

Michael Mielewczik, Ettenhausen (CH); Johann Vollmann, Wien; Janine Moll-Mielewczik, Zürich;  
Michal V. Simunek, Prag; Uwe Hofßfeld, Jena

# Ein verkanntes Genie?

## Mendels Entdeckungen und ihre Bedeutung für Pflanzenzüchtung und die Grüne Revolution

Die Kreuzungsexperimente Gregor Mendels (1822–1884) werden heute zu den großen historischen Forschungsarbeiten der Biologie gezählt. Erstmals 1865 der Öffentlichkeit präsentiert, bildeten sie ab 1900 die Grundlage einer neuen Forschungsrichtung, die später unter dem Namen Genetik bekannt werden sollte. Gleichzeitig hatten Mendels Studien auch einen nachhaltigen Einfluss auf die weitere Entwicklung und Transformation der Pflanzenzüchtung und somit Landwirtschaft als solcher.



Abb. 1 Gregor Mendel etwa um die Zeit seiner Versuche. [Fotograf unbekannt; gemeinfrei]

Zu den wichtigsten Erkenntnissen Gregor Mendels (Abb. 1), die er vor allem bei Kreuzungsversuchen mit Erbsen erhielt, zählen die von ihm entdeckten Mendelschen Regeln: Uniformitätsregel, Spaltungsregel und Unabhängigkeitsregel [1]. Auf Basis statistischer Analysen und phänetischer Beobachtungen untersuchte er Pflanzen, welche sich in einem, später auch in mehreren, diskreten bzw. dichotomen Merkmalen voneinander unterscheiden und klassifizieren ließen (Abb. 2); in den folgenden Generationen, die aus Kreuzungen hervorgingen, ermittelte er so jeweils typische Verhältnisformeln. Zudem beschrieb er das Auftauchen von dominanten und rezessiven diskreten Merkmalen, die sich aus inneren Faktoren in ihrer sichtbaren Ausprägung herleiteten (siehe NR 4/2022, S. 180). Um dies zu verdeutlichen, etablierte er ein auf Buchstaben basierendes Kombinatoriksystem, mit dessen Hilfe sich die Weitergabe solcher genetischer Informationen und deren statistische Verteilung auf die jeweiligen Tochtergenerationen theoretisch darstellen ließ. Die Ergebnisse seiner Versuche an Erbsen und Bohnen stellte Mendel zunächst im Februar und März 1865 auf zwei Vorträgen im Naturforschenden Verein in Brünn vor. Einhalb Jahre später, verzögert durch den Einmarsch der Preußen in Brünn und eine darauf folgende Cholera-Epidemie, veröffentlichte er seine Abhandlung, die er zunächst als Manuskript in Reinschrift ausgefertigt hatte, in den Verhandlungen des Vereins [2,3].

### Bastardierung vor und nach Mendel

Kreuzungen (Bastardisierungen) wurden mit unterschiedlicher Zielsetzung bereits lange vor Mendel durchgeführt. Viele dieser Experimente wurden von Carl Friedrich von Gärtner (1849) in einem Kompendium zusammengefasst, das auch Gregor Mendel kannte und zitierte [4]. Auch die von Mendel genutzte Technik der künstlichen Befruchtung war schon lange bekannt und insbesondere bei Ziergärtnern weit verbreitet. In der praktischen Pflanzenzüchtung des 19. Jahrhunderts stand



**Abb. 2** Viele der dichotomen Merkmale bei Erbsen die Mendel untersuchte, wie bspw. der Zwergwuchs waren schon lange bekannt und in Kräuterbüchern wie hier bei *Tabernaemontanus* graphisch dargestellt worden [Grafik: Privatsammlung]

dagegen vor allem die Auslesezüchtung (i. e. Selektion von Einzelpflanzen aus Landsorten) im Vordergrund, da die nach Kreuzungen auftretende Variabilität zumeist nicht als zu Konstanz führend und nützlich interpretiert wurde [5]. Mendel war sich dieser Problematik sehr wohl bewusst. Aus einem damals gerade erschienenen Buch über Weidenhybriden [6] scheint er den Begriff der „constant differirenden Merkmale“ übernommen und in dem von ihm beschriebenen Versuchsdesign aufgenommen zu haben [2, 3]. Ohne Kenntnis der Mendelschen Vererbungsregeln führten Pflanzenzüchter des späten 19. Jh., wie Wilhelm Rimpau (1856–1936), William J. Farrer (1845–1906), William J. Spillman (1863–1931) oder Pehr Bolin (1865–1943), bereits vermehrt Kreuzungen durch und beschrieben die Uniformität der F1-Generation, Aufspaltung in der F2-Generation („variable Generation“) sowie Unabhängigkeit und Neukombination von Merkmalen [7].

Mendels herausragende Leistung war jedoch die statistische Methodik, mit welcher er das Vorhandensein derartiger Regeln belegte und didaktisch erklärte.

### Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln

Bemerkenswert ist, dass Mendels Arbeit nicht sofort den Anklang und die Beachtung fand, die sie verdient gehabt hätte. Zu seinen Lebzeiten haben Mendels Versuche zur Vererbung, jedenfalls außerhalb seiner Heimatstadt Brünn, nur begrenzt Aufmerksamkeit erlangt. In das Pantheon der großen Naturforscher wurde er erst aufgenommen, als drei Botaniker – Erich Tschermak (1871–1962), Hugo de Vries (1848–1935) und Carl Correns (1864–1933) – übereinstimmende Kreuzungsergebnisse u. a. bei Erbsenpflanzen erzielten und im Jahr 1900 auch auf die Arbeiten Gregor Mendels stießen [8–10] (Abb. 3). Dieser Vorgang wurde bald als „Wiederentdeckung“ in der Wissenschaftsgeschichte verankert, wobei auch die Mendelschen Regeln in der heute bekannten Form erstmals ausformuliert wurden. Durch die daraus hervorgehende Popularisierung der Person Gregor Mendels

etablierte sich im öffentlichen Bewusstsein auch bald die Idee eines verkannten Genies, dessen Bedeutung von seinen Zeitgenossen nicht beachtet wurde und dessen Arbeiten erst in einen „Dornröschenschlaf“ fallen mussten, bevor ihnen die nötige Beachtung zuteil wurde [11–12]. Hieraus entstand aber schon bald die Frage, ob Mendels Arbeit zu dessen Lebzeiten einfach weitest unbekannt geblieben bzw. aktiv ignoriert worden ist [13].

Tatsächlich lässt sich diese Darstellung bis in die früheste Phase der Wiederentdeckung zurückverfolgen: Dem Wiederentdecker Carl Correns war im Jahr 1900 beispielsweise nur ein einziger Text bekannt [14], der Mendels Arbeit vor 1900 zitiert hatte [4, 12, 15]. Heute weiß man, dass hierdurch partiell ein falscher Eindruck entstanden ist, denn zumindest in seiner Heimatstadt Brünn wurden Mendels Kreuzungsversuche schon in den 1860er Jahren kontrovers (u. a. im Kontext des aufkeimenden Darwinismus und Materialismus) diskutiert [3, 12, 16–18]. Der Inhalt eben dieser Diskussionen ist jedoch nur bruchstückhaft aus einigen kurzen Zeitungsartikeln bekannt.

