

### 第3章 植物雑種の実験

メンデルは聖トーマス大修道院の庭を散策するのが常で、散歩中に見た園芸植物の中に「変わりもの」があることに気づいた。この変異現象に興味をもったメンデルは、エンドウマメを実験材料に選び、「変わりもの」を標準品種・系統と掛け合わせて作った子孫を調べると「変わりもの」の性質が子孫の中で安定して現れることがあることを見いだした。およそ2年間の予備的な実験を経て、1956年には、修道院の裏庭にあった畑と温室を実験場に、従僕とともにエンドウマメを相手に本格的な雑種の研究を始めた。用意周到に計画した8年間に及ぶ膨大な交配実験から得た実験データの綿密な数量的解析を経て、1865年2月8日と3月8日の2回、ブルノ博物学協会の例会で実験結果を発表し、翌1866年に同会の雑誌に「植物雑種の実験」という題目のドイツ語論文として公表した（注1）。今日私達が知る優性の法則、分離の法則と独立の法則からなるメンデルの遺伝の三法則は、親から子へ遺伝する特定の形質が対応する特定の遺伝因子によって支配されていること、雑種の子孫で見られる形質の分離は両親がもつ遺伝子の一つずつを分配された配偶子の無作為（ランダム）な組み合わせによることを明らかにしている。

以下に、メンデルの論文「植物雑種の実験」に書かれた内容のうち論文の理解に必要不可欠と思われる項目について見ていくことにする。「植物雑種の実験」は遺伝に関する科学的概念が未だ存在せず、遺伝現象を記述するための述語も存在しない時代に書かれた。論文は「法則」の発見に至るメンデルの思考を忠実に辿って書かれており、その内容は正確で緻密である。メンデルは記号を考案して結果を説明しているが、今日の科学論文では一般的な図表を用いてデータを説明することもなく、引用論文の記載もない。そこで本章では適宜に図を補った。なお、記述には読み難い部分もあるが、原文の香りが伝わるように、敢えて原著の表記法を尊重することにした。具体的には、現在の述語でいう形質は形態あるいは性質、遺伝子は因子、特定の形態・性質に関して対照的な対をなす対立遺伝子は対照的な形態・性質などとメンデルが用いたままの述語を用いた（注2）。さらに、メンデルが重要として斜体文字で記述した部分は本章

でも斜体とした。

## 1 項) 序論

序論では、研究を手がけた動機、目的と意義が簡潔に述べられている。メンデルはまず、「花色の異なる新しい変異を備えた観賞用の園芸植物を手に入れようとして行った人為的な交配実験から得た経験に触発されて、この実験を始めた」と語る。続いて実験の内容に触れて、「同一種間の交配では、雑種がいつも驚くほど同じ性質を示す法則性に興味を引かれたことから、雑種の自殖（自家受粉）後代でどのような子孫が現れるかを追跡調査する目的で実験を行った」と説明している。

メンデルの興味は、交雑によって安定した雑種型ができるかどうかにあった。そこで、メンデルは先行する研究者であったヨーゼフ・ケールロイター、カール・ゲルトナーの他3名の研究者の名を挙げて、彼らが生涯の一部を捧げてきた辛抱強い観察、特にゲルトナーが著書「植物界における雑種の形成」で記録した価値ある観察がこの問題に与えた貢献に敬意を払いつつ、当時の現状を次のように分析している。「雑種の形成と子孫の発達を支配する一般的な法則が明らかでない」、「雑種に関する完全な知識を得るための十分な実験計画が練られていない」、「雑種の子孫で出現する変異型（雑種型）の数およびそれらの統計的な関係が確証されていない」。その上で、企てた雑種の研究は、「比較的小さなグループの植物を対象とした限定的なものではあるが、前例のないほどに詳細で完璧な計画に沿って、8年もの歳月をかけて実施した実験であり、生物進化に関して過小評価できない価値をもつ望ましい結果をもたらすものである」と控えめだが誇らしく述べた後で、「読者の批判を待ちたい」との希望で序論を締めくくっている。

## 2 項) 実験材料の選択

メンデルは、この項で、「すべての実験の価値と有効性は、そのために使われ

た材料が適切であるかどうか、またそれを目的にかなったやり方で使ったかどうかにかかっている」と書いて、実験材料と方法の重要性を強調している。メンデルは、実験計画で用いる植物が備えるべき二つの特徴、すなわち、一定あるいは安定した識別可能な形態や性質を示すこと、雑種の開花期に他植物体の花粉による予期しない受粉が起こらないこと、または人為的な操作でそれを避けることが可能であること、さらに、雑種とその後代の稔性（種子の着粒率）に悪影響がないこと、雑種どうしの関係と雑種と親植物との関係を明らかにするために得られた子孫は「例外なく」全て評価の対象とすることの重要性を指摘している。こうした条件を勘案した上で、メンデルは、特有な花の構造を示すマメ科 (*Leguminosae*) 植物に着目し、エンドウ属 (*Pisum*) のエンドウマメ (*Pisum sativum* L.) を目的に最も適した実験材料に選んだ。

続いてメンデルは、エンドウマメの特徴を以下の様に詳細に説明し、安定で容易かつ確実に識別できる形態・性質を備えた系統があること、雑種の稔性が親植物と同等に正常であること、雌蕊と雄蕊が竜骨弁の内部に閉じ込められていて、雌蕊による雄蕊からの花粉の受け取り（受粉）が開花の前に行われ、ほぼ完全な自家受精であること、面倒ではあるが、開花前の花から竜骨弁を除去し、ピンセットで雄蕊を除去した後に、別の系統の花粉を刷毛で母植物の花柱に着けることで交配が可能であること、圃場と温室のどちらでも栽培可能であること、世代時間が比較的短いことを、エンドウマメを実験材料に選んだ根拠として挙げている。実際にメンデルは種子商人から購入した 34 品種・系統のエンドウマメを 2 年間かけて育て、上記の条件に適った 22 品種・系統を選抜し、以後の交配実験に用いた。メンデルは選んだ系統の分類学上の位置づけについても、専門家の見解を紹介し、これを論拠に、自身の選択の正当性を主張している。メンデルが選んだ 22 品種・系統には、実は品種と亜種だけでなく近縁の別種 (*P. quadratum*, *P. sacchratum*, *P. umbellatum*) が含まれていたが、メンデルはこれらの区別は、事実上困難であるうえに、問題とする実験の目的にとって、さして重要ではないと述べている（注 3）。

### 3 項) 実験の区分と配置

メンデルは、「ひとつあるいは複数の性質について安定して相違する親植物を交配で組み合わせると、親植物が持つ共通の性質は変わることなく雑種とその子孫に安定して伝えられるが、親植物で対の形で相違する性質はそれぞれ雑種で合一して新しい性質を示し、その子孫で様々に変化して現れることを多くの実験が明らかにしている」という、他の研究者が過去の実験から得た観察結果を引いて、明瞭な対の形で相違する性質が示すそのような変化が後代で現れる法則を見いだすことが実験の目的であるから、実施する実験は「両親がもつ安定して相違する性質の数と同じだけの個別実験で成立する必要がある」と指摘している。

