo
N22585	Omo2-3	S Schweden (Skane); Ostra Mocklo
N22586	Ull2-5	S Schweden (Skane); Ullstorp
N22587	Ull2-3	S Schweden (Skane); Ullstorp
N22588	Zdr-1	Tschechische Republik (Brno Gebiet); Zdarec
N22589	Zdr-6	Tschechische Republik (Brno Gebiet); Zdarec
N22590	Bor-1	Tschechische Republik (Brno Gebiet); Borky
N22591	Bor-4	Tschechische Republik (Brno Gebiet); Borky
N22592	Pu2-7	Tschechische Republik (Kroatien); Prudka
N22593	Pu2-23	Tschechische Republik (Kroatien); Prudka
N22594	Lp2-2	Tschechische Republik (Brno Gebiet); Lipovec
N22595	Lp2-6	Tschechische Republik (Brno Gebiet); Lipovec
N22596	HR-5	England; Ascot
N22597	HR-10	England; Ascot
N22598	NFA-8	England; Ascot
N22599	NFA-10	England; Ascot
N22600	Sq-1	England; Ascot
N22601	Sq-8	England; Ascot
N22602	CIBC-5	England; Ascot
N22603	CIBC-17	England; Ascot
N22604	Tamm-2	Finnland; Tammisari
N22605	Tamm-27	Finnland; Tammisari
N22606	Kz-1	Kasachstan; Atasu
N22607	Kz-9	Kasachstan; Atasu
N22608	Got-7	Deutschland; Göttingen
N22609	Got-22	Deutschland; Göttingen
N22610	Ren-1	Frankreich; Rennes
N22611	Ren-11	Frankreich; Rennes
N22612	Uod-1	Österreich; Ottenhof
N22613	Uod-7	Österreich; Ottenhof

2 Material und Methoden

Zugriffsnummer	Name	Herkunft
N22614	Cvi-0	Kapverdische Inseln
N22615	Lz-0	Frankreich; Puy-de-Dome
N22616	Ei-2	Deutschland; Eifel
N22617	Gu-0	Deutschland; Guckingen
N22618	Ler-1	Deutschland; Landsberg
N22619	Nd-1	Deutschland; Niederzenz
N22620	C24	USA; Columbia
N22621	CS22491	Rußland; Konchezero
N22622	Wei-0	Schweiz; Weiningen
N22623	Ws-0	Ukraine; (Wassilewskija)/Djnepr
N22624	Yo-0	USA; Yosemite Nat. Park
N22625	Col-0	USA; Columbia
N22626	An-1	Belgien; Antwerpen
N22627	Van-0	Kanada; Univ. von Br. Col., B.C.
N22628	Br-0	Tschechische Republik; Brunn (Brno)
N22629	Est-1	Estland; Estland
N22630	Ag-0	Frankreich; Argentat
N22631	Gy-0	Frankreich; La Miniere
N22632	Ra-0	Frankreich; Randan, Puy-de-Dome
N22633	Bay-0	Deutschland; Bayreuth
N22634	Ga-0	Deutschland; Gabelstein
N22635	Mrk-0	Deutschland; Markt/Baden
N22636	Mz-0	Deutschland; Merzhausen/Ts.
N22637	Wt-5	Deutschland; Wietze
N22638	Kas-1	Indien; Kaschmir
N22639	Ct-1	Italien; Catania
N22640	Mr-0	Italien; Monte/Tosso
N22641	Tsu-1	Japan; Tsu
N22642	Mt-0	Libyen; Martubad/Cyrenaika
N22643	Nok-3	Niederlande; Noordwijk
N22644	Wa-1	Polen; Warschau
N22645	Fei-0	Portugal; St. Maria d. Feiria

2 Material und Methoden

Zugriffsnummer	Name	Herkunft
N22646	Se-0	Spanien; San Eleno
N22647	Ts-1	Spanien; Tossa de Mar
N22648	Ts-5	Spanien; Tossa de Mar
N22649	Pro-0	Spanien; Proaza, Asturias
N22650	LL-0	Spanien; Llagostera
N22651	Kondara	Tadschikistan; Khurmatov
N22652	Shahdara	Tadschikistan; Pamiro-Alay
N22653	Sorbo	Tadschikistan; Kurmatov
N22654	Kin-0	USA; Kindalville, MI
N22655	Ms-0	Rußland; Moskau
N22656	Bur-0	Irland; Burren
N22657	Edi-0	UK; Edinburgh
N22658	Oy-0	Norwegen; Oystese
N22659	Ws-2	Rußland; Wassilewskija

Außerdem wurde ein Core-Pop18 Minimal Set der Bay-0 x Shahdara RIL (*Recombinant Inbred Line*) Population vom *European Arabidopsis Stock Centre* benutzt.

2.1.2 Pflanzenkammern

Um eine hohe Reproduzierbarkeit zu gewährleisten, wurden die Pflanzen unter kontrollierten Bedingungen angezogen. Die drei Pflanzenkammern, die für die Experimente verwendet wurden, variierten nur wenig in ihren Parametern (siehe Tab 2.2).

2 Material und Methoden

Tab. 2.2: Parameter der drei verwendeten Pflanzenkammern

	Pflanzenkammer 1	Pflanzenkammer 2	Pflanzenkammer 3
Standort	Institut für Strahlenschutz	Institut für Biochemische Pflanzenpathologie (Durner/von Rad)	Institut für Biochemische Pflanzenpathologie (Schäffner)
Licht/Dunkel-Regulation	16h/8h	14h/10h	16h/8h
Lichtintensität	120-150 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$	70-90 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$	140-180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$
Temperatur	23-25°C	18-20°C	22-24°C
Relative Luftfeuchtigkeit	55-65 %	60-70 %	55-60 %

2.1.3 Chemikalien und Verbrauchsmaterial

2.1.3.1 Hydroponische Kultur

Tab. 2.3: Chemikalien und Verbrauchsmaterialien für hydroponische Kultur

Chemikalien und Verbrauchsmaterialien	Hersteller
Bacto Agar	Becton, Dickinson and Company, Sparks, USA
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
CsCl , p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
Ethylendiamintetraessigsäure Eisen-Natrium-salz (Fe-EDTA)	Merck, Darmstadt, Deutschland
H_3BO_3 , p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
Haushaltsbleiche Danklorix	Colgate-Palmolive, New York, USA
KCl , p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
KH_2PO_4 , p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
KNO_3 , p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland

2 Material und Methoden

Chemikalien und Verbrauchsmaterialien	Hersteller
MnSO ₄ *H ₂ O, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
Na ₂ O ₃ Si*9H ₂ O, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
NaCl, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
NaH ₂ PO ₄ , p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
(NH ₄) ₆ Mo ₂₄ *4H ₂ O, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
2-(N-Morpholino) Ethansulfonsäure (MES)	Roth, Karlsruhe, Deutschland
Reaktionsgefäße, 1,5 ml	Eppendorf, Hamburg, Deutschland
Sr Cl ₂ *6H ₂ O, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
Zählröhrchen Minis 1000, 4 ml	Zinsser Analytic, Frankfurt, Deutschland
ZnSO ₄ *7H ₂ O, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland

2.1.3.2 Genotypisierung

Tab. 2.4: Chemikalien und Verbrauchsmaterial für die Genotypisierung

Chemikalien und Verbrauchsmaterial	Hersteller
Adhäsiver PCR-Film	Abgene, Epsom, UK
DNA Agarose	Biozym, Hess. Oldendorf, Deutschland
dNTP-Set (dATP, dCTP, dGTP, dTTP)	Fermentas, St.Leon-Rot, Deutschland
Eisessig, suprapur	Merck, Darmstadt, Deutschland
Ethidiumbromid, für Biochemie	Merck, Darmstadt, Deutschland
Ethylendiamintetraessigsäure (EDTA)	Merck, Darmstadt, Deutschland
Glyzerin, p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland
Homogenisator (Polypropylen-Pistill)	Roth, Karlsruhe, Deutschland
1 Kb DNA-Leiter	Invitrogen, Carlsbad, USA
O'Gene Ruler DNA-Leiter, Low Range	Fermentas, St.Leon-Rot, Deutschland
Oligonukleotide	Metabion, Martinsried, Deutschland
Orange G	Merck, Darmstadt, Deutschland
Restriktionsendonukleasen	Fermentas, St.Leon-Rot, Deutschland
Saccharose, doppelt kristallisiert	Duchefa, Haarlem, Niederlande

2 Material und Methoden

Chemikalien und Verbrauchsmaterial	Hersteller
Taq DNA-Polymerase	Invitrogen, Carlsbad, USA
Thermo-Fast 48 Platte	Abgene, Epsom, UK
Thermo-Fast 96 Platte mit Rand, niedrig	Abgene, Epsom, UK
Tris(hydroxymethyl)-Aminomethan (TRIS), p.a.	Merck, Darmstadt, Deutschland

2.1.3.3 Radiocäsium und Radiostrontium

Tab. 2.5: Radiocäsium und Radiostrontium

Chemikalien	Hersteller
¹³⁴ Caesium-Lösung 0,1 M HCl 100 µg Cs/ml (stabiler Träger für ¹³⁴ Cs)	AEA Technology, Braunschweig, Deutschland
⁸⁵ Strontium-Lösung 0,5 M HCl 1000 µg Sr/ml (stabiler Träger für ⁸⁵ Sr)	Perkin Elmer, Boston, USA

2.1.4 Geräte

Tab. 2.6: Geräte

Geräte	Hersteller
Analysenwaage ABJ 220	Kern, Balingen, Deutschland
Analysenwaage PT 6	Sartorius, Göttingen, Deutschland
Automatisches Gammapektrometer Gamma Counter 1480 Wallac WIZARD	Perkin Elmer, Boston, USA
Lyophilisator Beta A	Christ, Osterode, Deutschland
Feinwaage 572-45	Kern, Balingen, Deutschland
Thermal Cycler PTC-200 Peltier	MJ Research, Waltham, USA
Thermal Cycler PTC-225 Peltier	MJ Research, Waltham, USA

2 Material und Methoden

Geräte	Hersteller
Wasser System Ultrapur: <u>Wasser:</u> Leitfähigkeit: 0,055 $\mu\text{S}/\text{cm}$ TOC-Gehalt: < 1 ppb Endotoxine: < 0,001 EU/ml	SG Water, Barsbüttel, Deutschland

2.1.5 Software Programme

Tab. 2.7: Software Programme

Software Programme	Hersteller
JoinMap 4	(Ooijen 2006) Kyazma, Wageningen, Niederlande
MapQTL 5	(Ooijen 2004) Kyazma, Wageningen, Niederlande
Primer3	(Skaletsky 2000)
SNP2CAPS	(Thiel et al. 2004)
STATISTICA 6.1	(StatSoft 2004) StatSoft ,Tulsa, USA

2.2 Methoden

2.2.1 Pflanzenanzucht

2.2.1.1 Vermehrung zur Samennachzucht

Für die Samennachzucht wurden Samen von *Arabidopsis thaliana* auf einem 1:4 Gemisch aus Sand und Torf ausgesät, mit Frischhaltefolie abgedeckt und für mindestens drei Tage bei 4°C stratifiziert. Danach wurde die Schale in eine Pflanzenkammer gestellt. Etwa acht Wochen nach der Aussaat wurden nur die spät blühenden Ökotypen für vier Wochen bei 4°C vernalisiert. Nach weiteren vier Wochen in der Pflanzenkammer setzte auch bei den meisten spät blühenden Ökotypen die Blüte ein.

2 Material und Methoden

2.2.1.2 Hydroponische Kultur

Für die hydroponische Kultur wurde eine definierte Nährlösung nach Gibeaut, Hulett et al. (Gibeaut et al. 1997) hergestellt.

Tab. 2.8: Nährlösung nach Gibeaut, Hulett et al. (Gibeaut et al. 1997)

Chemikalien	Konzentration (mM)
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	1,5
KNO_3	1,25
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,75
KH_2PO_4	0,5
$\text{Na}_2\text{O}_3\text{Si} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$	0,1
Fe-EDTA	0,072
KCl	0,05
H_3BO_3	0,05
$\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0,01
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,002
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0,0015
$(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0,000075

Es wurde zusätzlich 0,5 g/l MES-Puffer der Nährlösung hinzugefügt und der pH-Wert zwischen 5,7 und 5,8 eingestellt.

Vor der Aussaat wurden die Samen mit einer 30% Haushaltsbleiche (enthält 2,8% Natriumhypochlorit) für zehn Minuten oberflächensterilisiert und anschließend viermal mit deionisiertem Wasser gespült. Um die Samenruhe zu brechen, erfolgte eine Stratifikation der Samen bei 4°C für vier bis sechs Tage.

Für die hydroponische Kulturmethode wurden Reaktionsgefäße mit 0,65% Bacto-Agar so befüllt, dass der Agar eine konvexe Wölbung der Oberfläche aufwies. Nach dem Abkühlen wurden die Spitzen der Reaktionsgefäße abgesägt und auf die Oberfläche des Bacto Agars drei bis fünf stratifizierte Samen gelegt.

2 Material und Methoden

Anschließend wurde das flüssige Nährmedium nach Gibeaut, Hulett et al. in Polypropylen-Container gefüllt, die Ständer mit Reaktionsgefäßen hineingestellt und mit Frischhaltefolie abgedeckt (Gibeaut et al. 1997). Für die Keimung wurden die Gefäße in die Pflanzenkammer gestellt.

Sieben Tage nach der Aussaat wurden die Sämlinge so ausgedünnt, dass nur noch 1 Pflanze pro Reaktionsgefäß übrig blieb.

Zehn Tage nach der Aussaat, wurde die Folie entfernt und die Pflanzen in eine neue Nährlösung überführt. Falls erforderlich, wurden dieser Nährlösung (Radio)Cäsium oder (Radio)Strontium zugefügt.

20 Tage nach der Aussaat (falls in Kammer 1 oder Kammer 3 gewachsen) und 23-24 Tage nach der Aussaat (falls in Kammer 2 gewachsen) wurden die Pflanzen abgeerntet (siehe Abb. 2.1).

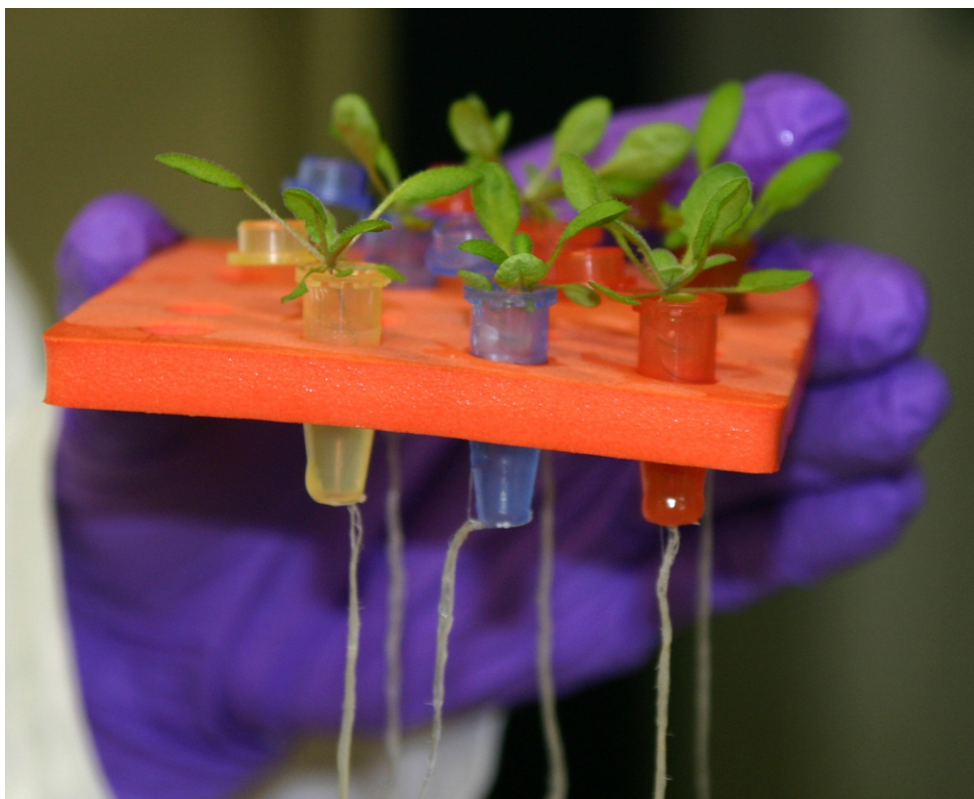


Abb. 2.1: *Arabidopsis thaliana* in hydroponischer Kultur, 20 Tage nach der Aussaat in Kammer 1

Nach der Ernte wurde zuerst das Frischgewicht der Proben durch Wiegen bestimmt. Zur Bestimmung des Trockengewichts wurden die Proben in der Lyophille gefriergetrocknet und anschließend erneut gewogen.

2.2.1.3 Kreuzungen von *Arabidopsis thaliana*

Um eine segregierende Population aufzubauen, wurden zwei verschiedene Ökotypen (A und B) von *Arabidopsis thaliana* miteinander gekreuzt.

Für die Kreuzung wurden Blütenknospen von Ökotyp A verwendet, die kurz vor dem Aufblühen standen und noch nicht befruchtet waren.

Unter Verwendung einer Pinzette und eines Binokulars wurde zuerst das Karpell freigelegt und anschließend die Stamina entfernt. Zur Bestäubung wurden reife Stamina von einem anderen Ökotyp B auf das Karpell von Ökotyp A getupft.

Nachdem sich das Karpell zur Schote entwickelt hat, wurden die Samen ausgesät und die F1-Pflanzen auf Heterozygotie getestet.

2.2.2 Bestimmung der Konzentrationen von Cäsium, Strontium, Kalium, Calcium, Magnesium und Natrium

Proben, die ausschließlich stabile Cäsium- und stabile Strontium-Isotope enthielten, wurden von Univ. Doz. Dr. Bernhard Michalke im Institut für Ökologische Chemie am Helmholtz Zentrum München gemessen. Für die Ermittlung der Konzentrationen von Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium wurde die induktiv gekoppelte Plasma-Emissionsspektrometrie (ICP-OES) eingesetzt. Cäsium- und Strontiumkonzentrationen hingegen wurden mit induktiv gekoppelter Plasma-Massenspektrometrie (ICP-MS) bestimmt.

Proben, die radioaktives Cäsium oder radioaktives Strontium aufwiesen, wurden mit Hilfe eines automatischen Gammaspektrometers gemessen. Um eine optimale Messgeometrie zu gewährleisten, wurde der Spross in dem Zählröhrchen auf weniger als 5 mm Höhe komprimiert. Da sich die Energien der Gammaquanten von ^{134}Cs und ^{85}Sr deutlich unterscheiden, konnten von beiden Isotopen gleichzeitig ihre Konzentrationen in einer Probe bestimmt werden (siehe Abb. 2.2).

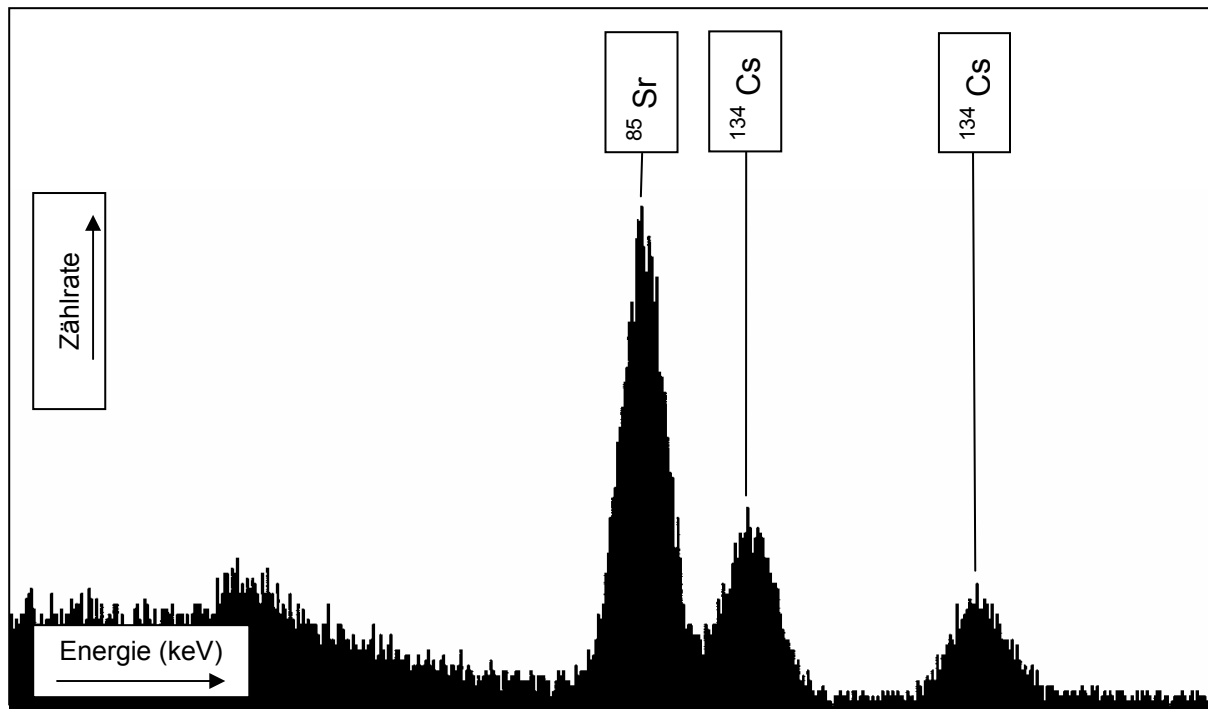


Abb. 2.2: Gammaspektrum von ^{134}Cs (Peaks: 605 und 796 keV) und ^{85}Sr (Peak: 514 keV)

Ein *Multi Isotope Assay* (MIA)-Programm wurde in Bezug auf die Messzeiten so optimiert, dass die berechneten Messfehler weniger als 1% betrugen. Dabei wurde der Untergrund stets berücksichtigt und jede Messung einmal wiederholt. Die Mindestzählzeit betrug zwei Minuten.

Für alle Proben wurden Transferfaktoren bestimmt. Hierzu wurden aus jeder Schale 4 ml radioaktives Medium (enthält 12 nmol Cäsium bzw. 40 nmol Strontium) entnommen, die Impulse gemessen und ins Verhältnis zu den in der Probe enthaltenen Impulsen gesetzt.

2.2.3 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung wurde mit Hilfe des STATISTICA 6.1 Programms (StatSoft 2004) durchgeführt. Für die Prüfung auf Normalverteilung wurde der Kolmogorov-Smirnov-Test verwendet. Für den statistischen Vergleich zwischen zwei unabhängigen Gruppen wurde der nicht parametrische Mann-Whitney U-Test eingesetzt. Dieser Test setzt keine Normalverteilung der einzelnen Gruppen voraus.

2 Material und Methoden

Falls die Normalverteilung gesichert war, konnte mit der mehrfaktoriellen Varianzanalyse ANOVA (*Analysis of Variance*) der Beitrag mehrerer einzelner Faktoren (Prädiktoren) auf eine abhängige Variable ermittelt werden.

Falls die Normalverteilung nicht gesichert war, wurde eine mehrfaktorielle Varianzanalyse mit Kruskal-Wallis durchgeführt.

2.2.4 Genotypisierung und Errechnung einer genetischen Karte

2.2.4.1 DNA-Extraktion mit Saccharose-Präparation nach Berendzen, Searle et al. (Berendzen et al. 2005)

Für die Genotypisierung wurde zuerst DNA nach Berendzen, Searle et al. präpariert (Berendzen et al. 2005).

Im ersten Schritt wurde Blattmaterial von etwa sechs Wochen alten *Arabidopsis thaliana* Pflanzen geerntet. Hierfür wurden Blattscheiben mit Hilfe des Deckels eines 0,5 ml Reaktionsgefäßes ausgestanzt und in flüssigem Stickstoff schockgefroren. Bis zur weiteren Verwendung wurden die Proben bei -80°C gelagert.

Vor Beginn der Präparation wurde ein DNA-Extraktionspuffer aus 300 mM Saccharose, 500 mM NaCl und 50 mM Tris-HCl (pH 7,5) hergestellt. Für die Probenaufarbeitung wurde dann das Blattgewebe (etwa 10 mg) auf Eis mit 200 µl Saccharose-Lösung versetzt und mit Hilfe eines Polypropylen-Pistills homogenisiert.

Die Proben wurden anschließend für 10 Minuten bei 99-100°C im Heizblock inkubiert.

Zur Abtrennung von Substanzen, die die PCR-Amplifikation inhibieren würden, wurde die Probe 1 Minute bei 9000 g abzentrifugiert und der DNA/RNA-Überstand in ein neues Reaktionsgefäß überführt. Das Zentrifugieren mit anschließendem Überführen des Überstandes wurde zweimal wiederholt.

Bis zur weiteren Verarbeitung wurde die *Template*-DNA bei -20°C gelagert.

2.2.4.2 PCR-Amplifikation spezifischer DNA-Fragmente

Die Amplifikation der DNA-Fragmente wurde in einem Reaktionsvolumen von 9 µl wie folgt durchgeführt.

2 Material und Methoden

Tab. 2.9: Komponenten für 9 µl PCR-Mix

Komponente	Konzentration
10x PCR-Puffer, ohne MgCl ₂ (200mM Tris-HCl (pH 8,0), 500mM KCl)	1 x
dNTP-Mix	0,2 mM
Oligonukleotid <i>forward</i>	0,25 µM
Oligonukleotid <i>reverse</i>	0,25 µM
MgCl ₂	1,5 mM
Taq-Polymerase (5 Einheiten/µl)	1,8 Einheiten
Template-DNA aus Saccharose-Präparation (Berendzen et al. 2005)	0,36 µl

Der folgenden Tabelle 2.10 lässt sich der optimierte Temperatur- und Zeitablauf der PCR entnehmen.

Tab. 2.10: Optimierter Temperatur- und Zeitablauf für PCR mit 52°C, 55°C oder 58°C *Annealing*-Temperatur

Schritt	Temperatur	Zeit	Zykluszahl
1. Denaturierung	94°C	2 min	1
2. Denaturierung	94°C	30 sec	40
3. Primer-Annealing	52°C	30 sec	
	55°C		
	58°C		
4. Extension	72°C	1 min	
5. Extension	72°C	10 min	1
7. Kühlung	20°C	1 min	1

2.2.4.3 Verdau des PCR-Amplifikats mit Restriktionsendonukleasen

Für eine CAPS (Cleavage Amplified Polymorphic Sequences)-Analyse wurden dem PCR-Produkt folgende Reagenzien hinzugefügt. Das Gesamtvolumen betrug am Ende 20 µl. Die Proben wurden drei Stunden inkubiert.

2 Material und Methoden

Tab. 2.11: Komponenten für Verdau mit Restriktionsendonukleasen

Komponente	Konzentration
Restriktionsendonuklease	1 Einheit
spezifischer Restriktionspuffer	0,5 x
PCR-Amplifikat	9 µl
Wasser (bidestilliert)	10,35 µl

2.2.4.4 Auftrennung der DNA-Fragmente in der Gelelektrophorese

Für die Auftrennung der DNA-Fragmente wurde eine Gelelektrophorese eingesetzt. Sowohl für die Agarosegele als auch als Laufmittel wurde TAE-Puffer verwendet.

Tab. 2.12: Zusammensetzung TAE-Puffer

Komponente	Menge für Gesamtvolumen 1 l
TRIS	242 g
Eisessig	57,1 ml
0,5 M EDTA (pH 8,0)	100 ml

Die Agarose-Konzentration der Gele betrug 2%.

Zur Herstellung von Agarosegelen wurde die Suspension aus Agarose und TAE-Puffer in der Mikrowelle aufgekocht und auf etwa 60°C abgekühlt. 100 ml gelöstes Gel wurden mit 4 µl wässriger Ethidiumbromidlösung (10 mg/ml) versetzt und in Gelträger gegossen.

Anschließend wurden die 20 µl DNA-Lösung mit 4 µl 5 x Auftragspuffer resuspendiert.

Tab. 2.13: Zusammensetzung 5 x Auftragspuffer

Komponente	Konzentration
Glyzerin	50 %
TAE-Puffer	5 x
Orange G	0,02 %

2 Material und Methoden

Das mit Auftragspuffer vermischte PCR-Amplifikat wurde aufgetragen und etwa 90 min bei 50 V-Limitierung aufgetrennt.

2.2.4.5 Berechnung einer genetischen Karte

Die Daten aus der Genotypisierung wurden benutzt, um eine genetische Karte zu errechnen. Hierfür wurde das Programm JoinMap 4 (Ooijen 2006) verwendet.

Als Populationstyp wurde F2 gewählt, insgesamt wurden 77 Marker von 108 F2-Individuen analysiert.

2.2.5 QTL(Quantitative Trait Locus)-Analyse

Die QTL(*Quantitative-Trait-Locus*)-Analyse wird eingesetzt, um den Einfluss einer bestimmten Region eines Chromosoms auf die Ausprägung eines phänotypischen, quantitativen Merkmals zu charakterisieren.

Hierzu wurde die genetische Karte mit den phänotypischen Daten verrechnet. Das Software-Programm MAPQTL 5 (Ooijen 2004) fand hier Verwendung.

Um die Signifikanzen einzelner Marker zu überprüfen, wurde eine nicht parametrische Kruskal Wallis-Analyse durchgeführt. Dieser Test ordnet zuerst die Individuen nach ihren phänotypischen Werten an und vergibt dann Ränge. Anschließend werden Rangsummen bezüglich der genotypischen Klassen gebildet und die Testgröße Rangsumme auf Signifikanz getestet.

Mit Hilfe des *Intervall Mapping* wurden LOD(*Logarithm of Odds*)-Scores, die Kartenpositionen und der Anteil der phänotypischen Varianz eines potentiellen QTL errechnet.

Das 5%-Signifikanzniveau der LOD-Scores wurde durch einen Permutationstest von 2000 Permutationen ermittelt.

Zur Berechnung der QTL-Anaylsen wurden als phänotypische Daten die arithmetischen Mittelwerte aus den beiden Durchgängen eingesetzt.

2.2.6 Berechnung der Parameter Transferfaktor (TF) und Diskriminierungsfaktor (DF) für Cäsium und Strontium

Um die Akkumulation von Cäsium und Strontium in den Pflanzen genauer zu charakterisieren, wurden aus den Originaldaten die folgenden Parameter berechnet: der Transferfaktor (TF) und der Diskriminierungsfaktor (DF).

2.2.6.1 Berechnung des Transferfaktors (TF)

Der Transferfaktor (TF) charakterisiert das Ausmaß, in dem Elemente aus dem Boden in die Pflanze aufgenommen beziehungsweise angereichert werden (Monira et al. 2005).

Da der Großteil des Cäsiums in der Pflanze im Gewebewasser lokalisiert ist, ist es sinnvoll Cäsiumkonzentrationen nicht nur auf das Trockengewicht oder das Frischgewicht, sondern auch auf das Gewebewasser zu beziehen (Smolders und Shaw 1995).

Alle Versuche wurden in hydroponischer Kultur durchgeführt. Deswegen ist zur Berechnung des Cäsium-Transferfaktors Cäsium (Gewebewasser) ins Verhältnis gesetzt worden zu Cäsium (Medium) (Smolders et al. 1996). Für den Strontium-Transferfaktor wurde Strontium (Frischgewicht) ins Verhältnis gesetzt zu Strontium (Medium).

$$TF(Cs) = \frac{\text{Cäsiumkonzentration (Gewebewasser)}}{\text{Cäsiumkonzentration (Medium)}}$$

$$TF(Sr) = \frac{\text{Strontiumkonzentration (Frischgewicht)}}{\text{Strontiumkonzentration (Medium)}}$$

2.2.6.2 Berechnung des Diskriminierungsfaktors (DF)

Da Pflanzenwurzeln Cäsium im Vergleich zu Kalium weniger stark absorbieren, wurde ein Cs/K- Diskriminierungsfaktoren (DF) berechnet (Smolders et al. 1996). Zusätzlich wurde analog ein Sr/Ca-Diskriminierungsfaktor (DF) bestimmt.

2 Material und Methoden

$$DF(Cs) = \frac{\text{Cäsiumkonzentration (Pflanze/TG) / Kaliumkonzentration (Pflanze/TG)}}{\text{Cäsiumkonzentration (Medium) / Kaliumkonzentration (Medium)}}$$

$$DF(Sr) = \frac{\text{Strontiumkonzentration (Pflanze/TG) / Calciumkonzentration (Pflanze/TG)}}{\text{Strontiumkonzentration (Medium) / Calciumkonzentration (Medium)}}$$

2.2.7 Abschätzung der Heritabilität (im weiteren Sinn)

Allgemein gibt die Heritabilität (im weiteren Sinn) das Verhältnis der genotypischen Varianz zur phänotypischen Varianz an (Toker 2004). Zur Berechnung des Heritabilitäts-Koeffizienten h^2 wurde die zweifaktorielle oder dreifaktorielle ANOVA (*Analysis of Variance*) von STATISTICA 6.1 eingesetzt (Schneider et al. 2008).

$$h^2 = \frac{\text{genotypische Varianz}}{\text{phänotypische Varianz}} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}$$

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + (\sigma_{gy}^2/y) + (\sigma_{go}^2/o) + (\sigma_{goy}^2/oy) + (\sigma_e^2/roy)$$

o: Ort

y: Jahr

r: Wiederholung

e: Fehler

2 Material und Methoden

Für die Berechnung der einzelnen Varianzen wurden die mittleren Abweichungsquadrate (MQ) verwendet. Diese wurden mit Hilfe von Statistica 6.1 bestimmt.

$$\sigma_e^2 = MQ_F$$

$$\sigma_g^2 = (MQ_G - MQ_{GY} - MQ_{GO} + MQ_{GOY}) / roy$$

$$\sigma_{gy}^2 = (MQ_{GY} - MQ_{GOY}) / ro$$

$$\sigma_{go}^2 = (MQ_{GO} - MQ_{GOY}) / ry$$

$$\sigma_{goy}^2 = (MQ_{GOY} - MQ_F) / r$$

MQ: mittlere Abweichungsquadrate

F: Fehler

G: Genotyp

Y: Jahr

O: Ort

3 Ergebnisse

Von den 96 Akzessionen der Ökotypenkollektion nach Bergelson, Kreitman und Nordborg wurden schließlich 86 Ökotypen charakterisiert. Die restlichen zehn Ökotypen konnten von dem *European Arabidopsis Stock Centre* nicht zur Verfügung gestellt werden.

Bei allen Versuchen wurde der Ökotyp Ler-1 (N22618) zur Normalisierung mitgeführt. Hierdurch wurde eine Vergleichbarkeit zwischen einzelnen Versuchen möglich. Cäsium- beziehungsweise Strontiumkonzentrationen wurden entweder auf das Frischgewicht oder das Trockengewicht bezogen, wobei ungefähr 10% des Frischgewichts die Trockensubstanz und 90% das Gewebewasser ausmachten.

3.1 Bestimmung der Bedingungen für die Cäsium- und Strontium-Aufnahme

3.1.1 Kinetiken der Cäsium- und Strontium-Aufnahme

Um den Verlauf der Akkumulation der Radionuklide Cäsium und Strontium von *Arabidopsis thaliana* Pflanzen in hydroponischer Kultur zu ermitteln, wurde eine Kinetik bezüglich der Parameter Cäsium- und Strontiumkonzentration in der Pflanze, des Frischgewichts pro Pflanze sowie der Wurzellänge (gemessen ab Unterkante des abgeschnittenen Reaktionsgefäßes) angefertigt.

Die Kinetik wurde mit dem gut charakterisierten Ökotyp Ler-1 (N22618) durchgeführt, die Pflanzen wuchsen in Kammer 1. Zehn Tage nach der Aussaat wurden die Pflanzen in neues Medium umgesetzt, dem 0,003 mM Cäsiumchlorid sowie 14,2 kBq/l ¹³⁴Cäsium und 0,01 mM Strontiumchlorid sowie 5,8 kBq/l ⁸⁵Strontium zugefügt wurde.

Für jeden Tag der Kinetik wurden 20 Pflanzen geerntet, die Versuche wurden dreimal wiederholt.

Alle Werte wurden auf den zwölften Tag nach dem Umsetzen in radioaktives Medium, das heißt 22 Tage nach der Aussaat, normalisiert.

3 Ergebnisse

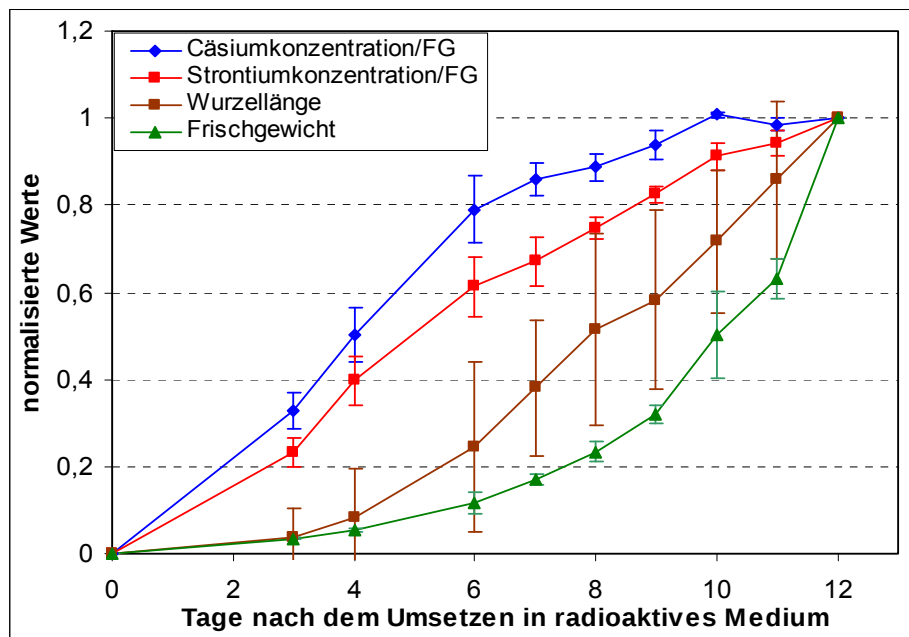


Abb. 3.1: Kinetik der Cäsiumkonzentration, der Strontiumkonzentration, der Wurzellänge und des Frischgewichts bei Ler-1 (N22618), normalisiert auf den zwölften Tag im radioaktiven Medium

Die Cäsium- und die Strontiumkonzentration zeigen eine degressive Steigung, die Wurzellänge eine progressive Steigung und das Frischgewicht eine exponentielle Zunahme (siehe Abb. 3.1). Im Vergleich zur Strontiumkonzentration steigt die Cäsiumkonzentration anfangs stärker an und erreicht früher ein Plateau.

Sowohl die Cäsiumkonzentration als auch die Strontiumkonzentration erreichen schon etwa zehn Tage nach dem Umsetzen in radioaktives Medium ein Plateau.

Somit wurde für die weiteren Versuche der zehnte Tag als Erntezeitpunkt gewählt.

3.1.2 Bestimmung der Chemotoxizität

Da die Aufnahmeversuche im subtoxischen Bereich durchgeführt werden sollten, wurden zuerst die chemotoxischen Grenzen von Cäsium- und Strontiumchlorid bei hydroponisch kultivierten *Arabidopsis thaliana* Pflanzen festgestellt.

Für die Bestimmung wurde ebenfalls der gut charakterisierte Ökotyp Ler-1 (N22618) verwendet, die Pflanzen wuchsen ebenfalls in Kammer 1 heran.

3 Ergebnisse

Zehn Tage nach der Aussaat wurden die Pflanzen in Medium umgesetzt, dem die entsprechenden Konzentrationen von stabilen Cäsium- bzw. Strontium-Isotopen als Chloridsalze zugesetzt wurden. Nach weiteren zehn Tagen Kultur wurden die Pflanzen ausgewertet.

3.1.2.1 Cäsium-Chemotoxizität

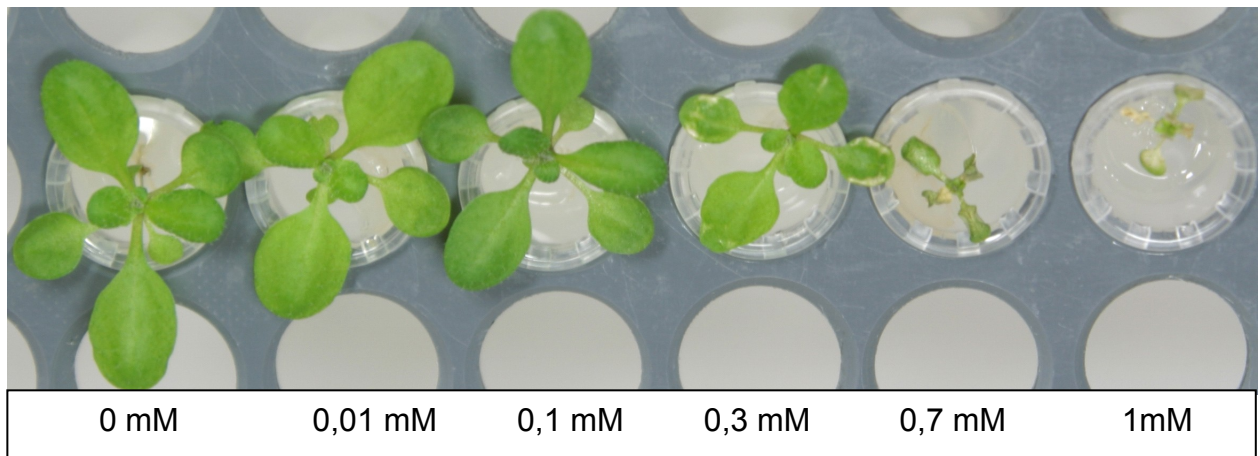


Abb. 3.2: Cäsium-Chemotoxizität von Ökotyp Ler-1 (N22618), 20 Tage nach der Aussaat

Wie in Abbildung 3.2 zu erkennen ist, hatten Cäsiumkonzentrationen von 0,1 mM oder weniger weder Einfluss auf die Morphologie noch auf die Entwicklung der Pflanzen. Pflanzen, die bei Konzentrationen von 0,3 mM Cäsium oder mehr wuchsen, zeigten Chlorosen bzw. Nekrosen und Wuchsdepressionen.

Für die Aufnahmeversuche wurde eine subtoxische Cäsiumkonzentration von 0,003 mM Cäsiumchlorid verwendet.

3 Ergebnisse

3.1.2.2 Strontium-Chemotoxizität

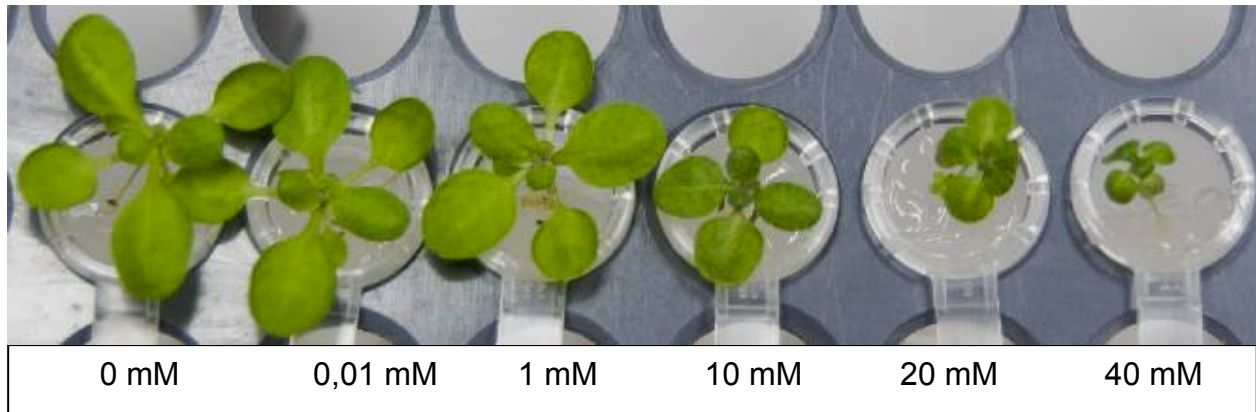


Abb. 3.3: Strontium-Chemotoxizität von Ökotyp Ler-1 (N22618), 20 Tage nach der Aussaat

Strontiumkonzentrationen von 1 mM oder weniger zeigten keinen Einfluss auf die Morphologie oder die Entwicklung der Pflanzen. Dagegen wiesen Pflanzen, die bei Konzentrationen von 10 mM Strontium oder mehr wuchsen, deutliche Wuchsdepressionen auf (siehe Abb. 3.3).