Daraus lassen sich aber dennoch einige neue Erkenntnisse zur zeitgenössischen Kritik, die Mendel damals erfahren hat, ableiten. Während seiner Vorträge wurde Mendel wohl beispielsweise hingehend der Auswahl seiner Versuchspflanzen kritisiert, und anonym wurde dahingehend Kritik geäußert, dass Mendel die ökonomische Relevanz seiner pflanzenzüchterischen Versuche wohl überschätzte [3, 18]. Ein weiterer Kritikpunkt, welcher vom Eisenbahn-Expeditor und Botaniker Johann Nepomuk Bayer (1802–1870) vertreten wurde [19], bezog sich auf das von Mendel vertretene Konzept der Dominanz, welche Bayer fundamental anzweifelte [3, 16–17]. Ironischerweise war es aber möglicherweise gerade diese Kritik Bayers, die letztendlich dazu führte, dass auch Wilhelm Olbers Focke (1834–1922) Mendel in seinem Buch „Die Pflanzen-Mischlinge“ (1881) zitiert hat [16, 17] (siehe auch Abb. 4). Eben jenes Werk also, über das letztendlich mehrere der Wiederentdecker auf Mendels Arbeit gestoßen sind [12].

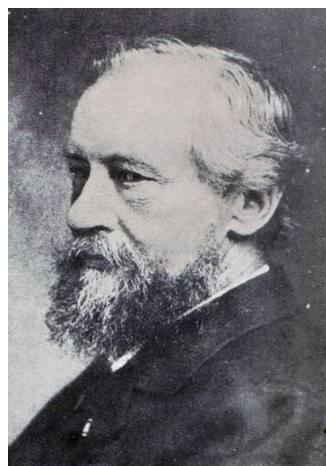
Auch außerhalb Brünns finden sich verschiedene zeitgenössische Zitate und Verweise auf die Erbsenversuche Mendels [12, 20–22], und schon 1867 erfolgte ein lange unbekannt gebliebener, gekürzter Nachdruck seiner Veröffentlichung zu Pflanzenhybriden in einem Bamberger Wochenblatt, aus dem jedoch alle mathematischen Details entfernt worden waren [3, 12]. Der Nachdruck von Mendels Arbeit in einem damaligen Zentrum des Gemüseanbaus und Samenhandels ist jedoch bemerkenswert und macht deutlich, dass auch zu seinen Lebzeiten, anders als lange gedacht, sehr wohl ein gewisses kommerzielles Interesse bestand.

### Anfänge von Mendels Experimenten

Da Gregor Mendels Nachlass nur in Bruchstücken überliefert ist, war lange Zeit wenig über die Anfänge seiner Versuche bekannt. Zwar wusste man, dass er schon seit spätestens 1854 mit Erbsen gearbeitet hat und in dieser Zeit auch einen Bericht über

den Erbsenkäfer *Bruchus pisi* verfasste [23]; über seine eigentlichen Versuchsideen zu Beginn seiner Versuche konnte dagegen nur spekuliert werden. Die bereits erwähnten Zeitungsberichte aus den frühen 1860er Jahren belegen nun, dass es Mendel in der Tat um pflanzenzüchterische Bestrebungen und Anbauversuche von Kulturpflanzen gegangen ist [3, 16, 18]. Die zeitgenössischen Berichte sprechen dabei selbst davon, dass es sich hierbei, ganz im damaligen Zeitgeist, um Akklimatisierungsexperimente gehandelt hat, bei welchen es immer darum ging, Kultursorten aus fremden Ländern an lokale Gegebenheiten anzupassen.

Dies passt durchaus zu den Anbauversuchen im Kloster, von denen man heute Kenntnis hat, denn neben zahlreichen Experimenten mit Zierpflanzen führte Mendel auch Anbauversuche mit einer ganzen Reihe verschiedener fremdländischer Kulturpflanzen durch (Abb. 5). Beispielsweise mit Kürbissen, Mais, neuseeländischem Spinat, Riesenhanf, Topinambur oder Was-



**Abb. 3:** Die Wiederentdecker Erich Tschermak (l.) und Hugo de Vries (2.v.l.) halfen mit der „Wiederentdeckung“ der Mendelschen Regeln nicht nur dabei, das neue Fach der Genetik zu popularisieren, sondern auch dabei, Züchtungsanstalten und Samensammlungen in ganz Europa zu etablieren. Hierzu gehörten gerade in der Anfangszeit auch immer wieder Forschungsreisen. Gerade ihre Aufenthalte in den USA hinterließen bei beiden Forschern großen Eindruck. Die gewonnenen Erkenntnisse verarbeiteten beide Forscher in Forschungsberichten, die sie in Buchform mit Photographien veröffentlichten. Insbesondere Tschermak sah die Etablierung solcher öffentlichen und privaten Züchtungsinstitute als Teil seines eigenen Lebenswerkes an, wobei viele seiner eigenen Schüler später dort leitend tätig waren. Ein gutes Beispiel hierfür ist das Mendeleum in Lednice (früher Eisgrub) das heute zur Mendel-Universität in Brunn gehört und mit seinem Namen noch heute an Gregor Mendel erinnert (o.).

serreis [3, 16]. Hierzu passt auch Mendels bekanntes Interesse an Meteorologie, das dieser wiederholt mit Agrartheemen zu verbinden gesucht hat – beispielsweise im Rahmen von phänologischen Erhebungen, die auch für die Ermittlung von temperaturabhängigen Wachstumskonstanten verschiedener Pflanzenarten genutzt wurden [3]. Letzteres Argument führt im Übrigen wieder zurück zu Mendels ursprünglichen Versuchen an Erbsen, denn während Mendel in seinem finalen Artikel Untersuchungen von sieben dichotomen Merkmalen beschrieb, übergang er mit dem Blütezeitpunkt der Erbsen zumindest ein weiteres, achttes Merkmal, an welchem er ebenfalls Interesse hatte. Es ist durchaus denkbar, dass dieses Merkmal ursprünglich als erstes untersucht wurde, um einen potenziellen Schutz gegen den Erbsenkäfer zu liefern. Ähnliches, in Form eines späteren Anbaus, hatte Mendel schon 1853 zum Schutz des „Rettings“ (Retlich) gegen *Botys margaritalis* vorgeschlagen [24], und tatsächlich gab es in Mähren wenige Jahre später ein Feldexperiment mit Erbsen unter veränderten Anbauzeiten, um diese gegen den Erbsenkäfer zu schützen [25].