メンデルは、茎の長さ、葉の大きさ、花のつき方と色と大きさ、花梗の長さ、莢の色と形と大きさ、種子の形と大きさ、種皮の色とアルブミンの色（注4）からなる15の異なる性質を調査し、識別が明瞭で誤りなく現れ、目的に最も叶った7つの性質を最終的に選び出した。なお、以下に示すメンデルが選んだ7つの性質のうち第1と2の性質は、種子の性質だから、雑種個体につく種子の観察で直接に判定が可能だが、その他の性質は雑種種子を育てた雑种植物体でのみ評価が可能だから、判定に時間がかかった（注5）。第3の性質は種皮の色と花の色の二つに関する性質でどちらも母植物体が示す性質であり、子孫では常に同一の組み合わせで発現する。メンデルはこれらの性質（5項の図9を参照）を、評価する際に注意すべき点と合わせて、以下のように丁寧に記載し説明している。

1. 完熟種子の形態：表面が滑らかで丸い種子（丸種子）とシワ状となる種子（シワ種子）。丸種子でもシワが時折観察されるが、そうしたシワは表面のみに表れるのに対して、シワ種子は、近縁種の *P. quadratum* が示すような、不規則に角張った種子の内部にまで及ぶ深いシワを安定して表す。

2. 子葉の色：黄色の子葉（黄色種子）と緑色の子葉（緑色種子）。黄色種子の実際の色は、うすい黄色か輝く黄色あるいはオレンジ色で色調には一定の幅が

あるが、緑色はどれも濃い緑色である。種皮は透明だから、内部にある子葉の色は外部からの観察で容易に識別が可能である。

3. 種皮の色と花の色：すみれ色の種皮・すみれ色の花（すみれ色の花と呼ぶ）と灰色の種皮・白色の花（白色の花と呼ぶ）。種皮の実際の色は、灰色種皮では白色で、すみれ色種皮では灰色あるいは灰褐色か皮革褐色ですみれ色の斑点があったりなかったりする。すみれ色の種皮をもつ種子から育てた植物体は紫色の側方翼弁のあるすみれ色の花をつけ、茎の葉腋に赤みがかった斑点がある。灰色（白色）の種皮をもつ種子から育てた植物体の花は全て白色であるが、種子は煮ると暗褐色に変色する。

4. 完熟した莢の形：膨らんだ莢とくびれた莢。膨らんだ莢は莢全体が膨らんでおり、一方、くびれた莢は、*P. saccharatum* のもつ形質と同じで、内部の種子の位置を反映して表面に現れるくびれが明瞭である。

5. 未熟な莢の色：緑色の莢と黄色の莢。緑色の莢は実際には薄い緑色か濃い緑色で、黄色の莢は鮮やかな黄色を示し、茎、葉脈と萼も同様に鮮黄色である。

6. 花のつき方：茎（主軸）に沿って花が散在してつく腋性花序と茎の先端に花がつく頂性花序。頂性花序では、*P. umbellatum* のように、茎の上部に花が笠のような形につく。

7. 茎の長さ：茎が長く背が高い（長い茎）と茎が短く背が低い（短い茎）。判定を確かにするために、長い茎では長軸の長さが6～7フィートのものを、短い茎では0.75～1.5フィートのものを実験に供した。

続いてメンデルは交配実験の区分、配置と植物体の栽培条件について述べるが、重要な関連事項は結果の項に回して、ここではメンデルが交配に用いた個体数とともに、強調した以下の注意事項を見てみる。メンデルは、性質1から7について、それぞれ15、10、10、10、5、10、10個体を母個体（種子親）に

用いて実験を始めた。さらに、雑種を作る際には、多くの個体から生育の旺盛なものだけを交配親に選んだ。生育の良くない材料では、後代で開花が見られず結実が不良なものが出現し、予期しない誤った結果を得る可能性が高いからである。望まない受粉をさけるために、昆虫、特に竜骨弁を押し開いて花の中に卵を産みつけるエンドウゾウムシには特別の注意を払った。加えて、両親の貢献度を比較するために、全ての組み合わせで母親と父親（花粉親）を交互に換えた正逆交雑を実施している。

以下は結果である。メンデルは各項のはじめにまず実験で得られた結果を結論的に取りまとめ、その後にそれぞれ解説を加えている。

#### 4 項) 雑種の性質・形態

メンデルは、鑑賞用の園芸植物で行った実験から、「葉の形や大きさ、植物体各部の毛の有無など少数の性質については、雑種が親の中間型となる場合が認められるが、明瞭に対照的な性質については、両親のどちらか一方が著しい優位性を占め、他方が雑種では認められないような性質がある」という観察結果を他種で既に得ていたが、エンドウマメで行った交配実験の結果はまさにそれを確認するものであった。

調査した 7 対の性質のそれぞれについて、異なる両親間の雑種は常にどちらか一方の親と区別できないほど似ていた。ここでメンデルは、雑種への伝達が完全でほとんど変化が見られなかった親の性質、すなわち雑種で表れた性質を優性、雑種で表れなかった性質を劣性と呼んだ（注 6）。

7 対の性質について雑種で表れた優性の性質は、丸種子、黄色種子、すみれ色の花、膨らんだ莢、緑色の莢、腋生および長い茎で、一方、雑種で表れなかった劣性の性質は、それぞれシワ種子、緑色種子、白色の花、くびれた莢、黄色の莢、頂生および短い茎だった（5 項の図 9 を参照）。雑種では両親のどちらか一方の性質のみが表れるとするこの現象は後に優性の法則（メンデルの第三

法則)と呼ばれることになる。なお、最後の性質(茎の長さ)について、メンデルは、雑種が優性の親よりも大きな値を示すこと、すなわち現在では雑種強勢(ヘテロシス)として知られている現象に気がつき、これについて注意を促している。

## 5 項) 雑種の第一世代 ( $F_2$ 世代)

メンデルは、まず以下の重要で決定的な結果を述べる。すなわち、調査した 7 対の性質の全てについて、例外なく、雑種第一代の  $F_1$  世代を自殖(自家受精)した雑種第二代の  $F_2$  世代では、優性の性質とともに劣性の形質が再び出現し、しかも優性の性質を表す個体と劣性の性質を表す個体の出現頻度は常に 3 : 1 の割合であることを明らかにする。この現象は、現在では分離の法則(メンデルの第一法則)と呼ばれる。

なお、メンデルの論文では雑種世代の表し方について、現在の表記法とは異なり誤解を招く表現が用いられている。すなわち、メンデルは雑種当代の  $F_1$  を雑種と呼び、 $F_1$  の自家受粉で得られた雑種第 2 代の  $F_2$  を雑種から導かれた雑種第一世代と呼んでいるが、混乱を避けるために、ここでは現在の表記法に従って、それぞれ雑種第一代  $F_1$  あるいは単に  $F_1$ 、雑種第二代  $F_2$  あるいは単に  $F_2$  と表示することにする。

以下は具体的な実験結果である。なお、正逆交雑で得た雑種でも全く同じ結果だったから、メンデルは両者をまとめて数量的に取り扱っている。

### 実験 1) 種子の形態について

実験 2 年目に 253 個体の雑種第一代  $F_1$  から、自殖により 7,324 個の雑種第二代  $F_2$  種子を得た。そのうち丸種子が 5,474 個、角張ったシワ種子が 1,850 個で、両者の比率は 2.96 対 1 であった。

### 実験 2) 種子の子葉の色について

実験 1 と同様に、258 個体の  $F_1$  から 8,023 個の  $F_2$  種子を得た。そのうち黄色種子が 6,022 個、緑色種子が 2,001 個で、両者の比率は 3.01 対 1 であった。

