

Übersichtsarbeiten

Von Gregor Mendel zur Molekulargenetik in der Pflanzenzüchtung – ein Überblick¹

J. Vollmann und P. Ruckebauer

From Gregor Mendel to molecular plant breeding – a review

1. Einleitung

Der alt-österreichische, mährisch-schlesische Augustinermönch Johann Gregor Mendel veröffentlichte im Jahre 1865 unter dem Titel „Versuche über Pflanzen-Hybriden“

in Brünn eine Arbeit, in welcher er Beobachtungen über das Verhalten von sieben unterschiedlichen Merkmalen in Kreuzungen der Erbse und deren nachfolgenden Generationen nach Zahlenverhältnissen zusammenfaßte. Diese später als die Mendelschen Gesetze bekannt und berühmt

Summary

After a retrospect on the publication of Gregor Mendel's paper and on the circumstances of its rediscovery, the discussion of Mendel's "too close" results is revisited. Evidence from computer simulations is presented, which suggests that the segregation ratio reported by Mendel for experiment 2 is highly credible. The retrospect closes with a glance on interpreting Mendel's work as being opposed to Darwinism.

In a section on molecular genetics, recent results on the wrinkled seed character of pea are discussed. It has been shown that the wrinkled seed phenotype described by Mendel is due to an insertion of a transposable element into a gene coding for starch-branching. Finally, the possibility of dissecting quantitative characters into distinct Mendelian factors using molecular markers is considered. Mapping of quantitative trait loci has solved the old struggle between Mendelian and quantitative genetics and is of considerable interest for selection of characters with low heritability in practical plant breeding.

Key-words: Mendelism, history of genetics, segregation ratio, Darwinism, molecular genetics.

Zusammenfassung

Nach einem kurzen Rückblick auf die Veröffentlichung der Arbeit Gregor Mendels und die Umstände ihrer möglicherweise nicht unabhängigen Wiederentdeckung wird das Thema der „zu genauen“ Aufspaltungsverhältnisse erörtert. Dabei werden exemplarisch die von Mendel berichteten Spaltungsverhältnisse Ergebnissen aus Computersimulationen gegenübergestellt, welche Mendels Zahlenverhältnisse seines Versuches 2 durchaus plausibel erscheinen lassen. Der historische Rückblick schließt mit der Betrachtung einer anti-darwinistischen Interpretation Mendels.

In einem Abschnitt über molekulargenetische Befunde wird die Charakterisierung des Merkmals „Samenform der Erbse“ aus Mendels erster Kreuzung betrachtet, an dem vor wenigen Jahren gezeigt werden konnte, daß die runzelige Samenform durch Insertion einer Transposon-Sequenz in ein Gen für Stärkeverzweigung verursacht wird. Schließlich wird die Möglichkeit erörtert, quantitative Merkmale mittels molekularer Marker in einzelne mendelnde Faktoren zu zerlegen. Das löst nicht nur den Gegensatz zwischen Mendelscher und quantitativer Genetik auf, sondern ist von großem Interesse für die Selektion auf niedrig heritable Merkmale in der praktischen Pflanzenzüchtung.

Schlagworte: Mendelismus, Geschichte der Genetik, Aufspaltungsverhältnis, Darwinismus, Molekulargenetik.

¹ Abgeänderte Fassung eines Vortrags, den Herr O. Univ. Prof. Dr. P. Ruckebauer am 21. März 1997 aus Anlaß der 175. Wiederkehr des Geburtsjahres von Gregor Mendel und dem Jubiläum des 25jährigen Bestandes der Gregor Mendel Gesellschaft Wien im Festsaal der Universität für Bodenkultur gehalten hat.

gewordenen Vererbungsregeln haben die Pflanzenzüchtung im 20. Jahrhundert gleichsam revolutioniert und zeigen bis zum heutigen Tag – also gewissermaßen „am Vorabend“ einer breiten Einführung gentechnischer Methoden in die praktische Züchtung – ungebrochen ihre nachhaltige Wirkung. Mehr noch, sie erfahren nicht nur neue Bestätigung auf biochemischer und molekulargenetischer Ebene, sondern sie stehen mit ihrem Entdecker Mendel im Mittelpunkt wissenschaftshistorischer Betrachtungen und Interpretationen (BLUMBERG, 1997; OREL, 1996).

Mit dem von Mendel vorgelegten und von seinen Wiederentdeckern zu Anfang des Jahrhunderts weiterentwickelten Rüstzeug leistet die Pflanzenzüchtung heute ihren Beitrag zur Sicherung der Ernährung einer Weltbevölkerung, die um 1900 ungefähr 1,625 Milliarden Menschen umfaßte, heute über 6 Milliarden beträgt und im Jahr 2020 nach Schätzungen des U.S. Bureau of Census 7,9 Milliarden ausmachen wird (RADIN, 1996). Dieses Wachstum wäre ohne Gregor Mendel und die durch ihn initiierte Pflanzenzüchtung nur schwer vorstellbar gewesen. Zwar hat es lange vor Mendel schon eine Züchtung gegeben (ROBERTS, 1929; OREL, 1996), jedoch konnte erst nach der bewußten Anwendung der Vererbungsgesetze eine systematische und gerichtete Pflanzenzüchtung betrieben werden, in der wichtige Einzelmerkmale von verschiedenen Eltern

1. gezielt kombiniert und
2. bis zur konstanten Ausprägung der Merkmale in einem neuen Genotyp

weitergeführt werden. Mit dieser durch Mendel möglich gewordenen Systematisierung der Pflanzenzüchtung konnte sich im Laufe dieses Jahrhunderts eine angewandte Wissenschaft etablieren, mit deren Hilfe die Erträge der Kulturpflanzen insgesamt von 1900 bis heute im Durchschnitt um etwa 1,5 Prozent jährlich zugenommen haben (RADIN, 1996) oder beispielsweise die Weizenenerträge in England zwischen 1908 und 1985 um jährlich 38 kg/ha angewachsen sind (AUSTIN et al., 1989).

Im folgenden sollen zunächst das Schicksal von Mendels Entdeckung, der wissenschaftliche Diskurs über die Genauigkeit seiner Ergebnisse und ein neuer Versuch der Interpretation des Werkes Mendels betrachtet werden. Daran anschließend soll an Fallbeispielen gezeigt werden, wie Mendels einfache Entdeckungen bis in die Gegenwart hinein wirken und auch im Verbund mit den Methoden der Molekulargenetik ihre Gültigkeit unter Beweis stellen.

2. Geschichte und Deutung von Mendels Entdeckung

2.1 Rezeption und Wiederentdeckung

Mit Unterstützung des an Naturwissenschaften interessierten Orientalisten und Abtes Cyrill Franz Napp begann Mendel 1856 im Augustinerkloster St. Thomas in Brünn seine Hybridisierungsversuche an Erbsen (ILTIS, 1924; CORCOS und MONAGHAN, 1993). Nach etwa 7 oder 8 Jahren an experimenteller Arbeit im Klostergarten trug er die Ergebnisse seiner Beobachtungen in den Sitzungen des Naturforschenden Vereins in Brünn am 8. Februar und 8. März 1865 in zwei abendlichen Vorlesungen vor. Die schriftliche Version dieser Arbeit erschien unter der Herausgeberschaft desselben Vereins im Jahr 1866:

„Versuche über Pflanzen-Hybriden“, von Gregor Mendel. Verhandlungen des Naturforschenden Vereines Brünn, Bd. 4, 3–47, 1866.

Zeitungsberichten zufolge (Brünner Tagblatt, Rubrik „Neuigkeiten“) hatte Mendel bei seinen Vorträgen ein freundliches, aber verständnisloses (CZIHAK, 1984) – nach WEILING (1966a) vielleicht sogar ein spöttisches – Publikum und er muß auch über den Mangel an Interesse, das seinen Arbeiten entgegengebracht worden war, bitter enttäuscht gewesen sein. Mendels Methode war einfach zu neu: noch nie zuvor hatte jemand versucht, Mathematik oder Statistik bei biologischen Experimenten anzuwenden (WUNDERLICH, 1984). Und die Hauptidee Mendels, nicht das Gesamtbild eines Individuums zu betrachten, sondern die einzelnen Merkmale, die getrennt vererbt werden, muß eine zu fremdartige Vorstellung gewesen sein. Vielleicht aber waren einige der naturwissenschaftlich gebildeten Hörer der Vorträge Mendels durch die postulierten fixen Aufspaltungsverhältnisse auch zu sehr an Zahlenmystik und nebulöse Naturphilosophie erinnert worden (ILTIS, 1924), sodaß sie die Arbeit nicht weiter beachteten. Ein anderer Grund für das Fehlen einer Resonanz der wissenschaftlichen Gemeinde auf Mendels Veröffentlichung wird allgemein im geringen Verbreitungsgrad und der niedrigen Auflage jener wenig bekannten Zeitschrift gesehen, in der die Veröffentlichung erschien. Mendel verschickte etwa 40 Sonderdrucke der Arbeit an Botaniker und an Persönlichkeiten, die selbst an Pflanzenbastardierung interessiert waren. Trotz der „klaren Darstellung und eisernen Logik“ (ILTIS, 1924) scheint es, als hätte die Arbeit niemand verstanden (CZIHAK, 1984; JANICK, 1990). Lediglich mit Karl Wilhelm von Nägeli, einem der angesehensten Botaniker in

der Mitte des 19. Jahrhunderts, der in München lehrte, ergab sich daraufhin ein längerer Briefwechsel, welcher später von CORRENS (1905) veröffentlicht wurde. Nägeli dürfte die Arbeit Mendels jedoch nur oberflächlich gelesen haben, bezeichnete sie als unvollständig und riet zu weiteren Experimenten. Er gab Mendel auch die „fatale“ Empfehlung, an *Hieracium* (Habichtskraut, *Asteraceae*) weiterzuarbeiten, wo Kreuzungsergebnisse aufgrund der damals noch nicht bekannten apomiktischen Fortpflanzungsweise, die zu rein mütterlicher Vererbung führt, uninterpretierbar im Sinne der Mendel vertrauten Verhältnisse bei Erbse bleiben mußten (CZIHAK, 1984; CORCOS und MONAGHAN, 1993).