Die weiteren Aufnahmeversuche wurden mit subtoxischen Strontiumkonzentrationen von 0,01 mM Strontiumchlorid durchgeführt.

3.1.3 Cäsium-Akkumulation in Abhängigkeit von der Cäsiumkonzentration im Medium

Um die Abhängigkeit der Cäsium-Akkumulation in der Pflanze von der Cäsiumkonzentration im Medium zu untersuchen, wurden die beiden Ökotypen Ler-1 (N22618) und Col-0 (N22625) bei Cäsiumkonzentrationen von 0,001 mM, 0,01 mM und 0,1 mM angezogen. Dem Medium wurden außerdem 14,2 kBq/l $^{134}\text{Cäsium}$ zugefügt. 20 Tage nach der Aussaat wurde geerntet und die Cäsiumkonzentration bestimmt. Für jeden Ökotyp wurden fünf Pflanzen geerntet, es wurden drei Wiederholungen durchgeführt.

3 Ergebnisse

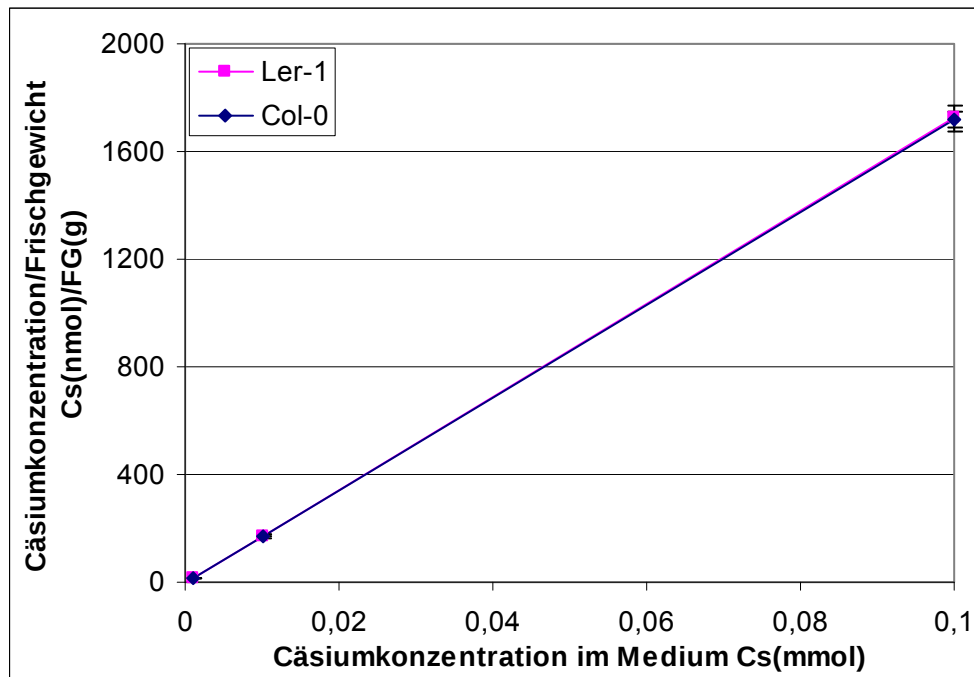


Abb. 3.4: Abhängigkeit der Cäsium-Akkumulation im Spross bei den Ökotypen Ler-1 (N22618) und Col-0 (N22625) von der Cäsiumkonzentration im Medium (0,001mM; 0,01 mM und 0,1 mM)

Im Bereich von 0,001 mM bis 0,1 mM Cäsium im Medium akkumulieren die beiden Ökotypen Ler-1 (N22618) und Col-0 (N22625) bei steigenden Cäsiumkonzentrationen im Medium linear und direkt proportional mehr Cäsium, das heißt bei einer 10-fach höheren Cäsiumkonzentration im Medium steigt die Cäsiumkonzentration in der Pflanze ebenfalls um den Faktor 10 an (siehe Abb. 3.4). Zwischen den beiden Ökotypen konnten im Akkumulationsverhalten keine Unterschiede festgestellt werden.

3.2 Cäsium- und Strontium-Akkumulation in 86 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen

Zur Ermittlung der genetischen Variabilität bezüglich der Cäsium- und Strontium-Akkumulation wurden 86 natürliche Akzessionen (Ökotypen) der Spezies *Arabidopsis thaliana* aus hydroponischer Kultur (siehe Material und Methoden 2.2.1.2) analysiert.

Im Laufe der hydroponischen Kultur wurden zehn Tage nach der Aussaat die Pflanzen (siehe Abb. 3.5) in neues Medium umgesetzt, das zusätzlich 0,003 mM Cäsiumchlorid sowie 14,2 kBq/l $^{134}\text{Cäsium}$ und 0,01 mM Strontiumchlorid sowie 5,8 kBq/l $^{85}\text{Strontium}$ enthielt.

3 Ergebnisse

Am 20. Tag nach der Aussaat (siehe Abb. 3.6) erfolgte schließlich die Ernte.

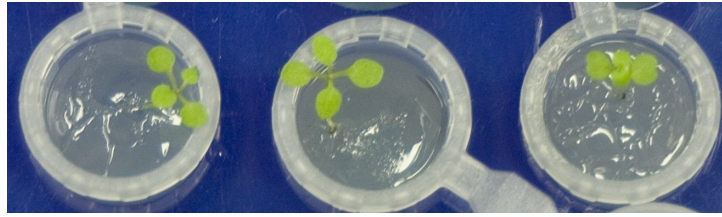


Abb. 3.5: Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618) am Tag des Umsetzens in Cäsium und Strontium haltigem Medium, zehn Tage nach der Aussaat

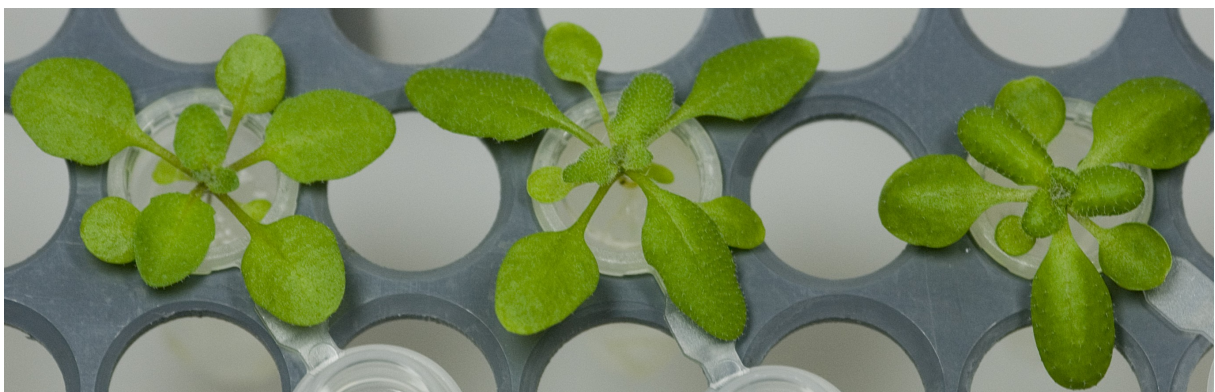


Abb. 3.6: Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618) am Tag der Ernte, 20 Tage nach der Aussaat

In Kammer 1 wurden insgesamt sechs Durchgänge mit 13 Ökotypen und 1 Durchgang mit sieben Ökotypen durchgeführt.

Für die Normalisierung zwischen den einzelnen Durchgängen wurde der Ökotyp Ler-1 (N22618) eingesetzt.

Zu jedem Ökotyp wurden zwei Wiederholungen mit jeweils sieben oder acht Pflanzen untersucht. Die Mittelwerte der Cäsium- beziehungsweise Strontiumkonzentrationen wurden errechnet, indem die Durchschnitte aus den beiden Wiederholungen gebildet wurden.

Als Maß für die natürliche genetische Variabilität eines Parameters wurde der Quotient aus dem höchsten Wert und dem niedrigsten Wert gebildet. Die genetische Variabilität entspricht also dem Maximum-Minimum-Verhältnis.

3 Ergebnisse

3.2.1 Cäsium-Akkumulation der Ökotypenkollektion

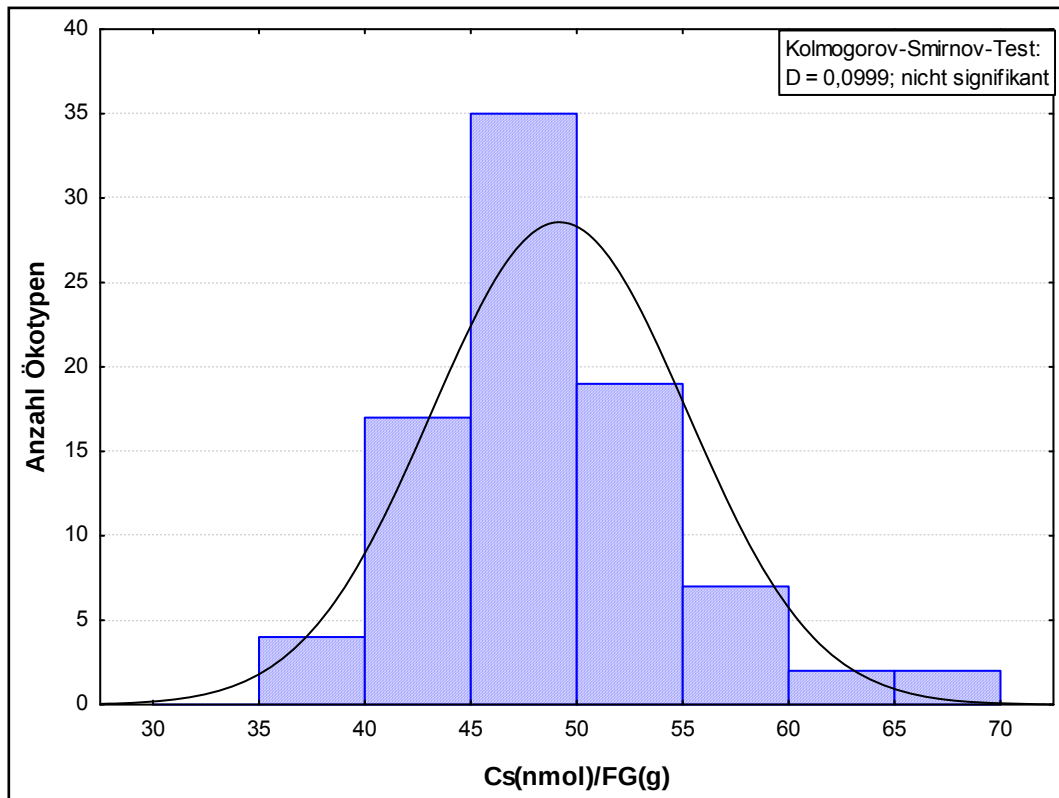


Abb. 3.7: Histogramm der absoluten Cäsiumkonzentrationen von 86 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen

Die natürliche genetische Variation der Cäsium-Akkumulation beträgt 1,88-fach für absolute Cäsiumkonzentrationen und 2,11-fach für normalisierte Cäsiumkonzentrationen. Mittels des Kolmogorov-Smirnov-Tests wurde festgestellt, dass die absolute Cäsium-Akkumulation auf dem 5% Signifikanzniveau normal verteilt ist (siehe Abb. 3.7).

Bezüglich der Mittelwerte der absoluten Cäsiumkonzentration und der normalisierten Cäsiumkonzentration wiesen die beiden Ökotypen Tamm-2 (N22604) und Uod-1 (N22612) die niedrigsten Werte und die beiden Ökotypen Ull2-3 (N22587) und Sorbo (N22653) die höchsten Werte auf (siehe Anhang Tab. 7.2 und Tab. 7.3).

3 Ergebnisse

3.2.2 Strontium-Akkumulation der Ökotypenkollektion

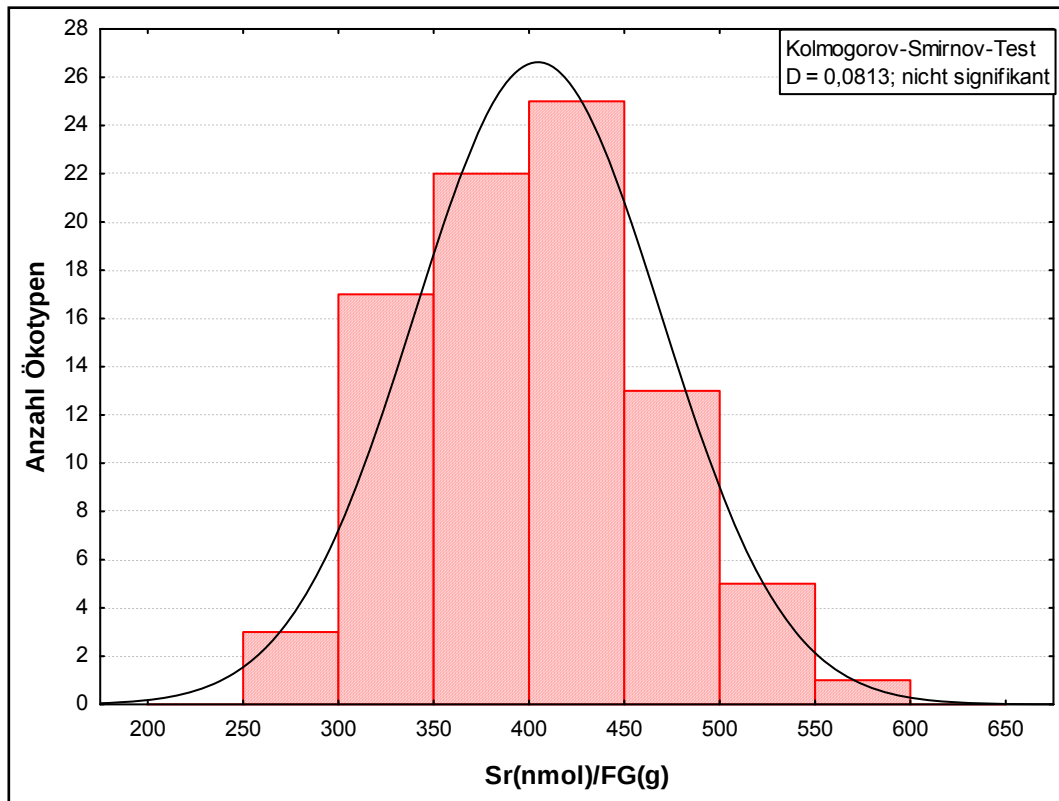


Abb. 3.8: Histogramm der absoluten Strontiumkonzentrationen von 86 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen

Die natürliche genetische Variation der Strontium-Akkumulation beträgt 2,15-fach für absolute Strontiumkonzentrationen und 2,13-fach für normalisierte Strontiumkonzentrationen. Durch den Kolmogorov-Smirnov-Test wurde festgestellt, dass die absolute Strontium-Akkumulation auf dem 5% Signifikanzniveau normal verteilt ist (siehe Abb. 3.8).

Außerdem wurde herausgefunden, dass bezüglich der Mittelwerte der absoluten Strontiumkonzentration die beiden Ökotypen Wa-1 (N22644) und Uod-1 (N22612) die niedrigsten Werte und die beiden Ökotypen Omo2-1 (N22584) und Omo2-3 (N22585) die höchsten Werte aufwiesen.

In Bezug auf die Mittelwerte der normalisierten Strontiumkonzentrationen zeigten die beiden Ökotypen Wa-1 (N22644) und Br-0 (N22628) die niedrigsten Werte und Bor-4 (N22591) und Got-7 (N22608) die höchsten Konzentrationen (siehe Anhang Tab. 7.2 und Tab. 7.3).

3 Ergebnisse

3.2.3 Korrelationen der Parameter Cäsium-Akkumulation, Strontium-Akkumulation und Pflanzenmasse (Spross) in den Ökotypen

Um die gegenseitigen Abhängigkeiten der Akkumulation von Cäsium und Strontium sowie die Abhängigkeiten beider Radionuklide zur Pflanzenmasse (Spross) zu untersuchen, wurde eine Korrelationsanalyse durchgeführt (siehe Tab 3.1). Da die drei Größen Cäsium-Akkumulation, Strontiumakkumulation und Pflanzenmasse (Spross) normal verteilt waren (Daten nicht gezeigt), wurde der auf der Normalverteilung beruhende Pearsonsche Korrelationskoeffizient verwendet. Er kann Werte zwischen -1 und +1 annehmen.

Tab. 3.1: Korrelationen der Mittelwerte von 86 Ökotypen. Rechte obere Hälfte Pearsonscher Korrelationskoeffizient, linke untere Hälfte genaue p-Werte. * <5% Signifikanz-Niveau, ** <1% Signifikanz-Niveau, *** <0,1 % Signifikanz-Niveau.

Variable	Cs absolut	Cs normalisiert	Sr absolut	Sr normalisiert	FG/ Pflanze
Cs absolut		0,9200***	0,4852***	0,3793***	-0,2993**
Cs normalisiert	p=0,000		0,4132***	0,3337**	-0,1421
Sr absolut	p=0,000	p=0,000		0,4004***	0,1121
Sr normalisiert	p=0,000	p=0,002	p=0,000		0,2660*
FG/ Pflanze	p=0,005	p=0,195	p=0,307	p=0,014	

Normalisierte Werte und absolute Werte eines Elementes zeigen zueinander höchst signifikante Korrelationen.

Ebenfalls höchst signifikant sind die absoluten Cäsiumwerte zu den absoluten Strontiumwerten korreliert.

3 Ergebnisse

Die absolute Cäsiumkonzentration ist hoch signifikant zur Pflanzenmasse (Frischgewicht/Pflanze) korreliert, wohingegen die absolute Strontiumkonzentration nicht signifikant zur Pflanzenmasse (Spross) korreliert ist.

3.3 Charakterisierung der Cäsium- und Strontium extremen Ökotypen in Bezug auf Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation

Cäsium zeigt große chemische und physikalische Ähnlichkeiten zu dem essentiellen Element Kalium, aber auch zu dem für *Arabidopsis thaliana* nicht essentiellen Element Natrium. Strontium ist hingegen chemisch und physikalisch ähnlich dem essentiellen Element Calcium. Außerdem können Gemeinsamkeiten zu dem essentiellen Element Magnesium festgestellt werden.

Um Korrelationen jeweils zwischen der Aufnahme von Cäsium/Kalium/Natrium und Strontium/Calcium/Magnesium zu untersuchen, wurden die Ionenprofile bei Cäsium und Strontium extremen Ökotypen zusätzlich auf die Akkumulation der essentiellen Elemente Kalium, Calcium, Magnesium sowie des nicht essentiellen Elementes Natrium hin charakterisiert.

3.3.1 Rescreen der extremen Ökotypen

Zuerst wurden zur Verifikation der Ergebnisse des *Screens* der Ökotypenkollektion extreme Ökotypen für einen *Rescreen* nach folgenden Kriterien ausgewählt:

1. absolute Extremwerte des gesamten *Screens*
2. normalisierte Extremwerte des gesamten *Screens*
3. absolute Extremwerte einzelner Durchgänge
4. normalisierte Extremwerte einzelner Durchgänge

Der *Rescreen* umfasste 14 Ökotypen, zusätzlich wurde Ler-1 (N22618) zur Normalisierung verwendet. Für den *Rescreen* wurden zwei Durchgänge durchgeführt, wobei die einzelnen Durchgänge zweimal wiederholt wurden.

Die Anzucht- und Versuchsbedingungen des *Rescreens* waren identisch zu den Bedingungen des *Screens*.

3 Ergebnisse

In Bezug auf die Cäsium- und die Strontium-Akkumulation wurden schließlich vier verifizierte, extreme Ökotypen ausgewählt und bezüglich ihrer Konzentrationen statistisch ausgewertet.

3.3.1.1 Statistische Auswertung der Cäsium extremen Ökotypen

Es wurden Cäsiumkonzentrationen von vier Ökotypen aus vier Durchgängen ausgewertet. Jeder Durchgang bestand aus sieben bis acht Pflanzen.

Tab. 3.2: Mittelwerte der Cäsiumkonzentration, Standardabweichung und Standardfehler von vier Cäsium extremen Ökotypen. Die Standardabweichungen beziehungsweise Standardfehler beziehen sich auf vier Durchgänge.

Ökotyp	Mittelwert Cäsiumkonzentration/ Frischgewicht Cs(nmol)/FG(g)	Standardabweichung		Standardfehler Cs(nmol)/FG(g)
		absolut Cs(nmol)/FG(g)	%	
Sq-1 (N22600)	43,00	1,08	2,51	0,54
Ra-0 (N22632)	42,87	8,17	19,05	4,08
Wa-1 (N22644)	40,51	3,92	9,67	1,96
Sorbo (N22653)	66,93	9,03	13,49	4,52

Sq-1 (N22600), Ra-0 (N22632) und Wa-1 (N22644) weisen die niedrigste Cäsiumkonzentration auf, wohingegen Sorbo (N22653) die höchste Cäsiumkonzentration besitzt (siehe Tab. 3.2). Die extremen Ökotypen variierten um den Faktor 1,65.

3 Ergebnisse

Tab. 3.3: Statistische Unterschiede der Cäsium extremen Ökotypen angegeben als p-Werte. Sie wurden berechnet aus vier Durchgängen des *Rescreens* mit Mann-Whitney U-Test.
* < 5% Signifikanzniveau

	Sq-1 (N22600)	Ra-0 (N22632)	Wa-1 (N22644)	Sorbo (N22653)
Sq-1 (N22600)		0,8852	0,1123	0,0209*
Ra-0 (N22632)			0,4704	0,0209*
Wa-1 (N22644)				0,0209*

Laut Mann-Whitney U-Test ist die Cäsium-Akkumulation des extrem hoch akkumulierenden Ökotyps Sorbo (N22653) signifikant unterschiedlich zu den extrem wenig akkumulierenden Ökotypen Sq-1 (N22600), Ra-0 (N22632) und Wa-1 (N22644). Die extrem niedrig aufnehmenden Ökotypen zeigen untereinander keine statistisch signifikanten Unterschiede (siehe Tab 3.3)

Außerdem wurden am Erntetag die Länge der Wurzeln (gemessen ab der Unterkannte des Reaktionsgefäßes) bei sieben Pflanzen pro Ökotyp und zwei Wiederholungen bestimmt.

Tab. 3.4: Wurzellänge gemessen am 20. Tag nach der Aussaat bei Cäsium extremen Ökotypen

Ökotyp	Mittelwert Wurzellänge (cm)	Standardabweichung %
Sq-1 (N22600)	4,92	21,08
Ra-0 (N22632)	3,82	38,52
Wa-1 (N22644)	3,85	39,50
Sorbo (N22653)	5,83	24,06

Wie an der hohen Standardabweichung ersichtlich ist, zeigen die Cäsium extremen Ökotypen eine hohe intragenetische Variabilität ihrer Wurzellängen (siehe Tab 3.4). Sorbo (N22653) hat 18% längere Wurzeln als Sq-1 (N22600), allerdings sind die Standardabweichungen der einzelnen Ökotypen über 20 %.

3 Ergebnisse

3.3.1.2 Statistische Auswertung des *Rescreens* der Strontium extremen Ökotypen

Von vier Ökotypen wurden Strontiumkonzentrationen aus vier Durchgängen analysiert. Jeder Durchgang bestand aus sieben bis acht Pflanzen.

Tab. 3.5: Mittelwerte der Strontiumkonzentration, Standardabweichung und Standardfehler von vier Strontium extremen Ökotypen. Die Standardabweichungen beziehungsweise Standardfehler wurden aus vier Durchgängen berechnet.

Ökotyp	Mittelwert Strontiumkonzentration/ Frischgewicht Sr(nmol)/FG(g)	Standardabweichung		Standardfehler Sr(nmol)/FG(g)
		absolut Sr(nmol)/FG(g)	%	
Omo2-3 (N22585)	511,30	102,13	19,97	51,06
Uod-1 (N22612)	303,97	11,98	3,94	5,99
Wa-1 (N22644)	295,62	17,88	6,05	8,94
Shahdara (N22652)	476,19	74,73	15,69	37,36

Uod-1 (N22612) und Wa-1 (N22644) weisen die niedrigste Strontiumkonzentration auf, wohingegen Omo2-3 (N2285) und Shahdara (N22652) die höchste Strontiumkonzentration besitzen. Im *Rescreen* variierten die extremen Ökotypen um den Faktor 1,73.

3 Ergebnisse

Tab. 3.6: Statistische Unterschiede der Strontium extremen Ökotypen angegeben als p-Werte. Die Berechnungen wurden aus vier Durchgängen des *Rescreens* mit Mann-Whitney U-Test durchgeführt.

* < 5% Signifikanzniveau

	Omo2-3 (N2285)	Uod-1 (N22612)	Wa-1 (N22644)	Shahdara (N22652)
Omo2-3 (N2285)		0,0209*	0,0209*	0,5637
Uod-1 (N22612)			0,5637	0,0209*
Wa-1 (N22644)				0,0209*

Mittels Mann-Whitney U-Test konnte gezeigt werden, dass die Strontium-Akkumulation der extrem hoch akkumulierenden Ökotypen Omo2-3 (N2285) und Shahdara (N22652) signifikant unterschiedlich zu den extrem wenig akkumulierenden Ökotypen Uod-1 (N22612) und Wa-1 (N22644) ist.

Sowohl die beiden extrem niedrig aufnehmenden Ökotypen als auch die beiden extrem hoch aufnehmenden Ökotypen zeigen jeweils untereinander keine statistisch signifikanten Unterschiede (siehe Tab. 3.6).

3.3.2 Untersuchung der Ionenprofile von Cäsium extremen Ökotypen

Für die Bestimmung der Kalium-, Calcium-, Magnesium und Natrium-Akkumulationen wurden Daten aus vier Durchgängen herangezogen.

Für die Charakterisierung der Ionenprofile wurden die Cäsium extremen Ökotypen Sq-1 (N22600), Ra-0 (N22632), Wa-1 (N22644) und Sorbo (N22653) sowie die Strontium extremen Ökotypen Omo2-3 (N2285), Uod-1 (N22612), Wa-1 (N22644) und Shahdara (N22652) verwendet.

Jeder Durchgang bestand aus 20-30 Pflanzen eines Ökotyps. Die Pflanzen wuchsen in Kammer 3 heran.

Bei zwei Durchgängen wurde 0,003 mM stabiles Cäsiumchlorid zugesetzt, die Pflanzen der anderen beiden Durchgänge wuchsen ohne Cäsiumchlorid.

Unterschiede zwischen den Ökotypen wurden mittels Mann-Whitney U-Test auf Signifikanz geprüft.

3 Ergebnisse

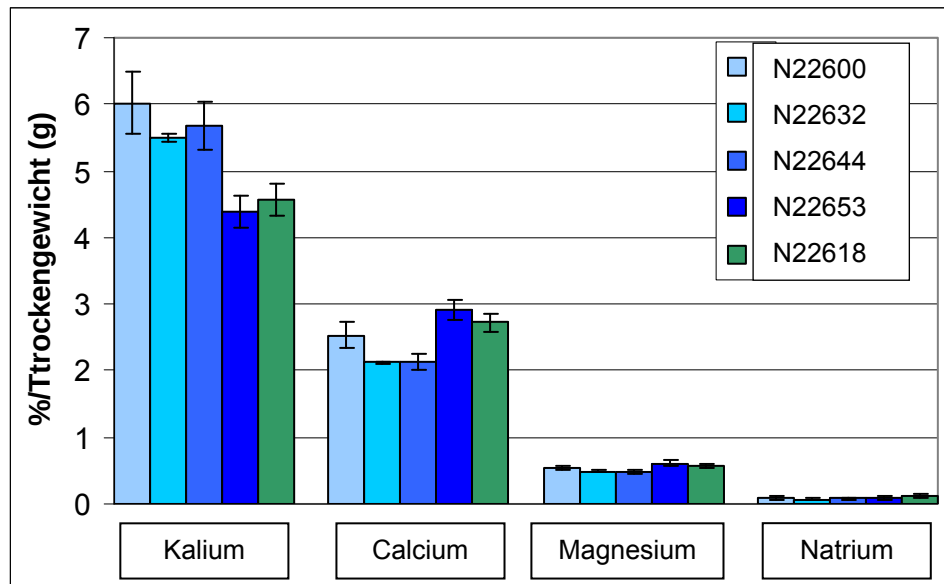


Abb. 3.9: Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation der Cäsium extremen Ökotypen. Alle Werte wurden auf das Trockengewicht bezogen.

Die drei Ökotypen mit extrem niedrigen Cäsiumkonzentrationen weisen eine signifikant höhere Kalium-Akkumulation (Faktor 1,3; p-Werte 0,0209), aber eine signifikant niedrigere Calcium-Akkumulation (Faktor 0,8; p-Werte 0,0209) und eine signifikant niedrigere Magnesium-Akkumulation Faktor 0,8; p-Werte $\leq 0,0433$) im Vergleich zu Sorbo (N22653) auf.

Für die Natrium-Akkumulationen konnten keine signifikanten Unterschiede ermittelt werden (siehe Abb. 3.9). Der Ökotyp Sorbo (N22653) besitzt ein signifikant (Faktor 1,2, p-Wert 0,0433) höheres Trockengewicht/Frischgewicht-Verhältnis als Sq-1 (N22600).

Laut univariater Signifikanztests der zweifaktoriellen ANOVA zeigt eine Cäsiumzugabe keinen signifikanten Einfluss auf die Kalium-, Calcium- oder Natrium-Akkumulation, allerdings konnte ein signifikanter Einfluss auf die Magnesium-Akkumulation ($p=0,0183$) festgestellt werden.

Um die Spezifität der Aufnahmen von Kalium und Cäsium zu untersuchen, wurde das Kalium/Cäsium-Verhältnis gebildet, indem der Kaliumgehalt/Trockengewicht ($K(\text{mol})/\text{TG}(\text{g})$) ins Verhältnis gesetzt wurde zum Cäsiumgehalt/Trockengewicht ($\text{Cs}(\text{mol})/\text{TG}(\text{g})$).

3 Ergebnisse

Jeweils aus den zwei Proben eines Ökotyps, bei denen das Kalium/Cäsium-Verhältnis bekannt war, wurde der Mittelwert bestimmt (siehe Abb. 3.10).

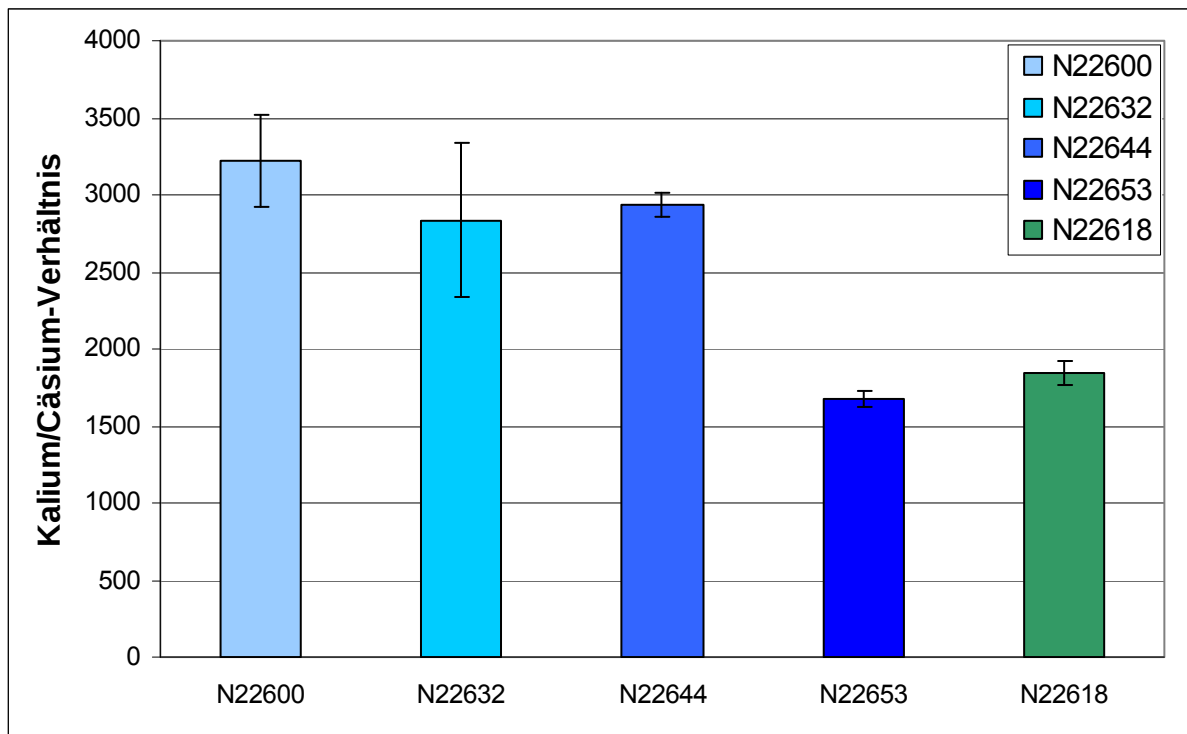


Abb. 3.10: Kalium/Cäsium-Verhältnisse in Cäsium extremen Ökotypen

Das Kalium/Cäsium-Verhältnis scheint abhängig vom Ökotyp zu sein und beträgt etwa 1500/1 bis 3000/1. Die Ökotypen mit einer extrem geringen Cäsium-Akkumulation weisen ein etwa 1,7-fach höheres Kalium/Cäsium-Verhältnis auf als der Ökotyp Sorbo (N22653).

3.3.3 Untersuchung der Ionenprofile von Strontium extremen Ökotypen

Für die Bestimmung der Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulationen wurden Daten aus vier Durchgängen herangezogen. Jeder Durchgang bestand aus 20-30 Pflanzen eines Ökotyps. Die Pflanzen wuchsen in Kammer 2 heran.

Bei zwei Durchgängen wurde 0,01 mM stabiles Strontiumchlorid zugesetzt, die Pflanzen der anderen beiden Durchgänge wuchsen ohne Strontiumchlorid.

3 Ergebnisse

Signifikante Unterschiede zwischen den Strontium extremen Ökotypen wurden mittels Mann-Whitney U-Tests ermittelt.

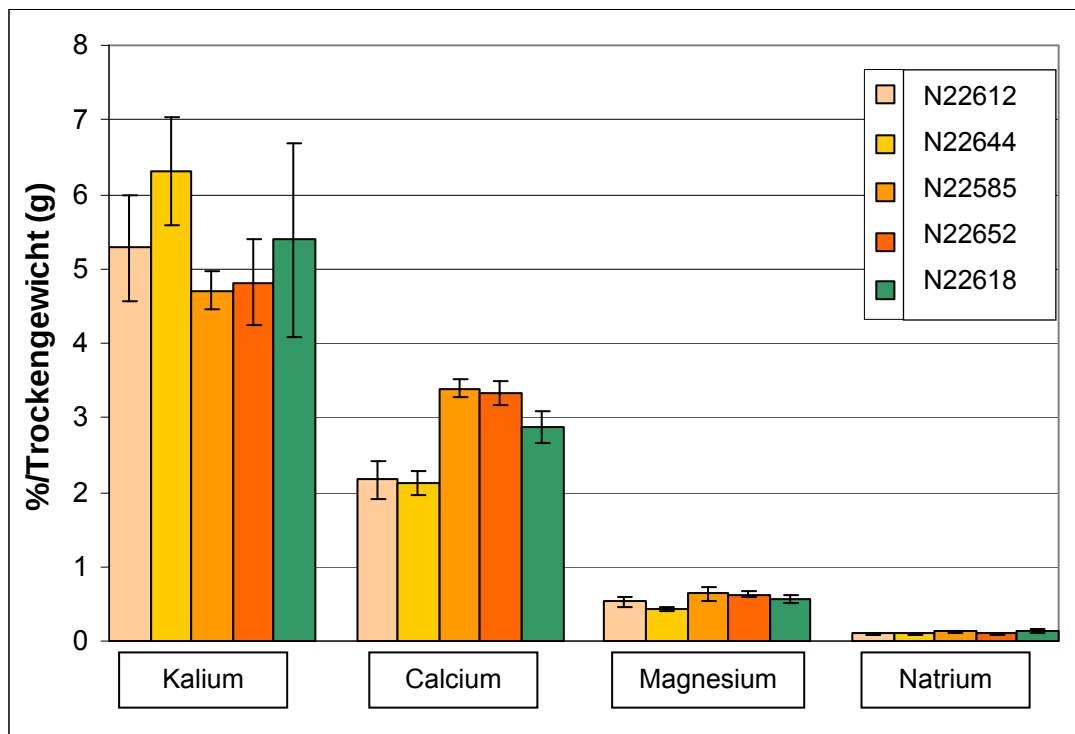


Abb. 3.11: Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation der Strontium extremen Ökotypen. Alle Werte wurden auf das Trockengewicht bezogen.

Die zwei Ökotypen mit extrem hohen Strontiumkonzentrationen weisen jeweils eine signifikant (Faktor 1,6; p-Werte 0,0209) höhere Calcium-Akkumulation als die beiden Ökotypen mit extrem niedrigen Strontiumkonzentrationen auf.

Außerdem besitzt der Ökotyp Wa-1 (N22644) eine signifikant höhere Kalium-Akkumulation (Faktor 1,3; p-Werte $\leq 0,0433$) und signifikant geringere Magnesiumkonzentration (Faktor 0,7; p-Werte 0,0209) im Vergleich zu den beiden Ökotypen Omo2-3 (N2285) und Shahdara (N22652).

Die Natrium-Akkumulationen weisen keine signifikanten Unterschiede auf (siehe Abb. 3.11).

Laut univariater Signifikanztests der zweifaktoriellen ANOVA zeigt eine Strontiumzugabe keinen signifikanten Einfluss auf die Kalium-, Magnesium- oder Natrium-Akkumulation, allerdings konnte ein höchst signifikanter Einfluss auf die Calcium-Akkumulation ($p=0,0007$) ermittelt werden.

3 Ergebnisse

Um die Spezifität der Aufnahmen von Calcium und Strontium zu untersuchen, wurde das Calcium/Strontium-Verhältnis aus dem Calciumgehalt/Trockengewicht ($\text{Ca}(\text{mol})/\text{TG}(\text{g})$) und dem Strontiumgehalt/Trockengewicht ($\text{Sr}(\text{mol})/\text{TG}(\text{g})$) gebildet.

Jeweils aus den zwei Proben eines Ökotyps, bei denen parallel das Calcium/Strontium-Verhältnis ermittelt wurde, wurde der Mittelwert errechnet.

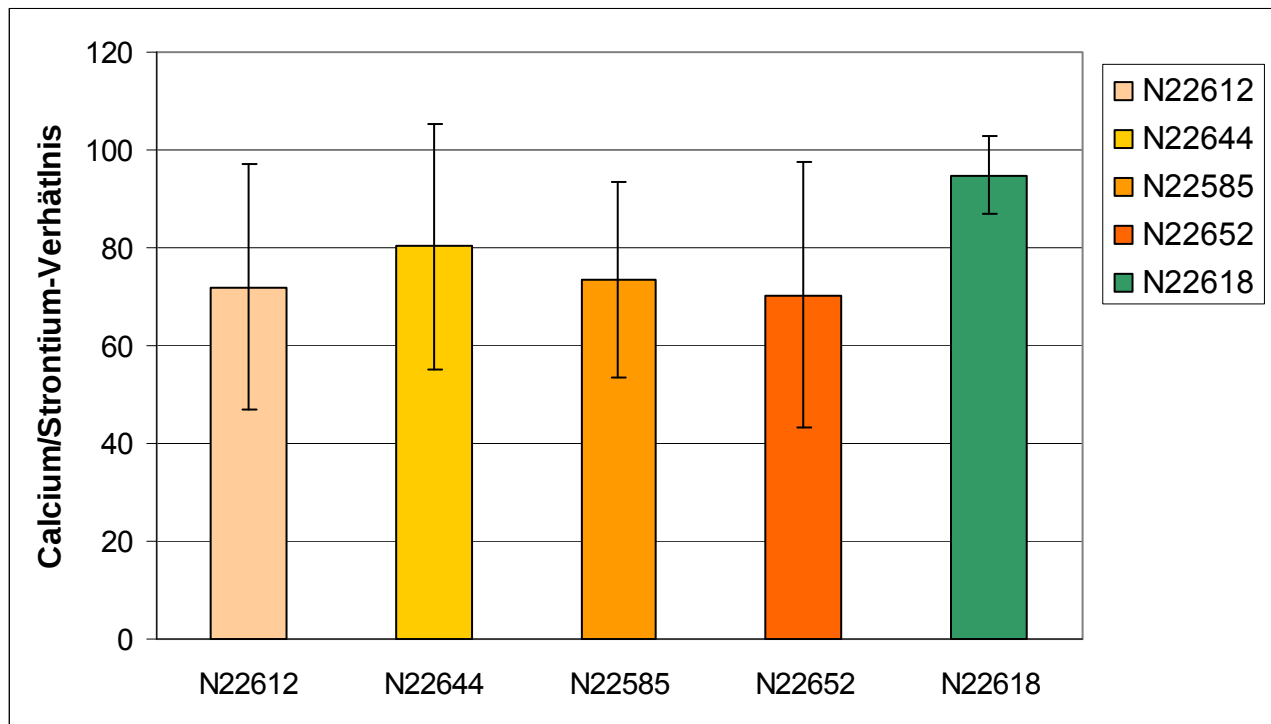


Abb. 3.12: Calcium/Strontium-Verhältnisse von Strontium extremen Ökotypen

Das Calcium-Strontium-Verhältnis scheint unabhängig vom Ökotyp zu sein und weist Werte ungefähr zwischen 70/1 und 90/1 auf.

3.4 Einflüsse der Cäsium-Zugabe auf die Strontium-Akkumulation und der Strontium-Zugabe auf die Cäsium-Akkumulation

Ziel dieser Experimente war es herauszufinden, ob die Cäsium-Zugabe einen Einfluss auf die Strontium-Akkumulation hat oder die Strontium-Zugabe eine Auswirkung auf die Cäsium-Akkumulation zeigt.

3 Ergebnisse

Für die Experimente wurden drei Ökotypen verwendet: die beiden Cäsium extremen Ökotypen Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653) sowie den zu Normalisierungen benutzten Ler-1 (N22518). Die Pflanzen wuchsen in Kammer 1 heran.

Zehn Tage nach der Aussaat wurden die Pflanzen in neues Medium umgesetzt.

Dem Medium der einen Hälfte der Pflanzen wurde nur 1 Element (Cäsium 0,003mM oder Strontium 0,01 mM, zusätzlich jeweils die radioaktiven Isotope) zugesetzt, dem Medium der anderen Hälfte wurden beide Elemente (Cäsium 0,003mM und Strontium 0,01 mM, zusätzlich jeweils die radioaktiven Isotope) gleichzeitig zugefügt.