ここで、メンデルは、実験 1 では母親として用いた 15 個体の雑種個体のうち 10 個体、実験 2 では 10 個体すべての母親雑種個体について、個体ごとに生データを示している。示された生データでは、実験 1 では優性：劣性を表した  $F_2$  種子の観測数が 19 : 10 (1.9:1) から 28:6 (4.7:1) まで振れており、実験 2 では同じく 24 : 13 (1.8:1) から 44 : 9 (4.9:1) まで観測数が振れている。上に挙げた  $F_2$  世代の分離比は、得られた結果をそれぞれ実験ごとに取りまとめた平均値である。

実験 3 で調査した花の色、実験 4 の莢の形、実験 5 の未熟な莢の色、実験 6 の花のつき方および実験 7 の茎の長さに関する結果はそれぞれ、3.15:1 (全観察数 929 個体)、2.95:1 (1,181 個体)、2.82:1 (580 個体)、3.14:1 (858 個体)、2.84:1 (1,064 個体) で、実験結果全体として集計すると、優性が 2.98 で劣性が 1、すなわち  $F_2$  全体の分離比は 3:1 の近似であった。なお、メンデルは両親のどちらか一方の性質に移りつつあるような中間体は全く観察できなかったと述べている。

以上の 7 つの性質全てで得られた結果を図 8 に取りまとめた。



エンドウマメの7つの性質と一因子交配におけるF<sub>2</sub>の分離（図9）

丸種子  5,474	シワ種子  1,850	黄色種子  6,022	緑色種子  2,001
すみれ色の花  705	白色の花  224	膨らんだ莢  882	くびれた莢  299
緑色の莢  428	黄色の莢  152	腋性花序  651	頂性花序  207
長い茎  787	短い茎  277	左が優性、右が劣性 下の数字はF <sub>2</sub> における観察数	

メンデルは以上の結果から、優性という性質は、優性親が示す性質と雑種の性質という二つの違った意味を併せもつという重要な推論に到達する。すなわち、優性を示すF<sub>2</sub>個体は、優性親型と雑種型の2グループからなり、優性親型は、全ての次代すなわち雑種の第三世代F<sub>3</sub>の個体に親がもつ優性の性質を伝える安定親型であるが、一方、雑種型は、F<sub>2</sub>世代と同様にF<sub>3</sub>世代でも優性と劣性が3:1の比で再び分離するはずであると推論して、以下の実験に進んでいる。

## 6 項) 雑種の第二世代 (F<sub>3</sub> 世代)

メンデルの予想通り、雑種第一代 F<sub>1</sub> では表れず、第二世代 F<sub>2</sub> で劣性親の性質を再び表した個体の性質は次の第三世代 F<sub>3</sub> でも変化せず劣性であった。F<sub>2</sub> で優性親の性質を示した個体では状況が異なり、その 3 分の 2 の F<sub>3</sub> は F<sub>2</sub> と同様に再び優性と劣性を 3:1 の割合で生じた。すなわち 3 分の 2 の優性個体は雑種型の振る舞いを示したが、残りの 3 分の 1 は優性親の性質のみを表し安定親型となった。

### 実験 1) 種子の形について

F<sub>2</sub> の丸種子から 565 の F<sub>2</sub> 個体を得た。そのうち、3 分の 1 の 193 個体は F<sub>3</sub> で丸種子のみをつける安定親型であった。一方、残り 3 分の 2 の 372 個体は F<sub>3</sub> で丸種子とシワ種子を 3:1 の割合でつける雑種型であった。このように、F<sub>2</sub> 世代で優性を示した個体のうち、雑種型個体と安定親型個体の割合は 1.93:1 だった。

### 実験 2) 種子の子葉の色について

F<sub>2</sub> の黄色種子から 519 の F<sub>3</sub> 個体を得た。そのうち、3 分の 1 の 166 個体は F<sub>3</sub> で黄色種子のみをつける安定親型を示し、残り 3 分の 2 の 353 個体は F<sub>3</sub> で黄色種子と緑色種子を 3:1 の割合でつける雑種型であった。このように、F<sub>2</sub> 世代で優性を示した個体のうち、雑種型個体と安定親型個体の割合は 2.13:1 だった。

他の 5 対の性質 3 から 7 については、F<sub>2</sub> 世代で優性を示したそれぞれ 100 個体を選び、各 F<sub>2</sub> 個体から得たそれぞれ 10 個の F<sub>3</sub> 種子を用いて F<sub>3</sub> 世代を育てた(注 7)。雑種型個体と安定親型個体の出現数を性質 3 から 7 それぞれで見ると、64:36、71:29、60:40、67:33、72:28 であった。供試数が少なく、性質 6 以外では 2:1 の分離比からのずれが見られ、特に性質 5 では 60:40 とずれが大きかった。そこで性質 5 について再度実験を繰り返し、3 今度は 65:35 という分離を得た。実験結果全体をまとめて見ると、F<sub>2</sub> で優性を示した個体の 3 分の 2

が雑種型で、残りの 3 分の 1 はすべて安定親型の優性を示し、その比は 2:1 の近似であった。

メンデルは、ここで、 $F_2$  で観察された優性と劣性の割合 3:1 は、正確には雑種型 2: 優性安定親型 1: 劣性安定親型 1 の意味をもつと説明する。すなわち、雑種当代  $F_1$  の自家受粉で得た  $F_2$  世代の子孫の性質を雑種型と安定な両親型に別けてみると、それらの比は 2:2 であり、安定な両親型では優性型と劣性型が 1:1 の割合で生じ、全体として 2:1:1 となると表現している。雑種  $F_1$  の中で合一した両親の性質が、 $F_2$  ではそのまま変化することなく、安定親型として雑種型と同数だけ出現するという事実は、メンデルの粒子説の根幹をなす法則である。

## 7 項) 雑種のその後の世代

雑種の子孫が  $F_2$  および  $F_3$  世代で安定親型と雑種型に分かれて展開する割合は、後代世代でも同様であろうと推定したメンデルは、さらに実験を継続し、実験 1 と実験 2 については  $F_7$  世代まで、実験 3 と 7 では、少ない供試数ではあったが、 $F_6$  世代まで、実験 4、5 と 6 では  $F_5$  世代まで交配を進めて同様の結果、すなわち、雑種型: 安定優性親型: 安定劣性親型が 2:1:1 の割合で分離したと結論している。

ここで、メンデルは遺伝学を学ぶ学生諸君に不人気の数式を導入する。ある 1 対の対照的な性質について、二つの安定親型のうちで優性の性質を  $A$  で、劣性の性質を  $a$  で表せば、両者が合一した雑種の性質は  $Aa$  で、この二つの対立的な性質が関与する交配子孫の系列は  $A+2Aa+a$  という展開級数で現されると説明する。ここで注意が必要である。メンデルは表現型と遺伝子型を同様の記号で表している。現在の生物学や遺伝学の教科書では、対立遺伝子を優性の  $A$  および劣性の  $a$  とイタリックで表記し、従って雑種  $F_1$  の遺伝子型は  $Aa$ 、 $F_1$  が作る雌雄の配偶子の遺伝子型は  $A$  と  $a$  だから、 $F_2$  における遺伝子型は、 $(A+a) \times (A+a)$  の展開項として  $1AA + 2Aa + 1aa$  と現され、表現型は  $3[A] : 1[a]$  と現されることになる。メンデルの表記法  $A+2Aa+a$  は、2 種類の安定親型と 1 種類の雑種