Die fehlende Anerkennung, aber auch neue und schwere Aufgaben (im März 1868 wurde Mendel nach dem Tod C. F. Napps zu dessen Nachfolger als Abt gewählt) haben dazu beigetragen, daß Mendel seine wissenschaftliche Tätigkeit stark einschränkte, lediglich meteorologische Beobachtungen konnte er bis ans Lebensende betreiben (ILTIS, 1924). Im Jahre 1883, wenige Monate vor seinem Tod 1884, sagte Mendel halb resignierend, aber dennoch im Bewußtsein der Wichtigkeit seiner Entdeckungen in einer Ansprache: „Mir haben meine wissenschaftlichen Arbeiten viel Befriedigung gebracht, und ich bin überzeugt, daß es nicht lange dauern wird, da die ganze Welt die Ergebnisse dieser Arbeit anerkennen wird“ (zit. nach CZIHAK, 1984).

Und es sollte bis dahin noch 16 Jahre dauern. Denn erst das Jahr 1900 brachte die legendäre und von Mythen umgebene (CORCOS und MONAGHAN, 1990) „unabhängige Wiederentdeckung“ der Mendelschen Gesetze durch die Botaniker Carl Correns (Deutschland), Hugo de Vries (Holland) und Erich von Tschermak-Seysenegg (Österreich). De Vries, Correns, Tschermak und andere Forscher interpretierten die Arbeit Mendels in der Folge nicht in erster Linie als Experimente über die Erzeugung von Bastarden, sondern vielmehr als Studie über die Vererbung von Eigenschaften von Eltern auf Nachkommen (CORCOS und MONAGHAN, 1990). So begründete die Veröffentlichung Mendels – in einem etwas anderen Licht gesehen – endlich einen neuen Zweig der Wissenschaft, die Genetik.

Die sog. „unabhängige Wiederentdeckung“ der Mendelschen Regeln, die von ILTIS (1924) als durchaus kausal bedingt angesehen wurde, wird allerdings heute von einigen Wissenschaftshistorikern sehr stark bezweifelt. Die Wiederentdecker scheinen weder unabhängig von Mendel gewesen zu sein, noch dürften sie völlig unabhängig von einander gearbeitet haben. Dazu werden folgende Argumente angeführt:

1. Correns war ein Student von Nägeli. Er erhielt nach Nägelis Tod von dessen Familie u. a. Nägelis Briefwechsel mit Mendel (CORCOS und MONAGHAN, 1993), den er später auch veröffentlichte (CORRENS, 1905).

2. Alle drei Wiederentdecker dürften Mendels Arbeit in den Jahren 1899 oder 1900 gelesen haben (CORCOS und MONAGHAN, 1990). Wahrscheinlich wurden sie durch das 1881 erschienene und weit verbreitete Buch von W. O. Focke „Die Pflanzen-Mischlinge“ (Focke, 1881), in dem Mendels Arbeit mehrfach zitiert und auf seine Zahlenverhältnisse hingewiesen worden war, auf diesen aufmerksam (ILTIS, 1924; TSCHERMAK-SEYSENEGG, 1951a; WEILING, 1966a).

3. Correns schließlich kannte die Arbeit von de Vries, und Tschermak kannte die Arbeiten von de Vries und Correns, bevor die jeweils eigenen Arbeiten veröffentlicht wurden (CORCOS und MONAGHAN, 1990).

Von den drei Wiederentdeckern hat Correns das Wesen der Arbeit Mendels zunächst am besten verstehen und nachvollziehen können (CORCOS und MONAGHAN, 1987). Insbesondere Tschermak wird als ein „Non-Discoverer“ Mendels bezeichnet (MONAGHAN und CORCOS, 1986; 1987). Er traf, während er 1898 in Gent arbeitete und Erbsenkreuzungen begann, auf einer Reise nach Amsterdam mit Hugo de Vries zusammen, der sich ebenfalls mit Kreuzungsversuchen bei Erbse beschäftigte (TSCHERMAK-SEYSENEGG, 1958). Insbesondere wird argumentiert, daß Tschermak die Idee zur F_1 -Rückkreuzung mit dem rezessiven Elter nicht aus seinen eigenen Daten bekommen haben kann und daß er den Prozeß der genetischen Aufspaltung, die zum 1:1-Verhältnis führt, nach seinem ersten Experiment noch nicht verstanden hatte (MONAGHAN und CORCOS, 1986; 1987). Davon abgesehen und gänzlich unbestritten ist es jedoch das bleibende Verdienst Erich von Tschermak-Seyseneggs, als erster den Wert der Vererbungsgesetze für die Pflanzenzüchtung erkannt und in die praktische Züchtung bei verschiedensten Arten eingeführt zu haben. So hat Tschermak auf „mendelistischer Basis“ (TSCHERMAK-SEYSENEGG, 1951b) Züchtungsforschung betrieben und teils sehr erfolgreiche Züchtungsarbeiten an einer langen Reihe von Kulturarten wie Roggen, Weizen, Sommer- und Wintergerste, Hafer, Erbse, Fiole, Feuerbohne, Linse, Ackerbohne, Sojabohne, Rübe, Kürbis, Gemüsearten (u. a. die Tomate in Eisgrub) und Zierpflanzen (Levkoje, Akelei, Primel u. a.) geleistet.

Tabelle 1: Aufspaltung für das Merkmal Samenfarbe der Erbse in einem Teil des von Mendel bearbeiteten Materials (MENDEL, 1866; Versuch 2) und die dazugehörigen Chi-Quadrat-Tests für 3:1-Aufspaltung

Table 1: Segregation of albumen colour in pea seeds in the sample data set given by Mendel (MENDEL, 1866, experiment 2) and the respective chi-square statistics testing a 3:1-ratio

F ₁ -Nachkommenschaft	Beobachtung			3:1-Erwartung		Aufspaltungs-verhältnis	Chi-Quadrat	p
	gelb	grün	Summe	gelb	grün			
1	25	11	36	27.00	9.00	2.27 zu 1	0.333	0.564
2	32	7	39	29.25	9.75	4.57 zu 1	0.692	0.405
3	14	5	19	14.25	4.75	2.80 zu 1	0.018	0.895
4	70	27	97	72.75	24.25	2.59 zu 1	0.278	0.598
5	24	13	37	27.75	9.25	1.85 zu 1	1.523	0.217
6	20	6	26	19.50	6.50	3.33 zu 1	0.000	1.000
7	32	13	45	33.75	11.25	2.46 zu 1	0.185	0.667
8	44	9	53	39.75	13.25	4.89 zu 1	1.415	0.234
9	50	14	64	48.00	16.00	3.57 zu 1	0.188	0.665
10	44	18	62	46.50	15.50	2.44 zu 1	0.344	0.557
Summe	355	123	478	358.50	119.50	2.89 zu 1	0.137	0.712

2.2 Zur Kritik an der Genauigkeit der Mendelschen Spaltungsverhältnisse

Es wurde öfters behauptet, daß die von Mendel gefundenen und in seiner Veröffentlichung berichteten Aufspaltungs-verhältnisse „zu nahe“ an den erwarteten Verhältnissen liegen würden, die veröffentlichten Zahlen also „frisirt“ gewesen sein müßten. Bereits R. A. Fisher hat im Jahre 1936 eine solche Diskussion eröffnet und u.a. behauptet, Mendel hätte einen „hypothetischen Assistenten“ gehabt, der „nur zu gut wußte, was erwartet war“ und daher die beobachteten Spaltungsverhältnisse zur besseren Übereinstimmung mit den erwarteten Ergebnissen korrigiert, d. h. „verfälscht“ haben soll (FISHER, 1936, zit. n. LAMPRECHT, 1968). Diese Vermutungen wurden mehrfach zurückgewiesen, in biometrischer Hinsicht etwa von WEILING (1966b; 1989) und PILGRIM (1986), die zeigten, daß Fishers Untersuchungen mehrfach von falschen bzw. inadäquaten statistischen Voraussetzungen ausgingen.