Nach zehn Tagen weiterer Kultur wurden die Pflanzen geerntet und ihre Cäsium- und Strontium-Akkumulationen bestimmt.

Pro Durchgang wurden bei Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653) zehn Pflanzen und bei Ler-1 (N22618) 15 Pflanzen untersucht. Jeder Durchgang wurde zweimal wiederholt.

3.4.1 Einfluss der Cäsium-Zugabe auf die Strontium-Akkumulation

Bei diesen Versuchen sollte herausgefunden werden, ob eine Cäsium-Zugabe eine Auswirkung auf die Strontium-Akkumulation zeigt (siehe Tab. 3.7).

Tab. 3.7: Cäsium-Akkumulation in Abhängigkeit der Strontium-Zugabe

Ökotyp	Strontium-Zugabe (0,01mM)	Cäsiumkonzentration Cs(nmol)/FG(g)	Standardabweichung (%)
N22600	ja	54,57	12,94
N22600	nein	53,42	15,75
N22618	ja	66,80	10,64
N22618	nein	69,42	12,31
N22653	ja	77,67	12,72
N22653	nein	80,87	7,24

3 Ergebnisse

Mittels zweifaktorieller ANOVA konnte gezeigt werden, dass eine Strontium-Zugabe keinen Einfluss auf die Cäsium-Akkumulation besitzt (p-Wert 0,7456). Allerdings hat der Ökotyp einen signifikanten Einfluss (p-Wert 0,0116) auf die Cäsium-Akkumulation.

3.4.2 Einfluss der Strontium-Zugabe auf die Cäsium-Akkumulation

Mit Hilfe dieser Experimente sollte der Einfluss der Strontium-Zugabe auf die Cäsium-Akkumulation ermittelt werden (siehe Tab. 3.8).

Tab. 3.8: Strontium-Akkumulation in Abhängigkeit der Cäsium-Zugabe

Ökotyp	Cäsium-Zugabe (0,003mM)	Sr(nmol)/FG(g)	Standardabweichung (%)
N22600	ja	425,49	14,95
N22600	nein	472,59	10,12
N22618	ja	504,85	16,17
N22618	nein	552,28	15,02
N22653	ja	507,06	14,56
N22653	nein	584,70	12,87

Mittels zweifaktorieller ANOVA wurde festgestellt, dass sowohl eine Cäsium-Zugabe (p-Wert 0,2159) als auch der Ökotyp (p-Wert 0,2078) keinen signifikanten Einfluss auf die Strontium-Akkumulation aufweisen.

3.5 Einflüsse von unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen im Medium auf die Cäsium- und Kalium-Akkumulation

Um den Einfluss von unterschiedlich hohen Kaliumkonzentrationen im Hoagland-Medium auf die Cäsium- und Kalium-Akkumulation zu beurteilen, wurde bei den verwendeten Kaliumsalzen die Kalium-Kationen teilweise bzw. vollständig durch Calcium- oder Natrium-Kationen ersetzt (Maathuis et al. 2003). Für eine erhöhte Kaliumkonzentration wurde dem Medium Kaliumchlorid zugesetzt (siehe Tab. 3.9).

3 Ergebnisse

Vier verschiedene Kaliumkonzentrationen im Medium wurden getestet:

0 mM, 0,36 mM, Standardkonzentration von 1,8 mM und 9 mM.

Tab. 3.9: Zusammensetzung des Hoagland-Mediums mit unterschiedlich hohen Kaliumkonzentrationen

aufsummierte Kalium- konzentration	K(NO₃)₂ (mM)	KH₂PO₄ (mM)	KCl (mM)	Ca(NO₃)₂ (mM)	NaH₂PO₄ (mM)	NaCl (mM)
0 mM	0	0	0	1,25	0,5	0,05
0,36 mM	0,25	0,1	0,01	1	0,4	0,04
Standard 1,8 mM	1,25	0,5	0,05	0	0	0
9 mM	1,25	0,5	7,25	0	0	0

Für die Charakterisierung des Einflusses unterschiedlicher Kaliumkonzentrationen auf die Cäsium-Akkumulation wurden die beiden Cäsium extremen Ökotypen Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653) sowie der zur Normalisierung benutzte Ler-1 (N22618) verwendet.

In Kammer 3 wurden die Pflanzen in Standardmedium mit einer Kaliumkonzentration von 1,8 mM ausgesät. Zehn Tage nach der Aussaat wurden die Pflanzen in Medien mit unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen und Cäsiumzusatz (0,003mM) umgesetzt, 20 Tage nach der Aussaat erfolgte die Ernte.

3 Ergebnisse

3.5.1 Kalium-Akkumulation im Spross

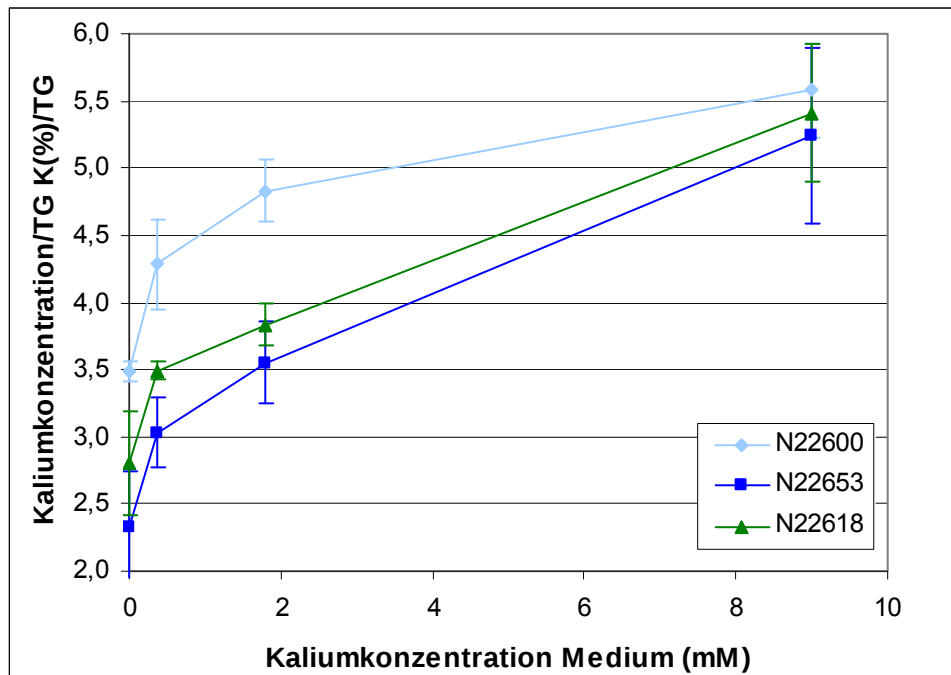


Abb. 3.13: Kaliumkonzentration/Trockengewicht in der Pflanze in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium

Die Kaliumkonzentration/Trockengewicht des Ökotyps Sq-1 (N22600) ist bei 0 mM, 0,36 mM und 1,8 mM Kalium im Medium signifikant ($p=0,0495$) höher ist als bei Sorbo (N22653). Keine signifikanten ($p=0,3758$) Unterschiede der beiden Ökotypen konnte für 9 mM Kalium im Medium gefunden werden (siehe Abb. 3.13). Berechnungen wurden mit Hilfe des Mann-Whitney U-Test durchgeführt.

Um den allgemeinen Einfluss der Kaliumkonzentration im Medium auf die Kalium-Akkumulation in der Pflanze unabhängig vom Ökotyp zu beurteilen, wurde der Mittelwert der Kalium-Akkumulationen der drei Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618) gebildet.

3 Ergebnisse

Tab. 3.10: Statistische Unterschiede der Mittelwerte der Kalium-Akkumulation von drei Ökotypen in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium, angegeben als p-Werte. Zur Berechnung mit Mann-Whitney U-Test wurden Daten aus drei Durchgängen verwendet. * < 5% Signifikanzniveau, ** < 1% Signifikanzniveau, *** < 0,1% Signifikanzniveau

	0 mM	0,36 mM	1,8 mM	9 mM
0 mM		0,0380*	0,0031**	0,0003***
0,36 mM			0,0849	0,0003***
1,8 mM				0,0008***

Der Mittelwert der Kalium-Akkumulation steigt mit höheren Kaliumkonzentrationen im Medium signifikant an. Nur der Unterschied der Kalium-Akkumulation zwischen den Kaliumkonzentrationen von 0,36 mM und 1,8 mM im Medium war nicht signifikant (siehe Tab 3.10).

Außerdem konnte mittels zweifaktorieller Varianzanalyse (ANOVA) festgestellt werden, dass die Kaliumkonzentration im Medium ($p=0,5773$) im Gegensatz zum Ökotyp ($p=0,0106$) keinen signifikanten Einfluss auf die Pflanzenmasse/Trockengewicht hatte.

3 Ergebnisse

3.5.2 Cäsium-Akkumulation im Spross

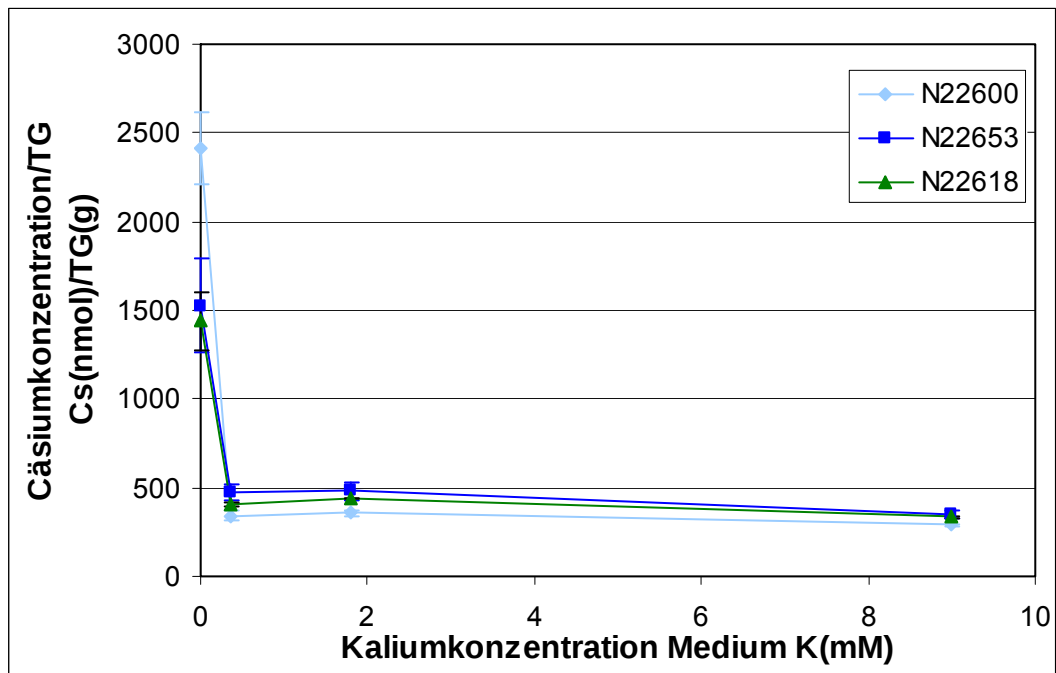


Abb. 3.14: Cäsiumkonzentration/Trockengewicht in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium bei drei Ökotypen

Die Cäsium-Akkumulationen des Ökotyps Sorbo (N22653) ist bei Kaliumkonzentration von 0,36 mM, 1,8 mM und bei 9 mM signifikant ($p=0,04953$) höher als bei Sq-1 (N22600), bei einer Kaliumkonzentration von 0 mM konnten jedoch keine signifikanten Unterschiede gefunden werden ($p=0,5127$) (siehe Abb. 3.14).

Zur Beurteilung des allgemeinen Einflusses der Kaliumkonzentration im Medium auf die Cäsium-Akkumulation in der Pflanze unabhängig vom Ökotyp, wurde der Mittelwert der Cäsium-Akkumulation der drei Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618) errechnet.

3 Ergebnisse

Tab. 3.11: Statistische Unterschiede der Mittelwerte der Cäsium-Akkumulation von drei Ökotypen in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration im Medium, angegeben als p-Werte. Zur Berechnung mit Mann-Whitney U-Test wurden Daten aus drei Durchgängen verwendet. **< 1% Signifikanzniveau, ***< 0,1% Signifikanzniveau

	0 mM	0,36 mM	1,8 mM	9 mM
0 mM		0,0003***	0,0003***	0,0003***
0,36 mM			0,5960	0,0071**
1,8 mM				0,0007***

Der Mittelwert der Cäsium-Akkumulation nimmt mit sinkender Kaliumkonzentration signifikant zu. Nur der Unterschied der Cäsium-Akkumulation zwischen den Kaliumkonzentrationen von 0,36 mM und 1,8 mM im Medium war nicht signifikant nachzuweisen (siehe Tab 3.11).

3.5.3 Cäsium- und Kalium-Akkumulation in der Wurzel

Es sollte bei den Cäsium extremen Ökotypen herausgefunden werden, ob sich die unterschiedliche Cäsium-Akkumulationen auf den Spross beschränken, oder schon Unterschiede in den Wurzeln nachzuweisen sind.

Hierzu wurde bei den Ökotypen, die bei der Standardkonzentration von 1,8 mM Kalium wuchsen, die aus dem Reaktionsgefäß herausgewachsenen Wurzeln abgeschnitten. Diese Wurzeln wurden in 1 l entionisiertem Wasser 1 Minute lang abgespült, um das außen an der Wurzeloberfläche haftende Cäsium und Kalium zu entfernen. Anschließend wurden die Wurzeln leicht auf einem Papiertuch abgetrocknet. Nach dem Trocknen in der Lyophille wurden die Cäsium- und Kaliumkonzentrationen bestimmt.

3 Ergebnisse

Tab. 3.12: Kalium- und Cäsiumkonzentrationen in den Wurzeln der Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1(N22618)

Ökotyp	Kalium-Konzentration K(%) / TG(g)	Standard-abweichung K(%)	Cäsium-Konzentration Cs(nmol) / TG(g)	Standard-abweichung Cs (%)	TG/FG %
Sq-1 (N22600)	5,80	18,08	417,09	12,50	3,32
Sorbo (N22653)	5,73	16,91	403,80	12,66	3,43
Ler-1 (N22618)	5,94	19,07	537,98	6,03	3,37

Der Ökotyp Ler-1 (N22618) zeigt jeweils eine signifikant höhere ($p=0,0495$) Cäsium-Akkumulation in den Wurzeln als die beiden Ökotypen Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653). Die beiden Ökotypen Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653) unterscheiden sich untereinander hinsichtlich ihrer Cäsium-Akkumulation in den Wurzeln jedoch nicht signifikant.

Für die Kalium-Akkumulation in den Wurzeln und das Trockengewicht/Frischgewicht-Verhältnis konnten keine signifikanten Unterschiede gefunden werden (siehe Tab. 3.12).

3.6 QTL (*Quantitative-Trait-Locus*)-Analyse mittels einer segregierenden F2-Population

Um den Einfluss einer bestimmten Chromosomenregion auf die Cäsium-Akkumulation zu untersuchen, wurde eine QTL (*Quantitative-Trait-Locus*)-Analyse durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.6.1 Genetische Variabilität der Radiocäsium-Akkumulation von 18 Genotypen der Bay-0 x Shahdara *Recombinant Inbred Line* Population

Die genetische Variabilität der Bay-0 x Shahdara *Recombinant Inbred Line* Population wurde an 18 ausgewählten Genotypen untersucht, die die maximale genetische Variabilität der Population darstellen. Dieses *Core-Pop18 Set* von Genotypen wurde vom *Nottingham Arabidopsis Stock Centre* mittels *MapPop-Tool* (Vision et al. 2000) zusammengestellt. Mit Hilfe dieses Subsets ist es möglich, einen Eindruck der Transgression oder Variabilität eines Merkmals (hier: Cäsium-Akkumulation) zu erhalten, es eignet sich aber aufgrund der geringen Individuen-Anzahl nicht für eine QTL-Analyse.

In die Untersuchung der genetischen Varianz wurden außerdem die beiden Eltern Bay-0 (N964) und Shahdara (N929) einbezogen.

In Kammer 1 wurden die Pflanzen wie unter 3.2 beschrieben in hydroponischer Kultur angepflanzt. Jeder Versuch wurde zweimal mit jeweils fünf Pflanzen pro Genotyp/Ökotyp wiederholt.

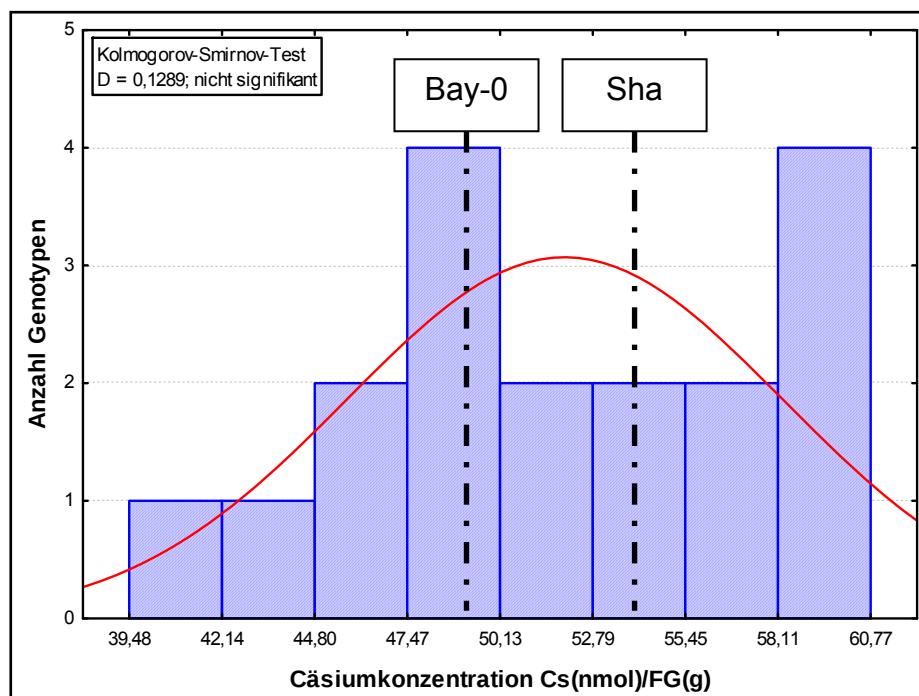


Abb. 3.15: Histogramm der Cäsiumkonzentration des Core-Pop18 Sets von Bay-0 x Sha

3 Ergebnisse

Die genetische Variabilität der absoluten Cäsium-Akkumulation beträgt für das *Core-Pop18 Set* von Bay-0 x Sha 1,54-fach und für die Eltern Bay-0 und Sha 1,10-fach.

Die absolute Cäsium-Akkumulation liegt normal verteilt vor (siehe Abb. 3.15).

3.6.2 Aufbau einer segregierenden F2-Population

Da die genetische Variabilität des Core-Pop18 Sets von Bay-0 x Sha nur einen geringen Faktor von 1,54 aufweist, wurde zur QTL-Analyse eine eigene segregierende F2-Population aufgebaut. Dazu wurden zwei Ökotypen gekreuzt, die sich für 1 Merkmal extrem verhielten (siehe 2.2.1.3).

Die extremen Ökotypen für das Merkmal Cäsium-Akkumulation waren zum einen der extrem hoch aufnehmende Ökotyp Sorbo (N22653), zum anderen die extrem niedrig aufnehmenden Ökotypen Sq-1 (N22600), Ra-0 (N22632) und Wa-1 (N22644). Die drei extrem niedrig aufnehmenden Ökotypen unterschieden sich untereinander nicht signifikant, allerdings hat Sq-1 (N22600) die geringste Standardabweichung bzw. Standardfehler (siehe Tab 3.2).

Aus diesem Grund wurde die segregierende F2-Population aus den beiden Eltern Sorbo (N22653) und Sq-1 (N22600) aufgebaut.

3 Ergebnisse

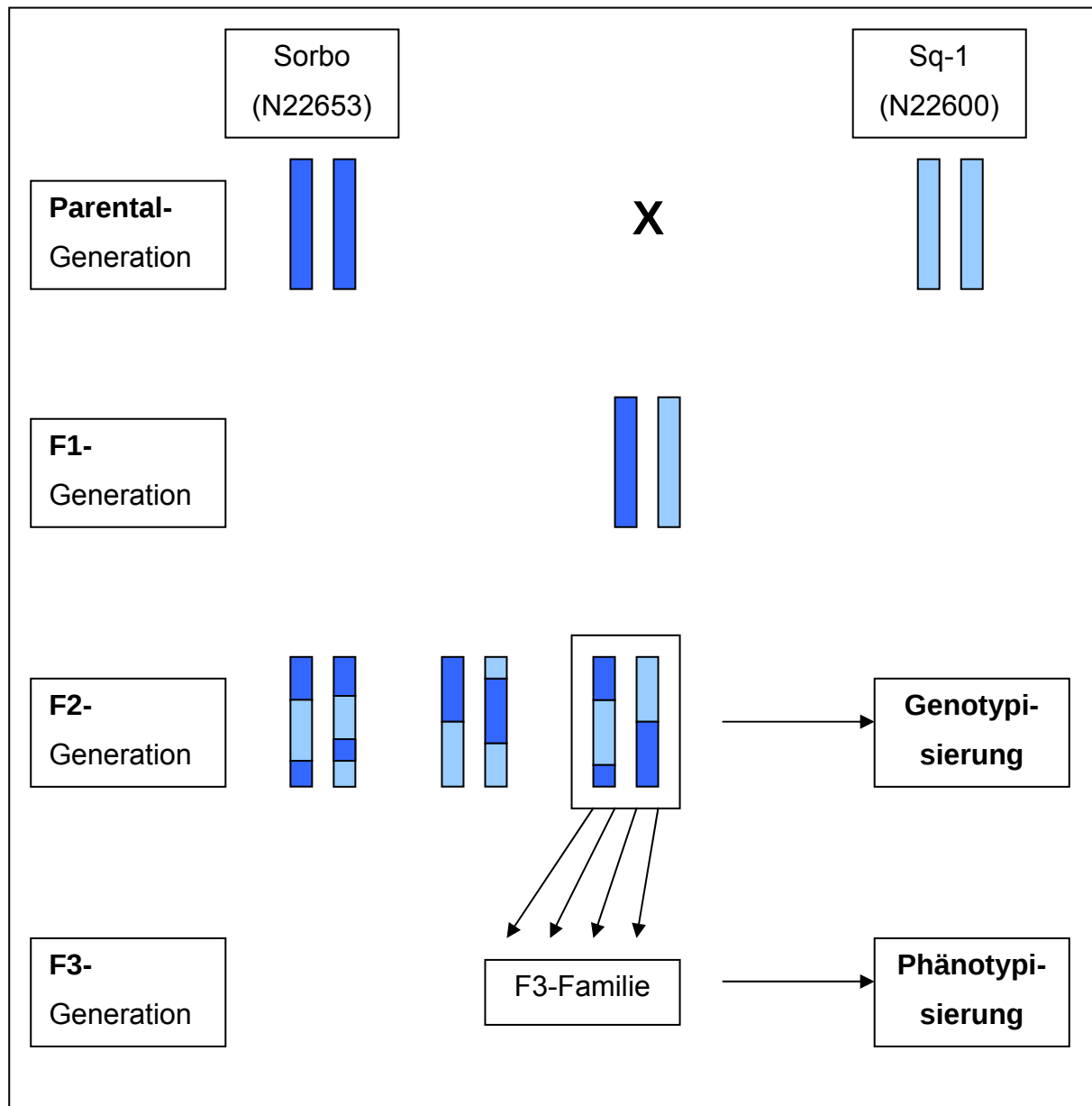


Abb. 3.16: Schema des Aufbaus einer segregierenden F2-Population mit den Cäsium extremen Ökotypen Sorbo (N22653) und Sq-1 (N22600)

Bei *Arabidopsis thaliana* handelt es sich um eine hauptsächlich selbstbefruchtende Spezies. Aufgrund der Selbstungen liegt das Genom der Ökotypen homozygot vor. Werden zwei unterschiedliche Ökotypen als Parental-Generation gekreuzt, so entsteht eine heterozygote F1-Generation. Bei der Selbstung der F1-Individuen kommt es dann in der Meiose zu Rekombinationen und damit zu einer Neukombination von Merkmalen in der F2-Generation.

3 Ergebnisse

Die aus einem F2-Individuum nach erneuter Selbstung hervor gehende F3-Familie stellt in ihrer Gesamtheit genotypisch den F2-Elter dar (siehe Abb. 3.16).

Für die Versuche wurden F2-Individuen bzw. F3-Familien verwendet, die von einer einzigen F1-Pflanze stammten.

Genotypisierungen wurden mit den F2-Individuen und Phänotypisierungen mit den F3-Familien durchgeführt.

Insgesamt wurden 108 F2-Individuen bzw. F3-Familien untersucht.

3.6.3 Überprüfung der F1-Pflanzen auf Heterozygotie

Der Erfolg einer Kreuzung zweier Eltern kann überprüft werden, indem in den F1-Individuen untersucht wird, ob das Genom heterozygot oder homozygot vorliegt. Liegt das Genom heterozygot vor, so ist die Kreuzung gelungen und es kann zu Rekombinationen in der Meiose kommen.

Für den Nachweis der Heterozygotie wurden molekulare DNA-Marker nach Bell und Becker (Bell und Ecker 1994) verwendet (siehe Anhang Tab 7.1).

Hierzu wurde zuerst aus Blattmaterial von F1-Individuen DNA präpariert (siehe 2.2.3.1) und diese in einer PCR mit markerspezifischen Oligonukleotiden und einer Annealing-Temperatur von 55°C eingesetzt (siehe 2.2.3.2). Anschließend wurde das PCR-Produkt in einer Gelelektrophorese aufgetrennt (siehe 2.2.3.4).

Bei den in Tabelle 3.13 aufgeführten Kreuzungskombinationen konnten mit den Mikrosatelliten-Markern nga6, nga8, nga111, nga 128 und nga139 deutlich erkennbare Polymorphismen in den heterozygoten F1-Individuen festgestellt werden. Diese Unterscheidung ist möglich, da die Mikrosatelliten-Regionen der Eltern und damit auch ihre PCR-Amplifikate unterschiedliche Längen besitzen.

Tab. 3.13: Mikrosatelliten-Marker nach Bell und Becker (Bell und Ecker 1994) zur Überprüfung von F1-Pflanzen

	N22600	N22632	N22644	N22653
N22600		nga128	nga139	nga6
N22632			nga111	nga8
N22644				nga139
N22653				

3.6.4 Genotypisierung der F2-Individuen und Errechnung einer genetischen Karte

Ziel einer Genotypisierung ist es, eine Genkarte zu errechnen, die den genetischen Abstand und damit die Wahrscheinlichkeit einer Rekombination (Einheit centi Morgan: cM) zwischen den Loci angibt. Dies geschieht, indem zuerst in den F2-Individuen analysiert wird, ob ausgewählte molekulare DNA-Marker heterozygot oder homozygot vorliegen. Unter Verwendung dieser Genotypisierungsdaten und mit Hilfe der Software Join Map 4 wird anschließend die genetische Karte erstellt.

Für die Analyse des Genotyps kamen zwei verschiedene Arten von DNA-Markern zum Einsatz: DFLP (DNA Eragment Längen Polymorphismen)-Marker und CAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences)-Marker.

Werden PCR-Fragmente von zwei Genotypen mit gleichen Primern amplifiziert und unterscheiden sich diese in ihren Längen, so spricht man von DFLP-Markern.

Unterscheiden sich die PCR-Fragmente allerdings in den Schnittstellen für ein Restriktionsenzym, so wird dies als CAPS-Marker bezeichnet.

Für die Genotypisierung wurden zuerst die von Nordborg (Nordborg et al. 2005) sequenzierten Fragmente in einem Sequenzabgleich auf Polymorphismen hin untersucht.

Traten Polymorphismen von mehr als 30 bp Längenunterschied auf, so wurden aus diesen Fragmenten DFLP-Marker entwickelt.

Bei den anderen Polymorphismen wurde mit Hilfe des SNPS2CAPS-Programms (Thiel et al. 2004) untersucht, ob in den Fragmenten der beiden Ökotypen jeweils unterschiedliche Restriktionsschnittstellen auftreten. Traten Unterschiede auf, so wurden daraus CAPS-Marker konstruiert (siehe Anhang).

Im ersten Schritt der Genotypisierung wurde aus Blattmaterial von F1-Individuen DNA präpariert (siehe 2.2.3.1). Die extrahierte *Template*-DNA wurde anschließend in einer PCR mit markerspezifischen Oligonukleotiden und bei Annealing-Temperaturen von 52°C, 55°C oder 58°C amplifiziert (siehe 2.2.3.2). Anschließend wurde das PCR-Produkt mit spezifischen Restriktionsenzymen verdaut (siehe 2.2.3.3) und gelelektrophoretisch aufgetrennt (siehe 2.2.3.4).

3 Ergebnisse

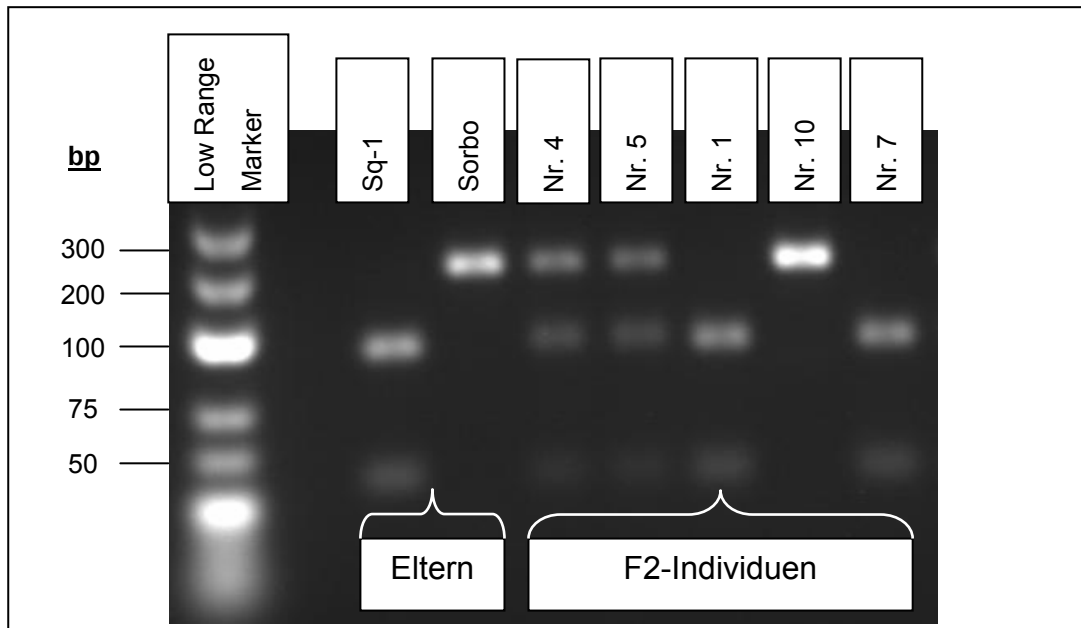


Abb. 3.17: Agarosegel von einem CAPS-Marker (At5g35460) nach der gelelektrophoretischen Auftrennung: links Eltern-Ökotypen Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653), rechte Seite F2-Individuen

Auf Abbildung 3.17 ist das Beispiel eines CAPS-Markers (At5g53460) zu sehen. Er liegt auf dem fünften Chromosom (siehe Anhang Tab. 7.4).

Das PCR-Fragment des einen Elters Sq-1 (N22600) kann mit Hilfe des Restriktionsenzyms *BseGI* geschnitten werden, wohingegen das PCR-Fragment des anderen Elters Sorbo (N22653) ungeschnitten bleibt.

Heterozygotie kann man bei den F2-Individuen Nr. 4 und Nr. 5 finden. Die F2-Individuen Nr. 1 und Nr. 7 weisen ein identisches Allel im Vergleich zu dem Elter Sq-1 (N22600) auf, wohingegen das F2-Individuum Nr. 10 ein identisches Allel im Vergleich zu dem Elter Sorbo (N22653) zeigt.

Insgesamt wurden 77 molekulare DNA-Marker (73 CAPS-Marker und 4 DFLP-Marker) in 108 F2-Individuen analysiert (siehe Anhang Tab. 7.3 und Tab. 7.4).

Die Allele von Sq-1 (N22600) wurden mit A bezeichnet, die Allele von Sorbo (N22653) mit B und die heterozygoten Allele mit H.

Aus den genotypischen Daten wurde anschließend mittels Join Map4 (Ooijen 2006) und unter Verwendung der Kosambi-Kartierungsfunktion eine genetische Karte errechnet (siehe Abb. 3.18). Acht Marker wurden aufgrund einer falschen Position ausgeschlossen.

3 Ergebnisse

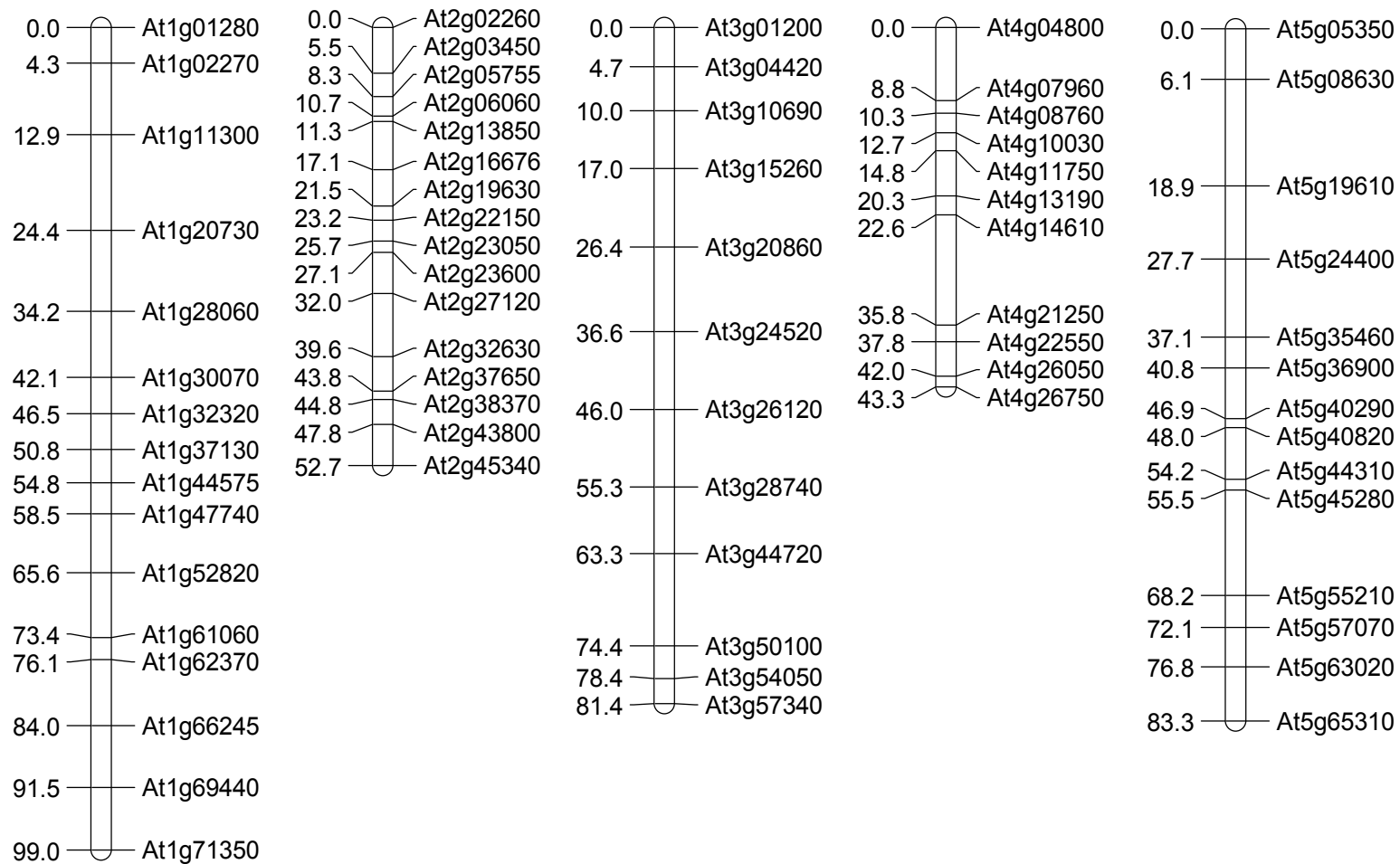


Abb. 3.18: genetische Karte einer segregierenden F₂-Population von *Arabidopsis thaliana* (Sq-1(N22600) x Sorbo(N22653)), berechnet mit der Kosambi-Kartierungsfunktion der JOIN MAP4 Software (Ooijen 2006)

3 Ergebnisse

Der durchschnittliche Abstand zwischen den einzelnen Markern beträgt 5,62 cM und der maximale Abstand 13,24 cM. Den Vergleich zur physikalischen Größe der einzelnen Chromosomen findet man ebenfalls in der Tabelle 3.14.

Tab. 3.14: Zusammenfassung der genetischen Karte errechnet mit der Kosambi-Kartierungsfunktion. Zum Vergleich die physikalische Größe der fünf Chromosomen (Arabidopsis-Genome-Initiative 2000).

Chromosom	Anzahl Marker	genetische Größe (cM)	physikalische Größe (Mbp)
1	16	98,97	29,11
2	16	52,71	19,65
3	12	81,36	23,17
4	11	43,28	17,55
5	14	83,30	25,95
Summe	69	359,62	115,43

3.6.5 Phänotypisierung der F3-Familien

In Kammer 1 wurden 108 F3-Familien hydroponisch kultiviert (siehe Ergebnisse 3.2) und in Hinblick auf die Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie auf die Pflanzenmasse (Spross) untersucht.

3 Ergebnisse

3.6.5.1 Cäsium-Akkumulation

Bei der Phänotypisierung wurde von 108 F3-Familien die Cäsium-Akkumulation bestimmt. Diese Daten wurden dann für eine QTL-Analyse verwendet.

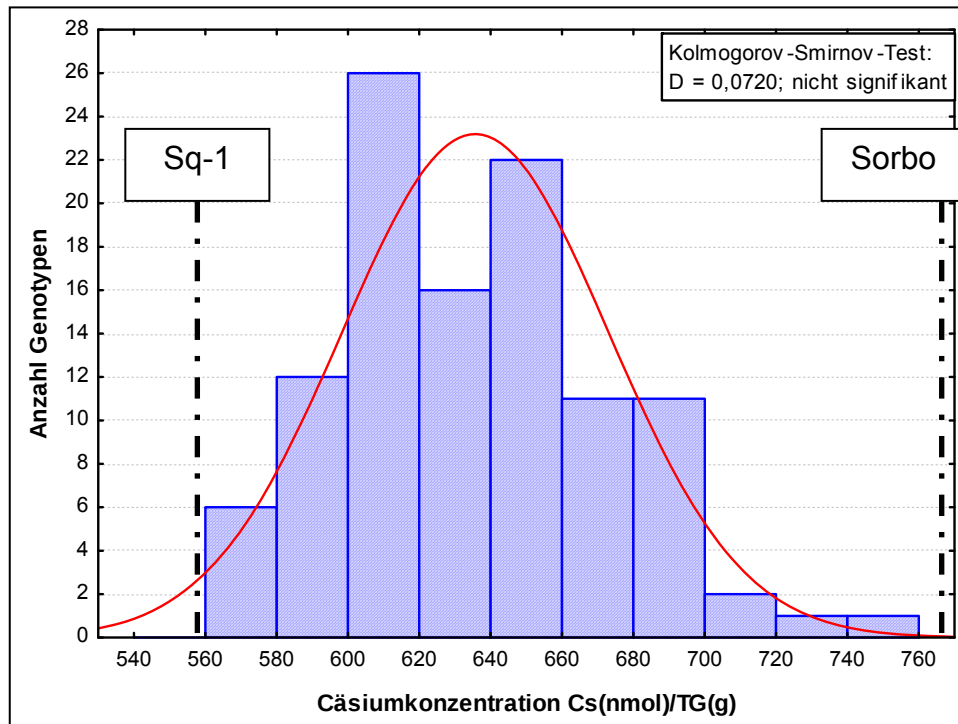


Abb. 3.19: Histogramm der Cäsiumkonzentration bezogen auf das Trockengewicht von 108 Genotypen aus Kammer 1.

Die genetische Variabilität der Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht beträgt für 108 Genotypen 1,32-fach, die Eltern variieren um den Faktor 1,35 (siehe Abb. 3.19 und Anhang Tab. 7.7).

3 Ergebnisse

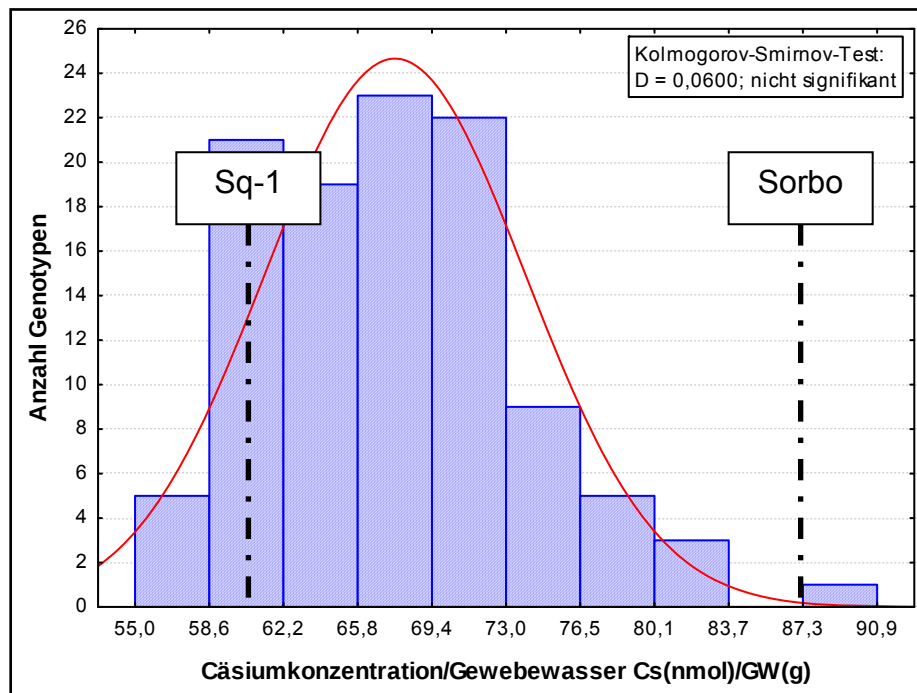


Abb. 3.20: Histogramm der Cäsiumkonzentration bezogen auf das Gewebewasser von 108 Genotypen aus Kammer 1.

108 Genotypen aus Kammer 1 zeigen eine genetische Variabilität der Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Gewebewasser von 1,65-fach, die Eltern variieren um den Faktor 1,46 (siehe Abb. 3.20 und Anhang Tab. 7.8).

3 Ergebnisse

3.6.5.2 Strontium-Akkumulation

Für eine spätere QTL-Analyse wurde bei 108 F3-Familien ihre Strontium-Akkumulationen ermittelt.