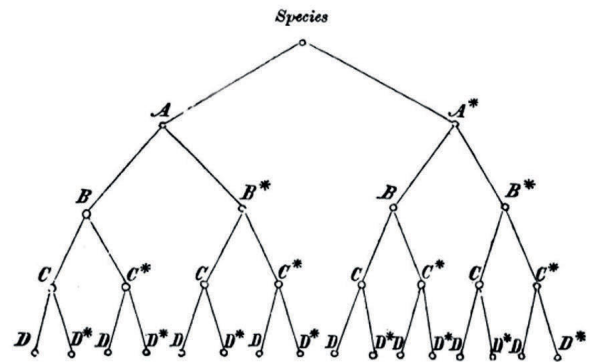
**Gregor Mendel und die Individualauslese**

Unstrittig ist, dass ab 1900 neue Erkenntnisse in der Zellbiologie (wie beispielsweise die Entdeckung der Chromosomen und die Beschreibung der Zellteilung) sowie der wiederholte Nachdruck seiner Artikel bei der Popularisierung der Mendelschen Regeln und der Person Gregor Mendels eine wichtige Rolle eingenommen haben. Sowohl die Genetik als auch die Pflanzenzüchtung konnten sich so auf eine neue Galionsfigur berufen. Für die Entwicklung der Pflanzenzüchtung hatte dies auch abseits der eigentlichen züchtungstechnischen und biologischen Neuerungen eine große Bedeutung. Zum einen durch die Etablierung und Einrichtung landwirtschaftlicher Versuchstationen, vielfach auch im direkten Dienst der Pflanzenzüchtung, zum anderen, da sich hierdurch auch neue Aufgabenfelder und Stellen ergaben, sodass sich einzelne pflanzenzüchterische Schulen etablieren konnten.

Gerade in der Frühzeit der Genetik nach 1900 war es übrigens nicht immer ganz leicht zu erkennen, wie sich die Vorgehensweisen der nun etablierten Stationen der Pflanzenzüchtung im Detail von den Züchtungsansätzen des vorangegangenen Jahrhunderts unterschieden. Schon den frühen, von Mendel beeinflussten Pflanzenzüchtern nach 1900 war beispielsweise bewusst, dass es durchaus eine thematische Überlappung von diskreten Einzelmerkmalen und Einzelauslese gab. Hugo Iltis, der die erste umfassende Biografie Mendels vorgelegt hat, berichtete darin beispielsweise davon, dass Mendel von frühen internationalen Pionieren der Individualzucht wie Louis Vilmorin (1816–1860) und Frederic Hallett (1831–1901) keine Kenntnis gehabt haben kann [26, 27]: „... Freilich hat Mendel davon keine Kunde haben können. Denn die Prinzipien, die Vilmorin 1856 in der Société industrielle d’Angers mitgeteilt hat, sind damals nicht in die weitere Öffentlichkeit gedrungen und wurden erst viel später (1886) publiziert.“

Indes ist diese Darstellung mit allergrößter Wahrscheinlichkeit falsch: Im Sommer 1862 reiste Mendel als Delegierter der österreichisch-habsburgischen Gesandtschaft über Paris zur In-

(13) *Monographia Tillae generis.* 11  
 Schema, cujus jam mentionem feci in „Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Gesellsch. in Wien 1860“ est analyticum seu dichotomum:



et sic porro divisum usque ad I\*, quod exhibet 512 formas: ergo quaelibet species 512 mutationes, seu formas habere potest. Quam rem ita se habere, et nonnullas ex his formis tamquam species et varietates esse propositas, alias vero ejusdem valoris neglectas, exempla in pagellis sequentibus docebunt.

Quum illae notae, quae prae ceteris evidentius distinguuntur, et quibus specimina collecta raro carent (petiolus bractearum) primum locum, illae notae autem, quae admodum incertae sunt, et quibus plurima specimina collecta carent (fructus perfectus) ultimum locum teneant, formae in herbario ita collocandae sunt, ut similia simillima sequantur, e. g.:

1. A B C D E F G H I
2. A B C D E F G H I\*
3. A B C D E F G H\* I
4. A B C D E F G H\* I\*
5. A B C D E F G\* H I
6. A B C D E F G\* H I\*
7. A B C D E F G\* H\* I
8. A B C D E F G\* H\* I\*
9. A B C D E F\* G H I etc.

Formae 1 et 2 sibi proximae sunt, quia in octo notis conveniunt et in unica tantum leviori discedunt.

**Abb. 4** J.N. Bayer war nicht nur ein Kritiker Mendels, sondern hat diesen möglicherweise auch zu seinem auf Buchstaben basierendem dichotomen und diskreten Syntaxsystem, das er für seine Kreuzungsversuche verwendete, inspiriert. In seinem Buch über die Systematik der Linden nutzte Bayer ein ähnliches System, bei welchem er Buchstaben für korrespondierende alternative Merkmale nutzte.

ternationalen Industrieausstellung nach London [12, 28]. In der landwirtschaftlichen Sektion dieser Ausstellung präsentierten sowohl Hallett als auch Vilmorin auf eigenen Ständen die Ergebnisse ihrer Unternehmungen. Im Falle von Hallett bestand die Präsentation explizit und wohl ausschließlich in der Darstellung seines Pedigree-Weizens, bei dem er in jedem Jahr die Pflanzen mit den größten Ähren für die weitere Anzucht auswählte, wodurch sich so über mehrere Generationen größere Ähren erzielen ließen [12]. Dass ausgerechnet Mendel diese beiden Stände, welche von allen Besuchern, die später darüber Bericht erstattet haben, explizit herausgehoben und mit teilweise überschwänglichem Lob bedacht worden sind, nicht bemerkt haben soll – erscheint wenig plausibel. Mehr noch: Es muss darauf hingewiesen werden, dass schon Iltis’ Hauptargument, warum Mendel die Arbeiten Vilmorins nicht gekannt haben kann, schlichtweg falsch ist, denn dessen Arbeiten wurden nicht 1886, sondern bereits in den 1850er Jahren veröffentlicht [29–30]. Dabei wurde das Verfahren Vilmorins, Zuckerrüben mit einem höheren Zuckergehalt durch individuelle Auslese zu erhalten, spätestens seit 1857 auch in deutschsprachigen Publikationen wiederholt besprochen, erwähnt und sogar übersetzt [31–34].

**Weitere Entwicklung der Pflanzenzüchtung nach 1900**

Nach der allgemeinen Verbreitung des Wissens über die Vererbungsregeln zu Beginn des 20. Jh. setzte eine Entwicklung der Pflanzenzüchtung v. a. bei landwirtschaftlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen ein, die nun rasch zu verbesserten Sorten führte. Dies war auf die Kombination der traditionellen Methode der Auslese (Einzelpflanzenselektion mit individueller Nachkommenschaftsprüfung) mit der neu hinzugekommenen Kreuzungszüchtung zurückzuführen, wobei durch die Kenntnis der Vererbungsregeln das Verhalten von Merkmalen nach Kreuzungen vorhersagbar wurde.