Auch ein Blick auf die Aufspaltungsverhältnisse für das Merkmal Samenfarbe der Erbse an den ersten 10 F₁-Nachkommenschaften aus Mendels zweitem Versuch (MENDEL, 1866) zeigt beispielsweise, daß Mendel nach der Zusammenfassung dieser 10 F₁-Pflanzen ein Verhältnis von 2.89 zu 1 (bei insgesamt 478 F₂-Pflanzen) erlangte, wobei in einzelnen Fällen die Verhältnisse zwischen 1.85 zu 1 und 4.89 zu 1 schwankten (Tabelle 1). Mendel berichtet daneben auch Extreme der Verteilung, die für die Samenfarbe in diesem Versuch bei 32 zu 1 bzw. 20 zu 19 lagen. Zur vergleichweisen Einschätzung der Zahlenverhältnisse Mendels wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit Compu-

tersimulationen der 3:1-Aufspaltung durchgeführt (Tabelle 2). Dazu wurden mittels eines Tabellenkalkulationsprogrammes (Quattro Pro for Windows, Vers. 6.02, 1995, Novell Inc., Orem, Utah, USA) Zufallszahlen für dominante bzw. rezessive Allele generiert, daraus Gametenkombinationen (Phänotypen) erstellt und aus diesen für vier unterschiedliche Größen einer F₂-Population Spaltungsverhältnisse errechnet. Nach je 30 Simulations-Runs für jede der vier Populationsgrößen wurden die jeweils beobachteten den aufgrund der 3:1-Aufspaltung erwarteten Verhältnissen gegenübergestellt und die Übereinstimmung mittels Chi-Quadrat-Tests bei einem Freiheitsgrad geprüft. Im Falle der Einzelpflanzen in Tabelle 1 sowie für die Populationsgröße n = 50 in Tabelle 2 wurde bei der Errechnung von Chi-Quadrat eine Kontinuitätskorrektur nach Yates (WEBER, 1986) vorgenommen. Betrachtet man nun die 10 F₁-Einzelpflanzennachkommenschaften Mendels getrennt von einander (Tabelle 1), so sind diese am ehesten einer Simulation mit n = 50 (Tabelle 2) vergleichbar: Auch hier schwanken Verhältnisse und Wahrscheinlichkeiten für die Null-Hypothese in einem ähnlichen Bereich wie bei Mendel, dessen Daten also im Vergleich zur Computersimulation der 3:1-Aufspaltung durchaus sehr plausibel erscheinen (in nur zwei der 30 Simulations-Runs wird die Null-Hypothese bei n = 50 abgelehnt). Poolt man die 10 Pflanzen Mendels (Tabelle 1, Summenzeile), so ist dies vergleichbar und ebenfalls in guter Übereinstimmung mit einer Populationsgröße von n = 500 in Tabelle 2. Aus seinen Versuchen 1 und 2 schließlich berichtet Mendel zusammengefaßte Spaltungsverhältnisse von 2.96 zu 1 (Versuch 1, 7324 Samen) und 3.01 zu 1 (Versuch 2, 8023 Samen –

Tabelle 2: Ergebnisse von 30 Computersimulationen eines 3:1-Aufspaltungsverhältnisses für vier verschiedene Größen einer F₂-Population und die dazugehörigen Chi-Quadrat-Tests

Table 2: Results of 30 simulation runs of a 3:1 segregation ratio for each of four different sizes of an F₂-population and the respective chi-square statistics

Simulations-Run Nr.	n = 50				n = 500				n = 5000				n = 50000			
		Chi-Quadrat		p		Chi-Quadrat		p		Chi-Quadrat		p		Chi-Quadrat		p
1	2.571 zu 1	0.107	0.744		3.505 zu 1	2.091	0.148		2.909 zu 1	0.897	0.344		2.995 zu 1	0.024	0.877	
2	4.556 zu 1	0.960	0.327		2.906 zu 1	0.096	0.757		2.968 zu 1	0.107	0.744		3.000 zu 1	0.000	0.992	
3	2.571 zu 1	0.107	0.744		2.846 zu 1	0.267	0.606		2.981 zu 1	0.038	0.845		2.974 zu 1	0.700	0.403	
4	3.167 zu 1	0.000	1.000		2.906 zu 1	0.096	0.757		3.010 zu 1	0.010	0.922		3.005 zu 1	0.031	0.861	
5	5.250 zu 1	1.707	0.191		3.098 zu 1	0.096	0.757		2.978 zu 1	0.052	0.819		2.959 zu 1	1.748	0.186	
6	2.571 zu 1	0.107	0.744		2.759 zu 1	0.683	0.409		3.068 zu 1	0.470	0.493		2.995 zu 1	0.031	0.861	
7	3.167 zu 1	0.000	1.000		2.846 zu 1	0.267	0.606		3.149 zu 1	2.160	0.142		2.967 zu 1	1.176	0.278	
8	4.556 zu 1	0.960	0.327		3.098 zu 1	0.096	0.757		2.931 zu 1	0.516	0.472		2.977 zu 1	0.553	0.457	
9	4.000 zu 1	0.427	0.514		3.132 zu 1	0.171	0.680		3.049 zu 1	0.240	0.624		2.970 zu 1	0.963	0.327	
10	4.556 zu 1	0.960	0.327		3.202 zu 1	0.384	0.535		2.928 zu 1	0.564	0.453		2.984 zu 1	0.267	0.606	
11	2.571 zu 1	0.107	0.744		3.032 zu 1	0.011	0.918		3.010 zu 1	0.010	0.922		2.972 zu 1	0.845	0.358	
12	7.333 zu 1	3.840	0.050		3.310 zu 1	0.864	0.353		3.006 zu 1	0.004	0.948		2.994 zu 1	0.035	0.853	
13	3.167 zu 1	0.000	1.000		3.237 zu 1	0.523	0.470		2.949 zu 1	0.273	0.601		2.990 zu 1	0.103	0.749	
14	5.250 zu 1	1.707	0.191		3.098 zu 1	0.096	0.757		2.906 zu 1	0.960	0.327		2.969 zu 1	1.004	0.316	
15	2.571 zu 1	0.107	0.744		2.759 zu 1	0.683	0.409		3.068 zu 1	0.470	0.493		2.995 zu 1	0.031	0.861	
16	5.250 zu 1	1.707	0.191		3.630 zu 1	3.083	0.079		2.925 zu 1	0.614	0.433		3.005 zu 1	0.027	0.869	
17	3.167 zu 1	0.000	1.000		2.937 zu 1	0.043	0.836		2.909 zu 1	0.897	0.344		3.013 zu 1	0.179	0.672	
18	2.846 zu 1	0.000	1.000		3.237 zu 1	0.523	0.470		2.900 zu 1	1.092	0.296		2.981 zu 1	0.384	0.535	
19	3.545 zu 1	0.107	0.744		3.505 zu 1	2.091	0.148		3.032 zu 1	0.107	0.744		2.970 zu 1	0.943	0.332	
20	4.000 zu 1	0.427	0.514		3.274 zu 1	0.683	0.409		2.937 zu 1	0.427	0.514		3.009 zu 1	0.084	0.772	
21	2.125 zu 1	0.960	0.327		3.132 zu 1	0.171	0.680		2.891 zu 1	1.307	0.253		2.987 zu 1	0.171	0.680	
22	5.250 zu 1	1.707	0.191		3.545 zu 1	2.400	0.121		3.129 zu 1	1.622	0.203		2.956 zu 1	2.031	0.154	
23	3.167 zu 1	0.000	1.000		3.202 zu 1	0.384	0.535		3.042 zu 1	0.180	0.671		2.995 zu 1	0.027	0.869	
24	3.167 zu 1	0.000	1.000		3.132 zu 1	0.171	0.680		2.900 zu 1	1.092	0.296		2.963 zu 1	1.435	0.231	
25	4.000 zu 1	0.427	0.514		3.032 zu 1	0.011	0.918		2.959 zu 1	0.180	0.671		3.009 zu 1	0.084	0.772	
26	3.545 zu 1	0.107	0.744		2.817 zu 1	0.384	0.535		2.922 zu 1	0.667	0.414		3.017 zu 1	0.288	0.591	
27	4.556 zu 1	0.960	0.327		3.132 zu 1	0.171	0.680		2.953 zu 1	0.240	0.624		2.978 zu 1	0.523	0.470	
28	2.125 zu 1	0.960	0.327		3.065 zu 1	0.043	0.836		2.888 zu 1	1.382	0.240		2.983 zu 1	0.288	0.591	
29	1.273 zu 1	8.640	0.003		2.876 zu 1	0.171	0.680		3.075 zu 1	0.564	0.453		2.970 zu 1	0.943	0.332	
30	5.250 zu 1	1.707	0.191		3.274 zu 1	0.683	0.409		2.885 zu 1	1.460	0.227		2.995 zu 1	0.027	0.869	
CV%	24.535				7.102				2.557				0.561			

besonders dieses Ergebnis wurde von Fisher in Zweifel gezogen); im Vergleich dazu werden in Simulationsergebnissen der Populationsgröße n = 5000 (Tabelle 2) bereits ähnliche und teils sogar noch größere Annäherungen an das 3:1-Verhältnis erzielt.