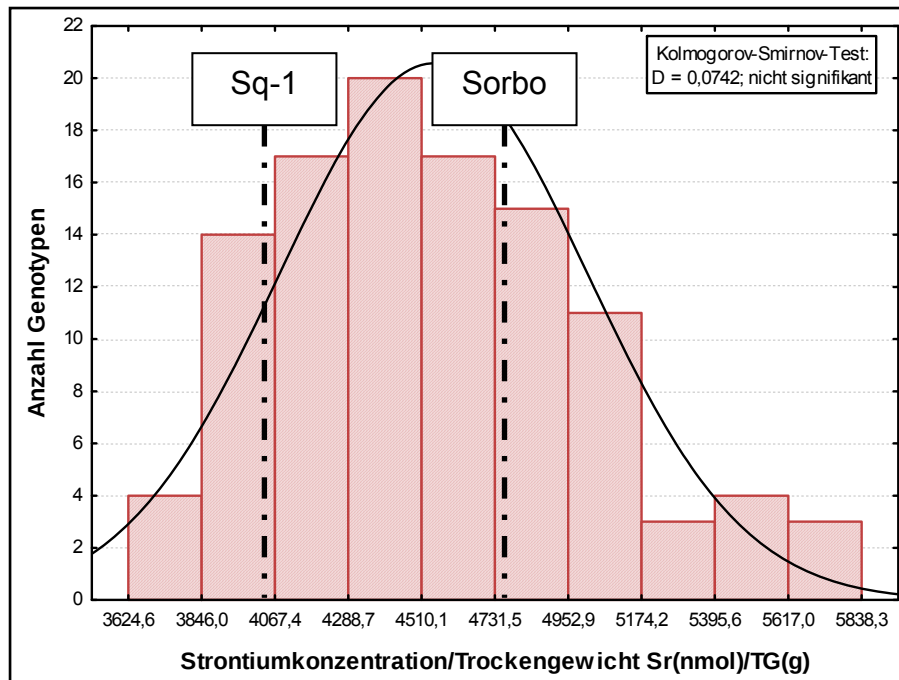


Abb. 3.21: Histogramm der Strontiumkonzentration bezogen auf das Trockengewicht von 108 Genotypen aus Kammer 1.

Bei 108 Genotypen aus Kammer 1 beträgt die genetische Variabilität der Strontium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht 1,61-fach, die Eltern variieren um den Faktor 1,15 (siehe Abb. 3.21 und Anhang Tab 7.7).

3 Ergebnisse

3.6.5.3 Frischgewicht pro Pflanze

Zum Zwecke einer QTL-Analyse wurde außerdem die Pflanzenmasse (Spross) ermittelt.

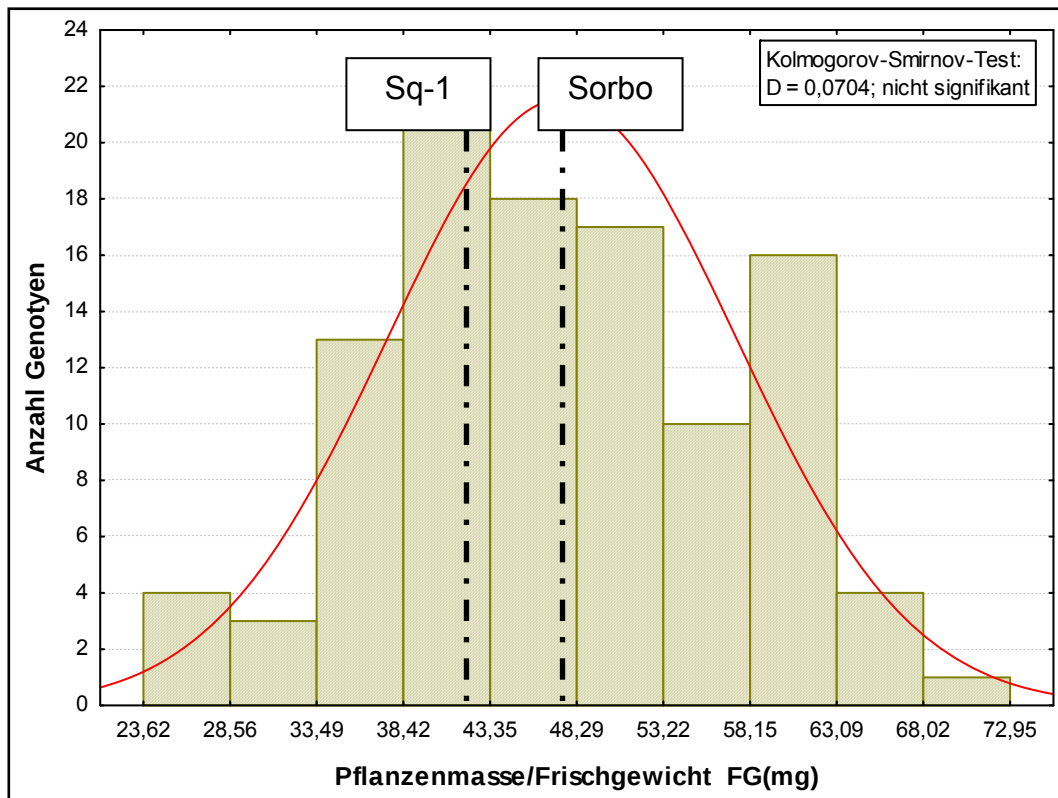


Abb. 3.22: Histogramm der Pflanzenmasse (Spross) bezogen auf das Frischgewicht von 108 Genotypen aus Kammer 1.

Die genetische Variabilität der Pflanzenmasse (Spross) bezogen auf das Frischgewicht beträgt für 108 Genotypen 3,08-fach, die Eltern variieren um den Faktor 1,08 (siehe Abb. 3.22 und Anhang Tab. 7.8).

3.6.6 Verrechnung der genotypischen und phänotypischen Daten in einer QTL-Analyse

Um Loci auf den Chromosomen zu identifizieren, die einen Einfluss auf die Ausprägung eines Merkmals besitzen, wurden die genetische Karte sowie die Daten der Phänotypisierung in einer QTL-Analyse verrechnet.

3 Ergebnisse

Die Datengrundlage bildete der Mittelwert aus zwei Durchgängen, jeder Durchgang bestand aus F3-Familien mit je sieben Pflanzen.

3.6.6.1 Parametrische Intervall-Mapping Analyse

Das Intervall-Mapping ist eine parametrische Kopplungs-Analyse und wurde von Lander und Botstein entwickelt (Lander und Botstein 1989). Bei dieser genetischen Analyse wird zuerst mittels der *Maximum-Likelihood-Methode* an beliebig vielen Positionen des Genoms die Wahrscheinlichkeit (*Maximum Likelihood* L_1) der Kopplung eines segregierenden QTL berechnet (alternative Hypothese H_1). Anschließend wird an den gleichen Positionen die Wahrscheinlichkeit (*Maximum Likelihood* L_0) einer zufälligen Verteilung eines segregierenden QTL ermittelt (Nullhypothese H_0).

Für die Berechnung des LOD (*Logarithm of Odds*)-Scores wird dann der dekadische Logarithmus der L_1/L_0 - Verhältnisse gebildet.

$$\text{LOD} = \log_{10} (L_1/L_0)$$

Für die Parameter absolutes Frischgewicht/Pflanze, normalisiertes Frischgewicht/Pflanze, absolute Cäsiumkonzentration/Gewebewasser, normalisierte Strontiumkonzentration/Frischgewicht, normalisierte Strontiumkonzentration/Trockengewicht und Trockengewicht/Frischgewicht-Verhältnis konnten signifikante LOD-Scores über dem 5% Signifikanz-LOD gefunden werden (siehe Abb. 3.22, Abb. 3.23 und Tab. 3.15).

3 Ergebnisse

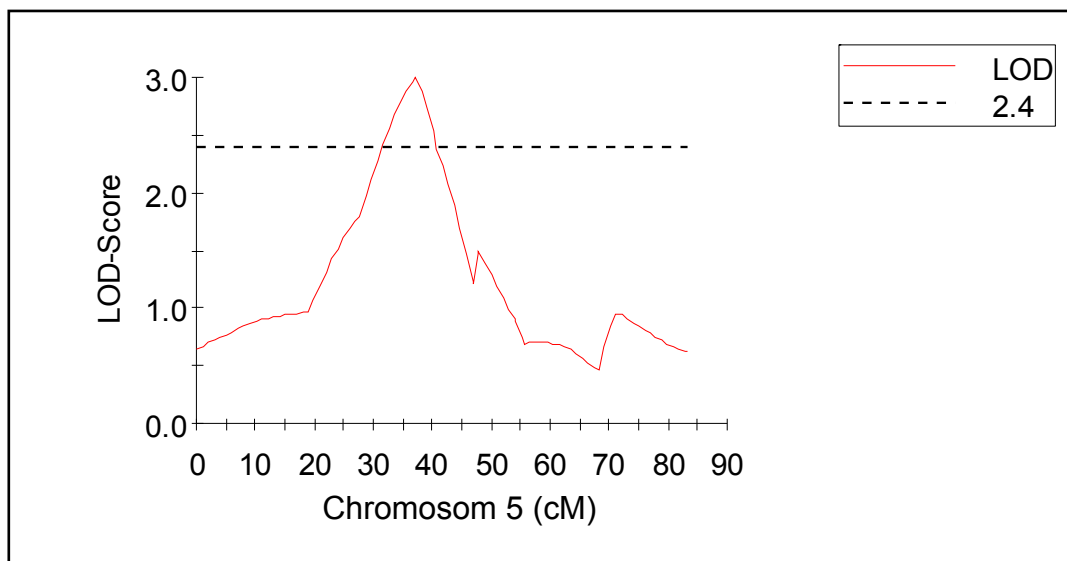


Abb. 3.23: Intervall-Mapping der absoluten Cäsiumkonzentration/Gewebewasser. Der 5% Signifikanz-LOD liegt bei 2,4.

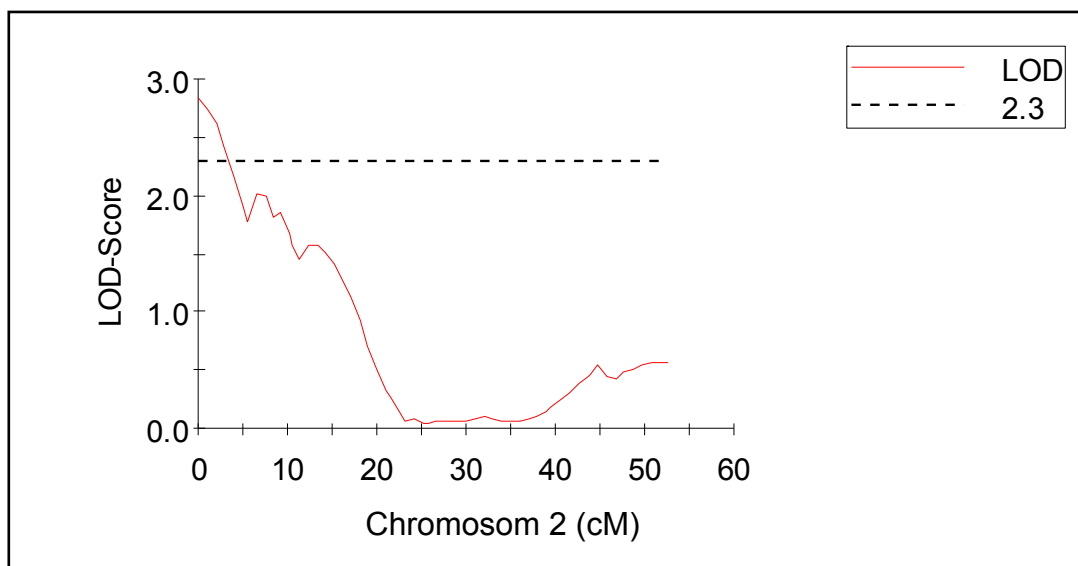


Abb. 3.24: Intervall-Mapping der absoluten Pflanzenmasse/Frischgewicht. Der 5% Signifikanz-LOD liegt bei 2,3.

3 Ergebnisse

Tab. 3.15: Positionen und LOD-Scores der potentiellen QTL von Cäsium- und Strontium-Akkumulation, Pflanzenmasse (Spross) und Trockengewicht/Frischgewichtverhältnis

	Chromosom	Position (cM)	maximaler LOD-Score	5%-Signifikanz-LOD	Erklärung der Varianz (%)
absolutes FG/Pflanze	2	0	2,76	2,3	11,2
normalisiertes FG/Pflanze	2	0	2,84	2,3	11,5
absolutes Cs/GW	5	37,14	2,99	2,4	12,0
normalisiertes Sr/FG	1	50,39	2,67	2,6	10,8
normalisiertes Sr/TG	1	54,79	2,70	2,6	10,9
absolutes TG/FG	2	0	2,56	2,4	10,5

Die verschiedenen potentiellen QTL können die Varianz der verschiedenen Merkmale zwischen 10,5% und 12% erklären (siehe Tab. 3.15).

Für die Parameter normalisiertes und absolutes Trockengewicht/Pflanze, absolute und normalisierte Cäsiumkonzentration/Frischgewicht, normalisierte Cäsiumkonzentration/Gewebewasser, absolute und normalisierte Cäsiumkonzentration/Trockengewicht, die absolute Strontiumkonzentration/Trockengewicht und die absolute Strontiumkonzentration/Frischgewicht konnten keine signifikanten (>5% Signifikanz-LOD) LOD-Scores gefunden werden.

3.6.6.2 Nicht parametrische Kruskal-Wallis Analyse

Mittels der nicht-parametrischen Kruskal-Wallis Analyse wird geprüft, ob einzelne molekulare DNA-Marker einen Einfluss auf ein bestimmtes Merkmal aufweisen. Zuerst werden die phänotypischen Daten (z.B. Cäsium-Akkumulation) der F3-Familien nach ihren Werten angeordnet, anschließend werden Ränge vergeben.

3 Ergebnisse

Dann werden bezüglich der genotypischen Klassen Rangsummen gebildet und die Testgröße Rangsumme auf Signifikanz getestet.

Die Allele von Sq-1 (N22600) wurden mit A bezeichnet, die Allele von Sorbo (N22653) mit B und das heterozygote Allel mit H.

Tab. 3.16: Kruskal-Wallis Analyse von Cäsium- und Strontium-Akkumulation, Pflanzenmasse (Spross) und Trockengewicht/Frischgewichtverhältnis

	Locus	Signifikanz	mittlerer Rang Klasse A	mittlerer Rang Klasse H	mittlerer Rang Klasse B
absolutes FG/Pflanze	At2g02260	p<0,005	70,0	48,0	41,0
normalisiertes FG/Pflanze	At2g02260	p<0,005	69,9	48,1	40,7
	At2g05755		62,2	46,6	33,2
absolutes Cs/GW	At5g35460	p<0,0001	35,2	58,8	74,6
	At5g36900	p<0,0005	37,5	58,9	73,9
	At5g40820	p<0,001	37,3	55,9	67,5
	At5g24400	p<0,005	41,1	56,7	71,3
	At5g40290		41,5	58,8	68,6
normalisiertes Sr/FG	At1g32320	p<0,005	44,6	43,4	65,9
normalisiertes Sr/TG	At1g44575	p<0,005	54,1	45,6	68,9
absolutes TG/FG	At2g02260	p<0,01	36,8	57,1	61,2

Für die Parameter absolutes Frischgewicht/Pflanze, normalisiertes Frischgewicht/Pflanze, absolute Cäsiumkonzentration/Gewebewasser, normalisierte Strontiumkonzentration/Frischgewicht und Trockengewicht sowie das Trockengewicht/Frischgewicht-Verhältnis konnte mit Hilfe der Kruskal-Wallis Analyse jeweils mindestens 1 Locus mit einem signifikanten Einfluss (mindestens p<0,01) gefunden werden (siehe Tab. 3.16).

3.7 Calcium- und Kalium-Akkumulation in 45 F3-Familien

Wie bereits erwähnt zeigt Cäsium große chemische und physikalische Ähnlichkeiten zu dem essentiellen Element Kalium. Strontium ist hingegen chemisch und physikalisch ähnlich dem essentiellen Element Calcium.

Um Korrelationen jeweils zwischen der Aufnahme von Cäsium/Kalium und Strontium/Calcium zu untersuchen, wurden die Ionenprofile von 45 F3-Familien, die in Kammer 1 heranwuchsen (siehe 3.6.5), erneut in Kammer 2 angezogen (hydroponische Kultur siehe 3.2). Diese Pflanzen wurden dann auf die Akkumulationen von Cäsium und Strontium und zusätzlich auf die Akkumulationen der essentiellen Elemente Kalium und Calcium hin untersucht.

3.7.1 Kalium-Akkumulation

In 45 F3-Familien, bei denen die Cäsium-Akkumulation schon in Kammer 1 bestimmt worden war, wurde zusätzlich die Akkumulation des Cäsium ähnlichen essentiellen Elementes Kalium ermittelt.

3 Ergebnisse

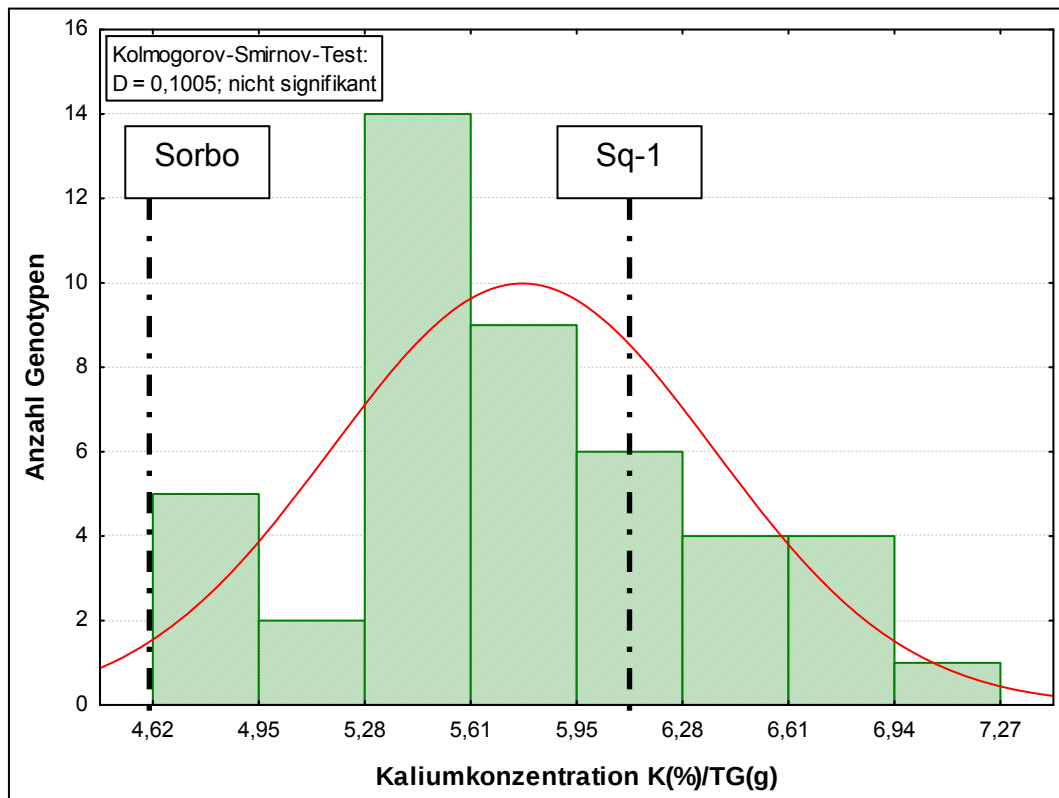


Abb. 3.25: Histogramm der Kaliumkonzentration bezogen auf das Frischgewicht in 45 Genotypen aus Kammer 2.

Die genetische Variation der Kaliumkonzentration beträgt für 45 F3-Familien 1,57-fach, die Elter variieren um den Faktor 1,37 (siehe Abb. 3.25 und Anhang Tab. 7.9).

3 Ergebnisse

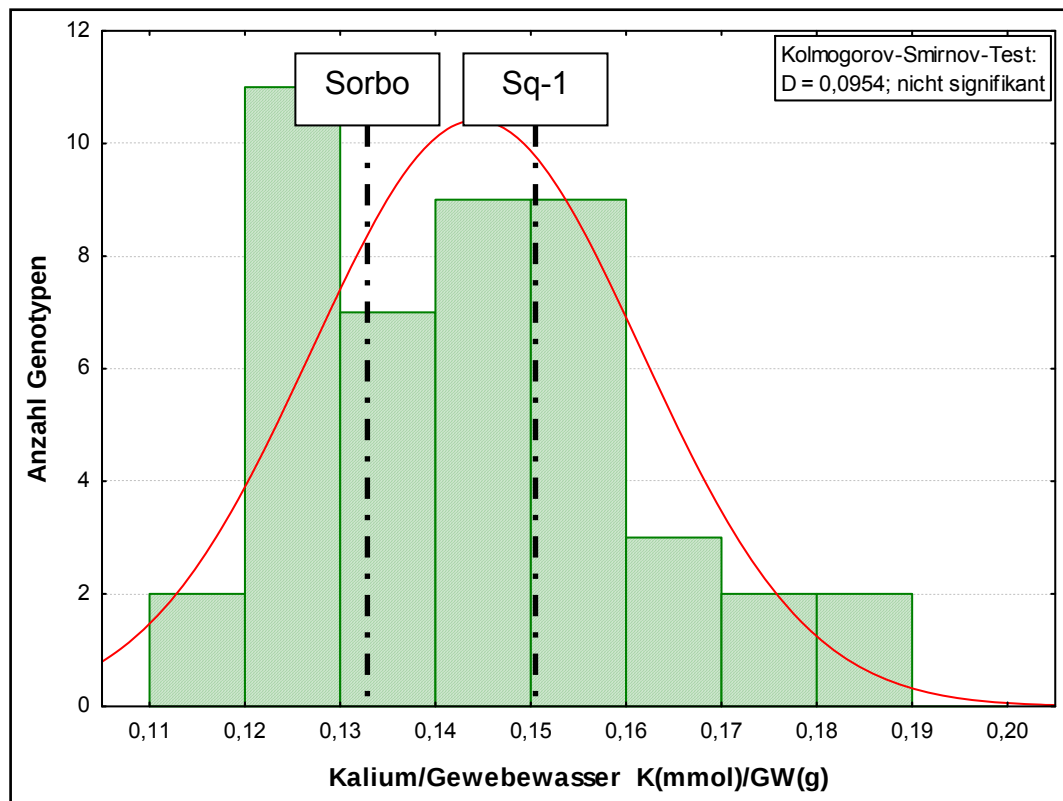


Abb. 3.26: Histogramm der Kaliumkonzentration bezogen auf das Gewebewasser in 45 Genotypen aus Kammer 2.

Bei 45 F3-Familien beträgt die genetische Variabilität des Kaliumkonzentration/Gewebewasser 1,60-fach, die Eltern variieren um den Faktor 1,14 (siehe Abb. 3.26 und Anhang Tab. 7.9).

3 Ergebnisse

3.7.2 Calcium-Akkumulation

In 45 F3-Familien, bei denen die Strontium-Akkumulation schon in Kammer 1 ermittelt worden war, wurde zusätzlich die Akkumulation des Strontium ähnlichen essenziellen Elementes Calcium analysiert.

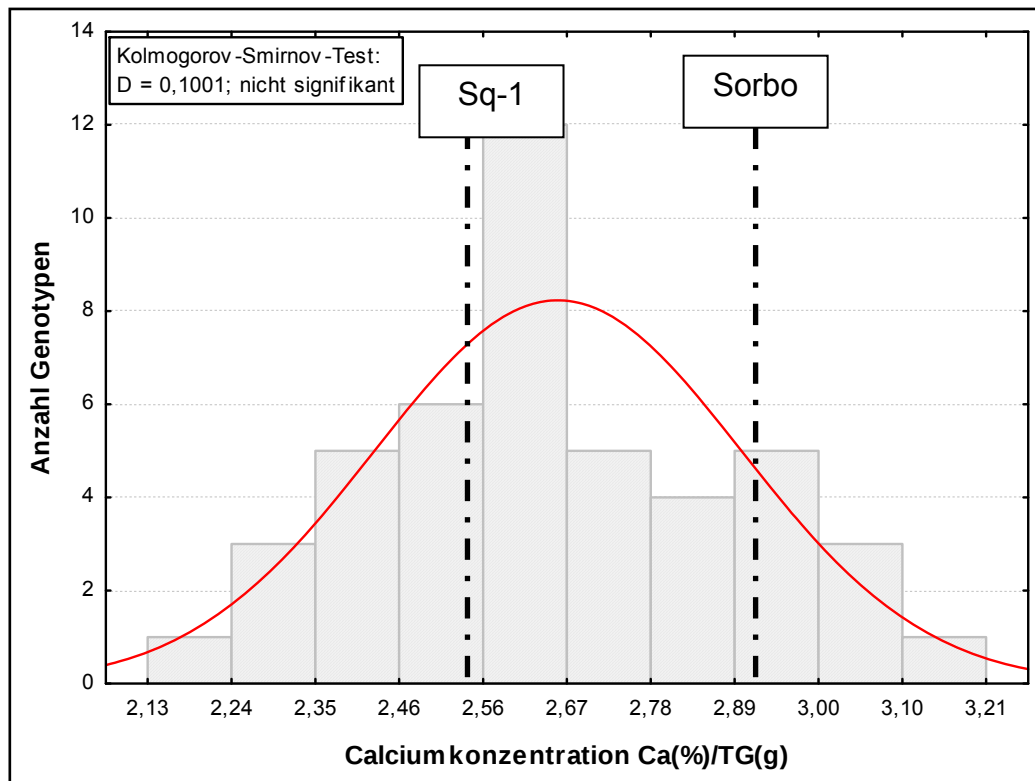


Abb. 3.27: Histogramm der Calciumkonzentration bezogen auf das Trockengewicht in 45 Genotypen aus Kammer 2.

Die Calciumakkumulation/Trockengewicht zeigt bei 45 F3-Familien eine genetische Variabilität von 1,50-fach, die Eltern variieren um den Faktor 1,15 (siehe Abb. 3.27 und Anhang Tab 7.9).

3.7.3 Korrelationen der Parameter Cäsium-, Strontium-, Kalium- und Calcium-Akkumulation in 45 F3-Familien

In 45 F3-Familien aus Kammer 2 wurden Korrelationen zwischen den Cäsium-, Strontium-, Kalium-, und Calcium-Akkumulationen ermittelt.

3 Ergebnisse

Tab. 3.17: Korrelation der Calcium-, Cäsium-, Kalium- und Strontium-Akkumulationen von 45 F3-Familien, die in Kammer 2 aufwuchsen. Rechte obere Hälfte Pearsonsche Korrelationskoeffizient, linke untere Hälfte Signifikanz-Niveaus. FG: Frischgewicht, TG: Trockengewicht, GW: Gewebewasser
* <5%-Signifikanzniveau, ** <1%-Signifikanzniveau, *** <0,1%-Signifikanzniveau

	Ca/ FG	Ca/ TG	Cs/ FG	Cs/ GW	Cs/ TG	K/ FG	K/ GW	K/ TG	Sr/ FG	Sr/ TG
Calcium/ FG		0,885***	0,754***	0,711***	0,410**	0,029	0,062	-0,371*	0,932***	0,782***
Calcium/ TG	p=0,000		0,525***	0,520***	0,495**	-0,278	-0,227	-0,498***	0,810***	0,882***
Cäsium/ FG	p=0,000	p=0,000		0,972***	0,723***	0,170	0,211	-0,244	0,784***	0,551***
Cäsium/ GW	p=0,000	p=0,000	p=0,000		0,758***	0,044	0,074	-0,347*	0,731***	0,526***
Cäsium/ TG	p=0,005	p=0,001	p=0,000	p=0,000		-0,237	-0,168	-0,347*	0,474**	0,560***
Kalium/ FG	p=0,849	p=0,064	p=0,262	p=0,771	p=0,117		0,973***	0,869***	0,107	-0,157
Kalium/ GW	p=0,682	p=0,134	p=0,163	p=0,627	p=0,269	p=0,000		0,842***	0,139	-0,109
Kalium/ TG	p=0,012	p=0,000	p=0,106	p=0,019	p=0,019	p=0,000	p=0,000		-0,275	-0,350*
Strontium/ FG	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,001	p=0,481	p=0,362	p=0,067		0,884***
Strontium/ TG	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,000	p=0,302	p=0,476	p=0,018	p=0,000	

3 Ergebnisse

Da die einzelnen Parameter normal verteilt waren (Daten nicht gezeigt), konnten Pearsonsche Korrelationskoeffizienten berechnet werden.

Wie in Tabelle 3.17 ersichtlich ist, sind die Calcium- und Strontium-Akkumulationen, unabhängig ob auf das Trockengewicht oder das Frischgewicht bezogen, höchst signifikant korreliert.

Die Kalium-Akkumulation ist nur, falls sie auf das Trockengewicht bezogen wurde, signifikant zu der Cäsium-Akkumulation auf Trockengewicht oder Gewebewasser bezogen korreliert.

Die Kalium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht ist signifikant zur Calcium-Akkumulation bezogen auf das Frischgewicht und höchst signifikant zur Calcium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht korreliert.

Die Cäsium- und Strontium-Akkumulationen sind mindestens hoch signifikant korreliert, unabhängig ob sie auf Trockengewicht, Frischgewicht oder bei Cäsium auf das Gewebewasser bezogen wurden.

4 Diskussion

Radioaktive Cäsium- und Strontium-Isotope können beispielsweise nach Kernreaktorunfällen in die Umwelt freigesetzt werden. Durch ihre hohe biologische Verfügbarkeit erfolgt eine gute Aufnahme von Pflanzen. Sowohl bei Cäsium als auch bei Strontium können innerhalb einer Art Sortenunterschiede bei der Akkumulation festgestellt werden. Unter anderem war es Ziel dieser Arbeit, die genetischen Grundlagen dieser Unterschiede in einer QTL-Analyse zu untersuchen. Die verantwortlichen Gene könnten die Ausgangsbasis zur Züchtung von ‚safe crops‘ darstellen, transgenen Nutzpflanzen mit einer deutlich reduzierten Radionuklid-Aufnahme. In Gebieten mit hohen Kontaminationen könnte durch den Anbau dieser ‚safe crops‘ die durch *Fall-out*-Nuklide verursachte interne Strahlendosis des Menschen verringert werden. Andererseits könnten die mit Hilfe der QTL-Analyse identifizierten Gene ebenfalls die Grundlage zur Züchtung von Pflanzen mit hohen Radionuklid-Akkumulationen für Phytoremediationen bilden.

4.1 Hydroponische Kultur von *Arabidopsis thaliana*

Das System der hydroponischen Kultur bringt bei *Arabidopsis thaliana* zahlreiche Vorteile mit sich. Sie führt zu Pflanzen mit gutem Wuchs und zu einer hohen Reproduzierbarkeit der Experimente. Außerdem entwickeln sich die Pflanzen gleichmäßig, sie können leicht geerntet werden und sowohl Spross als auch Wurzel können problemlos untersucht werden (Robison et al. 2006; Smeets et al. 2008). Zusätzlich kann dem Medium Cäsium- und Strontiumchlorid zugefügt werden, das in flüssigem Medium im Gegensatz zu Erdsubstraten vollständig für die Pflanzen verfügbar vorliegt.

Eine frühere Studie von Arteca und Arteca im Jahr 2000 konnte zeigen, dass bei hydroponischer Kultur eine Belüftung des Mediums keine statistisch signifikante Auswirkung auf die Wurzellänge oder das Frischgewicht von *Arabidopsis thaliana* hat. Allerdings wurde eine Auswechselung des Mediums fünf Tage nach der Aussaat durchgeführt, 21 Tage nach der Aussaat wurden die Pflanzen geerntet (Arteca und Arteca 2000). Deswegen wurde auch bei den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Experimenten das Medium zwar nach zehn Tagen ausgewechselt, nicht jedoch belüftet.

4 Diskussion

Smeets et al. haben im Jahr 2008 allerdings eine Studie veröffentlicht, die belegt, dass bei einer hydroponischen Kultur ohne einer Belüftung des Nährmediums die Sauerstoffkonzentration des Mediums innerhalb weniger Tage deutlich absinken kann. Dadurch können bei *Arabidopsis thaliana* bestimmte Gene in Wurzeln wie beispielsweise *ADH1* (Alkoholdehydrogenase) und *PDC1* (Pyruvatdecarboxylase) und im Spross wie zum Beispiel *LDH1* (Laktatdehydrogenase) induziert werden (Smeets et al. 2008). In den Versuchen der vorliegenden Arbeit wurde das Medium zwar nach zehn Tagen Kultur ausgewechselt, ob jedoch die zuvor genannten Gene induziert wurden und einen Einfluss auf die Cäsium- beziehungsweise Strontium-Akkumulation haben, wurde nicht geklärt.

Außerdem wurde bei *Arabidopsis thaliana*, die unter hydroponischen Bedingungen wuchsen, festgestellt, dass Stomata eine geringere Rolle bei der Regulation der Transpiration spielen als bei Pflanzen aus Erdkultur (Hosy et al. 2003). Dies könnte dazu führen, dass die Ergebnisse der Ökotypen aus hydroponischer Kultur nicht auf Pflanzen, die in Erde wuchsen, übertragbar sind und somit die „Rangfolgen“ für die Cäsium- und Strontium-Akkumulationen der Ökotypen in Erdkultur nicht bestehen bleiben.

In dieser Arbeit veränderte sich das Medium vom zehnten Tag (neues Medium) bis zum 20.Tag nach der Aussaat (Ernte) trotz eines hohen Zuwachses der Pflanzen nur geringfügig in seinen Nährstoffkonzentrationen (siehe Tab. 4.1). Es kann also davon ausgegangen werden, dass während der gesamten Anzuchtzeit für alle Ökotypen vergleichbare Nährstoffbedingungen geherrscht haben.

Tab. 4.1: Veränderungen des hydroponischen Mediums in Bezug auf die Konzentrationen von Calcium, Kalium, Magnesium und Natrium nach zehn Tagen Kultur. Drei Wiederholungen wurden durchgeführt. SD: Standardabweichung der drei Messwerte in %

Nährstoff	Konzentration errechnet	Konzentration 1.Tag gemessen		Konzentration 10.Tag gemessen	
	(mg/l)	(mg/l)	SD(%)	(mg/l)	SD(%)
Kalium	70,30	67,27	6,73	67,50	6,99
Calcium	60,12	63,20	0,36	65,20	0,53
Magnesium	18,23	19,93	9,84	20,70	14,46
Natrium	6,25	6,52	5,50	7,00	5,49

4.2 Kinetiken der Cäsium- und Strontium-Aufnahme

Für eine Kinetik wurden der zeitliche Verlauf der Cäsium- und Strontiumkonzentrationen im Spross, sowie das Frischgewicht der Pflanze und die Wurzellänge bestimmt. Bei Ler-1 (N22618) zeigen ab etwa dem 20. Tage nach der Aussaat, das heißt zehn Tage nach dem Umsetzen in radioaktives Medium, sowohl die Cäsium- als auch die Strontiumkonzentration bezogen auf das Frischgewicht keine Zunahme mehr.

Im Gegensatz dazu nehmen die Wurzellänge und besonders das Frischgewicht pro Pflanze noch deutlich zu (siehe Ergebnisse 3.1.1 und Abb. 3.1). Unter den Klimabedingungen wie in Material und Methoden in Abschnitt 2.1.2 beschrieben beginnen einige frühblühende Ökotypen wie Wa-1 (N22600) schon etwa nach 20 Tagen nach der Aussaat einen Blütenstiel auszubilden und ein späterer Vergleich mit spätblühenden Ökotypen wie Omo2-3 (N22585) wäre aus physiologischer Sicht nicht sinnvoll. Somit wurde für die Experimente als Enterzeitpunkt der 20. Tag nach Aussaat, das heißt der 10. Tag nach dem Umsetzen in radioaktives Medium, gewählt.

Payne et al. erstellen ebenfalls bei *Arabidopsis thaliana* eine Kinetik der Cäsiumkonzentration. Die Ökotypen Ler (N8581) und Cvi (N8580) wurden in festem Agar mit 1% Saccharose und 10% Murashige & Skoog Medium ausgesät. Schon zu Beginn der Experimente wurden dem Medium Cäsium ^{134}Cs (18,33 kBq/l) und ^{133}Cs (0,001mM) zugefügt. Die Cäsiumkonzentrationen stiegen zwischen dem siebten und dem 25. Tag nach der Aussaat an und blieben dann unverändert bis zum Versuchsende am 28. Tag nach der Aussaat (Payne et al. 2004). Obwohl dem Medium also schon zu Beginn radioaktives Cäsium zugefügt wurde, trat bei dieser Arbeitsgruppe ein Plateau der Cäsiumkonzentration/Frischgewicht etwa fünf Tage später nach der Aussaat als in der vorliegenden Studie auf. Diese Verzögerung könnte durch die unterschiedlichen Anzuchsbedingungen, wie beispielsweise Flüssigmedium oder festes Agarmedium verursacht worden sein.

Für die weiteren Versuche wählten Payne et al. den 18. Tag nach der Aussaat als optimalen Erntezeitpunkt, da dann einerseits der Zuwachs am höchsten war und andererseits die Cäsiumkonzentration schon fast ihr Plateau erreicht hatte. Zu diesem Zeitpunkt war außerdem der Beitrag von nichtgenetischen Varianzkomponenten (wie zum Beispiel Pflanze-zu-Pflanze Varianz) zur gesamten phänotypischen Varianz am größten und eignete sich deswegen am besten um ‚robuste‘ QTL zu identifizieren (Payne et al. 2004).

4 Diskussion

Weaver et al. analysierten den zeitlichen Verlauf der Aufnahme von Cäsium ^{137}Cs und Strontium ^{90}Sr von hydroponisch kultiviertem Grünkohl (*Brassica oleracea* 'Blue Curl'), einer anderen Brassicaceae. Dabei wurden die Pflanzen nach einer einwöchigen Vorkultur in ein Medium mit den Radionukliden umgesetzt. Zwischen der zweiten und der vierten Wochen zeigte Grünkohl ähnlich wie bei *Arabidopsis thaliana* nur eine geringe Zunahme in der Cäsiumkonzentration, wohingegen die Strontiumkonzentration in diesem Zeitraum im Unterschied zu *Arabidopsis thaliana* kontinuierlich anstieg und damit kein Plateau erreichte (Weaver et al. 1981).

4.3 Chemotoxizitäten von Cäsium und Strontium

4.3.1 Chemotoxizität Cäsium

In hydroponischer Kultur zeigten bei Ler-1 (N22618) Cäsiumkonzentrationen von mehr als 0,3 mM toxische Auswirkungen auf die Pflanzen. Es kam zu Chlorosen beziehungsweise Nekrosen und zu Wuchsdepressionen. Die Kaliumkonzentration im Medium betrug 1,8 mM.

Hampton et al. konnten bei dem Ökotyp Ws2 bei einer Kultur auf festem Agar mit 10 % Murashige & Skoog Medium, 1 % Saccharose und Kaliumkonzentrationen von 2 mM oder 20 mM feststellen, dass höhere Kaliumkonzentrationen im Medium eine geringere Cäsium-Akkumulation im Spross bewirkten (Hampton et al. 2004). In einem weiteren Versuch konnten sie außerdem zeigen, dass eine Erhöhung der Cäsiumkonzentration im Medium im Bereich von 0,3 μM bis 3,162 mM zu einer Verringerung der Kaliumkonzentration im Spross führten (Hampton et al. 2004).

Anhand dieser Ergebnisse diskutierten Hampton et al. zwei Hypothesen, in wiefern Cäsium toxisch auf *Arabidopsis* wirkt und das Frischgewicht pro Pflanze reduziert.

Nach der ersten Hypothese inhibiert eine toxische Cäsiumkonzentration in der Pflanze die Kaliumaufnahme und löst einen Kaliummangel aus, der dann zu einer Verringerung des Frischgewichtes pro Pflanze führt. Der Unterschied der Kaliumkonzentration in der Pflanze zwischen Versuchen mit beziehungsweise ohne Cäsium ist allerdings so gering, dass dies nicht die einzige Ursache für den Rückgang des Frischgewichtes sein konnte.

4 Diskussion

Hampton et al. favorisierten deshalb die zweite Hypothese, dass Cäsium per se nicht toxisch ist, aber der Quotient aus der Cäsiumkonzentration (Pflanze) und der Kaliumkonzentration (Pflanze) das Frischgewicht pro Pflanze entscheidend beeinflusst. Cäsium kann Kalium nicht in seinen biologischen Funktionen ersetzen, konkurriert aber um die Proteinbindungsstellen für Kalium (Hampton et al. 2004).

Sahr et al. konnten bei Pflanzen des Ökotyp Col-0 bei einer Kultur auf festem Agar mit 25 % Murashige & Skoog Medium (entsprechend 2mM Kalium) mit 0,5% Saccharose eine Cäsiumtoxizität bei Konzentrationen von über 0,5 mM feststellen (Sahr et al. 2005). Durch eine Erhöhung der Kaliumkonzentration auf 8 mM im Medium zeigten die Pflanzen sogar bei 2 mM Cäsium einen normalen Wuchs (Sahr et al. 2005). Die Unterschiede zwischen der Toxizitätsgrenze von 0,5 mM bei Sahr et al. und von 0,3 mM bei hydroponischer Kultur aus dieser Studie sind vermutlich weniger auf den geringen Unterschied der Kaliumkonzentrationen im Medium zurückzuführen (2 mM zu 1,8 mM), sondern eher darauf, dass sich im festen Agarmedium ein Cäsiumgradient gebildet hat, der die Nachlieferung von Cäsium im Vergleich zu hydroponischer Kultur erschwert. So könnte in festem Medium ein Cäsium armer Bereich um die Wurzel entstanden sein, der bewirkt, dass auch bei 0,5 mM Cäsium noch keine toxische Wirkung eintritt.

Die chlorotischen Schäden an den Pflanzen können durch eine Beeinflussung der Chlorophyll-Biosynthese von Cäsium ausgelöst worden sein. Toxische Cäsiumkonzentrationen führen dazu, dass das Enzym Uroporphyrinogen Decarboxylase inhibiert wird (Sahr et al. 2005). Nekrotische Schäden könnten auf oxidativen Stress zurückgeführt werden, der durch hohe Cäsiumkonzentrationen ausgelöst wurde. Außerdem wird angenommen, dass Cäsium mit negativ geladenen Gruppen von Aminosäuren, Nukleinsäuren und Zellwandbestandteilen interagiert. Dadurch kann die Struktur und die Aktivität von Proteinen beeinflusst werden. Zusätzlich können sich die Struktur und die Fluidität von Membranen durch die Bindung an Membranproteine oder Phospholipide ändern (Sahr et al. 2005).

Im Gegensatz zur hydroponischen Kultur mit toxischen Cäsium-Konzentrationen von 0,5 mM im Medium, werden im Freiland in Bodenlösungen etwa um den Faktor 1000 geringere Cäsiumkonzentrationen von wenigen Mikromol gemessen, wobei die gemessenen Kaliumkonzentrationen im Bereich von einigen Millimol liegen. Dies lässt vermuten, dass unter den meisten Umweltbedingungen Cäsiumtoxizität nicht vor- kommt (Hampton et al. 2004).

4.3.2 Chemotoxizität Strontium

In hydroponischer Kultur wirkten Strontiumkonzentrationen von mehr als 10 mM bei Ler-1 (N22618) toxisch auf die Pflanzen, es konnten Wuchsdepressionen beobachtet werden. Im Medium waren 1,5 mM Calcium enthalten. Strontium ist damit für *Arabidopsis thaliana* wesentlich weniger toxisch als Cäsium.

Ryan et al. stellten fest, dass bei Sämlingen von Weizen (*Triticum aestivum*) eine Strontiumzugabe von 3 mM zu einer 1,4 μ M Aluminiumlösung die Aluminiumtoxizität in den Wurzeln verringert und dadurch das Wurzelwachstum fördert. Außerdem haben sie herausgefunden, dass Strontium in den Wurzeln die Calcium-Akkumulation inhibiert (Ryan et al. 1997). Bei *Arabidopsis thaliana*, die in Nährlösungen mit niedrigen pH-Werten (4,5-4,7) wachsen, kann Strontium ähnlich wie Calcium einer Protonentoxizität an der Wurzel entgegenwirken (Koyama et al. 2001).