型の性質・形態が出現することを強調したものである。

なおメンデルは、雑種が作る子孫の半数は雑種型で、残りの半数からは両親のそれぞれの性質を備えた安定型が 1:1 の比で出現するという期待に基づいて、自家受粉を続けて得られる雑種  $n$  世代の子孫では全体として  $A : Aa : a$  が  $2^{(n-1)} - 1 : 2 : 2^{(n-1)} - 1$  となることを導きだす（注 8）。従って、メンデルの雑種第 10 世代（ $F_{11}$  世代）では、2,048 個体のうち 1,023 個体がそれぞれ優性か劣性の安定親型で、雑種個体はわずか 2 個体となると予想できる。

この予想は、自家受粉を続ければ、子孫は安定な両親型に回帰し、雑種型は急速に失われるとしたゲルトナーやケールロイターたちの予想と結果的に同じだが、メンデルはこれに実験的な確固とした裏付けを与えたことになる。ゲルトナーとケールロイターが示唆し、メンデルが実験結果から裏付けた事実、すなわち雑種こそが選択の余地を残すという事実は、多様性がなければ選択も集中もないという意味で、進化を考える際の重要な原則である（注 9）。

## 8 項）複数の性質を共有する雑種の後代

ここまでは一つの性質に着目した一因子に関する実験だったが、メンデルはさらに進んで、複数の対照的に異なる性質を併せ持つ両親間の雑種でも同じような伝達様式が見られるかどうかを知ろうと試みた。この場合には、雑種の性質は、より多く優性の性質をもつ一方の親型にいつでもほぼ完全に収敛することが実験の結果から明らかだった。例えば、背が低く、頂性で、膨らんだ莢をつける個体を種子親にして、背が高く、腋性で、くびれた莢をつける個体を花粉親にした場合には、雑種は優性の膨らんだ莢をつける点でのみ種子親に似ることになる。もし一方の親が優性の性質のみを示す場合には、雑種は親とほとんど区別できないか全く同じ性質を示すことになる。

### 実験 1) 種子の形と子葉の色に関する 2 因子交配について

丸・黄色種子を着粒する母親と、シワ・緑色種子を着粒する花粉親の交配で得た  $F_1$  丸・黄色種子から得た 15 個体を自殖して、556 個の  $F_2$  世代の分離を調べたところ、丸・黄色種子が 315 個、丸・緑色種子が 108 個、シワ・黄色種子が 101 個、シワ・緑色種子が 32 個得られた。

二因子交配における  $F_2$  世代の分離 (図 10)



以上 4 種類の性質を示した  $F_2$  種子の全てから  $F_2$  世代の植物を育て、さらに  $F_2$  植物の自家受粉で得られた  $F_3$  世代の種子をそれぞれ調べた。植物体を得ることができなかった 11 個の丸・黄色種子と、着粒しなかった植物体 3 個体を除いた結果は以下の通りだった。二つの性質についてともに優性の丸・黄色  $F_2$  種子からは 301 個体の  $F_3$  世代が得られ、そのうち 38 個体は丸・黄色種子のみを着粒したが、65 個体からは丸・黄色と丸・緑色が、60 個体からは丸・黄色とシワ・黄色が、138 個体からは丸・黄色、丸・緑色、シワ・黄色とシワ・緑色の種子が分離した。さらに、シワ・黄色種子から得た 96 個体の  $F_3$  世代のうち 28 個体はシワ・黄色種子のみをつけ、68 個体からはシワ・黄色とシワ・緑色の種子が得られた。同様に、108 個の丸・緑種子から得た 102 個体の  $F_3$  世代のうち

35 個体は丸・緑色種子のみをつけ、67 個体からは丸・緑色種子とシワ・緑色種子が得られた。シワ・緑色種子から得た 30 個体がつけた種子は全てシワ・緑色種子で劣性の安定親型であった。

ここで母親の二つの優性の性質をそれぞれ  $A$ ,  $B$  で表し、父親の二つの劣性の性質を  $a$ ,  $b$ 、雑種の性質を  $Aa$ ,  $Bb$  で表せば、上で得られた  $F_3$  の結果は、二つの性質がともに優性の  $A$ ,  $B$  を示した計 301 個体では、そのうち 38 個体が  $AB$ 、65 個体が  $ABb$ 、60 個体が  $AaB$ 、138 個体が  $AaBb$  であったことになる。メンデルは残りの 3 種類、すなわちどちらか一方の性質のみ優性のグループ ( $Ab$ ,  $aB$ ,  $aBb$ ,  $Aab$ ) に属する 198 個体と両方の性質について劣性のグループ ( $ab$ ) 30 個体も含めて同様の解析データを示した上で、全体を 9 種類のグループに分けた。その内訳は以下の通りである。

38 個体が  $AB$ 、35 個体が  $Ab$ 、28 個体が  $aB$ 、30 個体が  $ab$ 、65 個体が  $ABb$ 、68 個体が  $aBb$ 、60 個体が  $AaB$ 、67 個体が  $Aab$ 、138 個体が  $AaBb$

さらに、この結果を安定親型と雑種型で分類したメンデルは、全体を以下の 3 つの基本的なグループに分類している。

第 1 群	$AB$ , $Ab$ , $aB$ , $ab$ (両方の性質が安定親型)	平均 33 個体
第 2 群	$ABb$ , $aBb$ , $AaB$ , $Aab$ (一方が安定親型、他は雑種型)	平均 65 個体
第 3 群	$AaBb$ (両方が雑種型)	138 個体

第 1 群を構成する 4 種類のうち  $AB$  と  $ab$  は両方の性質について優性の安定親型か劣性の安定親型であり、 $Ab$  と  $aB$  は一方について優性の安定親型で他方は劣性の安定親型であって、各種類がそれぞれ平均して 33 個体ずつ現れたことになる。第 2 群を構成する 4 種類  $ABb$ 、 $aBb$ 、 $AaB$  と  $Aab$  はどれも一方の性質について優性または劣性の安定親型で、他方については雑種型であって、4 種類がそれぞれ平均 65 個体ずつ現れた。最後の第 3 群は両方の性質について雑種型で、その出現数は 138 個体であった。

従って、3 群を構成する個体数の平均比率は 1 : 2 : 4 の近似であったことになる。さらに、以上の 3 群を構成する 9 種類の各項をまとめると、 $(AB + Ab + aB + ab) + (2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab) + (4AaBb)$  となることから、メンデルは、二つの性質の組み合わせシリーズの各項は  $(A+2Aa+a) \times (B+2Bb+b)$  の展開項であると結論する。

メンデルは論文で記述していないが、これを表現型に従ってまとめれば、二因子交配における  $F_2$  世代の分離比は、おなじみの、 $[AB] : [Ab] : [aB] : [ab] = 9 : 3 : 3 : 1$  となる。

実験 2) 実験 1 の 2 種類の性質（種子の形と子葉の色）に、第 3 の性質である花の色（すみれ色の花か白色の花）を加えた 3 因子交配について

解析の対象となる因子の数が 3 つだから当然だが、メンデルは、全ての実験のうち、この実験に最も多くの時間と労力をかけた。実験 1) と全く同じ解析と推論から、3 種類の異なる性質を合わせもつ雑種 24 個体に着粒した 687 個の種子と、それらを育てて得た 639 の植物個体を対象に、交配で得た全体の結果を以下の様にとりまとめた。

すなわち、花の色に関する優性の性質を  $C$  で、劣性の性質を  $c$  で表すと、全体のシリーズは、 $(A+2Aa+a) \times (B+2Bb+b) \times (C+2Cc+c)$  の展開項として、次のようになる。

$$ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AabC + 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AabCc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc$$

これを表現型に従ってまとめれば、 $[ABC] : [ABc] : [AbC] : [aBC] : [Abc] : [aBc] : [abC] : [abc] = 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1$  が得られる。