LAMPRECHT (1968), der Fishers Einwände ebenfalls zurückwies, zeigte andere monogene Spaltungsverhältnisse, die teilweise noch viel besser mit den erwarteten übereinstimmten als jene Mendels – u.a. aus Veröffentlichungen von Correns, Tschermak sowie Bateson und Kilby und aus eigenen Kreuzungen bei *Phaseolus vulgaris*. Die von Mendel angegebenen Spaltungszahlen erscheinen also auch in dieser Art der vergleichenden Betrachtung als nicht ungewöhnlich und sind, wie LAMPRECHT (1968) resümiert, als korrekt anzusehen.

In jüngster Zeit wiederum wurde von NOVITSKI (1995) das Mendelsche Ergebnis bezüglich des Verhältnisses 1:1:1:1 bei Rückkreuzung der F₁-Generation mit dem rezes-

siven Elter im dihybriden Erbgang untersucht und ebenfalls mit Computersimulationen verglichen. NOVITSKI (1995) fand, daß Mendels Chance weniger als 1 zu 700 betragen hat, Ergebnisse so nah an 1:1:1:1 zu erhalten. Der Autor führt dies auf „unbewußte“ Klassifikation in Richtung des richtigen Verhältnisses zurück, weiters darauf, daß vielleicht außer den berichteten noch andere Versuche für die Ermittlung der Verhältnisse herangezogen worden waren und auf einige weitere hypothetische Ursachen, die zum Teil einer Überprüfung nicht mehr zugänglich sind.

Ein anderes, oft diskutiertes Problem ist die Tatsache, daß Mendel nur unabhängige Vererbung von Merkmalen fand und von keinen Kopplungen berichtete. Es wurde argumentiert, daß bei den n = 7 Chromosomen im Genom der Erbse und bei 7 Merkmalen das Auffinden von gekoppelter Vererbung sehr wahrscheinlich gewesen sein müßte. Die Chance, sieben Merkmale zu finden, die auf genau jeweils einem der 7 Chromosomen lokalisiert sind, beträgt näm-

lich nur 1:163 (DI TROCCHIO, 1994). Und tatsächlich liegen nun auf Chromosom 1 zwei und auf Chromosom 4 drei der von Mendel untersuchten Merkmale (BLIXT, 1975), eine starke Kopplung besteht jedoch nur zwischen Pflanzenhöhe und Hülsenform auf Chromosom 4, alle anderen Kopplungen sind sehr schwach ausgeprägt. Die Diskussion, ob Mendel bei der Auswahl dieser Merkmale Glück hatte, auf keine Kopplungen zu stoßen, ob er Vorexperimente mit bestimmten Genotypen gemacht hatte, bevor er Merkmale und Eltern für seine Kreuzungen auswählte oder ob er Kopplungen beobachtet hatte, die er nicht erklären konnte und deshalb darüber nicht berichtete, dauert zur Zeit noch an (DI TROCCHIO, 1991).

Indes bestand die geniale intellektuelle Leistung Mendels als Wissenschaftler zweifellos in seinem Vermögen, von beobachteten Werten, d. h. von einzelnen Merkmalen, Nachkommenschaften oder Experimenten zu abstrahieren und trotz der zufallsbedingten Ungenauigkeit jeder Einzelbeobachtung eine Gesetzmäßigkeit zu erkennen. Obwohl er kein Konzept über Genotypen und Phänotypen hatte, konnte Mendel durch seine Auswahl leicht erkennbarer Merkmalsausprägungen Vererbungsmuster feststellen. Diese von Mendel eingeführte Merkmalsauswahl als reduktionistisches Betrachtungsprinzip (Methodologischer Reduktionismus) hat die genetische Theorie bis heute geprägt (FALK, 1991). Damit erst und mit seinem Abstraktionsvermögen konnte er das „richtige“ Spaltungsverhältnis (von mehreren scheinbar möglichen, z. B. im Falle der 3:1-Aufspaltung) finden, und das lange vor der Entwicklung von biometrischen Tests oder der Wahrscheinlichkeitsrechnung. In diesem Sinne ist Mendel also durchaus als Empiriker zu bezeichnen (MONAGHAN und CORCOS, 1985), der nicht aufgrund theoretischer Überlegungen zu Spaltungsverhältnissen gelangte, sondern aufgrund seiner Beobachtungsdaten.

2.3 Gregor Mendel und der Darwinismus

Mendels Arbeit wurde mehrfach unterschiedlich interpretiert (SAPP, 1990; HARTL und OREL, 1992): Sahen seine Wiederentdecker darin primär eine Untersuchung über die Gesetzmäßigkeiten der Vererbung von Merkmalen, so wird Mendel von einigen Wissenschaftshistorikern als primär interessiert an der Erzeugung von Pflanzenhybriden (Bastardierung) gesehen. Damit wird Mendel in eine Tradition des späten 18. und 19. Jahrhunderts mit Kölreuter, Knight, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura u.a. gestellt, die ihn sicherlich beeinflussten (FOCKE, 1881; ROBERTS, 1929;

HUCKABEE, 1989; CORCOS und MONAGHAN, 1993), die er jedoch weit übertraf.

In letzter Zeit sind einige Interpretationen verstärkt in den Vordergrund getreten, neben philosophischen (etwa FROLOW und PASTUSNY, 1981) zum Beispiel wieder solche, die mögliche Motive für Mendels Arbeit bzw. für dessen Veröffentlichung in der Bildung eines Gegenpoles zu Darwins „Entstehung der Arten“ (DARWIN, 1859) sehen wollen, wie dies bereits BATESON (1909) tat. Nach BISHOP (1996) hat Mendel seine Arbeit als Reaktion auf Darwin mit dem Ziel geschrieben, diesen gewissermaßen zu widerlegen und als Vertreter der Theologie zu zeigen, daß Variation durch Aufspaltung nach Kreuzungen entstehen kann, was im Gegensatz zur Auffassung Darwins nicht im Widerspruch zur kirchlichen Schöpfungslehre stünde.

So schreibt Mendel u.a. in den einleitenden Bemerkungen der „Versuche“ über die Untersuchung von Hybriden und deren Nachkommen: „(...) indessen scheint es der einzig richtige Weg zu sein, auf dem endlich die Lösung einer Frage erreicht werden kann, welche für die Entwicklungs-Geschichte der organischen Formen von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist“ (MENDEL, 1866). Das Wort „Evolution“ kommt in diesem Satz zwar noch nicht vor, es kam erst etwas später in Gebrauch und wurde auch von Darwin anfangs nicht verwendet; der Begriff „Entwicklungs-Geschichte“ war jedoch in der Mitte des 19. Jahrhunderts ganz klar das deutsche Wort für Evolution (BISHOP, 1996). In der englischen Übersetzung von Mendels Arbeit, die im Buch von BATESON (1909) wiedergegeben wurde, ist der Begriff „Entwicklungs-Geschichte“ dagegen bereits mit „evolution“ übersetzt.

Mendel besaß ein Exemplar der zweiten deutschsprachigen Auflage von Darwins „Entstehung der Arten“ (HUCKABEE, 1989), viele Passagen darin waren von ihm persönlich unterstrichen oder mit Randbemerkungen versehen, was seine Beschäftigung mit diesem Werk zum Ausdruck bringt (OREL, 1971). Auch die erste deutsche Auflage von Darwins Buch war teilweise in Brunn verfügbar und wurde ab 1861 mehrmals im Naturforschenden Verein diskutiert. Es ist auch bekannt, daß Mendel später alle Arbeiten Darwins und solche über Evolution anschaffte, sodaß fast die gesamte darwinistische Literatur der 1860er und -70er Jahre in der Brünner Klosterbibliothek vorhanden war. Von DI TROCCHIO (1991) wird sogar vermutet, Mendel habe einen Teil seiner berichteten Experimente nur fiktiv gemacht und nicht 1856 sondern erst nach 1859, also nach Darwins „Entstehung der Arten“ mit seinen Versuchen begonnen. Darüber hinaus wissen wir heute, daß Mendel seine Arbeit

nicht in Isolation durchgeführt hat, sondern daß es in der Klostersgemeinschaft weitere anerkannte Gelehrte gab (neben Abt Napp die Patres Winkelmayr, Klacel und Bratranek), die von Mendels Arbeit nicht nur wußten und diese verstanden, sondern ihr auch größere Bedeutung beimäßen (ILTIS, 1924; BISHOP, 1996). Wäre Mendels Arbeit von seinen Ordensbrüdern als bloße „Spielerei“ angesehen worden, wäre Mendel ein „Freidenker“ gewesen, gänzlich ohne die Ambition, auch kirchliche Dogmen zu verteidigen (wie vermutet wurde, aber durch Mendels eigene Predigttexte und Reden als Abt eindeutig zu widerlegen ist), so wäre es schwer vorstellbar, daß ihn seine Klosterbrüder zwei Jahre nach Veröffentlichung der „Versuche“ zum Abt gewählt hätten (BISHOP, 1996).