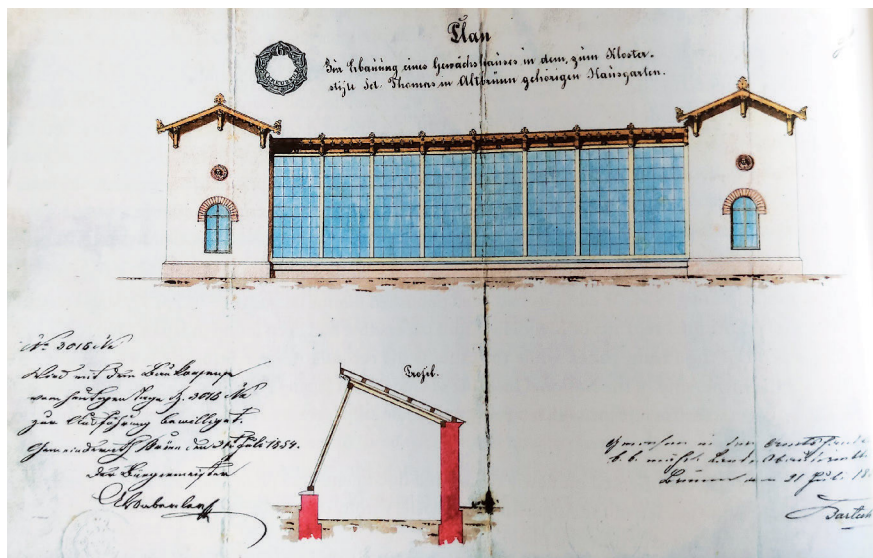
Später trat die Betrachtung einzelner mendelnder Merkmale in der Pflanzenzüchtung jedoch etwas in den Hintergrund, da die agronomisch und ökonomisch sehr wichtigen Charakteristika wie Kornertrag, Pflanzenlänge, Korngröße, Gehalt an Zucker, Öl, Protein oder anderen relevanten Inhaltsstoffen nicht alternativ, sondern zumeist kontinuierlich variierten, da sie einer polygenen Kontrolle und damit einer quantitativen Genetik unterlagen, in der Effekte einzelner Gene nur in Ausnahmefällen sichtbar sind. Auch wenn bereits R. A. Fisher diesen scheinbaren Gegensatz auflöste, indem er zeigte, wie eine größere Anzahl mendelnder Genloci in einem Merkmal zu quantitativer Variation führt, so dauerte es bis in die 1990er Jahre, bis man mittels genomischer Marker in ausreichender Dichte quantitative Merkmale durch einzelne Faktoren (*quantitative trait loci*, QTL) erklären [35] und damit auch in der praktischen Pflanzenzüchtung selektieren konnte. Erhöht wird die Komplexität in der Ausprägung von Merkmalen nicht zuletzt auch dadurch, dass die Ausprägung vom Gen zum phänotypischen Merkmal über verschiedene Stufen der Transkription und Translation zum Protein sowie durch die intrinsische Regulation des Stoffwechsels, Feedbackkreisläufe und auch viele Umwelteinflüsse bestimmt wird, und zugleich einzelne Merkmale durch eine Vielzahl von mitwirkenden Genen (polygen) kontrolliert werden.

Neben dem rein wissenschaftlichen Aspekt der Weiterentwicklung der Pflanzenzüchtung kam hinzu, dass durch die Popularisierung der Genetik und Mendels auch die Pflanzenzüchtung als wissenschaftliche Disziplin stärker wahrgenommen

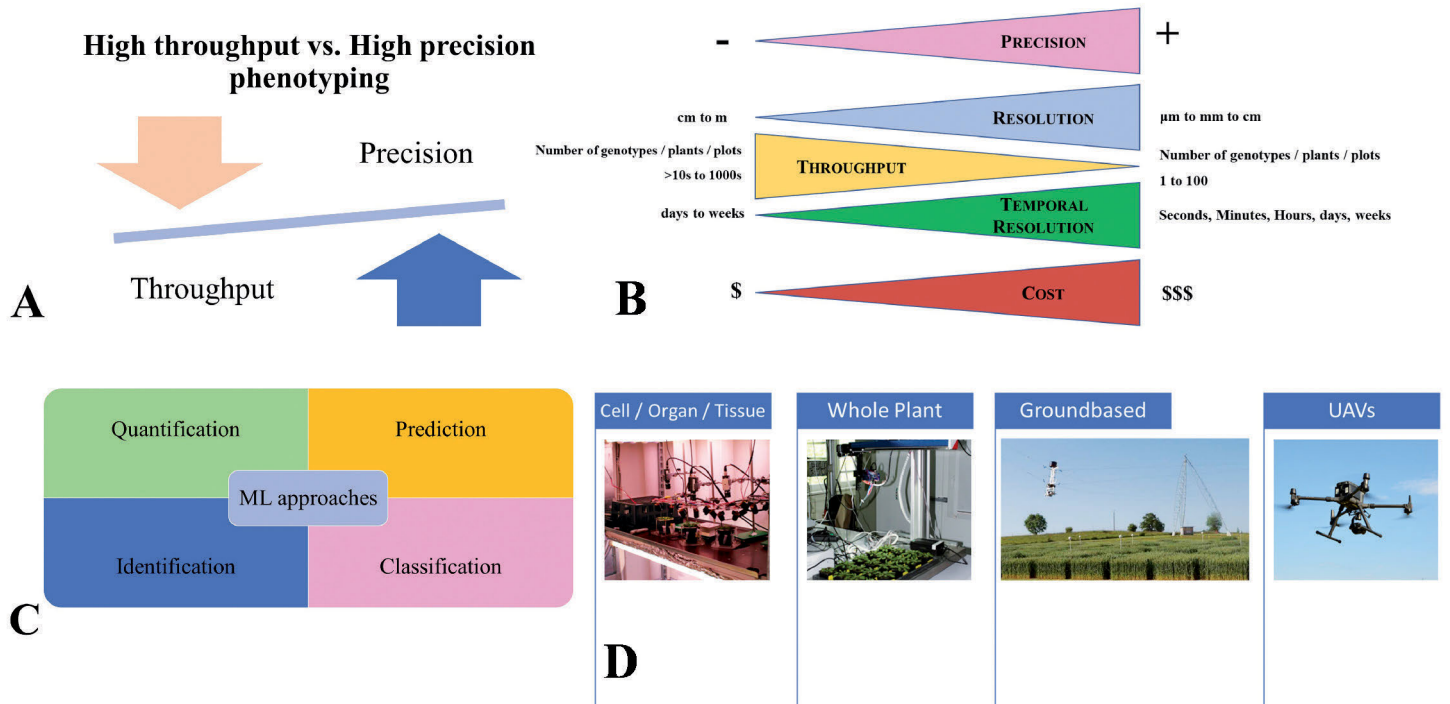
wurde. Die Popularisierung Mendels half dabei letztendlich nicht nur mit, die Pflanzenzüchtung und Züchtungsforschung an den wissenschaftlichen Hochschulen zu etablieren, sondern insbesondere auch dabei, Züchtungsforschungsanstalten und Saatgut-Sammlungen aufzubauen, ohne welche das rasche Fortschreiten der Kultursorten bis hin zur Grünen Revolution kaum möglich gewesen wäre.