Somit hat Strontium nicht nur ähnliche chemische und physikalische Eigenschaften wie Calcium, es hat auch ähnliche biologische Funktionen (Marčiulionienė et al. 2004). Allerdings weist Strontium keine essentiellen Funktionen für Organismen auf (Ehlken und Kirchner 2002).

Watanabe et al. konnten zeigen, dass bei Reis (*Oryza sativa*, Poaceae) in einer 50 μ M Calciumlösung die Zugabe von 450 μ M Strontium das Wurzelwachstum negativ beeinflusst. Die Auswirkungen der Strontiumtoxizität auf das Wurzelwachstum von Reis konnte zwar durch eine Erhöhung der Calciumkonzentration in der Nährlösung von 50 μ M auf 500 μ M verringert werden, nicht jedoch durch eine Zugabe von 450 μ M Magnesium. Im Gegensatz zu Reis ist bei Weizen (*Triticum aestivum*, Poaceae) bei einer Strontiumkonzentration von 450 μ M keine negative Wirkung auf das Wurzelwachstum eingetreten (Watanabe und Okada 2005). Daraus lässt sich einerseits schließen, dass die Höhe der Strontiumtoxizität artabhängig ist und andererseits, dass Strontium wohl mit Calcium, nicht aber mit dem chemisch und physikalisch ähnlichen zweiwertigen Erdalkalimetall Magnesium um die biologischen Funktionen kompetitiert.

4 Diskussion

4.4 Abhängigkeit der Cäsium-Akkumulation von der Cäsiumkonzentration im Medium

Im Bereich von 0,001 mM bis 0,1 mM Cäsium im Medium nimmt bei den beiden Ökotypen Ler-1 (N22618) und Col-0 (N22625) bei steigenden Cäsiumkonzentrationen im Medium auch die Cäsiumkonzentration in ihren Sprossen direkt proportional zu. Die direkte Proportionalität gibt einen Hinweis darauf, dass das Cäsium in hydroponischer Kultur vollständig verfügbar ist.

Hampton et al. untersuchten ebenfalls die Cäsium-Akkumulation im Spross in Abhängigkeit von der Cäsiumkonzentration im Medium. Sie verwendeten den Ökotyp Ws2 und kultivierten ihn auf festem Agar mit 10% Murashige & Skoog Medium, mit 1% Saccharose, Kaliumkonzentrationen von 2 mM oder 20 mM und unterschiedlichen Cäsiumkonzentrationen. Im Bereich von 0 mM bis 1 mM Cäsium bei 2 mM Kalium und im Bereich von 0 mM bis 1,778 mM Cäsium bei 20 mM Kalium konnten sie ebenso wie in dieser Untersuchung einen linearen Zusammenhang zwischen den Cäsiumkonzentrationen im Medium und im Spross feststellen (Hampton et al. 2004). Diese direkte Proportionalität zwischen der Cäsiumkonzentration im Medium und der Cäsiumkonzentration im Spross ist also sowohl bei hydroponischer Kultur als auch bei Kultur im festen Agarmedium feststellbar und damit nicht von diesen Umweltbedingungen abhängig.

Allgemein können beim Aufnahmeverhalten von Metallen drei verschiedenen Typen von Pflanzen unterschieden werden. Es gibt Akkumulatoren, Indikatoren und so genannte ‚Excluder‘ (Shaw und Bell 1989).

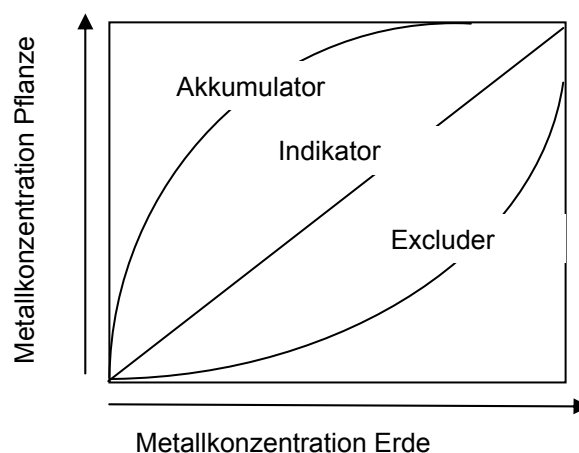


Abb. 4.1: Drei mögliche Korrelationen zwischen der Metallkonzentration (Erde) und der Metallkonzentration (Pflanze) (Shaw und Bell 1989)

4 Diskussion

Die Cäsiumkonzentrationen im Spross von *Arabidopsis thaliana* entsprechen laut diesem Modell somit wegen der linearen Abhängigkeit Konzentration (Medium) zu Konzentration (Pflanze) sowohl unter den Bedingungen von Payne et al. wie auch in hydroponischer Kultur einem Indikator für die Cäsiumkonzentration im Medium.

4.5 Genetische Variation der Cäsium- und Strontium-Akkumulation in *Arabidopsis thaliana*

Die genetische Variabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation in *Arabidopsis thaliana* wurde in einer Kollektion mit 96 Ökotypen nach Bergelson, Kreitman und Nordborg untersucht. Das komplette Ökotypenset enthält 25 Populationspaare, die jeweils innerhalb weniger 100 m gesammelt wurden (N22564 bis N22613), sowie 46 Ökotypen, die weltweit in Laboren häufig verwendet wurden (N22614 bis N22659) (Nordborg et al. 2005). Es war allerdings nur möglich 86 Ökotypen zu analysieren, da zehn Ökotypen vom *Stock Centre* nicht bereitgestellt werden konnten.

Variationen der Radionuklid-Akkumulationen im Spross von verschiedenen Ökotypen können beispielsweise durch die unterschiedliche Aufnahme oder Abgabe von Radionukliden im Bereich der Wurzel oder durch Modifikationen der Xylem- oder Phloem-Transporte erklärt werden.

4.5.1 Genetische Variation der Cäsium-Akkumulation

Im Screen lag die natürliche genetische Variation von *Arabidopsis thaliana* bei 1,88-fach für absolute Cäsiumkonzentrationen und bei 2,11-fach für Cäsiumkonzentrationen, die auf den Ökotyp Ler-1 (N22618) normalisiert wurden. Im Rescreen konnte zwischen den extremen Ökotypen Sq-1 (N22600), Ra-0 (N22632), Wa-1 (N22644) und Sorbo (N22653) für absolute Konzentrationen dagegen nur ein Faktor von 1,65 gefunden werden. Der zur Normalisierung verwendete Ökotyp Ler-1 (N22618) zeigt bei den Durchschnittswerten aus jeweils zwei Wiederholungen der sieben Durchgänge eine Maximalkonzentration von 54,85 Cs(nmol)/FG(g), eine Minimalkonzentration von 47,09 Cs(nmol)/FG(g) und eine Standardabweichung von 18,7%.

4 Diskussion

Payne et al. fanden eine ähnliche natürliche genetische Variation von 2-fach bei *Arabidopsis thaliana*, allerdings wurden nur 51 verschiedene Akzessionen verglichen. Außerdem wurden die Pflanzen auf festem Agar mit 10 % Murashige & Skoog Medium, 1 % Saccharose, 18,33 kBq/l ^{134}Cs und 0,001 mM ^{133}Cs kultiviert und am 18. Tag nach der Aussaat abgeerntet (Payne et al. 2004).

Melnitchouck und Hodson untersuchten jeweils zwei verschiedene Sorten Salat (*Lactuca sativa*, Asteraceae) und Rettich (*Raphanus sativus*, Brassicaceae), die im Gewächshaus in fünf verschiedenen Bodentypen angebaut wurden. Die genetische Variation der Cäsium-Akkumulation betrug, in Abhängigkeit vom Bodentyp, für Rettich 1,03- bis 1,28-fach und für Salat 1,10- bis 2,42-fach (Melnitchouck und Hodson 2004). Es wurde herausgefunden, dass sowohl für Rettich als auch für Salat eine Sorte, die auf einem Bodentyp eine vergleichsweise geringe Cäsium-Akkumulation aufweist, auf einem anderen Boden im Vergleich eine erhöhte Cäsium-Akkumulation zeigen kann (Melnitchouck und Hodson 2004). Dies deutet darauf hin, dass die Bedingungen der Anzucht einen starken Einfluss auf die Höhe der intergenetischen Variation der Cäsium-Akkumulation ausüben.

Bei Freilandversuchen konnten Prister et al. in den Körnern von Wicke (*Vicia*, Fabaceae, drei Sorten), Winterroggen (*Secale cereale*, Poaceae, vier Sorten), Gerste (*Hordeum vulgare*, Poaceae, drei Sorten) und Sommerweizen (*Triticum aestivum*, Poaceae, sechs Sorten) eine genetische Variation von 1,4-fach, 4,3-fach, 1,9-fach und 2,5-fach finden (Prister et al. 1992). Putyatin et al. konnten in Freilandversuchen bei sechs verschiedenen Sommerweizen-Sorten (*Triticum aestivum*, Poaceae) in den Körnern eine 1,6-fache intergenetische Variation der ^{137}Cs -Akkumulation finden (Putyatin et al. 2006). Schimmack et al. verglichen die Cäsium-Akkumulation der Körner von 28 verschiedenen Winterweizen-Sorten, die an drei verschiedenen Standorten im Freiland angebaut wurden. Sie dokumentierten eine intergenetische Variation von 1,5-fach, 2,2-fach und 3,1-fach (Schimmack et al. 2004). Schneider et al. fanden in Freilandversuchen bei Mais (*Zea mays*, Poaceae) im Spross bei 15 beziehungsweise 19 verschiedenen Hybriden eine Variation von 2,6-fach und 2,1-fach, die Körner variierten 2,4-fach und 2,1-fach (Schneider et al. 2008).

Bei diesen verschiedenen Studien liegt die intergenetische Variabilität der Cäsium-Akkumulation zwischen 1,4- bis 4,3-fach und ist gut mit dem Faktor von 2,1 dieser Studie vergleichbar. Außerdem kann man erkennen, dass sowohl die Art als auch die Anzuchtbedingungen die Höhe der intergenetischen Variation beeinflussen.

4 Diskussion

Broadley et al. verglichen die intergenetische Variation der Cäsium-Akkumulation von 136 verschiedenen Arten aus 14 verschiedenen Veröffentlichungen. Sie verwendeten eine REML (*Residual Maximum Likelihood*)-Analyse für den Vergleich der Werte zwischen den verschiedenen Studien, und stellten fest, dass *Amaranthus retroflexus* (Amarantaceae) eine 117-fach höhere Cäsium-Akkumulation hat als *Allium tuberosum* (Liliaceae) (Broadley et al. 1999).

Somit ist die intergenetische Variation der Cäsium-Akkumulation zwischen verschiedenen Familien beziehungsweise Arten deutlich größer als die Variation der Cäsium-Akkumulation innerhalb einer Art.

4.5.2 Genetische Variation der Strontium-Akkumulation

Für die natürliche genetische Variation der Strontium-Akkumulation von *Arabidopsis thaliana* konnten im Screen Faktoren von 2,15-fach für absolute Konzentrationen und von 2,13-fach für Konzentrationen, die auf den Ökotyp Ler-1 (N22618) normalisiert wurden, gefunden werden. Der Faktor zwischen den extremen Ökotypen Omo2-3 (N22585), Uod-1 (N22612), Wa-1 (N22644) und Shahdara (N22652) betrug im Rescreen für absolute Konzentrationen nur 1,73. Der zur Normalisierung verwendete Ökotyp Ler-1 (N22618) zeigt bei den Durchschnittswerten aus jeweils zwei Wiederholungen der sieben Durchgänge eine Maximalkonzentration von 507,60 Sr(nmol)/FG(g), eine Minimalkonzentration von 312,68 Sr(nmol)/FG(g) und eine Standardabweichung von 17,5%.

Über die Strontium-Akkumulation in *Arabidopsis thaliana* existieren noch keine veröffentlichten Studien. Melnitchouck und Hodson untersuchten unter Gewächshausbedingungen mit Rettich (*Raphanus sativus*, zwei Sorten) eine andere Brassicaceae sowie zwei verschiedene Sorten Salat (*Lactuca sativa*, Asteraceae). Die Kultur wurde in fünf verschiedenen Bodentypen durchgeführt. Die genetische Variation der Strontium-Akkumulation wies in Abhängigkeit zu den Bodentypen Faktoren für Rettich von 1,01- bis 1,19-fach und für Salat von 1,04- bis 2,28-fach auf (Melnitchouck und Hodson 2004). Melnitchouck und Hodson konnten zeigen, dass sowohl für Rettich als auch für Salat eine Sorte, die auf einem Bodentyp eine vergleichsweise wenig Strontium akkumuliert, auf einem anderen Boden im Vergleich eine erhöhte Strontium-Akkumulation aufweisen kann (Melnitchouck und Hodson 2004).

4 Diskussion

Ähnlich wie bei der Cäsium-Akkumulation beeinflussen die Bedingungen der Anzucht sowie die Art deutlich die Höhe der intergenetischen Variation der Strontium-Akkumulation.

Gerstmann und Schimmack beobachteten bei der intergenetische Variation der Strontium-Akkumulation in den Körnern von 28 verschiedenen Winterweizen-Sorten, Faktoren von 1,9-fach, 2,5-fach und 2,6-fach an drei verschiedenen Standorten im Freiland (Gerstmann und Schimmack 2006). Ebenfalls in Freilandversuchen fanden Putyatin et al. bei sechs verschiedenen Sommerweizen-Sorten in den Körnern eine 1,6-fache intergenetische Variation der ^{90}Sr -Akkumulation (Putyatin et al. 2006).

Die genetische Variabilität von *Arabidopsis thaliana* mit 2,1-fach befindet sich somit in einer ähnlichen Größenordnung wie die genetische Variabilität von anderen Studien im Bereich von 1,6-fach bis 2,6-fach.

Rasmusson et al. untersuchten die genetische Variation der ^{89}Sr -Akkumulation von 48 Gerstensorten und 50 Weizensorten in Erde in Gewächshauskultur. Die 48 Gerstensorten variierten um den Faktor 3,2, die 50 Weizensorten um den Faktor 4,6 (Rasmusson et al. 1963). Die Werte dieser Veröffentlichung liegen höher als die von Schimmack et al. und Putyatin et al., die ebenfalls Weizen untersuchten. Die höheren Werte der genetischen Variabilität könnten durch eine höhere Anzahl von untersuchten Sorten bei Rasmusson et al. bedingt sein.

4.5.3 Korrelationen der Akkumulation von Cäsium und Strontium

Bei den 86 untersuchten Ökotypen sind die absoluten Cäsiumwerte zu den absoluten Strontiumwerten höchst signifikant korreliert.

Beispielsweise weisen die Ökotypen CIBC-5 (N22602), Tamm-2 (N22604), Uod-1 (N22612), An-1 (N22626) und Wa-1 (N22644) sowohl eine niedrige (absolute) Cäsium-Akkumulation, als auch eine niedrige (absolute) Strontium-Akkumulation auf.

Andererseits zeigen die Ökotypen Spr1-2 (N22582), Omo2-3 (N22585), Shahdara (N22652) und Sorbo (N22653) sowohl eine hohe (absolute) Cäsium-Akkumulation als auch eine hohe (absolute) Strontium-Akkumulation.

4 Diskussion

Hingegen bildet der Ökotyp Ga-0 (N22634) eine Ausnahme, einer geringen (absoluten) Cäsium-Akkumulation steht eine hohe (absolute) Strontium-Akkumulation gegenüber. Da bei diesem Ökotyp jedoch kein extremes Verhalten in der Radionuklid-Akkumulation beobachtet wurde, wurde er nicht näher in Hinsicht auf Kalium- oder Calcium-Akkumulationen hin charakterisiert.

Eine höchst signifikante Korrelation der Cäsiumwerte zu den Strontiumwerten konnte nicht erwartet werden. Erstens besitzen beide Ionen andere chemische und physikalische Eigenschaften (Alkalimetall-Erdalkalimetall), zum anderen werden beide Ionen über unterschiedliche Transportwege aufgenommen.

4.6 Charakterisierung der Cäsium- und Strontium extremen Ökotypen in Bezug auf Kalium-, Calcium-, Magnesium- und Natrium-Akkumulation

Nach dem Rescreen der Ökotypen wurden vier Cäsium beziehungsweise Strontium extreme Ökotypen für eine weitere Charakterisierung in Bezug auf die Kalium-, Calcium-, Magnesium und Natrium-Akkumulation ausgewählt.

4.6.1 Cäsium extreme Ökotypen

Der Ökotyp Sorbo (N22653) weist in vier Durchgängen eine signifikant höhere Cäsium-Akkumulation auf als die drei Ökotypen Sq-1 (N22600), Ra-0 (N22632) und Wa-1 (N22644). Außerdem akkumuliert Sorbo (N22653) signifikant weniger Kalium und signifikant mehr Calcium und Magnesium als die anderen drei wenig Cäsium aufnehmenden Ökotypen.

Laut Signifikanztest der zweifaktoriellen ANOVA zeigt eine Cäsiumzugabe keinen signifikanten Einfluss auf die Kalium-Akkumulation.

Das Kalium/Cäsium-Verhältnis ist bei den drei niedrig aufnehmenden Ökotypen Sq-1 (N22600), Ra-0 (N22632) und Wa-1 (N22644) um den Faktor 1,7 höher als bei Sorbo (N22653) (siehe Ergebnisse 3.3.2).

Payne et al. fanden bei 51 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen heraus, dass im Spross der Ökotyp Blh-1 (N1030) die niedrigste Cäsiumkonzentration und die Ökotypen Ag-0 (N901) und Col-4 (N933) die höchste Cäsium-Akkumulation besitzen (Payne et al. 2004).

4 Diskussion

In hydroponischer Kultur dagegen weisen sowohl Ag-0, allerdings eine andere Akzession (N22630) und auch Col-0 (N22625), eine andere Columbia-Population, eher niedrige Cäsium-Akkumulationen auf. Diese Unterschiede im Akkumulationsverhalten sind wahrscheinlich weniger auf die geringen genetischen Unterschiede der Akzessionen, sondern eher auf die unterschiedlichen Anzuchtbedingungen zurückzuführen.

In der Ökotypenkollektion der Studie von Payne et al. mit 51 Akzessionen waren nicht die aus dieser Untersuchung hervorgegangenen Cäsium extremen Ökotypen enthalten, sodass diese Ökotypen keinem Vergleich zur hydroponischen Kultur unterzogen werden können (Payne et al. 2004).

4.6.2 Strontium extreme Ökotypen

Die Ökotypen Omo2-3 (N22585) und Shahdara (N22652) zeigen in den vier Durchgängen eine signifikant höhere Strontium-Akkumulation als die beiden Ökotypen Uod-1 (N22612) und Wa-1 (N22644). Außerdem akkumulieren Omo2-3 (N22585) und Shahdara (N22652) signifikant mehr Calcium und Magnesium als die anderen beiden wenig Strontium aufnehmenden Ökotypen (siehe Ergebnisse 3.3.3).

Der Signifikanztest der zweifaktoriellen ANOVA konnte zeigen, dass eine Strontiumzugabe einen höchst signifikanten Einfluss auf die Calcium-Akkumulation hat.

Das Calcium/Strontium-Verhältnis scheint unabhängig vom Ökotyp zu sein und damit kaum intergenetische Variabilität aufzuweisen.

4.7 Einflüsse der Cäsium-Zugabe auf die Strontium-Akkumulation und der Strontium-Zugabe auf die Cäsium-Akkumulation

Mittels zweifaktorieller ANOVA konnte gezeigt werden, dass bei den drei Ökotypen Sq-1 (N22600), Ler-1 (N22618) und Sorbo (N22653) weder die Cäsium-Zugabe einen Einfluss auf die Strontium-Akkumulation hat, noch die Strontium-Zugabe eine Auswirkung auf die Cäsium-Akkumulation hat.

4 Diskussion

Eapen et al. fanden ebenfalls heraus, dass bei einer hydroponischen Kultur von *Calotropis gigantea* (Apocynaceae) die Akkumulation von ^{137}Cs oder ^{90}Sr aus einem Medium mit beiden Radionukliden vergleichbar ist mit der Akkumulation aus einem Medium, dem nur ^{137}Cs oder ^{90}Sr zugefügt wurden (Eapen et al. 2006).

Singh et al. untersuchten die Akkumulation von ^{137}Cs und ^{90}Sr bei *Vetiveria zizanioides* (Poaceae) aus hydroponischer Kultur. Sie konnten wie Eapen et al. weder eine Beeinflussung der Cäsium-Akkumulation durch Strontiumzugabe noch einen Einfluss der Cäsiumzugabe auf die Strontium-Akkumulation nachweisen (Singh et al. 2008).

Die von den Mediumbedingungen unabhängigen Akkumulationen dieser Pflanzenarten kann dadurch erklärt werden, dass Cäsium, das dem essentiellen Element Kalium ähnlich ist, und Strontium, das dem essentiellen Element Calcium ähnlich ist, durch unabhängige Mechanismen von Pflanzen aufgenommen werden.

4.8 **Kompetition Kalium/Cäsium: Einfluss von unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen bei der Cäsium-Akkumulation**

Zur Charakterisierung des Einflusses von unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen im Medium (0 mM, 0,36 mM, 1,8 mM und 9 mM) auf die Cäsium-Akkumulation im Spross wurden die beiden Cäsium extremen Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und der zur Normalisierung benutzte Ler-1 (N22618) verwendet.

Hierbei konnte gezeigt werden, dass die Cäsium-Akkumulation mit steigenden Kalium-Akkumulationen absinkt. Bei 0,36 mM Kalium akkumulieren alle drei Ökotypen ungefähr 80% weniger Cäsium, als sie bei 0 mM Kalium absorbieren. Im Bereich von 0,36 mM bis 9 mM akkumuliert Sorbo (N22653) signifikant mehr Cäsium als Sq-1 (N22600), nicht aber bei 0 mM Kalium.

Allgemein kann festgestellt werden, dass die Kaliumkonzentrationen im Spross mit steigenden Kaliumkonzentrationen im Medium zunehmen. Außerdem akkumuliert im Bereich von 0 mM Kalium bis 1,8 mM Kalium im Medium der Ökotyp Sq-1 (N22600) signifikant mehr Kalium als der Ökotyp Sorbo (N22653). Bei einer externen Kaliumkonzentration von 9 mM gab es dagegen keine signifikanten Unterschiede der beiden Ökotypen. Die Höhe der Kaliumkonzentration im Medium hat keinen signifikanten Einfluss auf die Pflanzenmasse (Spross) (siehe Ergebnisse 3.3.3).

4 Diskussion

Die Cäsium-Akkumulationen in den Wurzeln unterscheiden sich bei den drei Ökotypen bei einer Kaliumkonzentration von 1,8 mM im Medium nicht signifikant.

Wurzeln akkumulieren Cäsium weniger effizient als Kalium (Zhu und Smolders 2000). Dies kann durch den so genannten Diskriminierungsfaktor (DF) verdeutlicht werden (Berechnung siehe Material und Methoden 2.2.6.2). Werte des Diskriminierungsfaktors von unter 1 bedeuten, dass Cäsium weniger als Kalium absorbiert wird (Zhu und Smolders 2000). Im Bereich von 0,36 mM Kalium bis 9 mM Kalium im Medium liegen in der vorliegenden Studie die Diskriminierungsfaktoren für Cs/K bei den drei untersuchten Ökotypen stets unter 1 (siehe Tab. 4.2).

Tab. 4.2: Cs/K-Diskriminierungsfaktoren (DF) der Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618)

Kaliumkonzentration Medium (mM)	Ökotyp	Cs/K- Diskriminierungsfaktor
0,36 mM	Sq-1 (N22600)	0,037
	Sorbo (N22653)	0,073
	Ler-1 (N22618)	0,055
1,8 mM	Sq-1 (N22600)	0,175
	Sorbo (N22653)	0,318
	Ler-1 (N22618)	0,268
9 mM	Sq-1 (N22600)	0,610
	Sorbo (N22653)	0,783
	Ler-1 (N22618)	0,724

Der Ökotyp Sq-1 (N22600) weist bei allen drei untersuchten Kaliumkonzentrationen höhere Diskriminierungsfaktoren (DF) als der Ökotyp Sorbo (N22653) auf. Außerdem kann festgestellt werden, dass die DFs mit zunehmendem Kaliumgehalt ansteigen. Eine positive Korrelation zwischen Kaliumgehalt und Cs/K-Diskriminierungsfaktor konnten auch Middleton et al. bei jungen Sprossen sowie bei Wurzeln von hydroponisch kultivierter Gerste zeigen (Middleton et al. 1960).

4 Diskussion

Ebenfalls eine positive Korrelation zwischen der Höhe der Kaliumkonzentration im Medium und dem Diskriminierungsfaktor stellte Cline bei Wurzeln, Stielen und Blättern bei hydroponisch kultivierten Bohnen (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) fest (Cline 1962).

Die nicht immer konstanten Diskriminierungsfaktoren geben einen Hinweis darauf, dass die Cs/K-Selektivität durch die Kaliumkonzentration im Medium beeinflusst wird (Smolders et al. 1996).

Obwohl das Cäsium/Kalium-Verhältnis im Bereich von 0,36 mM bis 9 mM Kalium um 96% auf 4% absinkt, nimmt die Cäsiumkonzentration in der Pflanze nur um 20% ab. Dies bedeutet gleichzeitig, dass bei den Ökotypen bei 9 mM Kalium die Kaliumaufnahme weniger selektiv ist als bei 0,36 mM (siehe Tab. 4.3).

Tab. 4.3: Vergleich des Cs/K-Verhältnisses im Medium mit der durchschnittlichen Cäsiumkonzentration der drei Ökotypen Sq-1 (N22600), Sorbo (N22653) und Ler-1 (N22618)

Ca (mM)	Na (mM)	K (mM)	Cs (mM)	Cs/K-Verhältnis		Cs-Konzentration Cs(nmol)/FG(g)	
(Medium)						(Pflanze)	
2,5	0,712	0,36	0,003	0,00833	100%	54,23	100%
1,5	0,272	1,8	0,003	0,00166	20%	56,64	104%
1,5	0,272	9,0	0,003	0,00033	4%	43,14	80%

Ein Grund für die unterschiedliche Cs/K-Selektivität könnte sein, dass bei unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen im Medium unterschiedliche Aufnahmemechanismen für Cäsium und Kalium vorliegen. Bei Kaliumkonzentrationen unter 1 mM wird Kalium aktiv über K^+/H^+ -Symporter (codiert von der KUP/HAK-Genfamilie) aufgenommen. Kaliumkonzentrationen von über 1 mM führen dazu, dass Kalium passiv über einwärts gerichtete Kaliumkanäle aufgenommen werden kann (Tester und Leigh 2001; Harada und Leigh 2006).

Die Cäsium-Aufnahme erfolgt bei Pflanzen, die mit ausreichend Kalium versorgt sind, größtenteils über spannungsunabhängige Kationenkanäle, wohingegen bei Pflanzen mit Kaliummangel der Großteil der Cäsium-Aufnahme über K^+/H^+ Symporter (HAKs) katalysiert wird (siehe Einleitung 1.4.4) (Hampton et al. 2005).

4 Diskussion

In dieser Studie könnten steigende Calcium- und Natriumkonzentrationen im Medium ebenfalls für den Anstieg der Cäsium-Akkumulation mit sinkenden Kaliumkonzentrationen verantwortlich sein (siehe Tab 4.3). Bei Spinat (*Spinacia oleracea*, (Amaranthaceae)) sind diese Korrelationen in den Arbeiten von Smolders et al. allerdings nicht zu finden, dort nahm mit steigender Calciumkonzentration im Medium die Cäsiumkonzentration im Spross zu. Mit steigenden Konzentrationen von Calcium und Magnesium im Bereich von 0,27 mM bis 7,0 mM im Flüssigmedium nahm die Cäsium-Akkumulation um etwa 70% ab (Smolders et al. 1997).

Kalium ist im Vergleich zu anderen Alkalimetallen und zu Ammonium das wichtigste Kation, das um die Cäsium-Aufnahme konkurriert (Zhu und Smolders 2000).

Untersuchungen von Buysse et al., ebenso in hydroponischer Kultur, zeigen, dass die Auswirkungen von unterschiedlichen Kaliumkonzentrationen im Medium (0,25 mM; 0,65 mM; 0,95 mM; 2,27 mM und 4,12 mM) auf die Cäsium-Akkumulation in Sonnenblume (*Helianthus annuus*, Asteraceae), Klee (*Trifolium repens*, Fabaceae), Rettich (*Raphanus sativus*, Brassicaceae) und Mais (*Zea mays*, Poaceae) dazu führen, dass für alle Arten die höchste Cäsiumkonzentration bei der niedrigsten Kaliumkonzentration feststellen sind. Bei 0,65 mM Kalium nahmen alle Arten deutlich weniger Cäsium auf als bei 0,25 mM Kalium, allerdings gab es erhebliche Unterschiede zwischen den Arten. Im Vergleich zu 0,25 mM Kalium akkumulierte Rettich bei 0,65 mM Kalium 50% weniger Cäsium, während die Sonnenblume 90% weniger Cäsium akkumulierte (Buysse et al. 1996). Aus den Versuchen von Buysse et al. lässt sich außerdem schließen, dass sich eine Erhöhung der Kaliumkonzentration auf die Cs/K-Kompetition Einflüsse verschiedener Arten unterschiedlich auswirkt.

Da Buysse et al. nicht nur die Kaliumkonzentration, sondern gleichzeitig auch die Calciumkonzentration im Medium änderten, konnte nicht genau geklärt werden, ob sich die Cäsium-Akkumulation aufgrund der steigenden Kaliumkonzentration oder der sinkenden Calciumkonzentration verringerte. Die Kaliumkonzentrationen/Spross der vier Arten nahm mit steigenden Kaliumkonzentrationen/Medium zu (Buysse et al. 1996).

Nicht nur in hydroponischer Kultur, auch im Freiland kann durch eine Kaliumdüngung der Transfer von Radiocäsium aus dem Boden in die Pflanze reduziert werden. Eine Kaliumgabe bis 100 kg Kalium/ha bewirkt einen Rückgang des Transfers von ¹³⁷Cs in die Feldfrüchte, wurden bis zu 200 kg Kalium/ha ausgebracht, so war die zusätzlich erzielte Wirkung nur gering (von Fircks et al. 2002).

4 Diskussion

Ein Grund für den Rückgang des ^{137}Cs Transfers aus dem Boden könnte sein, dass Kalium aufgrund der ähnlichen chemischen Eigenschaften ^{137}Cs von den Austauschstellen der Bodenmatrix verdrängen kann (von Fircks et al. 2002).

4.9 QTL-Analyse mittels einer segregierenden F2-Population

In Bezug auf die Cäsium-Aufnahme zeigte bei einer Voruntersuchung ein Subset von 18 Genotypen der *Recombinant Inbred Line* (RIL) Population Bay-0 x Shahdara nur eine geringe genetische Variabilität von 1,54-fach. Somit war die Bay-0 x Shahdara Population für eine QTL-Analyse ungeeignet. Die RIL-Populationen Ler x Cvi, Ler x Col und Nd x Col waren bereits von Payne et al. in einer QTL-Analyse auf die Cäsium-Akkumulation untersucht worden (Payne et al. 2004). Im Sommer 2006 existierte nur eine weitere, nicht in Bezug auf die Cäsium-Akkumulation charakterisierte RIL-Population, Col x Kas-1. Die beiden Eltern Col-0 (N22625) und Kas-1 (N22638) unterschieden sich in den *Screens* nur um den Faktor 1,05 wodurch sich diese Population wahrscheinlich wiederum nicht für eine QTL-Analyse eignete.

Da keine weiteren RIL-Populationen verfügbar waren, wurde eine segregierende F2-Population aus den Cäsium extremen Ökotypen Sorbo (N22653) und Sq-1 (N22600) aufgebaut. Genotypisierungen wurden mit den F2-Individuen und Phänotypisierungen mit den F3-Familien durchgeführt.

4.9.1 Genotypisierung der F2-Individuen und Errechnung einer genetischen Karte

Mit Hilfe von 73 CAPS (*Cleaved Amplified Polymorphic Sequence*)-Markern und vier DFLP (DNA Fragment Längen Polymorphismen)-Markern wurden 108 F2-Individuen genotypisiert.

Aus den genotypischen Daten wurde dann mittels Join Map4 (Ooijen 2006) unter der Verwendung der Kosambi-Kartierungsfunktion eine genetische Karte errechnet (siehe Ergebnisse Abb. 3.18). Der durchschnittliche Abstand zwischen den Markern beträgt 5,619 cM, der maximale Abstand 13,267 cM.

Eine genetische Karte mit gleichmäßig über dem Genom verteilten molekularen Markern und Abständen von weniger als 10 cM ist Voraussetzung für die Detektion eines QTL in einer späteren QTL-Analyse (Alonso-Blanco und Koornneef 2000).

4 Diskussion

Dem Anhang kann man aus Tab. 7.4 entnehmen, dass im fünften Chromosom im Bereich zwischen den Markern At5g36900 und At5g63020 die Verteilung der Allele A (Elter Sq-1 (N22600), B (Elter Sorbo (N22653) und H (heterozygot) laut Chi-Quadrat Test mindestens signifikant ($p\text{-Niveau} < 5\%$) von der 1(A):2(H):1(B)-Erwartung abweicht. Das Allel A des Elters Sq-1 (N22600) ist häufiger als erwartet vertreten, wohingegen das Allel B des Elters Sorbo (N22653) seltener als erwartet vorkommt. Unter Umständen weist das Allel A auf dem fünften Chromosom in dem entsprechenden Bereich einen Selektionsvorteil auf, was zum Beispiel zu einer gesteigerten Vitalität der Genotypen mit Allel A und zu einer Selektion der Genotypen mit dem Allel B geführt haben könnte. Dies könnte die Verschiebung des A:H:B-Verhältnisses erklären.

4.9.2 Phänotypisierung der F3-Familien

108 F3-Familien wurden hydroponisch kultiviert und in zwei Durchgängen in Bezug auf die Cäsium- und die Strontium-Akkumulation untersucht.

4.9.2.1 Cäsium-Akkumulation

Bei den 108 F3-Familien beträgt die genetische Variabilität der Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht 1,32-fach für 108-Genotypen, die Eltern variieren um den Faktor 1,35. Wird Cäsium auf das Gewebewasser bezogen, so tritt eine höhere Variation von 1,65-fach auf, die Eltern variieren um den Faktor 1,46.

Payne et al. fanden bei ihren Untersuchungen eine deutlich höhere Variabilität der Cäsium-Akkumulation bei *Arabidopsis thaliana*. Die 159 Genotypen einer Ler x Cvi - RIL-Population zeigten eine genetische Variabilität von 3-fach, die 88 Genotypen einer Ler- x Col- RIL-Population einen Faktor von 2 und die 65 Genotypen einer Nd x Col- RIL-Population eine genetische Variabilität von 3-fach. Die Bedingungen der Kultur von Payne et al. unterschieden sich allerdings zu den hydroponischen Bedingungen aus der vorliegenden Studie: es wurde auf festem Agar mit 1% Saccharose und 10% Murashige & Skoog Medium kultiviert, dem radioaktives ^{134}Cs zur Markierung und 0,001 mM stabiles ^{133}Cs zugefügt wurden (Payne et al. 2004).

4 Diskussion

Wie schon bei der genetischen Variabilität der Cäsium-Akkumulation festgestellt wurde, bewirken wohl auch hier die unterschiedlichen Umweltbedingungen, dass die Unterschiede der Cäsium-Akkumulation bei Payne et al. höher lagen als bei der segregierenden F2-Population Sorbo x Sq-1.

4.9.2.2 Strontium-Akkumulation

Die Strontium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht variiert bei den 108 F3-Familien um den Faktor 1,65, die Eltern um den Faktor 1,15.

4.9.2.3 Erklärung der genetischen Variabilität von F3-Familien: Transgression

In segregierenden Populationen kommt es häufig vor, dass F2-Genotypen in Bezug auf ein bestimmtes Merkmal Eigenschaften zeigen, die extremer als die Werte der Elterngeneration sind und deren Werte über- beziehungsweise unterschreiten. Dieses Phänomen wird als Transgression bezeichnet (Rieseberg et al. 1999). In den F3-Familien konnte für die Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Gewebewasser und Strontium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht eine Transgression gefunden werden, nicht jedoch für die Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht.

Rekombinationen von Allelen in der Meiose der Elterngeneration können zu einer Transgression in der F2-Generation führen, falls die rekombinierten Allele eine komplementäre Genwirkung besitzen. Dadurch können transgressive F2-Individuen entstehen, die extremere Eigenschaften als ihre Eltern aufweisen (siehe Tab. 4.4).

4 Diskussion

Tab. 4.4: Erklärung der Transgression in einer F2-Population nach Rieseberg, Archer et al. (Rieseberg et al. 1999)

QTL	Elter A	Elter B	transgressiver F2	transgressiver F2
1	+ 1	- 1	+ 1 (A)	- 1 (B)
2	+ 1	- 1	+ 1 (A)	- 1 (B)
3	+ 1	- 1	+ 1 (A)	- 1 (B)
4	- 1	+ 1	+ 1 (B)	- 1 (A)
5	- 1	+ 1	+ 1 (B)	- 1 (A)
Summe	+ 1	- 1	+ 5	- 5

Laut Rieseberg ist die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Transgression in der F2-Generation größer bei einem ähnlichen Phänotyp der Eltern (Rieseberg et al. 1999). Dies konnte in der vorliegenden Arbeit zweimal bestätigt werden: In Bezug auf die Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Trockengewicht unterscheiden sich die Eltern deutlich (Faktor 1,35), es fehlte eine Transgression der F3-Familien (Faktor 1,32); in Bezug auf die Strontium-Akkumulation unterscheiden sich die Eltern nur gering (Faktor 1,15), es trat aber eine deutliche Transgression auf (Faktor 1,65). Eine Ausnahme bildete die Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Gewebewasser: die Eltern unterschieden sich verhältnismäßig deutlich untereinander (Faktor 1,46) und trotzdem trat eine Transgression bei den F3-Familien auf (Faktor 1,65).

Rieseberg et al. stellten außerdem fest, dass in Kreuzungen von wilden Populationen (zum Beispiel *Arabidopsis thaliana*) seltener eine Transgression beobachtet werden kann als in Kreuzungen von domestizierten Linien (zum Beispiel zwei verschiedene Weizensorten) (Rieseberg et al. 1999). Dies könnte zusätzlich die relativ geringe Transgression der Cäsium-Parameter erklären.

4.9.3 QTL-Analyse der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross)

4.9.3.1 Parametrische Intervall-Mapping Analyse

Mittels Intervall-Mapping, einer parametrischen Kopplungsanalyse, konnten für die Parameter absolutes Frischgewicht/Pflanze, normalisiertes Frischgewicht/Pflanze, absolute Cäsiumkonzentration/Gewebewasser, normalisierte Strontiumkonzentration/Trockengewicht und Trockengewicht/Frischgewicht-Verhältnis signifikante ($p < 5\%$) LOD (*Logarithm of Odds*)-Scores gefunden werden.

Für die absoluten Cäsiumkonzentration/Gewebewasser beträgt der maximale LOD-Scores auf dem fünften Chromosom 2,99. Dieser LOD-Score-Peak bei 37,14 cM ist an der identischen Position wie der Marker At5g35460. Da der LOD-Score einen dekadischen Logarithmus darstellt, bedeutet es, dass an dieser Position das Verhältnis der Wahrscheinlichkeit einer Kopplung zur Wahrscheinlichkeit einer freien Kombination 977/1 beträgt. An dieser Position übt das Allel A von Sq-1 (N22600) einen negativen Allel-Effekt aus.

Mit dem SeqViewer von TAIR (www.arabidopsis.org) wurde herausgefunden, dass im 9,11 cM (31,68 cM bis 40,79 cM, Daten aus MAP-QTL) beziehungsweise 8,1 Mbp (von At5g2400 bis At5g40820, entsprechend 8,3 Mbp bis 16,4 Mbp) umfassenden signifikanten Bereich des LOD-Scores 1971 Gene liegen. Davon haben aber nur zwei Gene eine bekannte Assoziation zu Kalium: At5g35410 und At5g37500.

Bei dem ersten Kandidatengen handelt es sich um At5g35410, ein *salt overly sensitive* (SOS2) Gen, welches für eine Protein-Kinase codiert. Pflanzen mit Salzstress müssen im Cytosol eine hohe Kaliumkonzentration bei einer niedrigen Natriumkonzentration aufrechterhalten. Die K^+/Na^+ -Homöostase wird aufrechterhalten, indem die Aktivierung und Expression von K^+ -Transportern, von Na^+ -Transportern und von H^+ -Pumpen reguliert wird. Durch Salzstress wird ein Calciumsignal induziert wird, das einen Protein-Kinase-Komplex aktiviert, der aus dem N-myristoylierten Calciumbindenden SOS3-Protein und aus einer Serin/Threonin-Potein-Kinase SOS2 besteht. Anschließend phosphoryliert und aktiviert dieser Protein-Kinase-Komplex verschiedene Iontentransporter, wie beispielsweise den an der Plasmamembran lokalisierten Na^+/H^+ -Antiporter SOS1, der bei *Arabidopsis thaliana* den Natrium-Efflux katalysiert (Zhu 2003; Quan et al. 2007).

4 Diskussion

SOS1 wird in allen Geweben exprimiert, allerdings wird die größte Genaktivität in den Epidermiszellen der Wurzeln sowie im Bereich um die Leitgefäße angetroffen. SOS2 wird ebenfalls sowohl in den Wurzeln als auch im Spross exprimiert, SOS3 dagegen hauptsächlich in der Wurzel (Zhu 2003; Quan et al. 2007).

Zhu et al. untersuchten bei SOS2 Knockout-Mutanten die Auswirkungen von unterschiedlich hohen Salz- Konzentrationen (NaCl, LiCl, KCl und CsCl) auf das Wurzelwachstum.

Im Vergleich zum Wildtyp zeigten die SOS2-Mutanten eine erhöhte Sensitivität auf toxische Konzentrationen von NaCl und LiCl, nicht jedoch auf toxische Konzentrationen von KCl und CsCl (Zhu et al. 1998).

Außerdem waren Keimlinge der SOS2-Mutanten unfähig auf Medium mit einer geringen Kaliumkonzentration ($< 1\text{ mM K}$) zu wachsen. Im Gegensatz dazu zeigten die Sämlinge der Wildtypen schon bei $>0,1\text{ mM K}$ normalen Wuchs. Dies lässt den Schluss zu, dass das SOS2-Gen außerdem eine wichtige Rolle bei der Kalium-Aufnahme spielt (Zhu et al. 1998). Ein Polymorphismus des SOS2-Gens könnte nicht nur für die Unterschiede in der Cäsium-Akkumulation erklären, sondern bei einer pleiotropen Genwirkung auch für die signifikanten Unterschiede der Kalium-Akkumulation in den beiden Eltern Sq-1 (N22600) und Sorbo (N22653) verantwortlich sein.

Bei dem zweiten Kandidatengen handelt es sich um At5g37500, ein auswärts gleichrichtender Kaliumkanal (*Guard Cell Outwardly Rectifying K⁺ Channel*, GORK). Das GORK-Gen wird in Schließzellen, Wurzeln und Leitgeweben exprimiert und spielt eine wichtige Rolle bei der Regulierung der Transpiration (Becker et al. 2003; Hossy et al. 2003).