Aus theologischer Sicht des 19. Jahrhunderts war Darwins „Entstehung“ ein Anschlag auf das Dogma der unmittelbaren Erschaffung des Menschen durch Gott. Und die Evolutionstheorie führte auch fast 100 Jahre lang zu großen Auseinandersetzungen zwischen Naturwissenschaft und Kirche (HEMLEBEN, 1968). Erst 1951 wurde diese dogmatische Haltung durch Papst Pius XII. gelockert und es wurde möglich, innerhalb der Kirche über Evolution zu diskutieren (BISHOP, 1996). Vor einem solchen Hintergrund ist es nicht gänzlich auszuschließen, daß Mendel sein Werk bewußt antidarwinistisch angelegt hatte. Darwin mußte ja selbst über die Vererbung eingestehen, daß diese zwar eine entscheidende Komponente seiner Theorie bildete, jedoch die Gesetze, welche diese leiteten, fast gänzlich unbekannt waren (DARWIN, 1859). In Darwins Arbeit war das Konzept der Population die neue und originelle Idee, welche die Vorstellung einer natürlichen Selektion erst möglich gemacht hatte. Auch Mendel fand entweder selbst dieses Populationskonzept oder er übernahm es von Darwin (BISHOP, 1996). Rein Mendelsche Vererbung als in sich geschlossenes System kann jedoch nie zu evolutionären Veränderungen der Population führen, wohl aber zu ganz gesetzmäßigen Variationen. Mendel verfolgte dabei die Idee, daß Hybride konstant werden könnten, wodurch sie den Status „neuer Arten“ erlangten.

Am Rande ist in diesem Zusammenhang auch der lamarckistische österreichische Zoologe Paul Kammerer erwähnenswert, dessen Leben tragisch endete – er wurde als Fälscher von histologischen Präparaten entlarvt, nachdem er u.a. an Brunftschwelen der Geburtshelferkröte die Vererbung erworbener Eigenschaften bewiesen haben wollte und verübte 1926 Selbstmord auf dem Schneeberg (HARRER, 1995). In einem 1911 erschienenen Artikel deutete Kammerer aufgrund seiner eigenen Experimente zur Vererbung

erworbener Eigenschaften bei Feuersalamander und Geburtshelferkröte die Arbeit Mendels im Sinne des Lamarckismus und meinte, die Mendelschen Regeln führten „die Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften erst zur Vollendung“, indem von einzelnen Individuen im Laufe ihres Lebens erworbene Merkmale durch Vererbung auf Nachkommen übertragen würden (KAMMERER, 1911). Das Erstaunliche an dieser Feststellung ist die Tatsache, daß der zitierte Artikel in einer „Festschrift zum Andenken an Gregor Mendel“ in einem Band der „Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn“ erschien. In diesem Band wurden zunächst drei Arbeiten Mendels („Versuche über Pflanzen-Hybriden“, „Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde“ und „Die Windhose vom 13. October 1870“) original nachgedruckt, worauf unmittelbar der Artikel Kammerers folgte. Weitere Beiträge der Festschrift stammten u.a. von Größen wie Fruwirth, Baur, Nilsson-Ehle, Shull, Tschermak oder Bateson und Punnett. Es ist schwer vorstellbar, daß Hugo Iltis, der Herausgeber dieser Festschrift und später erster Mendel-Biograph aus Brünn den Beitrag Kammerers „so nahe an Mendel herangelassen“ hätte, wenn er dessen Auffassungen für völlig denkunmöglich gehalten hätte. Später freilich distanziert sich Iltis von neolamarckistischen Theorien Kammerers und anderer und bezieht klar Stellung für eine Synthese zwischen dem Mendelismus und der Lehre Darwins (ILTIS, 1924).

Auf der anderen Seite freilich benötigten auch die Verfechter des Darwinismus „dringend“ eine Theorie der Vererbung, da Darwin selbst einer obskuren Pangenesis-Theorie anhing und aus heutiger Sicht selbst als „Lamarckist“ zu bezeichnen ist (HEMLEBEN, 1968). So entstand in der Verbindung der Mendelschen Genetik mit der Selektionstheorie Darwins zunächst der Neodarwinismus, aus dem später die heutige synthetische Theorie der Evolution hervorging (WUKETTIS, 1983).

3. Mendelismus heute

3.1 Mendelnde Merkmale in der Pflanzenzüchtung

Mendelnde Merkmale kommen bei buchstäblich allen Kulturarten vor und werden in der Kreuzungszüchtung sehr oft als morphologische Marker für die Überprüfung erfolgreicher Hybridisierungen verwendet (FEHR und HADLEY, 1980). Im Bereich der Identifizierung, Unterscheidung bzw. Beschreibung von Zuchtstämmen zur Erteilung des Sortenschutzes werden mendelnde Merkmale in großer Zahl

Tabelle 3: Chemische Zusammensetzung von runden und runzeligen Samen der Erbse (Allele *R* bzw. *r* des *rugosus*-Locus) nach verschiedenen Autoren
 Table 3: Chemical composition of round and wrinkled seeds of pea (alleles *R* or *r* of *rugosus* locus) according to different investigators

Inhaltsstoff	<i>RR</i> (rund)	<i>rr</i> (runzelig)	Referenz
Stärke (%)	45-49	33-36	KELLENBARGER et al. (1951)
	42-43	31-32	GREENWOOD and THOMSON (1962)
	46-54	30-36	KOOISTRA (1962)
Amylose (in % des Stärkegehaltes)	33-45	67-71	KELLENBARGER et al. (1951)
	34-35	65-66	GREENWOOD and THOMSON (1962)
	36-51	59-68	KOOISTRA (1962)
Zucker (%)	5-7	9-12	KOOISTRA (1962)
Fett (%)	2.8-3.1	4.5-5.2	COXON and DAVIES (1982)
Legumin (in % Protein)	33	23	DOMONEY and CASEY (1985)

im Rahmen der Registerprüfung (vgl. z. B. STEINBERGER, 1987; 1992) eingesetzt.

3.2 Molekularbiologische Charakterisierung der Mendelschen Aufspaltung „rund-runzelig“ in der Samenform der Erbse (*rugosus*-Locus)

Mit Hilfe von biochemischen und molekulargenetischen Methoden ist man heute in der Lage, molekulare Mechanismen darzustellen, welche zu den beobachtbaren, mendelnden Phänotypen führen. Als Beispiel sei im Folgenden das Merkmal „Samenform der Erbse“ aus Mendels erster Kreuzung betrachtet:

Die runde bzw. runzelige (kantige) Ausprägung der Samenform (*RR* bzw. *rr*) war für Mendel ein leicht zu erkennendes Merkmal, das einem dominant-rezessiven Erbgang mit phänotypischer 3:1-Aufspaltung folgte. Da durch das rezessive Allel *r* im homozygoten Zustand die Entwicklung des Embryos beeinträchtigt war, konnte Mendel die Aufspaltung schon früh erkennen, nämlich an den von den F_1 -Pflanzen geernteten Samen (ILTIS, 1924). Die Auswirkungen der runzeligen Samenform auf die Sameninhaltsstoffe sind zum Teil schon länger (vgl. z. B. KELLENBARGER et al., 1951; GREENWOOD und THOMSON, 1962; KOOISTRA, 1962) aus einer Reihe von Untersuchungen bekannt (Tabelle 3). Der Stärkegehalt der runzeligen Samen ist im Vergleich zu rundsamigen Erbsen um etwa ein Drittel reduziert, der Amylosegehalt der runzeligen Erbsen ist jedoch höher, ebenso der Gehalt an freiem Zucker und an Fett; der Gehalt an dem Speicherprotein Legumin dagegen ist in runzeligen Samen reduziert. Die runzelige Samenform wird

durch den höheren Wassergehalt des Embryos im *rr*-Samen infolge des größeren Zuckergehaltes erklärt, der ein höheres osmotisches Potential induziert (BHATTACHARYYA et al., 1993): Beim Austrocknen der Samen zur Reifezeit schrumpft der Embryo stark zusammen, nicht jedoch die Samenschale, wodurch sich die charakteristische Samenform ergibt. Neuerdings werden derartige Markerbsen-Genotypen in Hinblick auf eine Produktion hochamylose-reicher Stärke als nachwachsendem Rohstoff wieder züchterisch diskutiert (ODENBACH et al., 1992).