メンデルは、実験 1) と同様に、展開級数の 27 項を含む上記の結果を安定親型と雑種型に着目して分類し、両親が 3 対の性質・形態について異なる雑種の子孫の展開は全体として以下の 4 つの群に分類されるとした。

3 つの性質がすべて安定親型	(ABC, Abc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc)
2 つが安定親型で 1 つが雑種型	(ABCc, AbCc, aBCc, abCc, ABbC, Abbc, aBbC, aBbc, AaBC, AaBc, AabC, Aabc)
1 つが安定親型で 2 つが雑種型	(ABbCc, aBbCc, AaBCc, AabCc, AaBbC, AaBbc)
3 つ全てが雑種型	(AaBbCc)

各群の平均構成数はそれぞれ、10 個体 (7 から 11)、19 個体 (14 から 25)、43 個体 (36 から 49)、78 個体で、これは 10 個体 : 20 個体 : 40 個体 : 80 個体の近似であり、比率は 1 : 2 : 4 : 8 に極めて近い。

ここでメンデルは他の形質についても、供試数は少ないが、2 つおよび 3 つの因子を組み合わせた実験を行い、ほぼ同様の結果を得たと報告している。メンデルは「複数の明確に区別できる性質を組み合わせた雑種の子孫では、対となる性質の一連の組み合わせ項が現れるが、それらは両親がもつそれぞれ対をなす異なる性質の互いに独立な組合せの結果として生じる」とする結論を導いている。これは現在、私達がメンデルの独立の法則 (第 2 法則) と呼ぶものである。

メンデルは、以上の推論から、両親で異なる性質の数が  $n$  対あるとすれば、雑種で生じる組み合わせシリーズの構成数は  $3^n$ 、シリーズに属する個体の数は  $4^n$  で、そのうち安定親型は  $2^n$  であると予想する。その上で、7 対の異なる性質を対象にしたエンドウマメでは、独立の法則に従って期待される  $2^7 = 128$  種類の安定親型の全てが実際に得られたと述べ、この結果は、「ある植物種の複数系統で見られる安定な性質が、人為的な自家受精を繰り返すことで、法則に従って可能な全ての組み合わせとして取得可能である」ことの具体的な根拠であると結論している。



## 9 項) 雑種が作る生殖細胞

メンデルはさらに、雑種の子孫に現れる優性あるいは劣性の安定親型および雑種型と雑種が作る配偶子（卵細胞と花粉）との関係を明らかにする目的で、それまでに得られた結果に考察を加え、重要な仮説を提唱する。この仮説は、「雑種の子孫では、安定親型が全ての可能な組み合わせで出現する」という事実に基づいて提唱されている。メンデルの推論と導かれた仮説は以下の通りである。

「雑種の子孫では可能な全ての組み合わせをもつ安定な親型が現れる。安定な親型は胚珠で作られる卵細胞と葯で作られる花粉細胞が同じ性質をもつ場合にのみ可能であるから、雑種で安定な親型が生じるためには、どちらの配偶子でも、正確に同じ性質を備えた因子の関与がなければならない」。この記述から、私達は、安定な親型の性質を示す子孫が雑種から形成されるためには、当該の性質を決める同種の因子が両親から供給される必要があることをメンデルが明確に主張していたことを知る。さらに、「各性質を担う卵細胞と花粉細胞が雑種の胚珠と葯で同数だけ作られ、それらが無作為に受精する」と推定し、これらを確認するために、メンデルは以下の実験を実施した。

メンデルが実施した実験は、種子の形と色に関する以下の4通りの実験だった。ここで種子親の性質を  $AB$  ( $A$ は丸種子、 $B$ は黄色種子)、花粉親の性質を  $ab$  ( $a$ はシワ種子、 $b$ は緑色種子)とすれば、各実験は以下のようにまとめられる。

実験1と2は、それぞれ雑種植物体が作る  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$  の卵細胞を、元の親植物体が作る  $AB$  あるいは  $ab$  花粉で受精させる交配で、その目的は、雑種が作る卵細胞の構成を明らかにすることであった。

実験3と4は、元の親植物体が作る  $AB$  あるいは  $ab$  の卵細胞を、雑種植物が作る花粉  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$  で受精させる交配で、その目的は、雑種が作る花粉細

胞の構成を明らかにすることであった。

雑種植物体が作る配偶子と元の親植物体が作る配偶子の交配を戻し交配と呼び、特に劣性安定型の親植物体を花粉親に用いて雑種植物と交配する場合は、次代の子孫の表現型の分離が雑種植物体の作る配偶子の分離を直接に表すために便利な交配様式で、これを現在では検定交配と呼んでいる。

ここでメンデルは、雑種植物体が作る卵細胞と花粉の種類がどれも同数だけ作られ、それらの無作為な受精で生じる全ての子孫が生存可能であると仮定すれば、以上の4通りの交配実験から、それぞれ

実験1では  $AB, ABb, AaB, AaBb$  型

実験2では  $AaBb, Aab, aBb, ab$  型

実験3では  $AB, ABb, AaB, AaBb$  型

実験4では  $AaBb, Aab, aBb, ab$  型

が同数得られると期待した。実験1と3の結果および2と4の結果はそれぞれ同一の結果を与えると期待されたが、得られた結果はまさにその通りであった。すなわち

実験1 98個の丸・黄色種子

実験3 94個の丸・黄色種子

実験2 31個の丸・黄色種子、26個の丸・緑色種子、22個のシワ・黄色種子、  
26個のシワ・緑色種子

実験4 24個の丸・黄色種子、25個の丸・緑色種子、22個のシワ・黄色種子、  
27個のシワ・緑色種子

メンデルは以下のデータを示して、さらに念押しをする。

実験1で得た90個体、実験3で得た87個体、実験2で得た110個体、実験

4 で得た 98 個体を用いて、それぞれの自殖次世代を調べ、以下の結果を得た。

- 実験 1 20 個体が丸・黄色 ( $AB$ ) のみ、23 個体が丸・黄色あるいは丸・緑色 ( $ABb$ )、  
25 個体が丸・黄色あるいはシワ・黄色 ( $AaB$ )、22 個体が丸・黄色、  
シワ・黄色、丸・緑色あるいはシワ・緑色 ( $AaBb$ ) の種子
- 実験 3 25 個体が丸・黄色 ( $AB$ ) のみ、19 個体が丸・黄色あるいは丸・緑 ( $ABb$ )、  
22 個体が丸・黄色あるいはシワ・黄色 ( $AaB$ )、21 個体が丸・黄色、  
シワ・黄色、丸・緑色あるいはシワ・緑色 ( $AaBb$ ) の種子
- 実験 2 31 個体が丸・黄色、シワ・黄色、丸・緑色あるいはシワ・緑色 ( $AaBb$ )、  
26 個体が丸・緑色あるいはシワ・緑色 ( $Aab$ )、27 個体がシワ・黄色あ  
るいはシワ・緑 ( $aBb$ )、26 個体がシワ・緑色のみ ( $ab$ ) の種子
- 実験 4 24 個体が丸・黄色、シワ・黄色、丸・緑色あるいはシワ・緑色 ( $AaBb$ )、  
25 個体が丸・緑色あるいはシワ・緑色 ( $Aab$ )、22 個体がシワ・黄色あ  
るいはシワ・緑 ( $aBb$ )、27 個体がシワ・緑色のみ ( $ab$ ) の種子