**Von der Grünen Revolution bis heute**

Bemerkenswert ist, dass es nach dem Zweiten Weltkrieg zu einer weiteren internationalen Welle der Popularisierung von Mendel in der Biologie und Pflanzenzüchtung gekommen ist. Dies lag zum einen nicht zuletzt an der Tatsache, dass durch Vereinnahmung der „Vererbungslehre“ durch die Ideologien der Nationalsozialisten auch die Reputation der Genetik als solches nach dem zweiten Weltkrieg einen großen Schaden genommen hatte. Zum anderen ist diese Popularisierung vor dem Hintergrund eines sehr komplexen, mehr als zwei Jahrzehnte dauernden, wissenschaftlichen aber auch politischen Diskurses innerhalb der Genetik im Kalten Krieg einzuordnen, in welchem die Mendelsche und Morgansche Genetik im Ostblock im Rahmen des Lysenkoismus scharf angegriffen und als „bürgerlich reaktionär“ diffamiert wurden [36]. Im Rahmen des Goldenen Jubiläums der Genetik im Jahr 1950 sollte eine große Jubiläumsfeier dabei helfen die positiven gesellschaftlichen Möglichkeiten der Genetik wieder in den Vordergrund zu rücken, wobei man insbesondere auf Gregor Mendel als Galionsfigur zurückgriff [3, 37–39]. In der Folge dessen erschienen nicht nur unzählige Übersetzungen von Gregor Mendels Artikel aus dem Jahr 1866, sondern auch viele Genetiker und Pflanzenzüchter selbst setzten sich erneut in die Tradition der Arbeiten Mendels. Besonders deutlich wird die beispielsweise im Vorwort des Genetikers und Pflanzenzüchters Paul Mangelsdorf in der englischen Harvard-Ausgabe von Mendels Artikel mit der diese Arbeit dann endgültig in den Kontext der Probleme der Welternährung gestellt wurde [2]. Allerdings wechselte spätestens mit der grünen Revolution der Fokus von Reinen Linien hin zu Hybrid-Mais und den Vorteilen der Heterosiszüchtung.



**Abb. 5** Plan der Front- und Profil-Ansicht des Gewächshauses im Hausgarten des Klosters. Mendel führte umfangreiche Versuche an Pflanzenhybriden mit einer Vielzahl verschiedener Kulturarten aus. Im Detail veröffentlicht hat er jedoch nur seine Studien zu Kreuzungen an Erbsenpflanzen. Daneben führte er aber auch Anbau und Kreuzungsversuche mit vielen anderen Pflanzenarten durch, bspw. an exotischen Kulturpflanzen wie Wasserreis, Neuseeländischem Spinat oder Topinambur. Die Ergebnisse dieser Arbeiten sind nicht erhalten geblieben. Einige dieser Versuche dürfte er jedoch auch im Gewächshaus seines Klosters in Brünn ausgeführt haben. Zumindest einzelne Experimente scheinen dabei früh als Akklimatisierungsexperimente diskutiert worden zu sein. Unterstützung bot hierbei beispielsweise das 1854 eingeweihte Gewächshaus im Kloster.



**Abb. 6** Mit Hilfe von Hochdurchsatz-Phänotypisierung lassen sich durch bildgebende Verfahren verschiedenste morphologische und physiologische Pflanzenmerkmale automatisch extrahieren. Innerhalb von Gewächshäusern können mit Hilfe von Fließbandsystemen beispielsweise bis zu 1000 Pflanzen pro Tag untersucht werden. Die Zahl der Phänotypisierungsverfahren nimmt kontinuierlich zu, wobei typischerweise, je nach Einsatzzweck, zwischen Durchsatz und Präzision abgewogen werden muss (A). Damit einher geht auch ein besonderer tendenzieller Fokus auf die mögliche räumliche und zeitliche Auflösung, bzw. die relativen Kosten pro untersuchter Pflanze (B). Mit Hilfe von Algorithmen kann die Auswertung und Analyse zunehmend automatisiert werden. Die Algorithmen lassen sich dabei typischerweise in vier Klassen zuordnen (C). Durch die zunehmende Automatisierung, die kontinuierlich Verbesserung von Algorithmen und die zunehmende Auflösung verschwimmen die Grenzen zwischen „High-Precision-“ und „High-Throughput-Phenotyping“. Der Skalierung kommt dabei eine entscheidende Bedeutung zu, denn automatisierte Phänotypisierungsverfahren können dabei von der Zell- bzw. Gewebe-Ebene, über eine holistische Betrachtung ganzer Pflanzen, bzw. auf Feldebene stattfinden (D). Ermöglicht wird dies beispielsweise durch die zunehmende Verbreitung und den Einsatz von Drohnen (UAVs) oder den Einsatz von „Outdoor“-Phänotypisierungsanlagen wie der FIP (Field Phenotyping Platform) der ETH Zürich. [Fotos M. Mielewczik/FIP: Achim Walter]

Dennoch spielen bis heute zahlreiche mendelnde Faktoren eine große Rolle für die Ausprägung von Sorteneigenschaften. Schon die Gene, welche wesentlich zur «Grünen Revolution» beigetragen haben und bei Weizen (Rht-Gene, *dwarfing genes*) und Reis zu höheren Erträgen durch Kurzstrohigkeit führten [40], stellen solche Faktoren dar, die funktional ähnlich dem von Mendel beschriebenen Merkmal der kurzen vs. langen Internodienlänge (Pflanzenhöhe) auf Gibberellinsäuresynthese-Mutationen beruhen. Auch die von Mendel beschriebenen terminal oder in Blattachsen ausgebildeten Blüten finden sich phänotypisch ähnlich in anderen Leguminosen wie Ackerbohne oder Sojabohne (indeterminierter vs. determinierter Wuchstyp), wo sie je nach Ausprägung agronomisch sehr bedeutende Sortenunterschiede bedingen.