Daß die runzelige Samenform etwas mit der Synthese von Amylose bzw. Amylopektin zu tun haben mußte, hatte man aufgrund der geänderten Samenzusammensetzung schon länger vermutet (SMITH, 1988). Auch beobachtete bereits DARBISHIRE (1911) an lichtmikroskopischen Präparaten, daß runzelige Samen Stärkekörner in geringerer Anzahl und anomaler Form im Vergleich zu runden Samen enthielten, und daß Stärkekörner von (runden) Hybridsamen lichtmikroskopisch intermediäre (!) Charakteristika zeigten, die Mendelsche Dominanz sich also nur auf die Samenform bezog. BHATTACHARYYA et al. (1990) schließlich war es möglich, den genetischen Unterschied zwischen den Allelen *R* und *r* zu charakterisieren: Dabei fand man mit serologischen Methoden zunächst, daß Unterschiede im SBEI (starch-branching enzyme I = Enzym, das die Verzweigung des Stärkemoleküls zu Amylopektin bewirkt) zwischen *RR*- und *rr*-Genotypen bestehen müssen. Danach konnte man das Gen für das SBEI (sowohl von *RR*- als auch *rr*-Genotypen) klonen und als cDNA vermehren. Man fand dabei mittels RFLP-Analyse heraus, daß das Gen für SBEI im Falle des Genotyps *rr* um ca. 800 Basenpaare länger als im Falle von *RR* ist. Darüber hinaus konnte man mit Hilfe

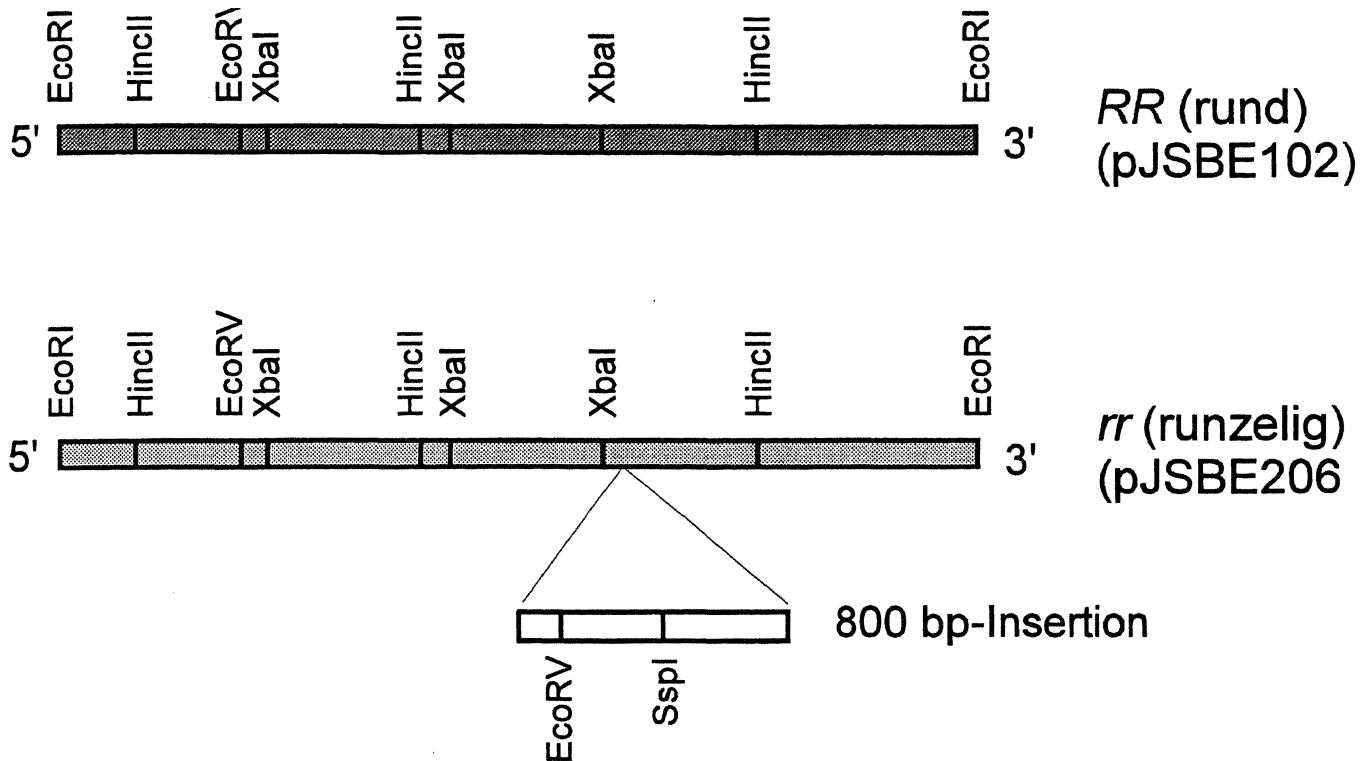


Abbildung 1: Restriktionskartierung der EcoRI-cDNA-Fragmente *RR* und *rr* des Gens für Stärkeverzweigung (SBEI) der Erbse mit der 800 bp-Insertion im Falle des Allels *r* (nach BHATTACHARYYA et al., 1990)

Figure 1: Restriction maps of genomic EcoRI-cDNA-fragments of the gene coding for the starch-branching enzyme SBEI. AN 800 bp insertion is present in the *r* allele (from BHATTACHARYYA et al., 1990)

einer Kopplungsanalyse (79 F₆-Pflanzen) auch zeigen, daß SBEI (starch-branching enzyme I) 100%ig mit der Samenform (rund oder runzelig) gekoppelt ist. Dies bedeutet, daß das SBEI mit größter Wahrscheinlichkeit identisch mit dem Mendelschen *rugosus*-Locus für Samenform ist bzw. auf diesem Locus liegt. In einer genaueren Charakterisierung der cDNA des SBEI-Gens mittels RFLPs konnte man schließlich zeigen, daß die Insertion der ca. 800 Basenpaare im Falle des Allels *r* in Richtung 3'-Ende des Gens liegt (Abbildung 1). Durch diese Insertion wurde das Gen so verändert, daß das Enzym, für welches es kodiert, im Falle des Genotyps *rr* praktisch unwirksam wurde. Darüber hinaus haben Anfang und Ende der invertiert wiederholten Insertionssequenz große Ähnlichkeit mit Sequenzen, die bei Mais, Petersilie und *Antirrhinum* transposable Elemente (z. B. Ac/Ds-Transposon-Familie bei Mais) flankieren (BHATTACHARYYA et al., 1990). Somit liegt mit dem Merkmalspaar der runden bzw. runzeligen Samenform der Erbse ein Fall vor, an dem nicht nur Mendel charakteristische phänotypische Aufspaltungsverhältnisse fand, dessen Aus-

wirkungen auf Inhaltsstoffgehalte und das diesen zugrundeliegende Enzym charakterisiert sind, sondern an dem auch die molekulargenetische Ursache dieser Verhältnisse erhellt ist. Eine kausale Kette ist also hergestellt beginnend mit Mendels Phänotyp bis „down to the molecular level“ (FINCHAM, 1990). Und: Der lange Jahre vergessene Mendel hatte offenbar bereits bei seiner ersten Kreuzung mit jenen ebenfalls lange unverständenen und für nicht möglich gehaltenen „springenden Genen“ einer Barbara McClintock (FOX KELLER, 1995) zu tun.

3.3 Zerlegung quantitativer Merkmale in einzelne mendelnde Faktoren (QTLs)

Die meisten der agronomisch wichtigen Merkmale von Kulturpflanzen, welche von Pflanzenzüchtern bearbeitet werden, sind polygen vererbt und variieren kontinuierlich, sind also Gegenstand der quantitativen Genetik. Mendelnde Merkmale dagegen variieren diskontinuierlich und sind

für den Pflanzenzüchter eher die Ausnahme als die Regel. Bis in die 20er Jahre hinein galten diese beiden Richtungen der Genetik als kontroversiell bzw. miteinander nicht vereinbar (LANDER und BOTSTEIN, 1989; SIMMONDS, 1979). Erst nachdem umweltbedingte Variation und der Übergang von qualitativer zu kontinuierlicher quantitativer Variation an oligogenen Merkmalen von Johannsen und Nilsson-Ehle demonstriert worden waren, konnte die heutige Vorstellung entwickelt werden, daß quantitative Merkmale durch eine größere Anzahl einzelner mendelnder Faktoren bedingt sind, die unter Umständen interagieren und deren Expression auch noch von Umwelteffekten modifiziert wird. So entwickelte man als Verhältnis der genetischen zur gesamten Varianz eines Merkmals das Konzept der Heritabilität (SIMMONDS, 1979). Jedoch galt es fast immer als praktisch unmöglich, einzelne dieser mendelnden Faktoren zu beobachten bzw. züchterisch zu nutzen (LANDER und BOTSTEIN, 1989), mendelnde Vererbungsgänge traten also in der quantitativen Genetik weit in den Hintergrund.