以上のように、4 種類の子孫の割合は全て検定交配で期待される割合  
1:1:1:1 の近似であった。

メンデルの検証実験はさらに続き、花の色（すみれ色と白色）と茎の長さ（長  
い茎と短い茎）の組み合わせ、さらに莢の形（膨らんだ莢とくびれた莢）、莢の  
色（緑色の莢と黄色の莢）と花のつき方（腋性と頂性）の組み合わせについて  
も同様の実験を行っている。2 つの性質を対象とした実験では、すみれ色の花・  
長い茎：白色の花・長い茎：すみれ色の花・短い茎：白色の花・短い茎が 47: 40:  
38:41 の割合で現れ、個々の 4 つの性質に着目すれば、すみれ色の花：白色の  
花：長い茎：短い茎の割合は 85: 81: 87: 79 で 1:1:1:1 の近似であった。3 対  
の異なる性質を対象とした小規模な実験についても、データは示されていない  
が、期待される結果と完全に一致する結果を得たとメンデルは述べている。

以上の実験からメンデルの下した結論は以下のとおりであった。「エンドウマ  
メの雑種は、受精によって結合する性質の組み合わせがもたらす全ての安定型

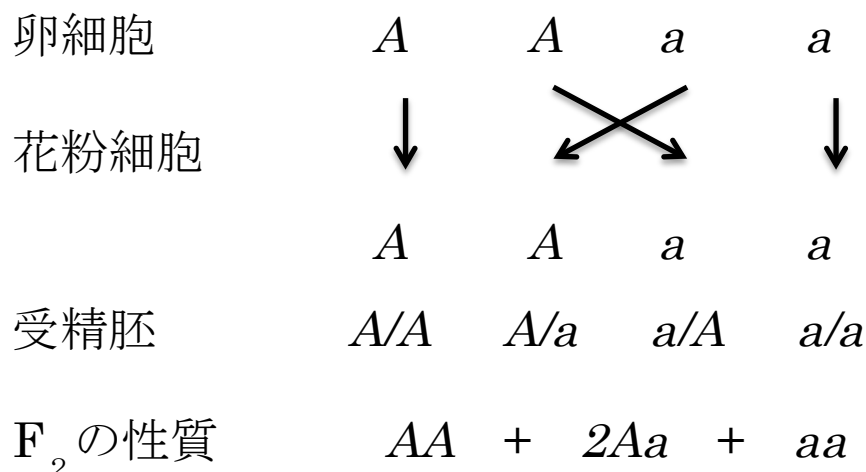
を含む同数の卵細胞と花粉細胞を形成する」。

ここでメンデルは、全ての実験結果をとりまとめて、以下のような公式化を提案する。メンデルは推論の過程を丁寧かつ厳密に組み立てて繰り返し語っているが、以下では最も重要な点のみを抜粋する。

対照的な性質あるいは形態  $A$  と  $a$  をもつ同数の花粉細胞が同様に同数の  $A$  あるいは  $a$  の卵細胞と無作為に組合わさることで、 $A/A + A/a + a/A + a/a$ （分子と分母はそれぞれ花粉細胞と卵細胞の型を表す）が確率論的に同数生じる。

1 番目 ( $A/A$ ) と 4 番目 ( $a/a$ ) は花粉細胞と卵細胞が同一型で、それらの受精で生じた個体は安定親型であり、2 番目 ( $A/a$ ) と 3 番目 ( $a/A$ ) は異なる型の卵細胞と花粉細胞が受精することで生じた雑種型である。どちらの型を卵細胞あるいは花粉細胞が取ろうとも、 $A/a$  と  $a/A$  は雑種型で、表れる性質は同じだから（正逆交雑でも結果は同じであるから）、まとめると  $A + 2Aa + a$  となる。この結果は、1 因子に関する雑種  $F_1$  の自家受粉による  $F_2$  世代の一般化である。もちろん、2 種類の卵細胞と 2 種類の花粉細胞の合一は無作為な偶然の結果である。これを以下の図 1 1 に取りまとめた。

一因子交配で雌雄配偶子の受精によって生じる  $F_2$  世代の分離 (図 1 1)



全く同様の推論から、2 因子に関する交配で得られる雑種の子孫は  $(A+2Aa+a) \times (B+2Bb+b)$  の展開項で与えられる。すなわち、雑種の子孫は、安定親型に対応した 4 種類の同数の卵細胞と花粉細胞、すなわち  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$  の組み合わせから生じる 9 種類の異なる組み合わせシリーズである  $(AB + Ab + aB + ab) + (2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab) + (4AaBb)$  となる。

3 つの異なる性質に関する 3 因子の交配で得られる子孫も全く同様で、雑種で合一した対照的な性質は全ての可能な組み合わせから生じる安定親型に対応した 8 種類の同数の卵細胞と花粉細胞、すなわち  $ABC$ ,  $ABc$ ,  $AbC$ ,  $Abc$ ,  $aBC$ ,  $aBc$ ,  $abC$ ,  $abc$  の組み合わせから生じる 27 種類の異なる組み合わせシリーズである  $ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AabC + 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AaBcc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc$  で構成されることになる。これは、 $(A+2Aa+a) \times (B+2Bb+b) \times (C+2Cc+c)$  の展開項である。

メンデルの論文では、以上の序論、材料と方法、結果を記述した 9 項に続く 2 つの項で、エンドウマメで得た仮説の一般化の可能性と、種の分化における

雑種の意味がそれぞれ論じられている。

## 10 項) 他の植物雑種を用いた実験

この項は、他の植物雑種を用いて実施した実験の結果の説明である。メンデルはまず、エンドウマメと同様の結果が他の植物種でも得られるかどうかを検証するために、インゲンマメ属 (*Phaseolus*) を用いた実験を開始し、論文執筆時までに完了した2つの組み合わせ、*Ph. vulgaris* x *Ph. nanus*と*Ph. nanus* x *Ph. multiflorus*からなる種間雑種を対象にした3つの対照形質に関する小規模な実験について解説する。近縁の種間雑種*Ph. vulgaris* x *Ph. nanus*で得た結果は、エンドウマメのそれと全く同様であった。主軸が長く (優性)、くびれのある黄色の莢をつける (劣性) *Ph. vulgaris*の性質と、主軸が短く (劣性)、緑色の膨らんだ莢をつける (優性) *Ph. nanus*の性質は、子孫でエンドウマメの実験結果から期待された通りに振る舞った。一方、形態の大きく異なる*Ph. nanus* x *Ph. multiflorus*の組み合わせでは、一様でない複雑な結果が得られた。種子親に用いた*Ph. nanus*は、常に短い花房に白い花をつけ、まっすぐに膨れた滑らかな莢に小さな白い種子をつける。花粉親に用いた*Ph. multiflorus*は、対照的に、高くからみつく茎、極めて長い花房に紫がかった赤い花、ざらざらした鎌型に曲がった莢、赤みの強い桃色に黒い斑点やシミが入った大きな種子をつける。花粉親によく似た雑種は、しかしながら稔性が甚だ低く、49粒の種子から44個体の次代しか得ることができなかった。雑種で隠れていた*Ph. nanus*の性質は、種々の組み合わせで再び出現したが、それらの割合は大きく変動した。それでも、主軸や莢の性質については、ほとんど正確に3 : 1に近い分離の結果が得られた。

インゲンマメ属植物の実験を説明したこの項では、特に雑種の稔性が安定しないか低いことなどもあって、メンデルは詳細なデータを記載せず、「インゲンマメの形態について雑種で見られた展開は、エンドウマメの場合と同じ法則に従っていた」とする結論だけを述べている。しかし、ここでメンデルは以下