Kommt es zu Trockenheit oder Salzstress, so wird durch eine Erhöhung der Abscisinsäurekonzentration ein Efflux von Stoffen (Kalium oder Saccharose) aus den Schließzellen (Stomata) bewirkt. Aufgrund des verminderten Turgors schließen sich diese, wodurch die Transpiration reduziert wird. Gleichzeitig kommt es bei geschlossenen Schließzellen aber zu einer geringeren Diffusion des für die Photosynthese wichtigen Kohlendioxids (Becker et al. 2003; Hossy et al. 2003).

Die Transkription des GORK-Gens wird zusätzlich zu Trockenheit und Salzstress auch durch Kälte induziert (Becker et al. 2003).

4 Diskussion

GORK Knockout-Mutanten zeigten im Vergleich zum Wildtyp eine verminderte Schließung der Stomata durch Dunkelheit und Abscisinsäurebehandlung, allerdings öffneten sie sich etwas stärker bei Licht (Hosy et al. 2003).

Der auswärts gerichtete Kaliumfluss der Schließzellen-Membranen ist bei den Mutanten im Vergleich zum Wildtyp reduziert. Außerdem wurde festgestellt, dass nach dem Abschneiden der Blattrosette Wasserverluste durch Transpiration bei den Mutanten vergleichsweise höher sind als beim Wildtyp (Hosy et al. 2003). In den Ökotypen könnte bei einer Mutation im GORK-Gen nicht nur die Cäsium-Akkumulation betroffen sein, sondern es könnte bei einer pleiotropen Genwirkung zusätzlich eine veränderte Regulation der Schließzellen bewirkt werden, wodurch folglich das TG/FG-Verhältnis beeinflusst wird. Dies ließe das signifikant höhere TG/FG-Verhältnis (Mann-Whitney U-Test, $p=0,043$) des Ökotypen Sorbo (N22653) im Vergleich zum Ökotypen Sq-1 (N22600) erklären.

Payne et al. fanden mit Hilfe der Ler x Cvi RIL-Population zwei potentielle QTL der Cäsium-Akkumulation/Frischgewicht auf dem ersten Chromosom sowie 1 potentieller QTL auf dem fünften Chromosom. Der LOD-Score Peak auf dem fünften Chromosom befindet sich bei 96,0 cM und liegt somit weit von dem potentiellen QTL der segregierenden F2-Population dieser Studie bei 37,14 cM entfernt. Mit Hilfe einer Ler x Col RIL-Population wurden zwei potentielle QTL auf dem ersten Chromosom sowie jeweils ein potentieller QTL auf dem zweiten, vierten und fünften Chromosom gefunden. Der potentielle QTL auf dem fünften Chromosom liegt bei der Studie von Payne bei 70 cM und ist bei dieser Population ebenfalls weit von dem potentiellen QTL dieser Untersuchung bei 37,14 cM entfernt (Payne et al. 2004). Somit wurden sowohl mit der Ler x Cvi RIL-Population als auch mit der Ler x Col RIL-Population potentielle QTL auf dem ersten sowie fünften Chromosom gefunden. Allerdings sind auf dem fünften Chromosom beide potentiellen QTL der Studie von Payne sowohl nicht untereinander als auch nicht mit dem potentiellen QTL dieser Studie vergleichbar.

Payne et al. stellten außerdem fest, dass die QTL der Cäsium-Akkumulation/Frischgewicht zwischen 4,2% und 30,4% zur phänotypischen Variation beitrugen (Payne et al. 2004). In dieser Arbeit trug der potentielle QTL der Cäsium-Akkumulation/ Gewebewasser auf dem fünften Chromosom nur zu 12% der phänotypischen Variation bei.

4.9.3.2 Nicht-parametrische Kruskal-Wallis Analyse

Die nicht-parametrische Kruskal-Wallis Analyse bestätigte im Vergleich zum parametrischen Intervall-Mapping die Positionen der potentiellen QTL der Parameter absolutes Frischgewicht/Pflanze, normalisiertes Frischgewicht/Pflanze, absolute Cäsiumkonzentration/Gewebewasser, normalisierte Strontiumkonzentration/Trockengewicht. Für diese Parameter konnten signifikante Marker mit einer Signifikanz von $p < 0,5\%$ gefunden werden.

Speziell für den Parameter Cäsium/Gewebewasser wurden insgesamt fünf benachbarte Marker mit einem signifikanten Einfluss $p < 0,5\%$ beobachtet. Der signifikanteste Marker (At5g35460) weist einen p -Wert $< 0,01\%$ auf und ist von einem Marker (At5g36900) $p < 0,05\%$, von einem Marker $p < 0,1\%$ (At5g40820) und von zwei Markern $p < 0,05\%$ (At5g24400 und At5g40290) umgeben. Grimmer et al. werten p -Werte von $< 0,01\%$ eines Markers als deutlichen Hinweis auf einen potentiellen QTL, falls dieser von weiteren signifikanten Markern umgeben wurde (Grimmer et al. 2007).

Außerdem kann festgestellt werden, dass auf dem fünften Chromosom im Bereich dieser fünf Marker das Allel A des schwächer Cäsium akkumulierenden Elter Sq-1 (N22600) auch einen negativen Allel-Effekt ausübt (siehe Ergebnisse Tab. 3.16).

Die Resultate sowohl der Kruskal-Wallis Analyse als auch der Intervall-Mapping Analyse sprechen dafür, dass es sich bei dem LOD-Score Peak bei 31,14 cM auf dem fünften Chromosom um einen potentiellen QTL für die Cäsium-Akkumulation handelt.

4.9.4 Ausblick: Möglichkeiten der Bestätigung der Kandidatengene GORK und SOS2

Der Bereich der potentiellen QTL der Kandidatengene könnte näher eingegrenzt werden, indem so genannte nah isogene Linien (*Near Isogenic Lines*, NILs) in einer Fein-Kartierung untersucht würden. Der Aufbau von NILs könnte entweder über Introgressions-Linien (ILs) erfolgen oder über heterogene Inzuchtfamilien (HIFs). Idealerweise sollten sich die verschiedenen NILs nur in dem unmittelbaren Bereich des potentiellen QTL unterscheiden (Alonso-Blanco und Koornneef 2000; Keurentjes et al. 2007).

4 Diskussion

Von Keurentjes et al. steht bereits eine NIL-Population aus genomischen Regionen von Cape Verdi Islands (Cvi) in einem genetischen Hintergrund von Landsberg (Ler) zur Verfügung (Alonso-Blanco und Koornneef 2000; Keurentjes et al. 2007).

Falls der Bereich eines potentiellen QTL mittels Feinkartierung der NILs eingengt würde, gäbe es mehrere Möglichkeiten, das Kandidatengen zu identifizieren und zu bestätigen.

Es könnten beispielsweise niedrig Cäsium aufnehmende Ökotypen mit den entsprechenden Kandidatengenen von hoch Cäsium aufnehmenden Ökotypen komplementiert werden. Falls sich nach der Komplementierung das Aufnahmeverhalten signifikant ändert, wäre ein Beweis erbracht, dass GORK beziehungsweise SOS2 einen deutlich Einfluss auf die Höhe der Cäsium-Akkumulation besitzen. Eine weitere Möglichkeit wäre es, in dem betreffenden Chromosomenbereich die in Frage kommenden Gene mit Knockout (KO)-Mutanten zu *screenen*. Falls eine KO-Mutante mit einer Auswirkung auf den Phänotyp entdeckt würde, könnte auch hier untersucht werden, wie sich eine Komplementierung mit der DNA des Kandidatengens auswirke.

Sollte der QTL durch eine veränderte Expression eines Gens bedingt sein, so sollte es möglich sein, diesen QTL über eine Untersuchung des Transkriptionsprofils der NILs zu identifizieren.

Außerdem könnten in dem eingegrenzten Bereich Single Nukleotid Polymorphismen analysiert werden, die unter Umständen eine Auswirkung auf die Ausprägung des untersuchten Merkmal zeigen könnten (Borevitz und Nordborg 2003; Payne et al. 2004).

4.9.5 Die Verwendung von F2/F3-Populationen im Vergleich zu RIL-Populationen

Die Qualität einer QTL-Analyse, bestehend aus der Anzahl von potentiellen QTL, die Position auf der genetischen Karte sowie der Einfluss der QTL auf die phänotypische Varianz, wird durch die Heritabilität des Merkmals, der Höhe und der Position des QTL-Peaks als auch durch die Höhe der Rekombination in der segregierenden Population beeinflusst (Alonso-Blanco und Koornneef 2000).

4 Diskussion

Außerdem wirken sich die Art der Population (beispielsweise *Recombinant Inbred Lines* oder F2/F3-Population), die Anzahl der untersuchten Individuen, die Marker-dichte auf der genetischen Karte sowie die Methode ihrer Berechnung (zum Beispiel Haldane- oder Kosambi-Kartierungsfunktion) auf die Qualität der QTL-Analyse aus (Alonso-Blanco und Koornneef 2000).

Für eine QTL Analyse kann eine RIL-Populationen aufgebaut werden, indem die verschiedenen Individuen einer segregierenden F2-Population bis zur F8-Generation geselbstet werden. Dies wird als *single seed descent* Methode bezeichnet. Obwohl eine RIL-Population durch ihre hohe Homozygotie in der F8-Generation einen großen Vorteil bietet (Alonso-Blanco und Koornneef 2000), dauert es von der F2-Population ausgehend mindestens 15 Monate (bei einem Generationszyklus von etwa drei Monaten), bis die Samen von F7-Pflanzen geerntet werden können.

Eine weitere Möglichkeit für eine QTL-Analyse ist der Aufbau einer segregierenden F2-Population. Es können sowohl die F2-Individuen als auch F3-Familien phänotypisiert werden, allerdings bietet die Analyse von F3-Familie im Gegensatz zur Untersuchung von F2-Individuen mehrere Vorteile. Werden mehrere Individuen einer F3-Familie für ein Merkmal analysiert, so kann der Einfluss der Umwelt reduziert und die Genauigkeit der QTL-Analyse erhöht werden. Außerdem kann der Einfluss von unterschiedlichen Umweltbedingungen auf ein Merkmal betrachtet werden. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, dass in den F3-Familien bei der Untersuchung von mehreren Merkmalen herausgefunden werden kann, ob die analysierten QTL pleiotrope Wirkungen aufweisen (Alonso-Blanco und Koornneef 2000). Obwohl der zeitsparende Aufbau einer segregierenden F2-Population vorteilhaft ist, wirkt sich die hohe Heterozygotie von 50% in den F2-Individuen im Vergleich zu einer geringen Heterozygotie von nur 1,56% bei F8-Individuen in einer späteren QTL-Analyse nachteilig auf die Detektion von QTL aus.

Clarke et al. ist es gelungen, mit Hilfe einer segregierenden F2-Population und F3-Familien, fünf QTL zu bestimmen, die den Blütezeitpunkt signifikant beeinflussen. Identisch wie in dieser Arbeit wurde eine F2-Population aufgebaut, indem zwei Eltern gekreuzt wurden, die sich für 1 Merkmal signifikant unterscheiden. Anschließend wurden die F1-Pflanzen für F2-Individuen und F3-Familien zweimal geselbstet. Die Phänotypisierung wurde nur mit 50 F3-Familien durchgeführt (Clarke et al. 1995).

4 Diskussion

Für die Genotypisierung wurde die DNA aus 15 Individuen einer F3-Familie, die den F2-Elter repräsentierten, isoliert. Nach einer RFLP (Restriktions Fragment Längen Polymorphismus)-Markeranalyse von 31 molekularen Markern errechneten sie eine genetische Karte, deren durchschnittlicher Abstand zwischen den Markern 18,1 cM betrug. Obwohl die genetische Karte von Clarke et al. im Vergleich zu dieser Studie größere durchschnittliche Abstände zwischen den Markern aufwies, konnten sie trotzdem signifikantere LOD-Scores mit Werten von > 4 finden (Clarke et al. 1995). Dies zeigt deutlich, dass nicht nur der Versuchsaufbau (RIL oder F2/F3-Population), sondern auch das Merkmal die Detektion beeinflussen.

4.10 Heritabilität von 86 Ökotypen sowie von 108 F3-Familien

Allgemein gibt die Heritabilität (im weiteren Sinn) das Verhältnis der genotypischen Varianz zur phänotypischen Varianz an. Das Ausmaß der Heritabilität ist abhängig von dem Aufbau der Experimente sowie von der technischen Analysemethode (Payne et al. 2004). Unterliegen genetische Merkmale einer hohen Heritabilität, so kann durch konventionelle Züchtung die Ausprägungsform eines Merkmals gut beeinflusst werden. Bei einer geringen Heritabilität eines Merkmals sollten dagegen eher Änderungen der Umweltbedingungen erwogen werden, um die Merkmalsausprägung zu beeinflussen.

4.10.1 Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross) in 86 Ökotypen

Tab. 4.5: Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross) von 86 Ökotypen aus Kammer 1

Parameter	Heritabilität
absolute Cäsiumkonzentration/FG	0,690
normalisierte Cäsiumkonzentration/FG	0,688
absolute Strontiumkonzentration/FG	0,734
normalisierte Strontiumkonzentration/FG	0,567
absolutes FG/Pflanze	0,774

4 Diskussion

Wie aus Tabelle 4.5 ersichtlich ist, zeigt die Cäsium-Akkumulation von 85 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen unter kontrollierten Bedingungen in hydroponischer Kultur eine Heritabilität von ungefähr 70%.

Dies bedeutet, dass etwa 70% der Variabilität der Cäsium-Akkumulation vom Genotyp und etwa 30% der Variabilität von der Umwelt bedingt wurden.

Die Strontium-Akkumulation weist bei einem Bezug auf absolute Werte (73,4%) eine höhere Heritabilität als auf normalisierte Werte (56,7%) bezogen.

Die Pflanzenmasse (Spross) besitzt mit 77,4% die höchste Heritabilität der ermittelten Parameter auf.

4.10.2 Heritabilität der Cäsium-, Strontium-, Kalium-, und Calcium-Akkumulation, des TG/FG-Verhältnisses sowie der Pflanzenmasse (Spross) in 108 F3-Familien

Die absolute Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Gewebewasser zeigt mit über 90% die höchste Heritabilität der Cäsium-Parameter. Durch die Normalisierung des Parameters Cäsiumkonzentration/Frischgewicht stieg die Heritabilität an. Im Gegensatz dazu wurde die Heritabilität durch Normalisierung bei den Parametern Cäsiumkonzentration/Trockengewicht und Cäsiumkonzentration/Gewebewasser erniedrigt.

4 Diskussion

Tab. 4.6: Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse (Spross) von 108 F3-Familien aus Kammer 1. FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht; GW: Gewebewasser

Parameter	Heritabilität
absolute Cäsiumkonzentration/FG	0,640
normalisierte Cäsiumkonzentration/FG	0,432
absolute Cäsiumkonzentration/TG	0,467
normalisierte Cäsiumkonzentration/TG	0,761
absolute Cäsiumkonzentration/GW	0,907
normalisierte Cäsiumkonzentration/GW	0,340
absolute Strontiumkonzentration/FG	0,671
normalisierte Strontiumkonzentration/FG	0,765
absolute Strontiumkonzentration/TG	0,568
normalisierte Strontiumkonzentration/TG	0,355
absolutes FG/Pflanze	0,538
normalisiertes FG/Pflanze	0,479
TG/FG-Verhältnis	0,449

Die Heritabilität der Strontiumkonzentration bezogen auf das Frischgewicht ist deutlich höher als bei einem Bezug auf das Trockengewicht. Ähnlich wie bei den Cäsium-Parametern kann bei den Strontium-Parametern ein unterschiedlicher Einfluss der Normalisierung auf die Heritabilität beobachtet werden.

Durch Normalisierungen ist es somit nicht immer möglich, die errechneten Umwelteinflüsse auf einen Phänotyp zu reduzieren.

Eine unterschiedliche Auswirkung der Normalisierung auf die Heritabilität könnte auch durch die hohe Variabilität (Standardabweichung Cs: 18,7% und Sr: 17,5%, siehe Diskussion 4.5.1 und 4.5.2) von Ler-1 in den verschiedenen Durchgängen erklärbar sein, die unter Umständen unabhängig von den anderen Genotypen auftritt.

4 Diskussion

Tab. 4.7: Heritabilität der Cäsium- und Strontium-Akkumulation sowie der Pflanzenmasse von 45 F3-Familien aus Kammer 1 und Kammer 2. FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht; GW: Gewebewasser

Parameter	Heritabilität		
	Kammer 1	Kammer 2	Kammer 1 und Kammer 2
normalisierte Cäsiumkonzentration/FG	0,663	0,789	0,526
normalisierte Cäsiumkonzentration/TG	0,289	0,792	0,408
normalisierte Cäsiumkonzentration/GW	0,750	0,651	0,703
normalisierte Strontiumkonzentration/ FG	0,839	0,779	0,816
normalisierte Strontiumkonzentration/ TG	0,672	0,481	0,649

Werden die normalisierten Werte von Pflanzen aus zwei verschiedenen Kammern verglichen, so hat die Cäsiumkonzentration/Gewebewasser die höchste Heritabilität der Cäsium-Parameter. Der Parameter Cäsiumkonzentration ist, falls er auf das Gewebewasser bezogen wurde, weniger von Schwankungen der Umweltbedingungen betroffen als bei einem Bezug auf das Trockengewicht oder das Frischgewicht.

Dies bedeutet gleichzeitig, dass die Cäsiumkonzentrationen/Gewebewasser stärker vom Genotyp beeinflusst ist als bei einem Bezug auf das Trockengewicht oder Frischgewicht. Trotzdem kann gut von der Cäsiumkonzentrationen/Gewebewasser auf die Cäsiumkonzentrationen im Frischgewicht oder Trockengewicht geschlossen werden, da bei Cäsium die Parameter Frischgewicht/Trockengewicht/Gewebewasser höchst signifikant korreliert sind (siehe Ergebnisse, Tab. 3.17).

Außerdem ist die Heritabilität der Strontiumkonzentrationen höher als die auf Cäsium-Akkumulation bezogene Heritabilität.

Tab. 4.8: Heritabilität der Kalium- und Calcium-Akkumulation von 45 F3-Familien aus Kammer 2. FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht; GW: Gewebewasser

Parameter	Heritabilität
absolute Kaliumkonzentration/FG	0,830
absolute Kaliumkonzentration/TG	0,676
absolute Kaliumkonzentration/GW	0,839
absolute Calciumkonzentration/FG	0,645
absolute Calciumkonzentration/TG	0,399

4 Diskussion

Bei der Kalium-Akkumulation zeigt der Parameter absolute Kaliumkonzentration/Gewebewasser die höchste Heritabilität. Ebenso wie bei Cäsium führt auch bei Kalium der Bezug auf Gewebewasser dazu, dass Schwankungen in den Umweltbedingungen einen geringen Einfluss auf den Phänotyp ausüben und andererseits der Genotyp eine größere Auswirkung besitzt. Es kann ebenfalls aufgrund der höchst signifikanten Korrelation (siehe Ergebnisse Tab. 3.17) vom Kalium/Gewebewasser auf die Kaliumkonzentrationen im Trockengewicht und Frischgewicht geschlossen werden. Im Vergleich zu Kalium weisen die Parameter der Calcium-Akkumulation eine deutlich geringere Heritabilität auf.

4.10.3 Heritabilität verschiedener Parameter aus anderen Studien

Payne et al. beobachteten bei *Arabidopsis thaliana* bei drei verschiedenen *Recombinant Inbred Lines* (RIL) und mindestens 98 Genotypen eine Heritabilität für die Cäsiumkonzentration/Frischgewicht von 6-19%. Die Anzucht erfolgte ebenfalls unter kontrollierten Bedingungen, allerdings wuchsen die Pflanzen nicht hydroponisch, sondern in Polycarbonat-Boxen auf festem Agar mit 1% Saccharose und 10% Nährsalzen nach Murashige & Skoog (Payne et al. 2004).

Da Payne et al. ihre Pflanzen in einem Pflanzraum kultivierten, könnten die Bedingungen nicht so genau steuerbar wie in einer Pflanzkammer gewesen sein, und dadurch eine geringere Heritabilität als in dieser Studie verursacht haben. Außerdem wählten sie absichtlich den 18. Tag nach der Aussaat für die Ernte aus, da dieser Zeitpunkt zu einem maximalen Beitrag von nicht-genetischen Komponenten führt (geringe Heritabilität), andererseits aber „robuste“ QTL ermitteln lässt (Payne et al. 2004).

Harada und Leigh konnten bei hydroponisch kultivierten *Arabidopsis thaliana* bei 70 Ökotypen und bei 98 Genotypen einer RIL-Population eine Heritabilität für Kaliumkonzentration/Frischgewicht von 37,3% beziehungsweise 57,3% finden. Wurde die Kaliumkonzentration auf das Trockengewicht bezogen, so betrug die Heritabilität bei den Ökotypen 46,7% beziehungsweise 47,4% bei den RIL-Genotypen (Harada und Leigh 2006).

4 Diskussion

Die Heritabilität dieser Studie für die Kaliumkonzentration/Frischgewicht (83,0%) und für die Kaliumkonzentration/Trockengewicht (67,6%) liegt deutlich höher, allerdings verwendeten Harada und Leigh für die Anzucht ein Gewächshaus und keine Pflanzenkammer (Harada und Leigh 2006).

Kobayashi und Koyama untersuchten in einer QTL-Analyse die Aluminium-Toleranz von 165 RIL Genotypen aus hydroponischer Kultur unter kontrollierten Bedingungen in einer Pflanzenkammer. Die Aluminium-Toleranz wurde ermittelt, indem die Wurzellänge von Aluminium behandelten Pflanzen ins Verhältnis gesetzt wurde zu Kontrollpflanzen. Für die Aluminium behandelten Pflanzen sowie die Kontrollpflanzen berechneten sie eine Heritabilität von 99% beziehungsweise 98% (Kobayashi und Koyama 2002).

Diese Untersuchungen von *Arabidopsis thaliana* verdeutlichen, dass die Heritabilität nicht nur von den Bedingungen der Kultur sondern zusätzlich vom untersuchten Parameter abhängen. Tendenziell sollte allerdings die Heritabilität bei besser kontrollierbaren Bedingungen höher liegen als beispielsweise bei Freilandkultur mit nicht steuerbaren Parametern.

Eine geringere Heritabilität einer Cäsium-Akkumulation im Freiland können beispielsweise die Untersuchungen von Schneider et al. bei Mais belegen. Sie stellten eine Heritabilität von 29% bei der Cäsium-Akkumulation im Spross und von 65% bei der Cäsium-Akkumulation in den Körnern fest (Schneider et al. 2008).

4.11 Korrelationen der Parameter Cäsium-/Kalium-Akkumulation sowie Strontium-/Calcium-Akkumulation in 45 F3-Familien

4.11.1 Geringe Korrelation Cäsium/Kalium in 45 F3-Familien

Die Kalium-Akkumulation ist nur, falls sie auf das Trockengewicht bezogen wurde, signifikant zu der Cäsium-Akkumulation/Trockengewicht oder der Cäsium-Akkumulation/Gewebewasser korreliert (siehe Ergebnisse Tab. 3.17). Diese schwache Cäsium/Kalium-Korrelation der F3-Familien ebenso wie die unterschiedlichen Cäsium/Kalium-Verhältnisse der Cäsium extremen Ökotypen gibt einen Hinweis darauf, dass Kalium und Cäsium nicht unbedingt über die gleichen Aufnahmemechanismen aufgenommen werden.

4 Diskussion

Auch Schneider et al., die bei einer Freilandstudie von Mais (*Zea mays*, Poaceae) bei 19 beziehungsweise 15 verschiedenen Sorten zwar allgemein eine positive und signifikante ($p < 5\%$) Cäsium/Kalium-Korrelation in Körnern und Spross feststellten, konnten eine Hybride aufzeigen, deren Cäsium/Kalium-Verhältnis im Spross und in den Körnern deutlich geringer als bei den übrigen Sorten war (Schneider et al. 2008). Andererseits wurde eine negative und hoch signifikante ($p < 1\%$) Korrelation zwischen der Cäsium- und der Kalium-Akkumulation von Ciuffo et al. bei verschiedenen Pflanzen aus einem alpinen Weideland dokumentiert (Ciuffo et al. 2002).

Schimmack et al. konnten in Freilandversuchen bei 28 verschiedenen Winterweizen-Sorten dagegen keinen signifikanten ($p > 5\%$) Zusammenhang zwischen der Cäsium- und der Kalium-Akkumulation in den Körnern erkennen (Schimmack et al. 2004).

Ebenfalls keine signifikante Cäsium/Kalium-Korrelation wurde bei Körnern und Stroh von sechs Sommerweizen-Sorten in Freilandversuchen von Putyatin et al. beobachtet (Putyatin et al. 2006).

4.11.2 Hohe Korrelation Strontium/Calcium in 45 F3-Familien

Calcium- und Strontium-Akkumulationen sind, unabhängig ob auf das Trockengewicht oder das Frischgewicht bezogen, höchst signifikant korreliert (siehe Ergebnisse Tab. 3.17).

Diese starke Korrelation der Strontium- und Calcium-Akkumulation bei den F3-Familien ebenso wie die ähnlichen Calcium/Strontium-Verhältnisse der Strontium extremen Ökotypen gibt einen Hinweis darauf, dass Calcium und Strontium über gleiche Aufnahmemechanismen aufgenommen werden.

Diese Ergebnisse passen gut zu den Resultaten von Putyatin et al., die bei Freilandversuchen von sechs Sommerweizen-Sorten ebenfalls eine positive hoch signifikante Korrelation zwischen der Calcium-Akkumulation und der Strontium-Akkumulation, sowohl in den Körnern als auch im Stroh beobachteten (Putyatin et al. 2006)

4.12 Transfer- und Diskriminierungsfaktoren

4.12.1 Transferfaktoren (TF) für Cäsium und Strontium

Transferfaktoren geben das Ausmaß an, in dem Elemente aus dem Medium über die Wurzel in die Pflanze aufgenommen beziehungsweise angereichert wurden (Monira et al. 2005). Kommt es zu einer Freisetzung von Radionukliden in die Umwelt, so kann mit Rechenmodellen, die den Transfer der Radionuklide aus dem Boden in die Pflanze mit Transferfaktoren beschreiben, die radiologische Auswirkung vorhergesagt werden (Frissel et al. 2002; Centofanti et al. 2005).

4.12.1.1 Transferfaktoren für Cäsium

Die 108 getesteten F3-Familien weisen in Kammer 1 Transferfaktoren für Cäsium von 18,34 bis 30,30 (Durchschnitt 22,50) auf (siehe Anhang Tab. 7.8). Dies bedeutet, dass in den Pflanzen die Cäsiumkonzentration im Gewebewasser im Vergleich zur Cäsiumkonzentration im Medium durchschnittlich über 20-fach höher liegt.

Von den 108 geprüften F3-Familien aus Kammer 1 wurden 45 F3-Familien in Kammer 2 erneut angebaut und untersucht.

Diese besitzen in Kammer 2 deutlich geringere Transferfaktoren, zwischen 11,33 und 15,88 (Durchschnitt 13,35) (siehe Anhang Tab. 7.12). Mittels Mann-Whitney U-Test wurde gezeigt, dass die Unterschiede zwischen den beiden Kammern höchst signifikant unterschiedlich sind ($p < 0,001$).

Obwohl in beiden Kammern kontrollierte Bedingungen mit ähnlichen Parametern herrschen (siehe Material und Methoden 2.1.2), sind die Umweltbedingungen trotzdem so unterschiedlich, dass sie unterschiedliche Transferfaktoren für Cäsium bewirken.

Smolders und Shaw dokumentierten bei hydroponisch kultiviertem Weizen im Spross etwas niedrigere Werte für Transferfaktoren von 5 bis 10 bei einem Bezug auf das Gewebewasser (Smolders und Shaw 1995).

4 Diskussion

Bei Pflanzen aus Erdkultur wird normalerweise der Transferfaktor aus einem Quotienten aus der Cäsiumkonzentration (Bq/kg)/Trockengewicht und der Cäsiumkonzentration/Trockenboden (Bq/kg) berechnet. Bodeneigenschaften wie Kaliumgehalt oder Bodentextur haben eine starke Auswirkung auf die Höhe der Transferfaktoren. In mineralischen Böden mit hohen Lehm- oder Tongehalten liegen die Transferfaktoren zwischen 0,001 bis 1, während sie bei organischen Böden maximal 28 erreichen können (Zhu und Smolders 2000).

4.12.1.2 Transferfaktoren für Strontium

Bei den 108 F3-Familien aus Kammer 1 konnten Transferfaktoren zwischen 32,69 und 55,08 (Durchschnitt 55,08) festgestellt werden (siehe Anhang Tab. 7.7). Die Pflanzen reichern im Frischgewicht das Strontium im Vergleich zum Medium durchschnittlich über 55-fach an, was auf eine bessere Aufnahme des Strontiums im Vergleich zum Cäsium schließen lässt.

Von den 108 in Kammer 1 getesteten F3-Familien wurden 45 F3-Familien in Kammer 2 erneut angepflanzt. Es wurden Transferfaktoren zwischen 20,2 und 32,35 gefunden (Durchschnitt 26,79) (siehe Anhang Tab. 7.12). Ebenfalls wie bei den Cäsium-Transferfaktoren weisen die Pflanzen aus Kammer 2 im Vergleich zu den Pflanzen aus Kammer 1 höchst signifikant (Mann-Whitney U-Test, $p < 0,001$) niedrigere Transferfaktoren für Strontium auf.

Es ist gut ersichtlich, dass die wenig unterschiedlichen Bedingungen von beiden Kammern nicht nur höchst signifikante Auswirkungen auf die Transferfaktoren von Cäsium, sondern auch auf die Transferfaktoren von Strontium besitzen.

Tsukada et al. analysierten die Transferfaktoren von ^{90}Sr bei Reis (*Oryza sativa*, Poaceae) von drei verschiedenen Freilandstandorten in Japan. Sie stellten fest, dass die Sr-Transferfaktoren bei Reis eine Abhängigkeit zum untersuchten Pflanzenorgan aufweisen, denn bezogen auf das Trockengewicht lag der TF in Stroh (0,21) etwa 100 mal höher als in poliertem Reis (0,0021) (Tsukada et al. 2005).

Melnitchouck und Hodson fanden bei Erdkultur im Gewächshaus bei Salat und Rettich ebenfalls heraus, dass Transferfaktoren, unabhängig von Sorte beziehungsweise Bodentyp, für Strontium höher sind als für Cäsium (Melnitchouck und Hodson 2004).

4 Diskussion

Lu et al. bestätigten bei Reis, Weizen, Chinakohl (*Brassica rapa*, Brassicaceae) und Gras aus Freilandkultur höhere Transferfaktoren für Strontium als für Cäsium. Reis, Weizen und Gras hatten zwischen zehnfach und 15-fach höhere Sr-Transferfaktoren, bei Chinakohl waren es sogar 60-fach (Lu et al. 2006). Die Sr-Transferfaktoren für Strontium liegen im Vergleich zu Cäsium-Transferfaktoren nicht nur in hydroponischer Kultur, sondern auch bei diesen beiden Untersuchungen in Erdkultur höher.

4.12.2 Diskriminierungsfaktoren (DF) für Cäsium und Strontium

Diskriminierungsfaktoren werden errechnet, indem ein Quotient aus den Konzentrationsverhältnissen zweier Ionen in der Pflanze zu den Konzentrationsverhältnissen zweier Ionen im Medium oder im Boden gebildet wird. Somit ist der Diskriminierungsfaktor zwischen zwei Ionen ein Indikator für die Diskriminierung beziehungsweise Selektivität der Aufnahme in einen Organismus. Im Intervall $0 < DF < 1$ bedeuten, für das erste Ion im Verhältnis zum zweiten Ion, höhere Diskriminierungsfaktoren eine Abnahme der Selektivität beziehungsweise Diskriminierung.

4.12.2.1 Diskriminierungsfaktoren Cäsium/Kalium

Für Cäsium wurden bei 45 F3-Familien Diskriminierungsfaktoren zwischen 0,118 bis 0,215 (Durchschnitt 0,170) mit einer Standardabweichung 13,0% festgestellt. Zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Cs/K-Diskriminierungsfaktor liegt ein Faktor von 1,8 (siehe Anhang Tab. 7.13).

In den Versuchen zur Charakterisierung der Cs/K-Kompetition (siehe Diskussion 4.8) mit variierenden Kaliumkonzentrationen konnte zusätzlich gezeigt werden, dass die Diskriminierungsfaktoren sowohl vom Genotyp, als auch von der Kaliumkonzentration im Medium abhängen.

Ciuffo et al. untersuchten die Cs/K-Diskriminierungsfaktoren von drei verschiedenen Poacea-Arten an zwei verschiedenen Standorten im Freiland. Zur Berechnung wurden die Konzentrationsquotienten Cs/K aus der Pflanze ins Verhältnis gesetzt zum Konzentrationsquotienten Cs/K im Boden. Zwischen den Arten konnten an einem Standort Unterschiede der Mittelwerte bis zu einem Faktor von 4,7 festgestellt werden, innerhalb der Art bei Einzelmessungen bis zu 30-fach (Ciuffo et al. 2003).

4 Diskussion

Die Unterschiede der durchschnittlichen Diskriminierungsfaktoren Cs/K zwischen den Arten sind in der Untersuchung von Ciuffo et al. höher als bei den hydroponisch kultivierten F3-Familien innerhalb einer Art.

4.12.2.2 Diskriminierungsfaktoren Strontium/Calcium

Bei 45 F3-Familien wurden Diskriminierungsfaktoren zwischen 0,612 und 0,745 (Durchschnitt 0,680) mit einer Standardabweichung von 4,25% berechnet (siehe Tab. 7.13). Zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Sr/Ca-Diskriminierungsfaktor liegt ein Faktor von 1,2. Da die Diskriminierungsfaktoren für Strontium deutlich höher liegen als die für Cäsium, kann man davon ausgehen, dass die Wurzeln eine geringe Selektivität Strontium/Calcium als für Cäsium/Kalium besitzen. Die deutlich geringere Standardabweichung der Sr/Ca-DFs von 4,25% im Vergleich zu den Cs/K-DFs von 13,0% sowie die ähnlichen Calcium/Strontium-Verhältnisse der Strontium extremen Ökotypen geben außerdem einen Hinweis darauf, dass in den F3-Familien die Unterschiede der Selektivität Sr/Ca geringer sind als die für Cs/K.

5 Zusammenfassung

Radioaktive Isotope von Cäsium (Cs) und Strontium (Sr) werden beispielsweise bei Reaktorunfällen oder Kernwaffentests freigesetzt. Werden dabei Radioisotope auf dem Boden deponiert, können sie von Pflanzen aufgenommen werden und über die Nahrungskette in den menschlichen Körper gelangen. Eine wichtige Strategie zur Reduzierung der von radioaktiven Cäsium- und Strontiumnukliden hervorgerufenen Strahlendosis des Menschen beruht auf dem unterschiedlichen Ausmaß, in dem Radionuklide von den Pflanzen akkumuliert werden. Aus diesem Grund wurden in der vorliegenden Arbeit die molekularbiologischen und genetischen Grundlagen der Radiocäsium- und Radiostrontium-Akkumulation über die Wurzeln im Modellorganismus *Arabidopsis thaliana* untersucht.

Bei *Arabidopsis thaliana*, die zur besseren Reproduzierbarkeit der Ergebnisse hydroponisch angezogen wurde, wirkt Cäsiumchlorid im Medium wesentlich toxischer als Strontiumchlorid. So wurde für Cäsiumchlorid eine Chemotoxizitätsgrenze bei 0,3 mM und für Strontiumchlorid bei 10 mM festgestellt.

Der zeitliche Verlauf der Radiocäsium (^{134}Cs)- und Radiostrontium (^{85}Sr)-Aufnahme zeigt, dass bis zum 20. Tag nach der Aussaat die Konzentrationen der beiden Radionuklide stark ansteigen und sich dann nur noch minimal verändern. Aus diesem Grund wurde der 20. Tag nach der Aussaat für spätere Versuche als Erntezeitpunkt gewählt.

In einer 86 Akzessionen umfassenden Ökotypenkollektion, die hydroponisch kultiviert wurde, konnte für die Cäsium-Akkumulation eine 1,9-fache intergenetische Variabilität und für die Strontium-Akkumulation eine 2,1-fache intergenetische Variabilität beobachtet werden.

Um Genorte mit einem Einfluss auf die Cäsium-Akkumulation zu identifizieren, wurde eine QTL-Analyse von einer segregierenden F₂-Population durchgeführt, wobei die F₂-Individuen genotypisiert und die F₃-Familien phänotypisiert wurden.

Mit Hilfe des parametrischen *Intervall-Mapping* konnte auf dem fünften Chromosom ein signifikanter Bereich mit einem LOD-Score Peak bei 37 cM eingegrenzt werden, der die Gesamtvariation des Merkmals Cäsium-Akkumulation bezogen auf das Gewebewasser zu 12% erklären kann.

5 Zusammenfassung

Durch eine nicht-parametrische Kruskal-Wallis Analyse wurde bestätigt, dass es sich hierbei tatsächlich um eine genomische Region handelt, die die Cäsium-Akkumulation/Gewebewasser signifikant beeinflusst. Es wurde außerdem herausgefunden, dass sich in dem signifikanten Bereich des LOD-Score sich zwei Kandidatengene befinden, die eine Assoziation zu Kalium aufweisen: GORK (*guard cell outwardly rectifying K⁺ channel*) und SOS2 (*salt overly sensitive*).

Laut einer Heritabilitätsanalyse wird die Gesamtvariation des Merkmals Cäsium-Akkumulation/Gewebewasser zu 90% vom Genotyp (Heritabilität) und nur zu 10% von den Umweltbedingungen beeinflusst.

In den 45 untersuchten F3-Familien korrelieren die Cäsium-Akkumulationen kaum mit den Kalium-Akkumulationen. Im Gegensatz dazu konnten eine höchst signifikante Korrelation der Strontium-Akkumulationen mit den Calcium-Akkumulationen dokumentiert werden. Dies gibt einen deutlichen Hinweis darauf, dass einerseits Cäsium nicht zwingend über die gleichen Mechanismen wie Kalium aufgenommen wird, und andererseits die Strontiumaufnahme eng gekoppelt an die Calciumaufnahme erfolgt.

Abschließend lässt sich feststellen, dass zwar durch eine geeignete Sortenauswahl die Radionuklidbelastung in der Nahrungskette des Menschen sich wohl verringern lässt, aber gleichzeitig auch etablierte Methoden wie Kaliumdüngung Berücksichtigung finden sollten.

Summary

Radioactive isotopes of cesium (Cs) and strontium (Sr) can be released for example after nuclear weapon testing or after nuclear power plant accidents. If these radionuclides were transferred to soils, they can be taken up by plants. One important strategy to reduce the human's radiation dose caused by radioactive cesium and strontium isotopes is to utilize variation in the natural occurring radionuclide accumulation in plants. For this reason in the present study the molecular biological and genetic basis of radioactive cesium- and radioactive strontium-accumulation by roots in the model organism *Arabidopsis thaliana* was investigated.

Using a hydroponic cultivation system for *Arabidopsis thaliana*, it was observed, that cesium chloride is considerably more toxic than strontium chloride. The chemotoxicity levels range from 0.3 mM for cesium and 10 mM for strontium.

The temporal pattern of the accumulations shows, that until the 20th day after sowing, the concentrations of both radiocesium (¹³⁴Cs) and radiostrontium (⁸⁵Sr) increased with plant age. After it, the concentrations of both radionuclides reached a plateau with minimal changes. Therefore, for further experiments all plants were harvested on the 20th day after sowing.

In an ecotype collection containing 86 accessions, which were grown hydroponically for a higher reproducibility of results, there was found an intergenetic variability of 1.9-fold for cesium-accumulation and an intergenetic variability of 2.1-fold for strontium-accumulation.

To dissect genetic factors underlying cesium accumulation, a QTL analysis of a segregating F2-population was performed. F2-individuals were genotyped, and F3-families were phenotyped. The parametric interval-mapping located a significant genomic region on the fifth chromosome with a LOD-score peak around 37 cM. This locus could explain 12 % of the total variation of the trait cesium-accumulation related to tissue water. Furthermore, a non-parametric Kruskal-Wallis analysis confirmed the existence of this genomic region with a significant influence on the cesium-accumulation/tissue water. In the significant region of the LOD-score two candidate genes with an association to potassium were found: GORK (guard cell outwardly rectifying K⁺-channel) und SOS2 (salt overly sensitive).

5 Zusammenfassung

According to an analysis of heritability 90% of the total phenotypic variation of the trait cesium/tissue water is caused by genetic factors (heritability) and only 10% of the total phenotypic variation is due to environmental components.

In 45 F3-families which were analyzed the cesium-accumulations correlate weakly with the potassium-accumulations. On the other hand, a highest significant correlation between strontium-accumulations and calcium-accumulations was demonstrated. This should provide a strong indication on the one side that the mechanisms of cesium- and potassium-uptake are not absolutely identical and on the other side that the strontium-uptake is coupled tightly with the calcium-uptake.

The final conclusion is that the selection of low up taking varieties can be an alternative to reduce the contamination in the food chain of humans, but you should also take into consideration established methods like potassium fertilization.

6 Literaturverzeichnis

- Alexakhin, R. M., M. J. Frissel, E. H. Schulte, B. S. Prister, V. A. Vetrov und B. T. Wilkins (1993). "Change in land use and crop selection." The Science of The Total Environment **137**(1-3): 169-172.
- Alonso-Blanco, C. und M. Koornneef (2000). "Naturally occurring variation in Arabidopsis: an underexploited resource for plant genetics." Trends in Plant Science **5**(1): 22-29.
- Amaral, E. C. S., H. G. Paretzke, M. J. Campos, M. A. Pires do Rio und M. Franklin (1994). "The contribution of soil adhesion to radiocaesium uptake by leafy vegetables." Radiation and Environmental Biophysics **33**(4): 373-379.
- Arabidopsis-Genome-Initiative (2000). "Analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana." Nature **408**(6814): 796-815.
- Arteca, R. N. und J. M. Arteca (2000). "A novel method for growing Arabidopsis thaliana plants hydroponically." Physiologia Plantarum **108**(2): 188-193.
- Avery, S. V. (1995). "Caesium accumulation by microorganisms: uptake mechanisms, cation competition, compartmentalization and toxicity." Journal of Industrial Microbiology **14**: 76-84.
- Becker, D., S. Hoth, P. Ache, S. Wenkel, M. R. G. Roelfsema, O. Meyerhoff, W. Hartung und R. Hedrich (2003). "Regulation of the ABA-sensitive Arabidopsis potassium channel gene GORK in response to water stress." FEBS Letters **554**(1-2): 119-126.
- Bell, C. J. und J. R. Ecker (1994). "Assignment of 30 Microsatellite Loci to the Linkage Map of Arabidopsis." Genomics **19**(1): 137-144.
- Berendzen, K., I. Searle, D. Ravenscroft, C. Koncz, A. Batschauer, G. Coupland, I. E. Somssich und B. Ülker (2005). "A rapid and versatile combined DNA/RNA extraction protocol and its application to the analysis of a novel DNA marker set polymorphic between Arabidopsis thaliana ecotypes Col-0 and Landsberg erecta." Plant Methods **1**(4).
- Borevitz, J. O. und M. Nordborg (2003). "The Impact of Genomics on the Study of Natural Variation in Arabidopsis." Plant Physiol. **132**(2): 718-725.
- Broadley, M. R., N. J. Willey und A. Mead (1999). "A method to assess taxonomic variation in shoot caesium concentration among flowering plants." Environmental Pollution **106**(3): 341-349.
- Buysse, J., K. Van den Brande und R. Merckx (1996). "Genotypic differences in the uptake and distribution of radiocaesium in plants." Plant and Soil **178**: 265-271.