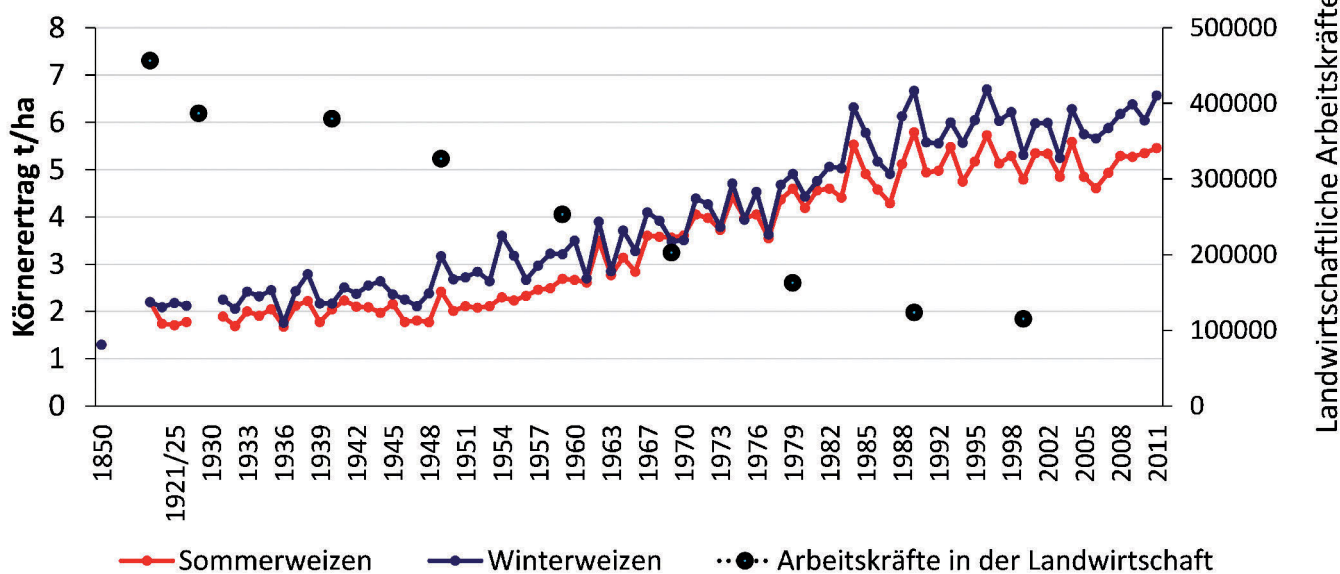
Neben morphologischen Merkmalen landwirtschaftlicher Kulturpflanzensorten (Begrannung, Blütenfarbe, Behaarung, Farbe der Samenschale und des Nabels, Blattform, Wuchstyp usw.) werden phänologische Merkmale (Zeitpunkt der Blüte, Reifezeit) und viele wichtige Resistenzeigenschaften gegen Pilzkrankheiten und Viren in den meisten Fällen ebenfalls monogen vererbt. Dies gilt auch für jene Faktoren, die die Qualität von Inhaltsstoffen betreffen: Bereits das von Mendel untersuchte Merkmal der Samenform der Erbse (rund vs. runzelig-kantig) ist nur vordergründig ein morphologisches Merkmal, geht jedoch

auf Variationen im Gehalt an Amylose, Amylopektin und Zucker zurück, die durch ein Transposon in einem Stärkeverzweigungsgen verursacht werden [41]. Bei Ölpflanzen wie Raps, Senf, Sonnenblume, Erdnuss oder Sojabohne führen monogene Effekte zu drastischen Veränderungen der Ölqualität [42]. Die für einen dominanten Erbgang typische 3:1-Aufspaltung in F<sub>2</sub>-Pflanzen zwischen hohem und niedrigem Ölsäuregehalt der Sonnenblume [43] stellt ein typisches Beispiel aus diesem Bereich dar. Gehalte an zahlreichen ernährungsphysiologisch oder für die Lebensmittelsicherheit relevanten Inhaltsstoffen bei Getreiden, Leguminosen, Ölpflanzen und Gemüsearten (z. B. einzelne Proteine, Vitamine, Glukosinolate, Allergene, Geschmacksstoffe, Mineralstoffe u. a.) folgen ebenfalls monogenen und damit mendelnden Erbgängen, auch wenn diese oft erst durch teils aufwendige biochemische Analysen oder genetische Marker offenbar werden.

### Phänotypisierung heute

In den Ruhmesblättern der Wissenschaft wird Gregor Mendel oft als Vater der Genetik beschrieben. Letzteres ist nicht nur ein Anachronismus, sondern zieht auch ein durchaus ökonomisch relevantes Problem nach sich, denn letztendlich ist es immer noch der Phänotyp, welchem primär zumeist die maßgebliche agronomische Bedeutung zukommt [44–45]. Obwohl der

## Körnererträge beim Weizenanbau der Schweiz



Quellen: Ertragsdaten zusammengestellt aus versch. Statistiken des SBV und des Schweizer Bauernsekretariats. Bei den Hektarerträgen für die Jahre 1920 bis 1930 handelt es sich um die jeweiligen Fünfjahresmittel. Hektarerträge für die Jahre 1850 und 1911/1913 basierend auf den Angaben bei Brugger (1985): Die schweizerische Landwirtschaft 1850-1914. Verlag Huber, Frauenfeld (CH). Bei den Angaben für 1850 und 1911/13 wurde nicht zwischen Sommer- und Winterweizen unterschieden. Angaben zu der Zahl der landwirtschaftlichen Arbeitskräfte nach hist. Statistiken des Bundesamtes für Statistik (CH).

**Abb.** Kontinuierliche Veränderung der Körnererträge von Winter- und Sommerweizen seit der Mitte des 19. Jahrhunderts in der Schweiz. Die Zunahme der Erträge basierte zum einen auf den kontinuierlichen Erfolgen der Pflanzenzüchtung durch die Etablierung neuer Sorten, zum anderen auf dem steigenden Einsatz von Pflanzenschutzmitteln und Düngemitteln. Auch die zunehmende Mechanisierung dürfte einen Anteil an den erhöhten Erträgen gehabt haben. Veränderungen in den Arbeitsverfahren in der Landwirtschaft sorgten jedoch vor allem für fortschreitende Reduktion der benötigten landwirtschaftlichen Arbeitskräfte.

Durchsatz von genetischen und molekularbiologischen Analysen und Genomsequenzierungen durch technische Innovation stetig erhöht worden ist, wurde die Hochskalierung der Phänotypisierung auf höheren Durchsatz und eine höhere Detailstufe in der Analyse lange stiefmütterlich behandelt. Die extreme Fokussierung auf den genetischen Blickwinkel sowie die technischen Limitierungen bei der Phänotypisierung haben dazu geführt, dass es heute immer noch eine sehr deutliche Lücke im Detailverständnis zwischen genomischen Eigenschaften (Genotyp) einerseits und der Ausprägung der pflanzenphysiologischen und agrarwissenschaftlichen Merkmale (Phänotyp) andererseits gibt, welche man zunehmend durch moderne Phenomics-Ansätze zu schließen versucht [46-49].