の点に気づく。インゲンマメの花の色は紫色から薄紫色、白色まで変化する。メンデルは、白色と紫色を交配した雑種第2代では、開花した31個体のうち白色の花をつけた個体が1個体しかなかった事実を述べ、エンドウマメで期待される4分の1から大きくずれたこの現象を次のように説明している。花の色という性質Aが全体として紫がかった赤色を生じさせる独立のふたつの因子 $A_1$ と $A_2$ で決まっているとすれば、白色aとの交配からそのような低い頻度で白色が出現することは説明できる。例えば、二つの因子 $A_1$ と $A_2$ のどちらか一つを持てば赤色となると仮定すれば、 $1A_1A_2 + 2A_1aA_2 + 1A_2a + 2A_1A_2a + 4A_1aA_2a + 2A_2aa + 1A_1a + 2A_1aa + 1aa$ の構成から、16個体に1個体の割合で白色の花をつけるものが得られることになる。これは現在の知識から見ると、一つの形質に複数の遺伝子座にある複数の遺伝子（同義遺伝子）が関与する遺伝現象であり、広義には、後に、ウィリアム・ベイトソンがエピスタシスと名付けた遺伝現象、すなわち複数の遺伝子座にある複数の遺伝子間の相互作用が同一形質に関与する現象である（注10）。メンデルは結果を正しく解釈していたが、「ここで試みた説明には、実験上の支えは何もなく、単なる推定に基づくものであることを忘れてはならない」と謙虚に述べている。

続いて、メンデルはエンドウマメやインゲンマメの結果に基づき、観賞用の園芸植物について、育種家の間で一般に言われていた「種の安定性は栽培によって高度に攪乱されるのであって、栽培型の展開は規則性のない偶然性の高いものである」とする主張に反論している。メンデルは、次のように議論を展開する。「生育条件が変えられ、さらにその種が新しい環境に適応する能力を持つならば、性質・形態の変化はどこでも起こるはずである」、「栽培が新しい種の形成に好都合であって、自然条件下では失われてしまうはずの多くの変種（品種）が人の手によって得られるであろうことを、認めないわけにはいかない」として育種家の主張を一部認めた上で、「庭園の土壌へ植物体を単に移植するだけで、何故そのように決定的で持続的な変革がもたらされるのか全く不明である」、「自然に開かれた土地における植物の展開が、庭園の苗床におけるそれとは別の法則によって支配されていると真面目に主張する者はいない」、「変種

（品種）を形成する傾向が、その種が速やかにあらゆる安定性を失い、その子孫が高度に異なった形態からなる無限のシリーズへと分かれていくほどに大きく増加するという仮定を正当化する証拠は一つもない」、さらに、「何百年あるいは千年以上も多様な環境下で栽培されてきた園芸植物には、多くの変種（品種）が見られるが、それらは全て野生環境で生育する種と同等の安定性を維持している」。メンデルのこの主張は、ダーウィンの進化論との関係で重要であるから、第4章と6章で改めて考察する。

メンデルは、「栽培植物は、多くの場合、多数が近接し合って植えられるのであって、変種（品種）間あるいは種間で起こる相互交雑にとって好都合な条件が与えられていることに注意しなければならない」と指摘した上で、以下のよう  
に結論している。「栽培植物の変異性については、今までほとんど注意が向けられてこなかった一つの要因が働いていると言ってまず間違いがない。様々な実験からは、次のように結論する他ない。栽培植物は、わずかの例外を除いて、種々の雑種展開シリーズを構成する各項のメンバーであって、法則に従ったそれらの展開は、同一種間でしばしば起こる交雑によって変化し、あるいは中断されるのである」。

## 1 1 項）結語

結語の項では、メンデルがエンドウマメで得た結果を、ジョセフ・ケールロイターと、特にカール・ゲルトナーがタバコ属の2種、*Nicotiana paniculata* x *Nicotiana rustica*の種間雑種で得た結果と比べたうえで、雑種と種の形成の関係について論じている。メンデルは、二人の先人が得た結果を次のようにまとめる。「雑種の外観形態は、両親の中間型であるか、あるいは、どちらか一方の親により似るか、全く区別できない場合もある。通常、一回の自家受粉で得た後代の大多数は雑種型を維持するが、種子親あるいは花粉親に近いものもわず



かながら存在する。しかし、すべての雑種に例外なくこれが当てはまるわけではない。子孫の一部が両親の一方あるいは他方に近づく場合もあれば、全体が一方あるいは他方に近づくこともある。他方で、完全な雑種型として安定に維持されるものも見出せる。変種間の雑種も種間雑種と同様に振る舞うが、前者ではより著しい形態の多様性ととともに親型に戻るより甚だしい傾向が認められる」。メンデルは、雑種の形態と展開に関するこのような結果は、概してエンドウマメの結果と一致していると認めた上で、「解析の対象とした性質や形態の評価が、ゲルトナー自身が認めていたように、多くの場合に困難であったことが、彼らが雑種とその後代では様々な「傾向」が認められたという不明確な観察結果の記述にとどまった理由の一つであろう」と推察する。さらに、親型と雑種型の現れ方に明確な規則性が存在することに二人が気づかず、明快な結論を下せなかった大きな理由は、「多数の性質について互いに異なる親植物を交配に用いたこと、一方で解析した子孫の数が十分大きくなかったことに原因がある」と推定する。エンドウマメの結果に従えば、「両親間で相違する性質が $n$ 種類あれば、雑種から生じる子孫の種類、すなわち2種類の親型と1種類の雑種型からなる展開級数の項の数は $3^n$ で、種類に属する個体の数は $4^n$ となって急激に増加する」からである。

メンデルは続いて、エンドウマメとは別に、オダマキ属 (*Aquilegia*)、ハナアオイ属 (*Lavatera*)、ダイコンソウ属 (*Geum*) およびナデシコ属 (*Dianthus*) など種間雑種が優れた稔性を示す場合には、別の状況が見られると指摘する。こうした種間雑種では、「子孫で安定となり純粋種のように繁殖する雑種型が存在する」としたゲルトナーの観察を引用して、「この種の安定な雑種は新たな種としての存在意義を獲得するという意味で重要である」と述べる。さらに、「雑種の子孫における安定雑種型は、雑種の作る雌雄の生殖細胞が同一型で、雑種の受精卵すなわち雑種の創始細胞の構成と一致している場合にのみ生じ得る」と結論する。メンデルは、論文中でそれまで一貫して、個別・特定の対照的な性質について、一方の親型の性質を受け継いだ二つの因子の合一からなる子孫を安定親型、両方の性質を受け継いだ二つの因子を併せ持つ子孫を雑種型と呼

んで区別しているが、結語のこの項では、複数の性質の組み合わせについて言及し、重要な推論を語っている。すなわち、ある性質についてどちらか一方の安定親型で、別のある性質については他方の安定親型となった組み合わせを有する個体を指してここでは安定な雑種型と呼んでいる。メンデルのこの結論は、交雑可能な生物群（種）内の個体間では、法則に従って、内在する全ての因子の組み合わせが可能であるとした点で、極めて重要である。この点については第6章で見ることにする。