6 Literaturverzeichnis

- Carini, F. und E. Lombi (1997). "Foliar and soil uptake of ^{134}Cs and ^{85}Sr by grape vines." Science of The Total Environment **207**(2-3): 157-164.
- Centofanti, T., R. Penfield, A. Albrecht, S. Pellerin, H. Fluhler und E. Frossard (2005). "Is the Transfer Factor a Relevant Tool to Assess the Soil-to-Plant Transfer of Radionuclides under Field Conditions?" J Environ Qual **34**(6): 1972-1979.
- Ciuffo, L., H. Velasco, M. A. R. Belli und U. Sansone (2003). " ^{137}Cs Soil-to-plant Transfer for Individual Species in a Semi-natural Grassland. Influence of Potassium Soil Content." Journal of Radiation Research **44**(3): 277-283.
- Ciuffo, L. E. C., M. Belli, A. Pasquale, S. Menegon und H. R. Velasco (2002). " ^{137}Cs and ^{40}K soil-to-plant relationship in a seminatural grassland of the Giulia Alps, Italy." The Science of The Total Environment **295**(1-3): 69-80.
- Clarke, J., R. Mithen, J. Brown und C. Dean (1995). "QTL analysis of flowering time in *Arabidopsis thaliana*." Molecular and General Genetics MGG **248**(3): 278-286.
- Cline, J. F. (1962). "Effect of Nutrient Potassium on the Uptake of Caesium-137 and Potassium and on Discrimination Factor." Nature **193**(4822): 1302-1303.
- Eapen, S., S. Singh, V. Thorat, C. P. Kaushik, K. Raj und S. F. D'Souza (2006). "Phytoremediation of radiostrontium (^{90}Sr) and radiocesium (^{137}Cs) using giant milky weed (*Calotropis gigantea* R.Br.) plants." Chemosphere **65**(11): 2071-2073.
- Ehlken, S. und G. Kirchner (2002). "Environmental processes affecting plant root uptake of radioactive trace elements and variability of transfer factor data: a review." Journal of Environmental Radioactivity **58**(2-3): 97-112.
- Frissel, M. J., D. L. Deb, M. Fathony, Y. M. Lin, A. S. Mollah, N. T. Ngo, I. Othman, W. L. Robison, V. Skarlou-Alexiou, S. Topcuoglu, J. R. Twining, S. Uchida und M. A. Wasserman (2002). "Generic values for soil-to-plant transfer factors of radiocesium." Journal of Environmental Radioactivity **58**(2-3): 113-128.
- Gerstmann, U. und W. Schimmack (2006). "Soil-to-grain transfer of fallout ^{90}Sr for 28 winter wheat cultivars." Radiation and Environmental Biophysics **45**(3): 187-194.
- Gibeaut, D. M., J. Hulett, G. R. Cramer und J. R. Seemann (1997). "Maximal Biomass of *Arabidopsis thaliana* Using a Simple, Low-Maintenance Hydroponic Method and Favorable Environmental Conditions." Plant Physiol. **115**(2): 317-319.
- Grimmer, M., K. Bean und M. Asher (2007). "Mapping of five resistance genes to sugar-beet powdery mildew using AFLP and anchored SNP markers." TAG Theoretical and Applied Genetics **115**(1): 67-75.

6 Literaturverzeichnis

- Hampton, C. R., H. C. Bowen, M. R. Broadley, J. P. Hammond, A. Mead, K. A. Payne, J. Pritchard und P. J. White (2004). "Cesium Toxicity in Arabidopsis." Plant Physiol. **136**(3): 3824-3837.
- Hampton, C. R., M. R. Broadley und P. J. White (2005). "Short review: the mechanisms of radiocaesium uptake by Arabidopsis roots." NUKLEONIKA **50**.
- Harada, H. und R. A. Leigh (2006). "Genetic mapping of natural variation in potassium concentrations in shoots of Arabidopsis thaliana." J. Exp. Bot. **57**(4): 953-960.
- Hauser, A. und K. Schneider (2006). Molekulargenetischer Ansatz zur Analyse der Aufnahme und Akkumulation von Cäsium, Strontium und ihren stabilen Isotopen durch Arabidopsis thaliana. 8.GPZ-Vortragstagung, Freising-Weihenstephan.
- Hauser, A. und K. Schneider (2007). Physiological characterization and genetic analysis of caesium and strontium accumulation in shoots of Arabidopsis thaliana. Botanikertagung, University of Hamburg.
- Holleman, A. F. und N. Wiberg (2007). Lehrbuch der anorganischen Chemie.
- Hosy, E., A. Vavasseur, K. Mouline, I. Dreyer, F. Gaymard, F. Poree, J. Boucherez, A. Lebaudy, D. Bouchez, A.-A. Very, T. Simonneau, J.-B. Thibaud und H. Sentenac (2003). "The Arabidopsis outward K⁺ channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration." Proceedings of the National Academy of Sciences **100**(9): 5549-5554.
- IAEA (2001). The International Nuclear Event Scale (INES): User's Manual. Wien, International Atomic Energy Agency
- IAEA (2006). Environmental Consequences of the Chernobyl Accident and their Remediation: Twenty Years of Experience. Wien, International Atomic Energy Agency.
- Keurentjes, J. J. B., L. Bentsink, C. Alonso-Blanco, C. J. Hanhart, H. Blankestijn-De Vries, S. Effgen, D. Vreugdenhil und M. Koornneef (2007). "Development of a Near-Isogenic Line Population of Arabidopsis thaliana and Comparison of Mapping Power With a Recombinant Inbred Line Population." Genetics **175**(2): 891-905.
- Kobayashi, Y. und H. Koyama (2002). "QTL Analysis of Al Tolerance in Recombinant Inbred Lines of Arabidopsis thaliana." Plant Cell Physiol. **43**(12): 1526-1533.
- Koornneef, M., C. Alonso-Blanco und D. Vreugdenhil (2004). "Naturally occurring genetic variation in Arabidopsis thaliana." Annual Review of Plant Biology **55**(1): 141-172.

6 Literaturverzeichnis

- Koyama, H., T. Toda und T. Hara (2001). "Brief exposure to low-pH stress causes irreversible damage to the growing root in *Arabidopsis thaliana*: pectin-Ca interaction may play an important role in proton rhizotoxicity." J. Exp. Bot. **52**(355): 361-368.
- Kugeler, K., I. M. Tragsdorf und N. Pöppe (2006). "Der Unfall-Hergang und Erklärungen." Physik Journal **5**(4): 31-35.
- Lander, E. S. und D. Botstein (1989). "Mapping Mendelian Factors Underlying Quantitative Traits Using RFLP Linkage Maps." Genetics **121**(1): 185-199.
- Lindell, B. (2004). Geschichte der Strahlenforschung, Teil 1: Die Zeit vor dem Zweiten Weltkrieg.
- Lopez-Bucio, J., A. Cruz-Ramirez und L. Herrera-Estrella (2003). "The role of nutrient availability in regulating root architecture." Current Opinion in Plant Biology **6**(3): 280-287.
- Lu, J.-g., Y. Huang, F. Li, L. Wang, S. Li und Y. Hsia (2006). "The investigation of ¹³⁷Cs and ⁹⁰Sr background radiation levels in soil and plant around Tianwan NPP, China." Journal of Environmental Radioactivity **90**(2): 89-99.
- Maathuis, F. J. M., V. Filatov, P. Herzyk, G. C. Krijger, K. B. Axelsen, S. Chen, B. J. Green, Y. Li, K. L. Madagan, R. Sanchez-Fernandez, B. G. Forde, M. G. Palmgren, P. A. Rea, L. E. Williams, D. Sanders und A. Amtmann (2003). "Transcriptome analysis of root transporters reveals participation of multiple gene families in the response to cation stress." The Plant Journal **35**(6): 675-692.
- Maloof, J. N. (2003). "Genomic approaches to analyzing natural variation in *Arabidopsis thaliana*." Current Opinion in Genetics & Development **13**(6): 576-582.
- Marčiulionienė, D., D. Montvydienė, D. Kiponas, B. Lukšienė und D. Butkus (2004). "Toxicity to *Tradescantia* of technogenic radionuclides and their mixture with heavy metals." Environmental Toxicology **19**(4): 346-350.
- Melnitchouck, A. und M. Hodson (2004). "Genotype x environment interaction in the uptake of Cs and Sr from soils by plants." Journal of Plant Nutrition and Soil Science **167**(1): 72-78.
- Michel, R. und G. Voigt (2006). "Die Wege der Radionuklide." Physik Journal **5**(4): 37-42.
- Middleton, L. J., R. Handley und R. Overstreet (1960). "Relative Uptake and Translocation of Potassium and Cesium in Barley." Plant Physiol. **35**(6): 913-918.
- Monira, B., S. M. Ullah, A. S. Mollah und N. Chowdhury (2005). "¹³⁷Cs-Uptake into Wheat (*Triticum Vulgare*) Plants from Five Representative Soils of Bangladesh." Environmental Monitoring and Assessment **104**: 59-69.

6 Literaturverzeichnis

- Nordborg, M., T. T. Hu, Y. Ishino, J. Jhaveri, C. Toomajian, H. Zheng, E. Bakker, P. Calabrese, J. Gladstone, R. Goyal, M. Jakobsson, S. Kim, Y. Morozov, B. Padhukasahasram, V. Plagnol, N. A. Rosenberg, C. Shah, J. D. Wall, J. Wang, K. Zhao, T. Kalbfleisch, V. Schulz, M. Kreitman und J. Bergelson (2005). "The Pattern of Polymorphism in *Arabidopsis thaliana*." PLoS Biology **3**(7): e196.
- Ooijen, V. (2004). MapQTL ® 5, Software for the mapping of quantitative trait loci in experimental populations,. Wageningen, Netherlands, Kyazma B.V.
- Ooijen, V. (2006). Join Map ® 4, Software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations Wageningen, Netherlands, Kyazma B.V.
- Payne, K. A., H. C. Bowen, J. P. Hammond, C. R. Hampton, J. R. Lynn, A. Mead, K. Swarup, M. J. Bennett, P. J. White und M. R. Broadley (2004). "Natural genetic variation in caesium (Cs) accumulation by *Arabidopsis thaliana*." New Phytologist **162**(2): 535-548.
- Pfennig, G., H. Klewe-Nebenius und W. Seelmann-Eggebert (1995). Karlsruher Nuklidkarte.
- Prister, B., N. Loshchilov, L. Perepelyatnikova, G. Perepelyatnikov und P. Bondar (1992). "Efficiency of measures aimed at decreasing the contamination of agricultural products in areas contaminated by the Chernobyl NPP accident." The Science of The Total Environment **112**(1): 79-87.
- Putyatin, Y., T. Seraya, O. Petrykevich und B. Howard (2006). "Comparison of the accumulation of ¹³⁷Cs and ⁹⁰Sr by six spring wheat varieties." Radiation and Environmental Biophysics **44**(4): 289-298.
- Quan, R., H. Lin, I. Mendoza, Y. Zhang, W. Cao, Y. Yang, M. Shang, S. Chen, J. M. Pardo und Y. Guo (2007). "SCABP8/CBL10, a Putative Calcium Sensor, Interacts with the Protein Kinase SOS2 to Protect *Arabidopsis* Shoots from Salt Stress." Plant Cell **19**(4): 1415-1431.
- Rasmusson, D. C., L. H. Smith und W. M. Myers (1963). "Effect of Genotype on Accumulation of Strontium-89 in Barley and Wheat." Crop Science **3**(34-37).
- Rieseberg, L. H., M. A. Archer und R. K. Wayne (1999). "Short Review: Transgressive segregation, adaptation and speciation." Heredity **83**: 363-372.
- Robison, M. M., M. P. L. Smid und D. J. Wolyn (2006). "High-quality and homogeneous *Arabidopsis thaliana* plants from a simple and inexpensive method of hydroponic cultivation." Canadian Journal of Botany **84**(6): 1009-1012.
- Ryan, P. R., R. J. Reid und F. A. Smith (1997). "Direct Evaluation of the Ca²⁺-Displacement Hypothesis for Al Toxicity." Plant Physiol. **113**(4): 1351-1357.

6 Literaturverzeichnis

- Sahr, T., G. Voigt, H. G. Paretzke, P. Schramel und D. Ernst (2005). "Caesium-affected gene expression in *Arabidopsis thaliana*." New Phytologist **165**(3): 747-754.
- Schimmack, W., G. Zimmermann, M. Sommer, F. Dietl, W. Schultz und H. G. Paretzke (2004). "Soil-to-grain transfer of fallout ^{137}Cs for 28 winter wheat cultivars as observed in field experiments." Radiation and Environmental Biophysics **42**(4): 275-284.
- Schneider, K., V. K. Kuznetsov, N. I. Sanzharova, U. Kanter, K. M. Telikh und M. S. Khlopuk (2008). "Soil-to-plant and soil-to-grain transfer of ^{137}Cs in field-grown maize hybrids during two contrasting seasons: assessing the phenotypic variability and its genetic compound." Radiation and Environmental Biophysics **47**(2): 241-252.
- Shaw, G. und J. N. B. Bell (1989). "The Kinetics of Caesium absorption by roots of winter wheat and the possible consequences for the derivation of soil-to-plant transfer factors for radiocaesium." Journal of Environmental Radioactivity **10**(3): 213-231.
- Shindo, C., G. Bernasconi und C. S. Hardtke (2007). "Natural Genetic Variation in *Arabidopsis*: Tools, Traits and Prospects for Evolutionary Ecology." Ann Bot **99**(6): 1043-1054.
- Singh, S., S. Eapen, V. Thorat, C. P. Kaushik, K. Raj und S. F. D'Souza (2008). "Phytoremediation of $^{137}\text{cesium}$ and $^{90}\text{strontium}$ from solutions and low-level nuclear waste by *Vetiveria zizanioides*." Ecotoxicology and Environmental Safety **69**(2): 306-311.
- Skaletsky, S. R. a. H. J. (2000). Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. Totowa, Humana Press.
- Smeets, K., J. Ruytinx, F. Van Belleghem, B. Semane, D. Lin, J. Vangronsveld und A. Cuyper (2008). "Critical evaluation and statistical validation of a hydroponic culture system for *Arabidopsis thaliana*." Plant Physiology and Biochemistry **46**(2): 212-218.
- Smolders, E., L. Kiebooms, J. Buysse und R. Merckx (1996). " ^{137}Cs Uptake in spring wheat (*Triticum aestivum* L. cv Tonic) at varying K supply." Plant and Soil **181**(2): 205-209.
- Smolders, E. und G. Shaw (1995). "Changes in radiocaesium uptake and distribution in wheat during plant development: a solution culture study." Plant and Soil **176**(1): 1-6.
- Smolders, E., L. Sweeck, R. Merckx und A. Cremers (1997). "Cationic interactions in radiocaesium uptake from solution by spinach." Journal of Environmental Radioactivity **34**(2): 161-170.

6 Literaturverzeichnis

- Soudek, P., R. Tykva und T. Vanek (2004). "Laboratory analyses of ^{137}Cs uptake by sunflower, reed and poplar." Chemosphere **55**(7): 1081-1087.
- Soudek, P., S. Valenova, Z. Vavrikova und T. Vanek (2006). " ^{137}Cs and ^{90}Sr uptake by sunflower cultivated under hydroponic conditions." Journal of Environmental Radioactivity **88**(3): 236-250.
- StatSoft (2004). STATISTICA for Windows StatSoft.
- Tang, C., C. Toomajian, S. Sherman-Broyles, V. Plagnol, Y.-L. Guo, T. T. Hu, R. M. Clark, J. B. Nasrallah, D. Weigel und M. Nordborg (2007). "The Evolution of Selfing in *Arabidopsis thaliana*." Science **317**(5841): 1070-1072.
- Tester, M. und R. A. Leigh (2001). "Partitioning of nutrient transport processes in roots." J. Exp. Bot. **52**(suppl_1): 445-457.
- Thiel, T., R. Kota, I. Grosse, N. Stein und A. Graner (2004). "SNP2CAPS: a SNP and INDEL analysis tool for CAPS marker development." Nucl. Acids Res. **32**(1).
- Toker, C. (2004). "Estimates of broad-sense heritability for seed yield and yield criteria in faba bean (*Vicia faba* L.)" Hereditas **140**(3): 222-225.
- Tsukada, H., A. Takeda, T. Takahashi, H. Hasegawa, S. i. Hisamatsu und J. Inaba (2005). "Uptake and distribution of ^{90}Sr and stable Sr in rice plants." Journal of Environmental Radioactivity **81**(2-3): 221-231.
- UNSCEAR (2000). Report to the General Assembly, Sources and Effects of Ionizing Radiation. New York, United Nations Scientific Committee on the Effects of Atomic Radiation
- Vidal, M., M. Camps, N. Grebenshikova, N. Sanzharova, Y. Ivanov, C. Vandecasteele, C. Shand, A. Rigol, S. Firsakova, S. Fesenko, S. Levchuk, M. Cheshire, T. Sauras und G. Rauret (2001). "Soil- and plant-based countermeasures to reduce ^{137}Cs and ^{90}Sr uptake by grasses in natural meadows: the REDUP project." Journal of Environmental Radioactivity **56**(1-2): 139-156.
- Vision, T. J., D. G. Brown, D. B. Shmoys, R. T. Durrett und S. D. Tanksley (2000). "Selective Mapping: A Strategy for Optimizing the Construction of High-Density Linkage Maps." Genetics **155**(1): 407-420.
- von Fircks, Y., K. Rosen und L. Sennerby-Forsse (2002). "Uptake and distribution of ^{137}Cs and ^{90}Sr in *Salix viminalis* plants." Journal of Environmental Radioactivity **63**(1): 1-14.
- Watanabe, T. und K. Okada (2005). "Interactive Effects of Al, Ca and Other Cations on Root Elongation of Rice Cultivars Under Low pH." Ann Bot **95**(2): 379-385.
- Weaver, C. M., N. D. Harris und L. R. Fox (1981). "Accumulation of Strontium and Cesium by Kale as a Function of Age of Plant." J Environ Qual **10**(1): 95-98.

6 Literaturverzeichnis

- White, P., H. Bowen, M. Broadley, J. Hammond, C. Hampton und K. Payne (2003). The mechanisms of caesium uptake by plants. Radioecology and Environmental Dosimetry, Aomori, Japan, Institute for Environmental Sciences.
- White, P. J., H. C. Bowen, V. Demidchik, C. Nichols und J. M. Davies (2002). "Genes for calcium-permeable channels in the plasma membrane of plant root cells." Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes **1564**(2): 299-309.
- White, P. J. und M. R. Broadley (2000). "Tansley Review No. 113. Mechanisms of caesium uptake by plants." New Phytologist **147**(2): 241-256.
- Willey, N. (2006). Phytoremediation: Methods and Review. Totowa, Humana Press.
- Zhu, J.-K. (2003). "Regulation of ion homeostasis under salt stress." Current Opinion in Plant Biology **6**(5): 441-445.
- Zhu, J.-K., J. Liu und L. Xiong (1998). "Genetic Analysis of Salt Tolerance in Arabidopsis: Evidence for a Critical Role of Potassium Nutrition." Plant Cell **10**(7): 1181-1192.
- Zhu, Y. G. und E. Smolders (2000). "Plant uptake of radiocaesium: a review of mechanisms, regulation and application." J. Exp. Bot. **51**(351): 1635-1645.

7 Anhang

7 Anhang

Tab. 7.1: Mikrosatelliten-Marker nach Bell und Becker zur Überprüfung von F1-Pflanzen (Bell und Ecker 1994)

Name	<i>Forward</i> Oligonukleotid	<i>Reverse</i> Oligonukleotid
nga 6	TGGATTTCTTCCTCTCTTCAC	ATGGAGAAGCTTACACTGATC
nga 8	GAGGGCAAATCTTTATTTTCGG	TGGCTTTCGTTTATAAACATCC
nga 111	CTCCAGTTGGAAGCTAAAGGG	TGTTTTTTTAGGACAAATGGCG
nga 128	GGTCTGTTGATGTCGTAAC TCG	ATCTTGAAACCTTTAGGGAGGG
nga 139	AGAGCTACCAGATCCGATGG	GGTTTCGTTTCACTATCCAGG

7 Anhang

Tab. 7.2: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen von 86 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618).

Zugriffs- nummer	Name	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr
N22564	RRS-7	53,34	1,005	480,12	0,959
N22565	RRS-10	53,40	1,006	494,95	0,999
N22566	Knox-10	48,21	0,925	444,59	0,918
N22567	Knox-18	43,75	0,843	390,01	0,814
N22568	Rmx-A02	58,63	1,105	405,91	0,844
N22569	Rmx-A180	48,12	0,927	407,67	0,853
N22570	Pna-17	47,88	0,926	478,64	0,997
N22571	Pna-10	46,52	0,903	468,39	0,982
N22572	Eden-1	-	-	-	-
N22573	Eden-2	-	-	-	-
N22574	Lov-1	-	-	-	-
N22575	Lov-5	-	-	-	-
N22576	Fab-2	-	-	-	-
N22577	Fab-4	-	-	-	-
N22578	Bil-5	-	-	-	-
N22579	Bil-7	-	-	-	-
N22580	Var2-1	-	-	-	-
N22581	Var2-6	43,75	0,822	410,96	0,836
N22582	Spr1-2	61,24	1,160	533,24	1,082
N22583	Spr1-6	53,87	1,030	533,64	1,081
N22584	Omo2-1	53,50	1,023	548,16	1,113
N22585	Omo2-3	57,87	1,105	586,80	1,178
N22586	UII2-5	-	-	-	-
N22587	UII2-3	65,38	1,199	443,89	1,277
N22588	Zdr-1	56,56	1,038	429,05	1,224
N22589	Zdr-6	47,64	0,875	371,27	1,086
N22590	Bor-1	47,63	0,875	351,99	1,034
N22591	Bor-4	57,80	1,061	449,35	1,310
N22592	Pu2-7	53,29	0,980	372,34	1,098

7 Anhang

Zugriffs- nummer	Name	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr
N22593	Pu2-23	58,29	1,073	405,06	1,189
N22594	Lp2-2	49,90	0,917	403,89	1,178
N22595	Lp2-6	62,33	1,145	420,72	1,220
N22596	HR-5	58,57	1,076	402,10	1,167
N22597	HR-10	49,74	0,913	333,34	0,947
N22598	NFA-8	48,44	0,890	385,42	1,096
N22599	NFA-10	53,28	0,978	409,08	1,156
N22600	Sq-1	39,56	0,765	347,90	1,035
N22601	Sq-8	45,36	0,877	364,22	1,084
N22602	CIBC-5	41,10	0,793	324,65	0,967
N22603	CIBC-17	46,17	0,892	349,90	1,042
N22604	Tamm-2	35,32	0,683	286,94	0,854
N22605	Tamm-27	41,79	0,807	367,17	1,094
N22606	Kz-1	46,41	0,897	394,44	1,174
N22607	Kz-9	49,28	0,952	391,45	1,165
N22608	Got-7	47,41	0,915	445,80	1,328
N22609	Got-22	49,12	0,949	395,21	1,176
N22610	Ren-1	51,00	0,985	398,16	1,185
N22611	Ren-11	42,20	0,816	338,65	1,008
N22612	Uod-1	37,69	0,729	274,35	0,816
N22613	Uod-7	50,80	1,043	330,45	1,058
N22614	Cvi-0	54,95	1,128	318,42	1,020
N22615	Lz-0	43,40	0,891	332,81	1,074
N22616	Ei-2	44,03	0,904	342,59	1,111
N22617	Gu-0	42,95	0,882	306,61	0,993
N22618	Ler-1	51,57	1,000	402,45	1,000
N22619	Nd-1	46,74	0,960	353,26	1,144
N22620	C24	49,94	1,026	339,92	1,098
N22621	CS22491	47,88	0,983	369,35	1,201
N22622	Wei-0	45,72	0,939	330,11	1,072
N22623	Ws-0	53,46	1,098	349,09	1,127

7 Anhang

Zugriffs- nummer	Name	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr
N22624	Yo-0	48,04	0,987	358,11	1,147
N22625	Col-0	46,97	0,965	357,29	1,145
N22626	An-1	42,35	0,870	320,82	1,024
N22627	Van-0	45,83	0,849	440,21	1,073
N22628	Br-0	43,24	0,798	303,66	0,729
N22629	Est-1	46,65	0,864	476,21	1,157
N22630	Ag-0	43,90	0,800	433,28	1,042
N22631	Gy-0	44,95	0,822	339,21	0,825
N22632	Ra-0	40,21	0,735	337,49	0,811
N22633	Bay-0	39,89	0,729	460,56	1,101
N22634	Ga-0	41,47	0,764	505,40	1,223
N22635	Mrk-0	44,84	0,820	420,83	1,012
N22636	Mz-0	54,08	0,999	443,12	1,068
N22637	Wt-5	53,44	0,987	452,07	1,104
N22638	Kas-1	49,33	0,904	389,08	0,939
N22639	Ct-1	48,38	0,889	393,35	0,965
N22640	Mr-0	54,79	1,070	417,33	0,923
N22641	Tsu-1	52,12	1,023	478,93	1,066
N22642	Mt-0	46,59	0,911	487,96	1,092
N22643	Nok-3	48,34	0,947	390,10	0,882
N22644	Wa-1	42,83	0,839	273,32	0,622
N22645	Fei-0	54,45	1,070	452,49	1,011
N22646	Se-0	48,52	0,952	350,27	0,796
N22647	Ts-1	46,73	0,914	409,36	0,917
N22648	Ts-5	48,74	0,959	364,58	0,820
N22649	Pro-0	53,68	1,054	407,73	0,911
N22650	LL-0	48,83	0,971	390,40	0,880
N22651	Kondara	51,64	1,018	408,97	0,913
N22652	Shahdara	56,62	1,112	530,66	1,174
N22653	Sorbo	66,56	1,442	481,50	1,119
N22654	Kin-0	46,84	1,006	428,53	0,995

7 Anhang

Zugriffs- nummer	Name	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr
N22655	Ms-0	53,55	1,149	407,23	0,945
N22656	Bur-0	49,28	1,048	388,13	0,895
N22657	Edi-0	42,89	0,926	448,39	1,038
N22658	Oy-0	45,80	0,978	469,20	1,087
N22659	Ws-2	45,88	0,985	463,91	1,079

7 Anhang

Tab. 7.3: Abweichungen der Cäsium- und Strontium-Akkumulationen von 86 *Arabidopsis thaliana* Ökotypen vom arithmetischen Mittelwert; Cs: 49,11 nmol/FG(g) und Sr 402,87 nmol/FG(g)

Zugriffsnummer	Name	Cs Standard-abweichung (%)	Sr Standard-abweichung (%)
N22564	RRS-7	8,59	19,17
N22565	RRS-10	8,72	22,85
N22566	Knox-10	-1,83	10,35
N22567	Knox-18	-10,92	-3,19
N22568	Rmx-A02	19,38	0,75
N22569	Rmx-A180	-2,03	1,19
N22570	Pna-17	-2,51	18,81
N22571	Pna-10	-5,29	16,26
N22572	Eden-1	-	-
N22573	Eden-2	-	-
N22574	Lov-1	-	-
N22575	Lov-5	-	-
N22576	Fab-2	-	-
N22577	Fab-4	-	-
N22578	Bil-5	-	-
N22579	Bil-7	-	-
N22580	Var2-1	-	-
N22581	Var2-6	-10,93	2,01
N22582	Spr1-2	24,70	32,36
N22583	Spr1-6	9,67	32,46
N22584	Omo2-1	8,92	36,06
N22585	Omo2-3	17,82	45,65
N22586	Ull2-5	-	-
N22587	Ull2-3	33,12	10,18
N22588	Zdr-1	15,17	6,50
N22589	Zdr-6	-3,00	-7,85
N22590	Bor-1	-3,03	-12,63
N22591	Bor-4	17,69	11,54
N22592	Pu2-7	8,50	-7,58

7 Anhang

Zugriffsnummer	Name	Cs Standard-abweichung (%)	Sr Standard-abweichung (%)
N22593	Pu2-23	18,69	0,54
N22594	Lp2-2	1,60	0,25
N22595	Lp2-6	26,90	4,43
N22596	HR-5	19,25	-0,19
N22597	HR-10	1,28	-17,26
N22598	NFA-8	-1,37	-4,33
N22599	NFA-10	8,48	1,54
N22600	Sq-1	-19,44	-13,65
N22601	Sq-8	-7,65	-9,59
N22602	CIBC-5	-16,31	-19,42
N22603	CIBC-17	-5,99	-13,15
N22604	Tamm-2	-28,09	-28,78
N22605	Tamm-27	-14,91	-8,86
N22606	Kz-1	-5,51	-2,09
N22607	Kz-9	0,34	-2,84
N22608	Got-7	-3,48	10,65
N22609	Got-22	0,01	-1,90
N22610	Ren-1	3,83	-1,17
N22611	Ren-11	-14,08	-15,94
N22612	Uod-1	-23,27	-31,90
N22613	Uod-7	3,43	-17,98
N22614	Cvi-0	11,88	-20,96
N22615	Lz-0	-11,64	-17,39
N22616	Ei-2	-10,35	-14,96
N22617	Gu-0	-12,56	-23,89
N22618	Ler-1	10,87	-11,77
N22619	Nd-1	-4,83	-12,32
N22620	C24	1,67	-15,63
N22621	CS22491	-2,52	-8,32
N22622	Wei-0	-6,91	-18,06
N22623	Ws-0	8,84	-13,35

7 Anhang

Zugriffsnummer	Name	Cs Standard-abweichung (%)	Sr Standard-abweichung (%)
N22624	Yo-0	-2,20	-11,11
N22625	Col-0	-4,37	-11,32
N22626	An-1	-13,78	-20,37
N22627	Van-0	-6,69	9,27
N22628	Br-0	-11,96	-24,63
N22629	Est-1	-5,02	18,20
N22630	Ag-0	-10,61	7,55
N22631	Gy-0	-8,49	-15,80
N22632	Ra-0	-18,14	-16,23
N22633	Bay-0	-18,77	14,32
N22634	Ga-0	-15,56	25,45
N22635	Mrk-0	-8,71	4,46
N22636	Mz-0	10,10	9,99
N22637	Wt-5	8,81	12,21
N22638	Kas-1	0,43	-3,42
N22639	Ct-1	-1,50	-2,36
N22640	Mr-0	11,55	3,59
N22641	Tsu-1	6,12	18,88
N22642	Mt-0	-5,14	21,12
N22643	Nok-3	-1,58	-3,17
N22644	Wa-1	-12,79	-32,16
N22645	Fei-0	10,86	12,31
N22646	Se-0	-1,22	-13,06
N22647	Ts-1	-4,87	1,61
N22648	Ts-5	-0,77	-9,50
N22649	Pro-0	9,30	1,21
N22650	LL-0	-0,57	-3,10
N22651	Kondara	5,13	1,51
N22652	Shahdara	15,28	31,72
N22653	Sorbo	35,51	19,52
N22654	Kin-0	-4,63	6,37

7 Anhang

Zugriffsnummer	Name	Cs Standard- abweichung (%)	Sr Standard- abweichung (%)
N22655	Ms-0	9,03	1,08
N22656	Bur-0	0,34	-3,66
N22657	Edi-0	-12,68	11,30
N22658	Oy-0	-6,76	16,46
N22659	Ws-2	-6,58	15,15

7 Anhang

Tab. 7.4: CAPS- und DFLP-Marker nach Nordborg, Hu et al. (Nordborg et al. 2005)

	ID-Nr.	At-Nr./ Locus	Marker	Enzym	Schnittstelle	<i>Forward</i> Oligonukleotid	<i>Reverse</i> Oligonukleotid
1	112445	At1g01280	CAPS	XapI	240 (120/120)	ACCGGAAAGCCGATAAATCT	CGTCCCTCATTTCTTTCTCG
2	444376	At1g02270	CAPS	Hinfl	190 (120/70)	GACTAGAAGCTAACCCGCAGAG	GACTGCATCAGGTTGGTCATC
3	2696429	At1g08520	CAPS	EcoO109I	335 (165/170)	GATACCACCTCCTATGGCCGA	AGTGCCTCTACGACCTGAAATGG ^N
4	3797061	At1g11300	CAPS	PstI	550 (290/260)	GTATGGTCAATCTGGAACGAAGG ^N	AACATTGGTAGCTGATGGTGTGG ^N
5	7197460	At1g20730	CAPS	Bsurl	290 (170/120)	CAACAGGCAAAACAGGATTAGGG ^N	GGAGCATGAGCCTAAAATGTAACAA
6	9781260	At1g28060	CAPS	Alw26I	690 (360/330)	GGTGTTCTTGTTGCTCATGTTGG ^N	TTCAAGCTTTGTTGGGTCTTGG ^N
7	10547351	At1g30070	CAPS	Hinfl	270 (170/100)	TCCTTTTAACTCAATCCAAGA	GGTACCAAATCCCCCTTTTACC
8	11655171	At1g32320	CAPS	Eco130I	615 (415/200)	AGAGAACGACGTCACCAAGAACC ^N	TCTCCTGCAAATCCAACCTCTCC ^N
9	14162569	At1g37130	CAPS	Eco47I	385 (210/175)	TGAATCTGGTGGATGGATGG	GAACCGTGAACCGAGTTGTTAGG ^N
10	16568120	At1g43780	CAPS	HpaII	360 (240/120)	CATTCTCCTCGATGTATGCTACC	TGCGTTTTTGCGTTTTCTAA
11	16874305	At1g44575	CAPS	Hinfl	240 (140/100)	ATGATCGGTTTCGCTGTAAGTCC	TCGACGAATTTTCTCTGTCTCC ^N
12	17571921	At1g47740	CAPS	HpyF3I	510 (260/250)	GGAGCCGATAAACTCCCTTACC ^N	TAATCCCCCGACTCAAAAGC
13	19672910	At1g52820	CAPS	Eco47I	200 (100/100)	GGTTCCGAACTCCTCTTCTTCC ^N	AAGTCGAAAAGCTCTTCCAAGGC
14	22492711	At1g61060	CAPS	Bsurl	420 (220/200)	TGGGATTAGAAATCACCAGCA	TGAACCATCAGAAGTCCACAACC ^N
15	23076749	At1g62370	CAPS	Scal	545 (280/265)	GAGAAAGGTGCGGCTTTTATTCC ^N	AGCCGAGCTCAAATTACATCACC ^N
16	24694531	At1g66245	CAPS	Eco47I	370 (210/160)	GCGTTGGGATATCAGAAGGAT	CCGACACATGTAATCGTCTTTGG ^N

7 Anhang

	ID-Nr.	At-Nr./ Locus	Marker	Enzym	Schnittstelle	Forward Oligonukleotid	Reverse Oligonukleotid
17	26107930	At1g69440	DFLP		140/110	CCGACACATGTAATCGTCTTTGG	GATCCTCACCTATGGCTGAAT
18	26894309	At1g71350	CAPS	BcuI	520 (370/150)	TACCGCAATAGGTGCTAGATTTCC ^N	CTAAGTCTCACCAGCGTCTCTCC ^N
19	5592553	At2g02260	CAPS	Tru1I	220 (160/60)	TCCAACCTTCTACCGGCAAAT	CCTCTTTAAATCCTTGAATTGG
20	1043454	At2g03450	CAPS	XapI	530 (360/170)	ACATTGAAGGAGCAAGTGTGATGG ^N	GTGGAGAGATTTGAAGGGTTTGG ^N
21	2171791	At2g05755	CAPS	Eco88I	600 (360/240)	GTTTGTGACAGTTCAGCCAATTCC ^N	CCAAAGAACTGCAAGCAAGACC ^N
22	2364657	At2g06060	CAPS	Cfr42I	680 (350/330)	CAGTGAGGTGTTGGAAGGAGAG	GACCATTCTTCGTAGCCTTGTG
23	5803805	At2g13850	CAPS	BseGI	620 (450/170)	GATTTGACAAGTAGGGCGTTTGG ^N	GGTGGTTAAGTCTTGGCTTCTTGG ^N
24	7237666	At2g16676	CAPS	Eco130I	500 (320/180)	CAAACCTTGACCATTGCAGTCC	CCTTTCCAGCACCTATTGAACC
25	8498153	At2g19630	CAPS	XapI	640 (410/230)	GAGATCAATTGGGATCTGCAAGG ^N	AGAATGCAGAGGAGGATGATTGG ^N
26	9428891	At2g22150	CAPS	Eam1104I	590 (360/230)	ACAACTTCTCGAAACCCCATCC ^N	TACGGAGTGCCGTAATTTCAACC ^N
27	9819360	At2g23050	CAPS	BseNI	610 (370/240)	TATGCGGGCTAATGGATTGTAGG ^N	GTGATGGTTCTGTTGGTGATTGG ^N
28	10049851	At2g23600	DFLP		195/150	CTCATCACCACGAAAGTGACA	TCGAGATTTCCATTTTGCAG
29	11594514	At2g27120	CAPS	HpaII	625 (410/215)	CGGAACCATAGCAGAACTCAAGG ^N	GTTACGAGCAACGATGTATTGG ^N
30	13604707	At2g31960	CAPS	EcoRI	660 (390/270)	GTTAAGCATGGAGGCGTAAGAAC	CTTAGAGTTTGCTCCCCATTTCC ^N
31	13852145	At2g32630	CAPS	BsuRI	410 (230/180)	GCCAACTCTTCCCACTCAATC	CAATTCTCCGTCGCTTCTTC
32	15801112	At2g37650	CAPS	AluI	520 (380/140)	CAATGGCCAACTCTTATTCACC	GCTTGTATGTCTCAGGCCTCTC
33	16080080	At2g38370	CAPS	PstI	350 (200/150)	TCTCTCGCGTGTCTTCTCAA	TGGCAGGAAAATATCCAAGAAC

7 Anhang

	ID-Nr.	At-Nr./ Locus	Marker	Enzym	Schnittstelle	<i>Forward</i> Oligonukleotid	<i>Reverse</i> Oligonukleotid
34	17656278	At2g42380	CAPS	Eco130I	550 (380/170)	CTGTCTTGAGAAGTGAGGCTAAAGG	CTACATGTGGGTGTGGTCTGG
35	18155066	At2g43800	CAPS	EcoRI	650 (360/290)	GACTGGGAACCGGATGAATATAGG	TGATAACCACCGGAAACAGAGG
36	18700921	At2g45340	CAPS	Mph1103I	550 (360/190)	TGTGAAGGATGAGACTGGAGAGG	CATGGATGGTCTTTGGTTTGAG
37	70672	At3g01200	CAPS	BseGI	330 (230/100)	CACAGAAGAGCCACGATTCA	CTAATTCCGAACCTCCAATTCC
38	1173032	At3g04420	CAPS	BseGI	610 (430/180)	TCACGAGTTTTCTCTCGAACC	CATCCTCGATTTGAGCTTCTTC
39	3344695	At3g10690	CAPS	PstI	570 (400/170)	GCAAAGCACGTCTACCAACTC	GACTCGATGTGAGTGCCTTTTAC
40	5140793	At3g15260	CAPS	Hinfl	600 (450/150)	TCCTCCTCCTCTCATTGTGTCC	GTCCATCTCCCGACTTTTCTTC
41	7307668	At3g20860	CAPS	Hinfl	380 (220/160)	TCCGCAATTTCTTCTAACTTTCTT	TCCAATGCTTCTGCTCTCTCC
42	8941230	At3g24520	CAPS	SspI	580 (330/250)	CCTGAAAGCTTAGAGGCACACC	AATGCTCGTTCGCAAACCTCC
43	9547376	At3g26120	CAPS	XbaI	620 (350/270)	TACGCCTCGTAAAACCAAAGAAC	AACCTCCAAGTCACGTCTCACC
44	10790463	At3g28740	CAPS	KspAI	530 (350/180)	GACACAATGTGCTGAAGGTAAGG	GGAAAAAGATTCTACGGTGATGG
45	16282334	At3g44720	CAPS	TaqI	565 (175/390)	TCCACTGCTCAAAAGAAACACC ^N	GCTAAACGACTCCGACCTATAACC ^N
46	18590590	At3g50100	CAPS	Ppu21I	550 (330/220)	CTACGGGTACGATTTTGGTTGG	CTTCAGATGGCACATTGTTAGGG ^N
47	19725023	At3g53190	CAPS	TaqI	540 (320/220)	AAAGCCACTCACGAACACTCC	TCCGTCGTGTCTAGAGCTTG
48	20027878	At3g54050	CAPS	Hinfl	480 (260/160/60)	CTTCTCCAACAACGGGAAAC	GGAAAACACCTGCACTCACC
49	21229916	At3g57340	CAPS	PvuI	540 (280/260)	TGAGCAGAAACCCTAATTTCCG	GGTAAGCTTTTCTCACATCATCC
50	2440917	At4g04800	CAPS	BseNI	440/55 (305/225)	CGTTTCGCTTAAGTTCACACC	GAAAGAACTGCACGCCACTC

7 Anhang

	ID-Nr.	At-Nr./ Locus	Marker	Enzym	Schnittstelle	<i>Forward</i> Oligonukleotid	<i>Reverse</i> Oligonukleotid
51	4802506	At4g07960	CAPS	Hin6I	560 (350/210)	CATGTCCTTCCTCAATGAAACC	CACAATGTCTTTCCTCAACATCC
52	5077409	At4g08115	CAPS	HpaII	360/30 (220/140/30)	CCACTGGTTCCATTCTTGGT	CGATTGCGACGGTTTAAGG
53	5591100	At4g08760	CAPS	Eco47I	630 (415/215)	TCTCCTTGCCATATCACACC	GAACTCCGACGATGAGTTTCC
54	6272449	At4g10030	CAPS	BseGI	560/30 (300/260/30)	CCGTGTAGGAGAACAGCAGTAGG	GCGGAGGATGTGCATTTAGG
55	7077771	At4g11750	CAPS	TruI	510 (370/140)	AACGTAAAGGCATCTCCAATCC	GACCAACTCGAAGCCCTAACC
56	7660266	At4g13190	CAPS	FspBI	620 (420/200)	TCCTTATCCGAGAGTTCCAATCC ^N	GGGAACGAACAAAGAATCACC
57	8380918	At4g14610	CAPS	HincII	370 (255/115)	TCCTTTAGACCATCACATTGTCC	TGCTGGGGTATCTAAGTTGTTG
58	11325921	At4g21250	CAPS	XceI	500 (310/190)	CGATCAGGTAAAATGCAAAAGC	CAGTCCAAGAAGTGAAGCAAGG
59	11877837	At4g22550	CAPS	Hinfl	540 (360/180)	CAAGGTCTCATTCCCAACATTC	TCTCGATGTAGCTGCTGGTG
60	13213639	At4g26050	DFLP		250/205	TAAATCTGTGGGGGCATTC	AGGAGTCTGCAACAAAGGTT
61	13475607	At4g26750	CAPS	BstXI	620 (420/200)	CCCAACCTCGAGTACTAACACC	CATCCACTTCTCCCCACTACC
62	1586121	At5g05350	CAPS	Hin6I	640 (340/300)	GATCTTTGTGGTTGCTGTCTCC	ACCCAATCCTCTCCATGTTCC
63	2798797	At5g08630	CAPS	Eco72I	630 (370/260)	AAGGGGACTTCGATAAATGTGG	AGGAGGACGAAGAGGAGAAAGG
64	6620641	At5g19610	CAPS	Alw26I	600/50 (400/200/50)	GAGGTTAAAGGACCAGAGGTAGGG ^N	AGGAGACGAAGGTGGTGAGG
65	8331140	At5g24400	CAPS	MnII	315/55 (160/100/55)	AGAGAGCCACCGGAGACAAC	CTTCGTTCAAATCACCATCTCC
66	12698120	At5g33406	DFLP		230/180	TTGAAATGGTTTCACCTCTGTG	GGAGGCTGCATATCAGTGGT
67	13691445	At5g35460	CAPS	BseGI	400 (275/125)	GGAACGGAGGGAGCTTTTAA	CAGAATGTCCTAGCGAAACAGG

7 Anhang

	ID-Nr.	At-Nr./ Locus	Marker	Enzym	Schnittstelle	<i>Forward</i> Oligonukleotid	<i>Reverse</i> Oligonukleotid
68	14564158	At5g36900	CAPS	Alw26I	530 (290/240)	GCCAGAGTCAATAGACGAGATGG	CTTACCCGATAAGCCCAGGT
69	16122434	At5g40290	CAPS	TaqI	580 (380/200)	CTTCCACCGTCACCAATTCC	TTAGCTCGTGGGAGAGAAAATCC ^N
70	16368204	At5g40820	CAPS	Hin1I	520 (355/165)	ATATGAAGAAGGGCACCAAGACC	GGGCAGGTAACCAGAAACTCC
71	17864866	At5g44310	CAPS	MboI	430/60 (210/160/60)	ACGCCTTCTCATAGGGTTAGGG ^N	GCGAAGGAAAATCGGAATAA
72	18364871	At5g45280	CAPS	BseGI	595 (335/260)	TTTGGTTTCTCCGGTATCTTGG	CTTAGCCGTTTTAGGGAGAGTGG ^N
73	22040690	At5g54240	CAPS	SduI	520 (300/220)	AAACCGTGAAATGAGCTGTCC	AAGCTCCTAGGTTTCCGTCTCC
75	23114998	At5g57070	CAPS	SduI	500 (300/200)	GGAAGTGTTTCGATATCGGTTGG ^N	CTCAACCGGTTAAACCCAAA
76	25301036	At5g63020	CAPS	Hinfl	470/70/25 (260/210/70/25)	GAGATTACAGATGATTGCGGATT	GAAGTGGAAAGTTGCGAGAAGG
77	26120843	At5g65310	CAPS	XapI	555 (400/155)	CGCTTTCACCTTGCTCTACACC	GTGGAAGCTCCGATTCTTTATCC ^N

^N Oligonukleotid-Sequenzen nach (Nordborg et al. 2005);

Oligonukleotid-Sequenzen (modifiziert nach (Nordborg et al. 2005)) mit Primer3-Software konstruiert

7 Anhang

Tab. 7.5: Locus-Genotyp-Häufigkeiten bei 73 CAPS- und vier DFLP-Markern. Die Allele des Elters Sq-1 (N22600) wurden mit A, die Allele des Elters Sorbo (N22653) wurden mit B und heterozygote Individuen mit H bezeichnet. Ausfall bedeutet, dass kein PCR-Produkt detektiert werden konnte. Der Chi-Quadrat-Test (χ^2) prüft mit der Testgröße χ^2 die 1:2:1 Verteilung von A:H:B.