Aber nicht für immer: Im Zeitalter der molekularen Marker (WEBER und WRICKE, 1994) und des „QTL-mapping“ (STUBER, 1995) kommt Gregor Mendel gleichsam „durch die Hintertür wieder zu uns herein“: Mit Hilfe von molekulargenetischen Markern (RAPDs, RFLPs, Mikrosatelliten u. a.) ist es grundsätzlich möglich, sehr dichte und hoch-auflösende Genkarten über ein gesamtes Genom anzufertigen und Polymorphismen zwischen Individuen innerhalb einer Kreuzungspopulation festzustellen. Solche mendelnden Marker setzt man mittels verschiedener Mapping-Algorithmen (WEBER und WRICKE, 1994) in Beziehung zu sog. QTLs (= quantitative trait loci), also zu einzelnen Genloci, die für ein quantitatives Merkmal wie z. B. den Ertrag kodieren (TANKSLEY et al., 1989). Da einige dieser Marker innerhalb der Kreuzungspopulation mit QTLs eng gekoppelt sind, kann man damit das quantitative, kontinuierlich variierende Merkmal in einzelne mendelnde Faktoren oder Loci zerlegen (MICHELMORE und SHAW, 1988; PATERSON et al., 1988), von denen jeder für sich einen kleinen, aber statistisch signifikanten Prozentsatz zur Variation im quantitativen Merkmal beiträgt.

Wichtige quantitative Merkmale zeigen oft nur eine sehr geringe Heritabilität oder sind schwer bestimmbar, z. B. einzelne Komponenten aus dem Komplex der Trockenheitstoleranz (MARTIN et al., 1989) oder die Effizienz der Eisen-Aufnahme (DIERS et al., 1992). Die Möglichkeit, solche Merkmale in quasi monogene Faktoren zu zerlegen, hat daher in der Züchtungsforschung und in der praktischen Pflanzenzüchtung großes Interesse hervorgerufen. Wenn

man nämlich QTLs kennt, kann man nicht nur bestimmte mendelnde Faktoren gezielt kombinieren und den Ertrag aus einzelnen QTLs „zusammenbauen“, sondern man hat damit auch die Möglichkeit, quantitative Merkmale gewissermaßen auf Genotyp-Ebene zu selektieren, also „marker-gestützte Selektion“ zu betreiben (WEBER und WRICKE, 1994). Das eröffnet neue Möglichkeiten im Umgang mit wirtschaftlich wichtigen Merkmalen, die in Feldversuchen großen Umwelteinflüssen unterworfen sind und nur unter enormem Aufwand an Wiederholungen züchterisch verbessert werden können: Bei Mais ist es in bestimmten Kreuzungspopulationen bzw. Rückkreuzungen mittels RFLP- und Isoenzym-Kartierung nicht nur möglich geworden, die Effekte einzelner Gene auf den Kornertrag zu bestimmen, mehr noch: in Genotypen mit Heterozygotie an einzelnen Loci konnte ein Teil der Heterosis durch QTL-Wirkung erklärt werden (STUBER, 1995). Die einzelnen QTLs in diesen Maispopulationen sind über alle Chromosomen, also das ganze Genom verteilt und ihre Wirkung ist unterschiedlich stark. In Zukunft könnten Regionen mit besonders starken QTLs einem „fine mapping“ unterzogen werden, um schlußendlich einzelne Gene für ein quantitatives Merkmal zu isolieren (STUBER, 1995). In vergleichbarer Weise wird auch in der Linienzüchtung versucht, QTLs zu identifizieren, beispielsweise für die Merkmale Standfestigkeit, Wuchshöhe, Blühbeginn, Reifezeit, Öl- und Proteingehalt sowie Korngröße und Ertrag bei Sojabohne (MAN-SUR et al., 1996), für den Gehalt an Erucasäure bei Raps (ECKE et al., 1995) und für andere Merkmale bei vielen weiteren Arten.

Wenn auch noch zahlreiche technische Fragen gelöst werden müssen, bevor die QTL-Kartierung in der praktischen Pflanzenzüchtung mit Effizienz eingesetzt werden kann (z. B. HYNÉ et al., 1995), so ist doch eines zu bemerken: Die einstigen Gegensätze zwischen Mendel-Genetik und quantitativer Genetik (LANDER und BOTSTEIN, 1989) werden gegenwärtig immer geringer, und aus der Synthese dieser beiden Teildisziplinen mit der Molekulargenetik als Verbindungsglied ergibt sich eine Reihe von neuen Möglichkeiten für die Pflanzenzüchtung.

4. Resümee

Das Wissen über die Vorstellungswelt und Arbeitsweise Johann Gregor Mendels, über die mysteriösen Umstände der Wiederentdeckung seiner Regeln und über die Motive seiner wissenschaftlichen Tätigkeit ist auch 175 Jahre nach

seiner Geburt nicht vollständig. Sein epochales Werk hat die Pflanzenzüchtung revolutioniert und naturwissenschaftliche Disziplinen bis in die Gegenwart geprägt, wenngleich die Diskussion über seine Arbeit keineswegs abgeschlossen erscheint.

Indes ist es mit den Methoden der Molekularbiologie möglich geworden, mendelnde Merkmale als vollständige kausale Ketten von der Ebene der DNA-Sequenz (Genotyp) über das davon kodierte Protein bis hinauf zur beobachtbaren Merkmalsausprägung (Phänotyp) darzustellen und neu zu verstehen. Des weiteren werden quantitative Merkmale mittels molekulargenetischer Methoden in mendelnde Faktoren unterteilbar, wodurch der scheinbare Gegensatz zwischen Mendelscher und quantitativer Genetik aufgelöst wird.

Literatur

- AUSTIN, R. B., M. A. FORD and C. L. MORGAN (1989): Genetic improvement in the yield of winter wheat: a further evaluation. *J. agric. Sci., Camb.*, 112, 295-301.
- BATESON, W. (1909): *Mendel's principles of heredity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BHATTACHARYYA, M. K., C. MARTIN and A. M. SMITH (1993): The importance of starch biosynthesis in wrinkled seed shape character of peas studied by Mendel. *Plant Molec. Biol.*, 22, 525-531.
- BHATTACHARYYA, M. K., A. M. SMITH, T. H. N. ELLIS, C. HEDLEY and C. MARTIN (1990): 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.
- BISHOP, B. E. (1996): Mendel's opposition to evolution and to Darwin. *J. Heredity*, 87, 205-213.
- BLIXT, S. (1975): Why didn't Gregor Mendel find linkage? *Nature*, 256, 206.
- BLUMBERG, R. B. (ed.) (1997): *MendelWeb*. URL: <http://www.netSPACE.org/MendelWeb/>, World-Wide-Web Edition 97. 1, February 1997.
- CORCOS, A. F. and F. V. MONAGHAN (1987): Correns, an independent discoverer of Mendelism? II. Was Correns a real interpreter of Mendel's paper? *J. Heredity*, 78, 404-405.
- CORCOS, A. F. and F. V. MONAGHAN (1990): Mendel's work and its rediscovery: a new perspective. *Critical Reviews in Plant Science*, 9, 197-212.
- CORCOS, A. F. and F. V. MONAGHAN (1993): Gregor Mendel's experiments on plant hybrids, a guided study. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- CORRENS, C. (Hrsg.) (1905): *Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli 1866-1873, Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels*. Abhandlungen der mathematisch-physischen Klasse der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. 29, No. 3, 189-265.
- COXON, D. T. and D. R. DAVIES (1982): The effect of the r_a and r_b loci on the lipid content of the seed of *Pisum sativum*. *Theor. Appl. Genet.*, 64, 47-50.
- CZIHAK, G. (1984): *Johann Gregor Mendel (1822-1884), dokumentierte Biographie und Katalog zur Gedächtnisausstellung anlässlich des hundertsten Todestages mit Facsimile seines Hauptwerkes: „Versuche über Pflanzenhybriden“*. Druckhaus Nonntal, Salzburg.
- DARBISHIRE, A. D. (1911): *Breeding and the Mendelian discovery*. Cassell and Company, Ltd., London.
- DARWIN, C. (1859): *Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl*. Deutsche Übersetzung von Carl W. Neumann. Ausgabe 1963, Philipp Reclam jun., Stuttgart.
- DI TROCCHIO, F. (1991): Mendel's experiments: a reinterpretation. *J. History Biol.*, 24, 485-519.
- DI TROCCHIO, F. (1994): *Der große Schwindel, Betrug und Fälschung in der Wissenschaft*. Aus dem Italienischen von Andreas Simon. Campus Verlag, Frankfurt.
- DIERS, B. W., S. R. CIANZIO and R. C. SHOEMAKER (1992): Possible identification of quantitative trait loci affecting iron efficiency in soybean. *J. Plant Nutrition*, 15, 2127-2136.
- DOMONEY, C. and R. CASEY (1985): Measurement of gene number for seed storage proteins in *Pisum*. *Nucleic Acids Res.*, 13, 687-699.
- ECKE, W., M. UZUNOVA and K. WEISSLEDER (1995): Mapping the genome of rapeseed (*Brassica napus* L.). II. Localization of genes controlling erucic acid synthesis and seed oil content. *Theor. Appl. Genet.*, 91, 972-977.
- FALK, R. (1991): The dominance of traits in genetic analysis. *J. History Biol.*, 24, 457-484.
- FEHR, W. R. and H. H. HADLEY (1980): *Hybridization of crop plants*. American Soc. Agron. and Crop Sci. Soc. of America, Madison, Wisconsin, USA.
- FINCHAM, J. R. S. (1990): Mendel – now down to the molecular level. *Nature*, 343, 208-209.
- FISHER, R. A. (1936): Has Mendel's work been rediscovered? *Ann. of Science*, 1, 115-137.