最後にメンデルは、ゲルトナーが、上記の4属に加えて、タバコ属とセンノウ属 (*Lynchnis*)、ゼニアオイ属 (*Malva*)、マツヨイグサ属 (*Oenothera*) を対象に実施した「人為的な交配による、ひとつの種の別の種への変換」実験の結果に考察を加える。ゲルトナーが確認した結果、すなわち「雑種は、一方の親を用いて繰り返し交雑すると、交配親の性質に戻る現象」を、エンドウマメの結果に基づいて、次のように説明する。「3つの性質について異なる両親間の交雑で、種ABCを種abcへ変換する場合を考える。種ABCを種abcの花粉で受精させた雑種第一代では、ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abcからなる8種類の卵細胞ができる。この卵細胞をabcの花粉細胞でもう一度受精させると、対応した8種類の子孫、AaBbCc, AaBbcc, AabBcc, aBbCc, Aabc, aBbc, abCc, abcが生じる。それぞれの項でabcをもつものが一つあるから、どの性質についても、abcによる第2の交配で変換が完了する可能性がある」。実際には、「実験に用いる植物体の数が少なければ少ないほど、両親で異なる性質の数が多ければ多いほど、変換には花粉親abcによる多くの交配が必要となり、ゲルトナーが観察したように、同じ種で、一世代か二世代の遅れが簡単に起こり得る」(注11)。続けてメンデルは、劣性の性質を多く持つ一方の親型への変換は容易だが、優性の性質を多く持つ親型への変換には時間がかかることを、エンドウマメで得た結果、すなわち、優性を示す個体は優性の安定親型と雑種型の2種類からなるという結果に基づき、論理的に説明している。

メンデルが得た本質的な結論は、人為的な交配による雑種の子孫では、法則に従って、対照的な個々の性質について可能な全ての組み合わせが生じ得ることであった。この結論に基づきメンデルは、新たな種が不断に生じるとして種の安定性に異議を唱えていた博物学者達に対するゲルトナーの反論に論評を加えている。ゲルトナーは、人為的な交配によってひとつの種が別の種へ完全に変換できるとする実験結果を、「種はそれを越えては変化することができない固有の限界内に閉じ込められている」とする見解の証拠として捉えていた。メンデルは、この見解を無条件に受け入れることはできないとしつつ、ゲルトナーの実験結果には、「栽培植物の変異性に関して既に述べた推定の根拠となる注目すべき確実な証拠が見いだせる」主張する。ここでいう推定とは、「子孫で安定となり、純粋種のように繁殖する雑種型が存在する」としたゲルトナーの結果からメンデルが得た「この種の安定な雑種は新たな種としての存在意義を獲得しうる」という重要な見解を指している。メンデルはゲルトナーの次の結果を引用して論文を締めくくっている。「オダマキ属 (*Aquilegia atropurpurea*と*canadensis*)、ナデシコ属 (*Dianthus caryophyllus*、*chinensis*と*japonicus*)、タバコ属 (*Nicotiana rustica*と*paniculata*) のような栽培植物の種間雑種では、4 ないし 5 世代を経てもその安定性を失うことがなかった」。

注 1 : C. T. Druery and W. Bateson (1901) 英語版, Experiments in plant hybridization. Journal of the Royal Horticultural Society 26: 1-32.

山下孝介 (訳編) (1972) メンデルイズムの基礎 -メンデルの「植物雑種に関する実験」ほか一、裳華房

「雑種植物の研究」、グレゴール・メンデル (著)、岩槻邦男・須原準平 (翻訳) (1999) 岩波文庫、岩波書店

注 2 : 遺伝を扱う学問を遺伝学と名付けたのはウィリアム・ベイトソンで、1906 年にロンドンで開催された植物雑種に関する国際会議の場であった。メン

デルが原著論文で用いた性質あるいは形態に形質という用語を与え、対照的な性質・形態を決める因子を対立遺伝子と名付け、形質に関して個体が表示表現型と個体が保有する遺伝子型を区別し、さらに同じ二つの対立遺伝子をもつ個体の遺伝子型をホモ接合型、二つの対立遺伝子が異なる個体の遺伝子型をヘテロ接合型としたのもベイトソンであった。一方、メンデルの因子を遺伝子と名付けたのはウィリアム・ヨハンセン（1909 年）である。

注 3：当時、品種や亜種の識別は困難であり、近縁種との明確な区別は事実上不可能であった。ダーウィンも、「種の起原」の中で、「すべての博物学者を納得させられる種の定義はまだ一つもない。それでも博物学者は誰もが、種を語るときには自分が意味するものを漠然と知っている」と語っている（レベッカ・ステフォフ著、西田美緒子訳（2008）「オックスフォード 科学の肖像 ダーウィン：世界を揺るがした進化の革命」、オーウェン・ギンガリッチ編集代表、大月書店）を参照。

注 4：メンデルがアルブミンと読んだ性質は、双子葉植物であるエンドウマメの種子の主要部分を占め、後に次代の個体となる子葉の性質を指すので、以後はアルブミンの色は子葉の色と記述する。

注 5：種子に関する 2 つの形質は、花粉親の形質が種子の胚乳に直接現れるキセニアと呼ばれる現象に基づく。トウモロコシの胚乳の色（黄色と白色）がよく知られた例である。この現象は 1881 年に W. F. フォッケにより発見され、1898 年に S. G. ナヴァシンによる重複受精の発見でその仕組みが明らかになった。重複受精とは、被子植物で見られる受精様式で、花粉管の先端にある二つの精細胞（雄性配偶子）による受精が胚嚢中の卵細胞と中心細胞の 2 カ所で行われる現象である。1900 年に E. シュトラースブルガーは、卵細胞中にある卵核と精核との受精を胚形成のための生殖受精と呼び、中心細胞中の極核と精核との受精を胚乳形成のための栄養受精と呼んだ。

注 6：メンデルは雑種で現れない性質を「休む」あるいは「引き下がる」を意味する recessive と名付けたのであって、劣るを意味する劣性という日本語の述語は、誤解を招きかねず、相応しくない。メンデルの「植物雑種の

実験」の抄訳・解説本「メンデルイズムの基礎」を著した山下孝介は、優性、劣性ではなく、顕性、潜性という用語が適切であろうと述べている。現在、中国では顕性、潜性が用いられている。なお、本書では一般に通用する優性、劣性の語を用いた。

注 7 : 性質 3 から 7 は、性質 1、2 とは異なり、 $F_3$  植物体を育てて初めて評価が可能である。メンデルは、100 の  $F_2$  個体から得たそれぞれ 10 個体の  $F_3$  世代を育てて、 $F_2$  が安定親型であったか雑種型であったかを調査している。

注 8 : メンデルが論文で用いた世代の数え方に従えば、 $A : Aa : a$  が  $2^n - 1 : 2 : 2^n - 1$  であり、実際にメンデルはこのように表記している。

注 9 : これは、19 世紀の終わりにデンマークのウィルヘルム・ヨハンセンが提唱した「純系説」の先取りである。ヨハンセンは自殖性のインゲンマメを用いて、重い豆と軽い豆を選抜し、それぞれ自家受粉を繰り返して得た重い豆と軽い豆をつける純系集団を調査し、純系内では種子の重さは正規分布を示すことを明らかにした。ヨハンセンの唱えた「純系説」は、ダーウィンの主張した選抜（自然淘汰）は、純系では効果がないことを明らかにしている。

注 10 : W. Bateson (1909) Mendel's Principles of Heredity. Cambridge University Press, London, UK.

注 11 : 現在では、ある種 A の核の遺伝構成（ゲノム）を別種 B のそれで置き換える際に用いられる交配方法は連続戻し交配と呼ばれるが、連続戻し交雑の回数を  $n$  とすれば、種 A の核ゲノムが種 B の核ゲノムに置換される割合は  $(1 - 1/2^n)$  で現される。