Nr.	Locus	Allel A	Allel H	Allel B	Ausfall	χ^2	Signifikanz χ^2
1	At1g01280	18	49	29	14	2,56	-
2	At1g02270	17	53	31	9	4,13	-
3	At1g08520	23	57	23	7	1,17	-
4	At1g11300	19	59	22	10	3,42	-
5	At1g20730	17	62	28	3	4,96	*
6	At1g28060	19	51	34	6	4,37	-
7	At1g30070	24	51	30	5	0,77	-
8	At1g32320	21	54	24	11	1,00	-
9	At1g37130	22	63	24	1	2,72	-
10	At1g43780	19	58	25	8	2,63	-
11	At1g44575	20	61	26	3	2,78	-
12	At1g47740	21	63	25	1	2,94	-
13	At1g52820	20	61	29	0	2,78	-
14	At1g61060	22	57	28	3	1,13	-
15	At1g62370	23	58	25	4	1,02	-
16	At1g66245	19	56	30	5	2,77	-
17	At1g69440	16	57	30	7	4,98	*
18	At1g71350	11	50	32	17	10,01	***
19	At2g02260	27	61	18	4	3,94	-
20	At2g03450	25	66	17	2	6,52	**
21	At2g05755	24	55	18	13	2,48	-
22	At2g06060	28	51	19	12	1,82	-
23	At2g13850	28	61	17	4	4,70	*
24	At2g16676	30	57	19	4	2,89	-
25	At2g19630	27	60	16	7	5,16	*
26	At2g22150	23	59	21	7	2,26	-
27	At2g23050	26	49	24	11	0,09	-

7 Anhang

Nr.	Locus	Allel A	Allel H	Allel B	Ausfall	χ^2	Signifikanz χ^2
28	At2g23600	30	55	23	2	0,94	-
29	At2g27120	24	49	24	13	0,01	-
30	At2g31960	27	49	19	15	1,44	-
31	At2g32630	30	57	22	1	1,40	-
32	At2g37650	28	63	17	2	5,24	*
33	At2g38370	30	62	17	1	5,17	*
34	At2g42380	25	58	20	7	2,13	-
35	At2g43800	29	56	21	4	1,55	-
36	At2g45340	29	60	17	4	4,57	-
37	At3g01200	21	58	24	7	1,82	-
38	At3g04420	21	55	24	10	1,18	-
39	At3g10690	20	55	19	16	2,74	-
40	At3g15260	23	55	23	9	0,80	-
41	At3g20860	25	62	21	2	2,67	-
42	At3g24520	26	58	20	6	2,08	-
43	At3g26120	24	49	22	15	0,18	-
44	At3g28740	25	58	23	4	1,02	-
45	At3g44720	29	55	25	1	0,30	-
46	At3g50100	38	49	23	0	5,40	*
47	At3g53190	31	43	21	15	2,96	-
48	At3g54050	38	47	21	4	6,81	**
49	At3g57340	36	53	21	0	4,24	-
50	At4g04800	23	50	36	1	3,84	-
51	At4g07960	24	55	28	3	0,38	-
52	At4g08115	24	56	28	2	0,44	-
53	At4g08760	18	53	23	16	2,06	-
54	At4g10030	23	60	27	0	1,20	-
55	At4g11750	21	54	26	9	0,98	-
56	At4g13190	20	61	20	9	4,37	-
57	At4g14610	25	61	20	4	2,89	-
58	At4g21250	30	56	16	8	4,82	*

7 Anhang

Nr.	Locus	Allel A	Allel H	Allel B	Ausfall	χ^2	Signifikanz χ^2
59	At4g22550	27	62	17	4	4,94	*
60	At4g26050	25	53	14	18	4,76	*
61	At4g26750	28	57	18	7	3,12	-
62	At5g05350	16	62	30	2	6,00	**
63	At5g08630	20	50	31	9	2,41	-
64	At5g19610	27	55	22	6	0,83	-
65	At5g24400	36	54	20	0	4,69	*
66	At5g33406	34	42	16	18	7,74	**
67	At5g35460	35	55	20	0	4,09	-
68	At5g36900	36	56	17	0	6,71	**
69	At5g40290	38	54	18	0	7,31	**
70	At5g40820	37	51	15	7	9,41	***
71	At5g44310	37	54	12	7	12,38	****
72	At5g45280	36	53	13	8	10,53	***
73	At5g54240	40	54	14	2	12,52	****
74	At5g55210	37	56	11	6	13,62	****
75	At5g57070	39	57	12	2	13,83	*****
76	At5g63020	32	56	15	7	6,40	**
77	At5g65310	31	45	18	16	3,77	-

Signifikanz-Niveau:

*: 0,1
 **: 0,05
 ***: 0,01
 ****: 0,005
 *****: 0,001

7 Anhang

Tab. 7.6: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen sowie TG/FG-Verhältnisse von 108 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs FG	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr FG	TG/FG TG(%) /FG
1	60,62	0,907	432,45	1,060	9,49
2	55,44	0,911	391,95	1,055	9,40
4	63,17	0,932	499,06	1,065	9,16
5	54,83	0,888	415,92	1,042	9,09
6	64,77	0,963	403,61	1,075	10,73
7	57,54	0,857	376,95	0,924	9,31
8	56,15	0,899	396,94	0,991	9,54
9	67,67	1,002	460,63	1,219	11,56
10	53,08	0,850	405,28	1,050	9,34
11	56,80	0,920	431,33	1,080	9,76
12	63,98	1,024	429,46	1,112	9,98
13	61,71	0,909	470,77	1,002	8,91
15	65,13	1,043	458,25	1,187	9,41
16	54,36	0,880	367,16	0,919	8,87
17	60,77	0,896	489,64	1,045	9,04
18	61,88	0,919	473,52	1,012	10,01
19	64,93	0,968	437,84	1,073	10,45
20	66,25	0,982	417,94	1,103	10,41
21	53,72	0,870	411,02	1,029	8,64
22	63,07	1,030	478,34	1,099	9,84
23	59,97	0,893	393,09	0,964	9,12
24	54,00	0,874	390,21	0,977	9,56
25	56,27	0,829	419,30	0,897	9,41
26	63,73	0,954	470,37	1,152	9,78
27	80,87	1,201	487,41	1,295	11,02
29	58,70	0,950	444,39	1,113	9,73
30	59,08	0,879	511,49	1,094	8,81
31	55,75	0,915	401,08	1,078	9,09

7 Anhang

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs FG	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr FG	TG/FG TG(%) /FG
32	56,18	0,900	401,66	1,040	9,91
33	67,05	0,992	546,31	1,164	9,70
34	58,21	0,864	441,51	0,945	8,70
35	58,50	0,960	377,29	1,015	9,38
36	61,10	1,001	464,89	1,068	9,68
37	55,30	0,886	399,60	1,035	9,68
38	68,23	1,018	443,00	1,085	10,38
39	59,61	0,965	462,26	1,158	8,90
40	54,49	0,811	369,42	0,905	9,16
41	61,05	0,971	427,01	1,067	9,50
42	65,96	0,972	550,76	1,174	9,62
43	64,57	0,963	417,11	1,022	9,70
44	54,75	0,894	403,87	0,927	9,00
45	72,20	1,080	474,70	1,164	10,43
46	63,54	1,045	407,56	1,097	10,51
47	61,02	0,905	369,27	0,979	10,27
48	61,81	0,923	370,52	0,908	9,21
49	60,24	0,897	374,89	0,994	9,40
50	57,24	0,913	429,23	1,072	9,31
51	55,57	0,826	354,69	0,945	9,17
52	62,53	1,025	413,15	1,107	9,76
54	61,89	0,920	405,11	0,993	10,04
55	52,98	0,842	373,14	0,933	9,29
56	55,52	0,888	450,57	1,167	9,10
57	64,19	1,014	459,37	1,148	10,27
60	66,38	1,063	462,26	1,197	10,16
62	77,83	1,158	456,26	1,118	10,74
64	55,75	0,903	415,40	1,040	8,71
66	56,71	0,918	444,73	1,114	8,82
67	58,13	0,924	472,66	1,181	9,41
68	58,57	0,937	392,16	1,016	9,72

7 Anhang

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs FG	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr FG	TG/FG TG(%)/FG
69	69,85	1,142	500,45	1,150	10,04
70	68,62	1,118	481,75	1,106	10,54
71	66,96	1,097	515,18	1,183	9,99
72	61,68	0,978	450,15	1,125	9,23
73	64,69	1,047	510,58	1,279	9,99
74	60,87	0,907	432,89	1,151	9,51
75	66,10	1,080	434,75	0,998	10,73
76	61,84	1,017	386,91	1,038	9,61
77	59,67	0,955	426,21	1,104	9,17
78	54,42	0,894	383,79	1,031	8,95
79	62,27	0,997	397,64	1,030	9,72
80	72,33	1,075	460,84	1,229	10,34
81	63,33	0,932	504,97	1,078	9,15
82	63,82	1,048	415,32	1,114	9,90
83	55,68	0,910	422,17	0,969	9,00
84	51,87	0,852	326,89	0,882	8,66
86	66,18	0,981	437,55	1,165	10,67
87	58,82	0,874	412,00	1,104	9,31
88	63,73	0,945	420,29	1,117	10,88
89	53,50	0,880	396,42	1,068	8,79
90	55,38	0,905	425,43	0,977	9,37
92	56,79	0,926	474,43	1,089	9,40
93	58,51	0,937	444,76	1,152	9,71
94	62,83	1,007	485,35	1,257	9,71
95	64,16	1,048	487,99	1,120	10,00
96	71,32	1,134	501,16	1,253	10,48
97	62,48	0,915	450,42	0,963	9,46
98	66,71	0,995	469,66	1,151	9,85
99	54,79	0,878	418,79	1,085	8,84
100	60,12	0,973	463,81	1,162	9,62
101	50,08	0,822	331,49	0,887	8,94

7 Anhang

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr FG	TG/FG TG(%) /FG
102	68,07	1,119	444,06	1,195	9,79
103	60,42	0,888	466,60	0,991	9,60
104	59,63	0,979	427,48	1,149	9,66
105	54,86	0,888	380,85	0,954	9,20
106	63,12	1,005	449,07	1,122	9,51
107	58,70	0,874	413,90	1,095	9,50
108	59,04	0,875	511,37	1,094	9,20
109	62,89	1,018	447,30	1,120	9,99
110	60,45	0,979	462,69	1,159	9,31
111	63,61	1,018	416,88	1,041	10,35
112	63,98	0,954	427,59	1,048	9,76
113	60,91	0,975	472,02	1,222	9,71
114	65,25	1,044	477,66	1,193	10,23
115	60,47	0,960	405,04	1,010	10,34
116	63,38	1,038	479,45	1,101	9,54
118	58,56	0,962	402,25	1,081	9,46
119	74,26	1,104	453,83	1,205	10,41
120	66,53	0,984	500,37	1,064	9,59

7 Anhang

Tab. 7.7: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen von 108 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG: Frischgewicht; TG: Trockengewicht;

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/TG(g)	norm. Cs TG	Sr absolut Sr(nmol)/TG(g)	norm. Sr TG
1	638,89	0,888	4571,56	0,951
2	589,57	0,886	4168,98	1,066
4	689,06	0,932	5443,01	1,069
5	603,25	0,906	4577,17	0,935
6	603,61	0,967	3761,80	0,876
7	618,39	0,858	4071,39	0,998
8	588,03	0,882	4160,31	0,929
9	594,72	0,947	4187,89	1,035
10	568,24	0,864	4338,08	1,022
11	582,69	0,874	4430,70	1,122
12	640,91	0,974	4302,40	1,091
13	690,72	0,936	5264,66	1,146
15	692,02	1,051	4866,77	1,082
16	612,05	0,918	4144,61	1,104
17	674,69	0,909	5436,60	0,921
18	618,20	0,838	4729,01	0,959
19	621,84	0,864	4219,41	1,039
20	637,48	1,020	4086,63	0,918
21	622,00	0,933	4759,98	0,984
22	640,72	0,944	4859,64	1,094
23	655,51	0,909	4318,79	0,980
24	567,35	0,851	4101,33	0,977
25	596,74	0,808	4449,98	1,098
26	652,55	0,908	4825,92	0,986
27	740,71	1,179	4495,77	1,000
29	603,32	0,905	4567,59	0,926
30	673,23	0,910	5838,33	0,926
31	613,01	0,921	4410,27	1,041

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/TG(g)	norm. Cs TG	Sr absolut Sr(nmol)/TG(g)	norm. Sr TG
32	567,01	0,862	4055,44	1,192
33	690,18	0,936	5619,21	1,142
34	668,49	0,910	5065,85	0,965
35	623,50	0,936	4022,44	0,924
36	631,40	0,933	4804,70	1,156
37	571,04	0,868	4126,51	0,957
38	656,78	0,913	4296,39	1,067
39	670,16	1,005	5197,46	1,064
40	596,65	0,827	4071,34	1,095
41	642,84	0,963	4496,35	0,986
42	683,99	0,926	5709,25	1,116
43	665,40	0,925	4338,47	1,129
44	608,09	0,897	4484,96	1,108
45	692,47	0,963	4554,51	1,206
46	604,67	0,909	3879,54	1,119
47	594,68	0,951	3624,63	0,963
48	671,82	0,933	4034,76	0,965
49	641,34	1,020	3991,10	1,041
50	615,14	0,922	4612,92	0,951
51	611,16	0,971	3901,92	1,060
52	641,42	0,964	4237,78	1,188
54	616,36	0,855	4042,16	1,105
55	570,01	0,854	4014,39	1,170
56	609,17	0,925	4960,18	1,028
57	624,50	0,935	4471,10	1,062
60	653,72	0,993	4552,24	1,154
62	726,35	1,011	4310,52	1,042
64	639,88	0,961	4773,87	0,988
66	642,94	0,965	5042,87	0,989
67	617,80	0,926	5022,22	0,931
68	602,16	0,915	4046,25	1,114

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/TG(g)	norm. Cs TG	Sr absolut Sr(nmol)/TG(g)	norm. Sr TG
69	696,18	1,028	4987,49	1,111
70	651,15	0,961	4584,05	0,907
71	670,35	0,990	5159,48	1,084
72	667,54	1,000	4871,91	1,053
73	648,77	0,973	5118,59	1,029
74	637,84	1,018	4547,12	1,024
75	616,57	0,908	4056,71	1,087
76	643,39	0,966	4035,63	1,045
77	650,66	0,988	4648,03	0,954
78	608,23	0,914	4288,38	0,997
79	640,51	0,973	4090,40	1,014
80	703,74	1,119	4482,72	1,229
81	689,60	0,935	5500,71	1,195
82	644,67	0,968	4196,26	1,164
83	619,24	0,912	4694,90	1,196
84	598,78	0,899	3776,30	1,066
86	630,15	1,003	4251,24	1,142
87	634,47	1,012	4445,65	1,005
88	593,13	0,944	3968,07	1,125
89	608,97	0,915	4511,83	1,057
90	591,08	0,872	4540,10	1,219
92	603,91	0,889	5047,04	1,119
93	604,46	0,917	4577,40	0,995
94	647,01	0,984	4998,04	1,145
95	642,56	0,946	4889,79	1,155
96	680,84	1,020	4786,44	1,286
97	657,21	0,888	4749,32	1,147
98	679,78	0,944	4809,29	1,114
99	619,37	0,942	4735,08	1,106
100	624,96	0,938	4821,56	1,287
101	560,01	0,841	3699,88	1,030

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/TG(g)	norm. Cs TG	Sr absolut Sr(nmol)/TG(g)	norm. Sr TG
102	695,40	1,045	4538,04	1,334
103	627,50	0,848	4843,30	1,188
104	617,34	0,927	4425,48	1,115
105	597,47	0,896	4157,76	1,271
106	664,19	0,995	4730,57	1,255
107	617,22	0,982	4351,93	1,250
108	640,91	0,869	5549,63	1,070
109	630,92	0,946	4485,54	1,043
110	649,93	0,975	4974,15	0,951
111	615,06	0,922	4044,82	0,996
112	655,76	0,911	4391,03	0,930
113	627,09	0,953	4862,89	1,008
114	637,63	0,956	4679,57	0,973
115	585,02	0,877	3932,75	1,046
116	664,29	0,980	5027,76	0,941
118	619,21	0,930	4253,62	1,014
119	714,54	1,139	4369,22	0,841
120	692,57	0,939	5202,31	1,034

7 Anhang

Tab. 7.8: Cäsium-Akkumulationen bezogen auf das Gewebewasser, Transferfaktoren sowie Pflanzenmassen (Spross) von 108 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG: Frischgewicht; GW: Gewebewasser; TF: Transferfaktoren

F2-Nr.	Cs/GW Cs(nmol)/GW(g)	norm. Cs/GW	TF Cs	TF Sr	FG/Pflanze (mg)	norm. FG/Pflanze
1	65,18	0,909	21,73	43,25	47,17	1,753
2	61,19	0,914	20,40	39,20	43,21	1,359
4	69,55	0,932	23,18	49,91	63,95	1,432
5	60,31	0,886	20,10	41,59	50,26	1,555
6	72,59	0,964	24,20	40,36	33,38	1,076
7	60,98	0,857	20,33	37,70	39,43	1,476
8	62,08	0,901	20,69	39,69	59,60	1,494
9	76,70	1,012	25,57	46,06	29,53	0,956
10	58,55	0,849	19,52	40,53	60,09	1,975
11	62,96	0,925	20,99	43,13	44,77	1,369
12	71,08	1,030	23,69	42,95	38,02	1,233
13	67,78	0,906	22,59	47,08	61,89	1,369
15	71,90	1,042	23,97	45,83	41,81	1,361
16	59,66	0,876	19,89	36,72	37,57	1,181
17	66,79	0,895	22,26	48,96	49,45	1,128
18	68,77	0,928	22,92	47,35	42,43	0,940
19	70,32	0,980	23,44	43,78	43,18	1,652
20	74,00	0,977	24,67	41,79	53,24	1,745
21	58,80	0,864	19,60	41,10	47,44	1,438
22	69,95	1,040	23,32	47,83	51,28	1,314
23	60,19	0,892	20,06	39,31	63,86	2,492
24	59,73	0,877	19,91	39,02	37,86	1,174
25	62,14	0,831	20,71	41,93	37,81	0,873
26	70,39	0,959	23,46	47,04	38,65	1,459
27	90,89	1,203	30,30	48,74	35,29	1,134
29	65,02	0,955	21,67	44,44	42,87	1,323
30	64,77	0,877	21,59	51,15	43,66	0,995
31	61,33	0,915	20,44	40,11	28,23	0,888

7 Anhang

F2-Nr.	Cs/GW Cs(nmol)/GW(g)	norm. Cs/GW	TF Cs	TF Sr	FG/Pflanze (mg)	norm. FG/Pflanze
32	62,35	0,904	20,78	40,17	58,34	1,886
33	74,27	0,998	24,76	54,63	48,22	1,069
34	63,79	0,859	21,26	44,15	43,39	0,995
35	64,56	0,963	21,52	37,73	39,27	1,231
36	67,64	1,009	22,55	46,49	46,80	1,196
37	61,23	0,888	20,41	39,96	35,41	1,141
38	71,65	1,030	23,88	44,30	38,05	1,412
39	65,44	0,961	21,81	46,23	41,83	1,265
40	58,19	0,810	19,40	36,94	50,69	1,870
41	67,45	0,972	22,48	42,70	65,29	1,643
42	73,01	0,977	24,34	55,08	62,14	1,393
43	67,60	0,967	22,53	41,71	36,62	1,382
44	60,16	0,894	20,05	40,39	53,96	1,373
45	79,46	1,094	26,49	47,47	43,47	1,774
46	71,00	1,061	23,67	40,76	43,49	1,363
47	68,03	0,900	22,68	36,93	48,49	1,697
48	67,43	0,922	22,48	37,05	50,70	1,969
49	66,49	0,884	22,16	37,49	39,88	1,282
50	63,12	0,912	21,04	42,92	48,07	1,225
51	61,16	0,812	20,39	35,47	41,90	1,396
52	69,33	1,033	23,11	41,32	50,60	1,584
54	67,94	0,927	22,65	40,51	38,85	1,590
55	58,40	0,840	19,47	37,31	58,85	1,456
56	61,09	0,885	20,36	45,06	57,12	1,867
57	71,54	1,022	23,85	45,94	41,82	1,051
60	73,89	1,071	24,63	46,23	48,64	1,591
62	82,93	1,177	27,64	45,63	35,57	1,333
64	61,07	0,897	20,36	41,54	38,08	1,156
66	62,20	0,914	20,73	44,47	50,37	1,574
67	64,17	0,924	21,39	47,27	61,27	1,549
68	64,89	0,940	21,63	39,22	53,60	1,765

7 Anhang

F2-Nr.	Cs/GW Cs(nmol)/GW(g)	norm. Cs/GW	TF Cs	TF Sr	FG/Pflanze (mg)	norm. FG/Pflanze
69	77,65	1,155	25,88	50,05	60,62	1,549
70	76,74	1,137	25,58	48,18	46,33	1,187
71	74,39	1,109	24,80	51,52	52,83	1,350
72	67,97	0,976	22,66	45,02	61,83	1,552
73	71,88	1,056	23,96	51,06	39,65	1,227
74	67,33	0,896	22,44	43,29	46,16	1,544
75	74,04	1,101	24,68	43,48	39,24	0,999
76	68,43	1,023	22,81	38,69	42,27	1,335
77	65,70	0,952	21,90	42,62	58,66	1,917
78	59,77	0,892	19,92	38,38	51,02	1,606
79	68,97	1,000	22,99	39,76	59,39	1,917
80	80,65	1,070	26,88	46,08	54,02	1,745
81	69,75	0,931	23,25	50,50	54,67	1,253
82	70,83	1,057	23,61	41,53	28,32	0,889
83	61,19	0,909	20,40	42,22	55,90	1,433
84	56,79	0,848	18,93	32,69	39,79	1,245
86	74,20	0,980	24,73	43,76	35,62	1,122
87	64,85	0,859	21,62	41,20	47,90	1,596
88	71,56	0,946	23,85	42,03	36,24	1,155
89	58,65	0,876	19,55	39,64	61,94	1,929
90	61,11	0,908	20,37	42,54	47,29	1,205
92	62,68	0,929	20,89	47,44	59,18	1,519
93	64,79	0,939	21,60	44,48	41,97	1,366
94	69,59	1,010	23,20	48,54	39,90	1,299
95	71,29	1,060	23,76	48,80	51,27	1,309
96	79,67	1,147	26,56	50,12	47,96	1,191
97	69,07	0,918	23,02	45,04	46,16	1,030
98	71,48	1,002	23,83	46,97	48,92	1,816
99	60,11	0,872	20,04	41,88	59,73	1,961
100	66,52	0,977	22,17	46,38	40,29	1,250
101	55,01	0,820	18,34	33,15	25,79	0,819

7 Anhang

F2-Nr.	Cs/GW Cs(nmol)/GW(g)	norm. Cs/GW	TF Cs	TF Sr	FG/Pflanze (mg)	norm. FG/Pflanze
102	75,46	1,127	25,15	44,41	23,62	0,739
103	66,86	0,892	22,29	46,66	49,51	1,088
104	66,01	0,985	22,00	42,75	49,58	1,560
105	60,44	0,888	20,15	38,09	49,68	1,500
106	69,76	1,006	23,25	44,91	65,08	1,613
107	64,87	0,863	21,62	41,39	41,70	1,392
108	65,04	0,876	21,68	51,14	59,92	1,388
109	69,89	1,027	23,30	44,73	46,12	1,423
110	66,67	0,979	22,22	46,27	57,83	1,784
111	70,98	1,030	23,66	41,69	72,95	1,830
112	68,27	0,959	22,76	42,76	55,48	2,160
113	67,46	0,977	22,49	47,20	56,93	1,839
114	72,70	1,054	24,23	47,77	49,87	1,247
115	67,46	0,969	22,49	40,50	46,56	1,177
116	70,07	1,044	23,36	47,95	61,58	1,579
118	64,68	0,966	21,56	40,23	38,86	1,221
119	82,88	1,100	27,63	45,38	34,13	1,079
120	73,61	0,988	24,54	50,04	32,78	0,709

7 Anhang

Tab. 7.9: Calcium- und Kalium-Akkumulationen von 45 F3-Familien. TG: Trockengewicht; FG: Frischgewicht, GW: Gewebewasser

F2-Nr.	Ca Ca(%) / FG(g)	Ca Ca(%) / TG(g)	K K(%) / FG(g)	K K(%) / TG(g)	K K(mmol) / GW(g)
1	0,2830	2,985	0,5774	6,835	0,183
4	0,2108	2,525	0,5551	6,055	0,141
7	0,2207	2,405	0,5486	6,760	0,173
9	0,2723	2,950	0,6014	4,620	0,120
10	0,2031	2,430	0,5635	5,555	0,130
11	0,2439	2,700	0,4864	5,625	0,143
15	0,2628	3,050	0,5418	4,910	0,119
16	0,1886	2,330	0,5477	6,640	0,148
17	0,2302	2,790	0,5669	6,070	0,140
19	0,2588	2,715	0,6139	5,855	0,157
20	0,2258	2,645	0,5466	5,350	0,128
21	0,2204	2,605	0,6159	6,235	0,148
22	0,2434	2,725	0,6704	5,135	0,129
23	0,2174	2,455	0,6480	6,420	0,158
24	0,1925	2,260	0,5670	6,210	0,148
25	0,1858	2,135	0,5112	6,410	0,157
26	0,3159	3,210	0,5007	5,820	0,161
29	0,2545	2,760	0,5044	5,370	0,140
34	0,2293	2,495	0,5053	6,175	0,160
38	0,2711	2,835	0,5607	5,735	0,155
40	0,2114	2,250	0,4774	7,270	0,189
43	0,2438	2,580	0,5323	6,495	0,173
44	0,2181	2,675	0,5018	5,595	0,127
45	0,2702	2,810	0,5308	5,715	0,155
48	0,2228	2,505	0,5291	6,790	0,169
49	0,2005	2,415	0,4981	5,595	0,130
54	0,2510	2,620	0,4392	6,035	0,163
62	0,2922	2,925	0,5291	5,440	0,154
66	0,2628	2,985	0,4712	5,365	0,132

7 Anhang

F2-Nr.	Ca Ca(%) /FG(g)	Ca Ca(%) /TG(g)	K K(%) /FG(g)	K K(%) /TG(g)	K K(mmol) /GW(g)
73	0,2716	3,000	0,5081	4,845	0,124
75	0,2541	2,585	0,4558	4,740	0,132
77	0,2304	2,565	0,4586	5,135	0,130
83	0,2149	2,590	0,4634	5,580	0,129
86	0,2502	2,890	0,4544	4,875	0,118
87	0,2442	2,660	0,4811	5,355	0,138
90	0,2136	2,425	0,4566	5,470	0,135
92	0,2180	2,585	0,4261	5,390	0,127
97	0,2241	2,615	0,4912	5,885	0,141
98	0,2702	3,090	0,4645	5,580	0,136
99	0,2015	2,560	0,4481	5,695	0,124
100	0,2424	2,845	0,4241	5,600	0,133
103	0,2361	2,635	0,4648	5,690	0,144
105	0,2296	2,645	0,4615	5,775	0,141
109	0,2494	2,600	0,4663	5,545	0,150
112	0,2201	2,555	0,4214	6,360	0,153

7 Anhang

Tab. 7.10: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen sowie TG/FG-Verhältnisse von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). TG: Trockengewicht; FG: Frischgewicht

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs FG	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr FG	TG/FG TG(%) / FG
1	39,84	0,798	307,29	1,042	9,48
4	35,90	0,971	241,01	1,036	8,34
7	35,59	0,709	257,97	0,879	9,17
9	38,37	1,043	303,45	1,351	9,23
10	31,13	0,847	231,24	1,021	8,38
11	37,04	1,001	270,59	1,166	9,03
15	38,99	1,060	301,96	1,336	8,65
16	32,31	0,873	214,62	0,921	8,05
17	35,70	0,965	265,80	1,147	8,25
19	37,77	0,754	303,38	1,036	9,54
20	36,25	0,986	248,52	1,110	8,55
21	34,45	0,933	257,58	1,109	8,49
22	39,90	1,085	268,87	1,202	8,94
23	37,43	0,747	261,62	0,892	8,83
24	32,92	0,891	222,20	0,959	8,52
25	32,14	0,870	200,23	0,864	8,73
26	40,02	0,798	319,04	1,090	9,78
29	40,56	1,098	272,00	1,172	9,27
34	41,26	0,829	284,01	0,964	9,19
38	39,60	0,791	323,49	1,105	9,56
40	34,43	0,685	246,36	0,845	9,37
43	40,96	0,822	289,06	0,980	9,44
44	31,51	0,857	231,65	1,029	8,15
45	37,60	0,747	309,99	1,059	9,62
48	35,46	0,706	237,77	0,814	8,89
49	34,04	0,926	220,75	0,980	8,30
54	43,41	0,872	303,69	1,034	9,58
62	40,65	0,807	321,11	1,096	9,99
66	37,61	1,016	302,21	1,300	8,79

7 Anhang

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/FG(g)	norm. Cs FG	Sr absolut Sr(nmol)/FG(g)	norm. Sr FG	TG/FG TG(%)/FG
73	39,55	1,069	310,82	1,340	9,06
75	40,89	1,112	269,33	1,195	9,84
77	39,26	1,068	258,17	1,150	9,00
83	33,40	0,908	252,08	1,122	8,31
86	37,60	1,023	270,58	1,200	8,65
87	37,51	1,020	274,40	1,217	9,17
90	33,66	0,915	245,55	1,089	8,80
92	33,59	0,914	238,16	1,057	8,43
97	35,33	0,956	246,61	1,065	8,59
98	38,59	0,771	310,32	1,059	8,76
99	32,27	0,878	220,87	0,979	7,88
100	34,11	0,922	284,60	1,228	8,52
103	38,39	1,038	261,91	1,127	8,98
105	35,48	0,960	249,44	1,075	8,70
109	40,21	1,087	278,04	1,198	9,58
112	36,12	0,722	266,84	0,907	8,61

7 Anhang

Tab. 7.11: Cäsium- und Strontium-Akkumulationen sowie Transferfaktoren Strontium von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). TG: Trockengewicht

F2-Nr.	Cs absolut Cs(nmol)/TG(g)	norm. Cs TG	Sr absolut Sr(nmol)/TG(g)	norm. Sr TG
1	420,22	0,844	3241,27	1,108
4	430,38	0,959	2887,47	1,024
7	387,87	0,780	2824,70	0,968
9	415,33	0,954	3286,92	1,234
10	371,69	0,854	2767,63	1,032
11	410,07	0,913	2995,89	1,063
15	450,70	1,035	3503,77	1,308
16	401,04	0,894	2653,50	0,940
17	432,64	0,964	3224,15	1,146
19	396,52	0,796	3189,91	1,098
20	423,61	0,973	2904,59	1,092
21	405,55	0,904	3041,54	1,078
22	446,18	1,025	3001,60	1,130
23	424,36	0,853	2973,07	1,022
24	386,37	0,861	2607,85	0,926
25	367,55	0,819	2294,00	0,814
26	409,31	0,823	3269,80	1,127
29	436,78	0,974	2938,83	1,042
34	449,57	0,899	3092,90	1,059
38	414,20	0,832	3383,93	1,173
40	367,18	0,739	2642,09	0,911
43	433,39	0,868	3058,66	1,047
44	386,74	0,888	2841,82	1,066
45	390,50	0,789	3224,15	1,118
48	398,40	0,803	2676,33	0,929
49	410,07	0,942	2659,21	0,998
54	453,71	0,908	3172,79	1,092
62	405,55	0,819	3218,44	1,110
66	427,37	0,952	3435,29	1,219

F2-Nr.	Cs absolute Cs(nmol)/TG(g)	norm. Cs TG	Sr absolut Sr(nmol)/TG(g)	norm. Sr TG
73	436,78	0,973	3429,58	1,217
75	415,71	0,955	2739,10	1,026
77	436,40	1,003	2870,35	1,078
83	401,79	0,923	3035,84	1,138
86	435,27	1,000	3127,14	1,173
87	408,94	0,940	2990,18	1,122
90	382,60	0,879	2790,46	1,046
92	398,40	0,916	2824,70	1,058
97	411,19	0,917	2870,35	1,020
98	440,92	0,886	3549,42	1,223
99	409,31	0,940	2807,58	1,050
100	400,28	0,892	3338,28	1,185
103	428,12	0,953	2921,71	1,035
105	408,19	0,909	2870,35	1,018
109	419,47	0,935	2904,59	1,032
112	419,85	0,843	3104,31	1,064

7 Anhang

Tab. 7.12: Cäsium-Akkumulationen sowie Transferfaktoren Cäsium und Strontium von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). GW: Gewebewasser; TF: Transferfaktor

F2-Nr.	Cs Cs(nmol)/GW(g)	norm. Cs/GW	TF Cs	TF Sr
1	43,96	0,865	14,65	30,73
4	39,17	0,972	13,06	24,10
7	36,88	0,727	12,29	25,80
9	42,28	1,053	14,09	30,35
10	33,98	0,846	11,33	23,12
11	40,71	1,010	13,57	27,06
15	42,69	1,063	14,23	30,20
16	35,15	0,872	11,72	21,46
17	38,91	0,965	12,97	26,58
19	39,45	0,777	13,15	30,34
20	39,65	0,987	13,22	24,85
21	37,65	0,936	12,55	25,76
22	43,82	1,091	14,61	26,89
23	39,02	0,769	13,01	26,16
24	35,99	0,894	12,00	22,22
25	35,22	0,875	11,74	20,02
26	42,10	0,830	14,03	31,90
29	44,72	1,111	14,91	27,20
34	45,01	0,882	15,00	28,40
38	43,33	0,854	14,44	32,35
40	34,12	0,673	11,37	24,64
43	45,67	0,897	15,22	28,91
44	34,31	0,854	11,44	23,17
45	40,98	0,811	13,66	31,00
48	37,53	0,741	12,51	23,78
49	37,12	0,924	12,37	22,08
54	47,63	0,934	15,88	30,37
62	43,47	0,860	14,49	32,11

F2-Nr.	Cs/GW Cs(nmol)/GW(g)	norm. Cs/GW	TF Cs	TF Sr
66	41,24	1,023	13,75	30,22
73	43,49	1,079	14,50	31,08
75	45,35	1,129	15,12	26,93
77	43,14	1,074	14,38	25,82
83	36,43	0,907	12,14	25,21
86	41,16	1,025	13,72	27,06
87	41,30	1,028	13,77	27,44
90	36,91	0,919	12,30	24,56
92	36,69	0,913	12,23	23,82
97	38,66	0,960	12,89	24,66
98	40,67	0,801	13,56	31,03
99	35,03	0,872	11,68	22,09
100	37,28	0,925	12,43	28,46
103	42,17	1,046	14,06	26,19
105	38,86	0,965	12,95	24,94
109	44,47	1,103	14,82	27,80
112	38,69	0,761	12,90	26,68

7 Anhang

Tab. 7.13: Diskriminierungsfaktoren (DF) von Cs/K, von Sr/Ca sowie Pflanzenmassen (Spross) von 45 F3-Familien. Normalisierungen erfolgten auf den Ökotyp Ler-1 (N22618). FG Frischgewicht

F2-Nr.	DF Cs/K	DF Sr/Ca	FG/Pflanze (mg)	norm. FG/Pflanze
1	0,144	0,653	13,22	1,944
4	0,167	0,687	28,46	1,188
7	0,135	0,706	16,11	2,204
9	0,211	0,670	19,62	0,996
10	0,157	0,685	28,29	1,432
11	0,171	0,667	34,71	1,401
15	0,215	0,691	30,91	1,564
16	0,142	0,685	32,31	1,347
17	0,167	0,695	31,82	1,302
19	0,159	0,706	18,76	2,639
20	0,186	0,660	25,53	1,296
21	0,153	0,702	41,30	1,686
22	0,204	0,662	24,60	1,249
23	0,155	0,728	21,11	2,995
24	0,146	0,694	29,97	1,224
25	0,135	0,646	21,93	0,877
26	0,165	0,612	14,51	2,103
29	0,191	0,640	24,02	0,995
34	0,171	0,745	20,11	2,928
38	0,169	0,718	20,22	3,079
40	0,118	0,706	12,24	1,731
43	0,157	0,713	15,49	2,406
44	0,162	0,639	21,00	1,065
45	0,160	0,690	17,63	2,798
48	0,138	0,642	14,28	1,956
49	0,172	0,662	23,44	1,190
54	0,176	0,728	22,10	3,153
62	0,175	0,661	15,10	2,180
66	0,187	0,692	32,10	1,344

F2-Nr.	DF Cs/K	DF Sr/Ca	FG/Pflanze (mg)	norm. FG/Pflanze
73	0,211	0,687	30,29	1,224
75	0,206	0,637	27,20	1,380
77	0,199	0,673	24,98	1,267
83	0,169	0,705	31,12	1,578
86	0,209	0,650	27,23	1,381
87	0,179	0,676	24,14	1,224
90	0,164	0,692	28,78	1,460
92	0,173	0,657	23,92	1,212
97	0,164	0,660	31,34	1,287
98	0,185	0,691	18,04	2,786
99	0,169	0,659	22,44	1,136
100	0,168	0,705	37,25	1,498
103	0,177	0,667	27,26	1,151
105	0,166	0,652	35,85	1,474
109	0,177	0,672	38,90	1,564
112	0,155	0,730	24,80	3,672

Danksagung

Herrn **Prof. Dr. Dr. Herwig Paretzke** gilt mein Dank für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und die guten Arbeitsmöglichkeiten am Helmholtz Zentrum München.

Herrn **Prof. Dr. Jörg Durner** und Herrn **Prof. Dr. Alfons Gierl** möchte ich für die Anfertigung der Gutachten danken.

Herrn **Prof. Dr. Ralph Hückelhoven** danke ich für den Vorsitz der Prüfungskommission.

Posthum geht mein besonderer Dank an die Betreuerin meiner Doktorarbeit **Frau PD Dr. Katharina Schneider**. Ihre unermüdliche Diskussionsbereitschaft, ihre freundliche Hilfe sowie ihre äußerst fachkundige Unterstützung haben sehr zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Frau PD Dr. Katharina Schneider verstarb am 5.9.2007.

Außerdem möchte ich den anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Radioökologie für ihre guten Ratschläge und zahlreichen Anregungen danken, insbesondere Herrn Dr. Jochen Tschiersch, Herrn Dr. Wolfgang Schimmack, Frau Dr. Ulrike Kanter, Sabine Hartung, Monika Röhmuß und Wolfgang Schultz.

Ein großer Dank geht an Herrn Prof. Dr. Jörg Durner, Frau Dr. Uta von Rad und Herrn PD Dr. Anton Schäffner für die Bereitstellung von Pflanzenkammern. Sie haben es erst ermöglicht, dass Pflanzen für die Experimente zur Verfügung standen.

Herrn Dr. Josef-Karl Gerber möchte ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts danken.

Michael van den Heuvel von der Abteilung Kommunikation danke ich für die Hilfe beim Fotografieren.

Außerdem möchte ich mich besonders bei meinen Eltern und meiner Großmutter für ihre liebevolle Unterstützung bedanken.

Curriculum Vitae

Persönliche Daten:

Name: Andreas Robert Hauser

Geburtstag und -ort: 16.8.1976 in München

E-mail Adresse: anmuc@gmx.de

Schulbildung:

1987-1996: Staatliches Luitpold-Gymnasium in der Seeaustraße in München

1996: Allgemeine Hochschulreife

Zivildienst:

11/1996-11/1997: Hauspflegeverein München e.V., Einsatz als Mobiler Sozialer Hilfsdienst

Studium:

11/1997-2/2004: Studium der Gartenbauwissenschaften an der Technischen Universität München

Diplomarbeit: Isolierung und Charakterisierung von Flavonoid-Genen aus *Osteospermum*

Wissenschaftliche Tätigkeit:

6/2004-11/2004: Wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Julius-Maximilians-Universität in Würzburg

seit 1/2005: Promotion am Helmholtz Zentrum München, Institut für Strahlenschutz, Arbeitsgruppe Radioökologie
Thema: Molekulargenetische Grundlagen der Radiocäsium- und Radiostrontium-Akkumulation in *Arabidopsis thaliana*

Eigene Veröffentlichungen

(Hauser und Schneider 2006)

Andreas Hauser, Katharina Schneider (2006). Molekulargenetischer Ansatz zur Analyse der Aufnahme und Akkumulation von Cäsium, Strontium und ihren stabilen Isotopen durch *Arabidopsis thaliana*. 8.GPZ-Vortragstagung, Freising-Weihenstephan.

(Hauser und Schneider 2007)

Andreas Hauser, Katharina Schneider (2007). Physiological characterization and genetic analysis of caesium and strontium accumulation in shoots of *Arabidopsis thaliana*. Botanikertagung, University of Hamburg.