In den letzten zwei Jahrzehnten ist es daher zu einer wahren Explosion von neuen, insbesondere bildbasierten und nichtinvasiven Methoden der Phänotypisierung gekommen, wobei auch immer wieder neue Fragestellungen in den Fokus der Betrachtungen gerückt sind [45-46, 50-53]. Letztendlich geht es bei allen diesen Entwicklungen nicht nur um den Phänotyp alleine, sondern um die kombinierte Betrachtung von Merkmalen unter verschiedenen Umweltbedingungen und vor verschiedenen genetischen Hintergründen. Insbesondere die Interaktion zwischen verschiedenen Umweltbedingungen und der Ausprägung des Phänotyps landwirtschaftlich relevanter Kulturpflanzen ist in diesem Kontext in vielerlei Hinsicht immer noch eine große Herausforderung. Mit der Hochdurchsatz-Phänotypisierung, mit der insbesondere durch bildgebende Verfahren bis zu meh-

tere tausend Pflanzen wiederholt morphologisch beobachtet werden können (z.B. hinsichtlich ihres spezifischen Wachstums, ihrer Morphologie oder ihrer Photosynthese-Leistung) (Abb. 6), kehrt die Pflanzenphysiologie und damit auch die Pflanzenzüchtung letztendlich wieder zurück zu dem ursprünglichen holistischen Betrachtungswinkel aus Gregor Mendels eigenem Experiment, bei dem es ihm mit einem genialen Versuchsdesign gelang, die grundlegenden Regeln der Vererbung zu ermitteln, von denen es zwar viele Ausnahmen gibt - z.B. maternale Vererbung, plastidäre Vererbung (s. NR 5/2023, S. 259), Epigenetik etc. - die in ihrer wesentlichen Logik aber bis heute gelten.

Die Mendelschen Regeln und die später folgenden Erkenntnisse moderner Genetik waren sicher nicht die einzigen Aspekte, die zur „Grünen Revolution“ im 20. Jahrhundert und darüber hinaus beigetragen haben. Wie schon von Norman Borlaug (1914-2009), dem Vater der „Grünen Revolution“, in seiner Laudatio anlässlich des 30ten Jubiläums der Verleihung des Friedensnobelpreises festgehalten, bildeten die Versuche Mendels ebenso wie die Theorien Charles Darwins, Düngemittel und das Haber-Bosch-Verfahren, sowie die fortschreitende Mechanisierung die Grundpfeiler für die „Grüne Revolution“ [54]. Die Herausforderung im 21. Jahrhundert besteht darin, wie sich in der Landwirtschaft die Optimierung der Produktionsverfahren und die Effizienz der eingesetzten Ressourcen und Arbeit systemisch mit den sozialen, ökonomischen und ökologischen Nachhaltigkeitszielen im Zeitalter der Digitalisierung in Einklang bringen lassen.

Literatur

[1] E.P. Fischer: Mendel, ein Mönch mit Mut. *Naturwissenschaftliche Rundschau* **75**(4): 178–185. – [2] G. Mendel: Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verh. d. naturforschenden Vereins in Brünn* **4**: 3–47 (1866, Jahresband für 1865). – [3] M. Mielewczik, M.V. Simunek & U. Hoßfeld: Gregor Mendel. „Versuche über Pflanzen-Hybriden“. *Klassische Texte der Wissenschaft*. Springer Spektrum, Heidelberg (2023, erscheint in Kürze). – [4] C.F. v. Gärtner: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. K.F. Hering & Comp., Stuttgart (1849). – [5] E. Schulze: Ideengeschichte zur Vererbung bei Kulturpflanzen und Haustieren – Ein Beitrag zur Geschichte der landwirtschaftlichen Genetik und Agrargeschichte bis zur Mitte des 20. Jahrhunderts unter besonderer Berücksichtigung der deutschsprachigen Literatur. Shaker Verlag, Aachen (2010). – [6] M.E. Wichura: Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich erläutert an den Bastarden der Weiden. Verlag von F. Morgenstern, Breslau (1865). – [7] J. Vollmann, H. Grausgruber: Gregor Mendel und sein wissenschaftliches Umfeld: Von der Pflanzenzüchtung zur Genetik. *Nova Acta Leopoldina NF* Nr. **413**: 51–64 (2017). – [8] U. Hoßfeld, U., M.V. Simunek, M. Mielewczik: Die „Wiederentdeckung“ der Mendelschen Gesetze im Kontext neuer Forschungen. *Nova Acta Leopoldina N.F.* **413**: 135–153. (Symposium 150 Jahre Mendelsche Regeln: Vom Erbsenzählen zum Gen-Editieren, Österreichische Akademie der Wissenschaften, Wien, 17.–18. März 2016, Tagungsband, Herausgeber: G. Brem) (2017). – [9] M.V. Simunek *et al.* Armin von Tschermak-Seysenegg (1870–1952): Physiologist and Co-‘Rediscoverer’ of Mendel’s laws. *Theory in Biosciences* **136**(1): 59–67 (2017a). – [10] M.V. Simunek, U. Hoßfeld, M. Mielewczik: „Parallel“ und „unabhängig“ – Erich von Tschermak-Seysenegg’s Darstellung der „Wiederentdeckung“ der Mendelschen Gesetze. *Nova Acta Leopoldina NF* **413**: 155–154 (2017b). – [11] R. Goldschmidt: Zwei Jahrzehnte Mendelismus. *Naturwissenschaften* **10**/29: 631–635 (1922). – [12] M. Mielewczik *et al.*: Die Rezeption von Gregor Mendels Hybridisierungsversuchen im 19. Jahrhundert – Eine bio-bibliographische Studie. *Nova Acta Leopoldina NF* Nr. **413**: 83–134 (2017). – [13] P. Bowler: *The Mendelian revolution. The Emergence of Hereditarian Concepts in Modern Science and Society*. Athlone, London (1989). – [14] W.O. Focke: *Die Pflanzen-Mischlinge, Beitrag zur Biologie der Gewächse*. Borntraeger, Berlin (1881). – [15] C. Correns: Mendel’s Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **18**: 158–168 (1900). – [16] M. Mielewczik *et al.*: 200 Jahre Gregor Mendel. „Versuche über Pflanzen-Hybriden“ – neue Einsichten. *Biospektrum* **28**(5): 565 (2022). – [17] M. Mielewczik *et al.*: Some oddities on the early origins and inspirations of Mendel’s experiments and the ‘rediscovery’ of the Mendelian Laws in 1900. *Folia Mendeliana* **58**/2: 17–32 (2022). – [18] P.J. Van Dijk, F.J. Weissing, T.H.N. Ellis: How Mendel’s interest in inheritance grew out of plant improvement. *Genetics* **210**: 347–355 (2018). – [19] J.N. Bayer: *Botanisches Excursionsbuch für das Erzherzogthum Oesterreich ob und unter der Enns*. Wien (1869). – [20] V. Orel: Die Publizität der klassischen Arbeit Gregor Mendels vor der Wiederentdeckung im Jahre 1900. *Folia Mendeliana* **1**: 23–31 (1966). – [21] F. Weiling: J. G. Mendels „Versuche über die Pflanzen-Hybriden“ und ihre Würdigung in der Zeit bis zu ihrer Wiederentdeckung. *Der Züchter* **36**: 273–282 (1966). – [22] R.C. Olby, P. Gautrey: Eleven references to Mendel before 1900. *Annals of Science* **24**: 7–20 (1968). – [23] G. Mendel: Beschreibung des sog. Erbsenkäfers, *Bruchus pisi*. Mitgeteilt von V. Kollar. *Verh. d. zool.-bot. Ver. in Wien* **4**: 27–30 (1854). – [24] G. Mendel: [Ueber Verwüstungen am Gartenrettich durch Raupen (*Botys margaritalis*)]. *Verh. d. zool.-bot. Ver. in Wien* **3**: 116–118. (Sitzungsbericht) (1853). – [25] M. Mielewczik: Gregor Mendel as Entomologist – A Historiographical Reminiscence. *Entomologie heute* **29**: 121–129 (2017). – [26] H. Itis H: *Johann Gregor Mendel – Leben, Werk und Wirkung*. Springer, Berlin (1924). – [27] C. Fruwirth C: Die Entwicklung der Auslesevorgaenge bei den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. *Fortschritte der Botanik* **3**: 25 (1910). – [28] P.J. Van Dijk, T.H.N. Ellis: Mendel’s journey to Paris and London: Context and significance for the origin of Genetics. *Folia Mendeliana* **56**/1–2: 5–33 (2020). – [29] L. Vilmorin: Note sur la création d’une nouvelle race de betteraves à sucre. – *Considérations sur l’hérédité dans les végétaux*. *Comptes Rendus des séances hebdomadaires de l’Académie des Sciences* **43**: 871–874 (1856). – [30] L. Vilmorin: Notices sur l’amélioration des plantes par les semis et considération sur l’hérédité dans les végétaux. Librairie Agricole.