- FOCKE, W. O. (1881): Die Pflanzen-Mischlinge, ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. Borntraeger Verlag, Berlin.
- FOX KELLER, E. (1995): Barbara McClintock, die Entdeckerin der springenden Gene. Aus dem Amerikanischen von Gerald Bosch. Birkhäuser Verlag, Basel.
- FROLOW, I. T. und S. A. PASTUSNY (1981): Der Mendelismus und die philosophischen Probleme der modernen Genetik. Autorisierte Übersetzung in deutscher Sprache herausgegeben von Rolf Löhner. Serie Wissenschaftliche Taschenbücher, Band 228, Akademie-Verlag, Berlin.
- GREENWOOD, C. T. and J. THOMSON (1962): Studies on the biosynthesis of starch granules. II. The properties of the components of starches from smooth- and wrinkled-seeded peas during growth. *Biochem. J.*, 82, 156–164.
- HARRER, G. (1995): Die Schöne und der Krötenküßer. Der Standard, 17. Februar 1995, Album, 1–2.
- HARTL, D. L. and V. OREL (1992): What did Gregor Mendel think he discovered? *Genetics*, 131, 245–253.
- HEMLEBEN, J. (1968): Charles Darwin in Selbstzeugnissen und Bilddokumenten. Serie rororo Bildmonographien, Rowohlt, Reinbek bei Hamburg.
- HUCKABEE, C. J. (1989): Influences on Mendel. *The American Biology Teacher*, 51, 84–88.
- HYNE, V., M. J. KEARSEY, D. J. PIKE and J. W. SNAPE (1995): QTL analysis: unreliability and bias in estimation procedures. *Molecular Breeding*, 1, 273–282.
- ILTIS, H. (1924): Gregor Johann Mendel, Leben, Werk und Wirkung. Verlag von Julius Springer, Berlin.
- JANICK, J. (1990): Gregor (Johann) Mendel (1822–1884). *Hort Science* 25, 1211–1212.
- KAMMERER, P. (1911): Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn*, 49, 72–110 (erschienen als „Festschrift zum Andenken an Gregor Mendel“).
- KELLENBARGER, S., V. SILVEIRA, R. M. MCCREADY, H. S. OWENS and J. L. CHAPMAN (1951): Inheritance of starch content and amylose content of the starch in peas (*Pisum sativum*). *Agron. J.*, 43, 337–340.
- KOOISTRA, E. (1962): On the differences between smooth and three types of wrinkled peas. *Euphytica*, 11, 357–373.
- LAMPRECHT, H. (1968): Die Grundlagen der Mendelschen Gesetze, Zur Kenntnis und Kritik der von Mendel erhaltenen Spaltungsverhältnisse. Verlag Paul Parey, Berlin.
- LANDER, E. S. and D. BOTSTEIN (1989): Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics*, 121, 185–199.
- MANSUR, L. M., J. H. ORE, K. CHASE, T. JARVIK, P. B. CREGAN and K. G. LARK (1996): Genetic mapping of agronomic traits using recombinant inbred lines of soybean. *Crop Sci.*, 36, 1327–1336.
- MARTIN, B., J. NIENHUIS, G. KING and A. SCHAEFER (1989): Restriction fragment length polymorphisms associated with water use efficiency in tomato. *Science*, 243, 1725–1728.
- MENDEL, G. (1866): Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines Brünn*, 4, 3–47. Als Facsimile in: CZIHAK (1984).
- MICHELMORE, R. W. and D. V. SHAW (1988): Character dissection. *Nature*, 335, 672–673.
- MONAGHAN, F. V. and A. F. CORCOS (1985): Mendel, the empiricist. *J. Heredity*, 76, 49–54.
- MONAGHAN, F. V. and A. F. CORCOS (1986): Tschermak: a non-discoverer of Mendelism, I. A historical note. *J. Heredity*, 77, 468–469.
- MONAGHAN, F. V. and A. F. CORCOS (1987): Tschermak: a non-discoverer of Mendelism, II. A critique. *J. Heredity*, 78, 208–210.
- NOVITSKI, C. E. (1995): Another look at some of Mendel's results. *J. Heredity*, 86, 62–66.
- ODENBACH, W., A. LAUDE und I. STÜHLER (1992): Amylose-Erbesen, eine Produktionsalternative – Biologische Grundlagen und züchterische Aspekte. Bericht über die 43. Arbeitstagung 1992 der Arbeitsgemeinschaft der Saatzuchtler in Gumpenstein, 45–51.
- OREL, V. (1971): Mendel and the evolution idea. *Folia Mendeliana*, 6, 161–172.
- OREL, V. (1996): Gregor Mendel: The first geneticist. Oxford University Press, Oxford, UK.
- PATERSON, A. H., E. S. LANDER, J. D. HEWITT, S. PETERSON, S. E. LINCOLN and S. D. TANKSLEY (1988): Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature*, 335, 721–726.
- PILGRIM, I. (1986): A solution to the too-good-to-be-true paradox and Gregor Mendel. *J. Heredity*, 77, 218–220.
- RADIN, J. W. (1996): Today's plant breeders increase tomorrow's food supply. *Agricultural Research (USDA)*, 44 (No. 8, August 1996), 2.
- ROBERTS, H. F. (1929): Plant hybridization before Mendel. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- SAPP, J. (1990): The nine lives of Gregor Mendel. In H. E. LE GRAND (ed.): *Experimental inquiries*. Kluwer Academic Publishing, Dordrecht, The Netherlands, 137–166.

- SIMMONDS, N. W. (1979): Principles of crop improvement. Longman Scientific & Technical, London.
- SMITH, A. M. (1988): Major differences in isoforms of starch-branching enzyme between developing embryos of round- and wrinkled-seeded peas (*Pisum sativum* L.). *Planta*, 175, 270–279.
- STEINBERGER, J. (1987): Untersuchungen über die Ausprägungstendenz botanischer Merkmale der zugelassenen Winterweizensorten. *Jahrbuch 1986, Bundesanstalt für Pflanzenbau, Wien*, 243–258.
- STEINBERGER, J. (1992): Registerprüfung. *Jahrbuch 1991, Bundesanstalt für Pflanzenbau, Wien*, 103–113.
- STUBER, C. W. (1995): Mapping and manipulating quantitative traits in maize. *Trends in Genetics*, 11, 477–481.
- TANKSLEY, S. D., N. D. YOUNG, A. H. PATERSON and M. W. BONIERBALE (1989): RFLP mapping in plant breeding: New tools for an old science. *Bio/Technology*, 7, 257–264.
- TSCHERMAK-SEYSENEGG, E. (1951a): Historischer Rückblick auf die Wiederentdeckung der Gregor Mendelschen Arbeit. *Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien*, 92, 25–35. In englischer Übersetzung erschienen in: *J. Heredity*, 42, 163–171.
- TSCHERMAK-SEYSENEGG, E. (1951b): Wien, der Ausgangsort des praktischen Mendelismus. *Z. Pflanzenzüchtg.*, 29, 262–275.
- TSCHERMAK-SEYSENEGG, E. (1958): *Leben und Wirken eines österreichischen Pflanzenzüchters, Beitrag zur Geschichte der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze und ihre Anwendung für die Pflanzenzüchtung.* Verlag Paul Parey, Berlin.
- WEBER, E. (1986): *Grundriß der biologischen Statistik, Anwendungen der mathematischen Statistik in Forschung, Lehre und Praxis.* 9. Auflage, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- WEBER, W. and G. WRICKE (1994): Genetic markers in plant breeding. *Advances in Plant Breeding, Supplement 16 to Plant Breeding, Paul Parey Scientific Publishers, Berlin.*
- WEILING, F. (1966a): J. G. Mendels „Versuche über Pflanzen-Hybriden“ und ihre Würdigung in der Zeit bis zu ihrer Wiederentdeckung. *Der Züchter*, 36, 273–282.
- WEILING, F. (1966b): Hat J. G. Mendel bei seinen Versuchen „zu genau“ gearbeitet? – Der Chi-Quadrat-Test und seine Bedeutung für die Beurteilung genetischer Spaltungsverhältnisse. *Der Züchter*, 36, 359–365.
- WEILING, F. (1989): Which points are incorrect in R. A. Fisher's statistical conclusion: Mendel's experimental data agree too closely with his expectations? *Angew. Botanik*, 63, 129–143.
- WUKETTITS, F. M. (1983): *Biologische Erkenntnis: Grundlagen und Probleme.* Serie Uni-Taschenbücher, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- WUNDERLICH, G. (1984): Zu Gregor Mendels 100. Todestag. *Agrarwelt (Wien)*, Jg. 1984 (30. April 1984), 9.

Danksagung

Die Autoren danken H. Grausgruber, E. Novak und J. Novak für Anregungen und die Durchsicht des Manuskriptes.

Anschrift der Verfasser

Dr. Johann Vollmann und O. Univ.Prof. Dr. Peter Ruckebauer, Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Universität für Bodenkultur Wien, Gregor Mendel-Str. 33, A-1180 Wien.