Paris. (1859). – [31] L. Vilmorin : Ueber die Erzeugung einer neuen Zuckerrüben-Race. *Polytechnisches Journal* **143**: 459–461 (1857). – [32] L. Vilmorin : Ueber die Erzeugung einer neuen Zuckerrüben-Race. *Zeitschrift des Vereines für die Rübenzuckerindustrie im Zollverein* **7**: 105–107 (1857). – [33] J.J. Fühling: Anleitung zum Rübenbau mit ganz besonderer Berücksichtigung der Zuckerrübenkultur; nebst einer Abhandlung über die Erschöpfung des Bodens durch anhaltend fortgesetzten Zuckerrübenbau, ihre Ursachen und Vermeidung. Verlag von Henry und Cohen. Bonn (1860). – [34] F. Knauer: *Der Rübenbau – Handbuch für Landwirthe und Zucker-Fabrikanten*. Wiegandt und Hempel. Berlin. (3. Auflage) (1872). – [35] T.F.C. Mackay, & R.R.H. Anholt: Gregor Mendel’s legacy in quantitative genetics. *PLoS Biology* **20** (7): e3001692 (2022). – [36] I. Schubert: War Gregor Mendel ein glücklicher oder unglücklicher Wissenschaftler? *Naturwissenschaftliche Rundschau* **75**(4): 186–187 (2022). [37] A.J. Wolfe: What does it mean to go public? The American response to Lysenkoism, reconsidered. *Hist. Stud. Nat. Sci.* **40**: 48–78 (2010). [38] A.J. Wolfe: The Cold War context of the Golden Jubilee, or, why we think of Mendel as the father of Genetics. *J. Hist. Biol.* **45**: 389–414 (2012). – [39] R. Selya R: Defending scientific freedom and democracy: The Genetics Society of America’s response to Lysenko. *J. Hist. Biol.* **45**: 415–442. – [40] P. Hedden: The genes of the Green Revolution. *Trends in Genetics* **19**: 5–9 (2003). – [41] M.K. Bhattacharyya *et al.*: The wrinkled-seed character of pea described by Mendel is caused by a transposon-like insertion in a gene encoding starch-branching enzyme. *Cell* **60**: 115–122 (1990). – [42] J.W. Burton *et al.*: Altering fatty acid composition in oil seed crops. *Adv. Agron.* **84**: 273–306 (2004). – [43] K.J. Dehmer, K.J. & W. Friedt: Development of molecular markers for high oleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Industrial Crops and Products* **7**: 311–315 (1998). – [44] R. Pieruschka, H. Poorter. Phenotyping plants: genes, phenes and machines. *Functional Plant Biology* **39**(11): 813–8 (2012). – [45] A. Walter, F. Liebisch, A. Hund: Plant phenotyping: from bean weighing to image analysis. *Plant Methods* **11**: 14 (2015). – [46] F. Fiorani, U. Schurr: Future scenarios for plant phenotyping. *Annu. Rev. Plant Biol.* **64**(1), 267–291 (2013). – [47] R.T. Furbank: Plant phenomics: from gene to form and function. *Functional Plant Biology* **36**(10): 5–6 (2009). – [48] R.T. Furbank, M. Tester: Phenomics – technologies relieve the phenotyping bottleneck. *Trends in Plant Science* **16**: 635–44 (2011). – [49] D.K. Großkinsky *et al.*: Plant phenomics and the need for physiological phenotyping across scales to narrow the genotype-to-phenotype knowledge gap. *J. Exp. Bot.* **66**(18): 5429–5440 (2015). – [50] A. Kumar *et al.*: Systems biology for smart crops and agricultural innovation: filling the gaps between genotype and phenotype for complex traits linked with robust agricultural productivity and sustainability. *Omics: a Journal of Integrative Biology* **19**(10): 581–601 (2015). – [51] R. Pieruschka, U. Schurr: Plant Phenotyping: Past, Present, and Future. *Plant Phenomics Article ID 7507131*, <https://doi.org/10.34133/2019/7507131> (2019). – [52] F. Tardieu *et al.*: Plant Phenomics, From Sensors to Knowledge. *Current Biology* **27**: R770–R783 (2017). – [53] W. Yang *et al.*: Crop phenomics and high-throughput phenotyping: past decades, current challenges, and future perspectives. *Molecular Plant* **13**(2), 187–214 (2020). – [54] N. Borlaug: *The Green Revolution Revisited and the Road Ahead*. <https://www.nobelprize.org/uploads/2018/06/borlaug-lecture.pdf> (2018).

Dr. **Michael Mielewczik** arbeitet als wissenschaftlicher Mitarbeiter bei Agroscope (CH) in der Arbeitsgruppe Sozioökonomie. Forschungsschwerpunkte: Transformation der Landwirtschaft und Arbeitswissenschaftliche Kennzahlen. Prof. Dr. **Johann Vollmann** lehrt als Dozent für Pflanzenzüchtung an der Universität für Bodenkultur Wien. Seine Forschungsschwerpunkte sind Sojabohnenzüchtung, Qualität pflanzlicher Produkte, Ölpflanzen und Geschichte der Pflanzenzüchtung. Dr. **Michal V. Simunek** ist wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Zeitgeschichte der AdW Prag. Seine Forschungsschwerpunkte sind die Biologie- und Medizingeschichte in Böhmen und Mähren im 20. Jahrhundert. Dr. **Janine Moll-Mielewczik** arbeitet als wissenschaftliche Mitarbeiterin bei Agroscope in der Nationalen Bodenbeobachtung Schweiz (NABO). Ihre Forschungsschwerpunkte sind Bodenbiologie und organischer Kohlenstoff. Prof. Dr. **Uwe Hoßfeld** ist Biologehistoriker und Professor für Didaktik der Biologie an der Universität Jena.