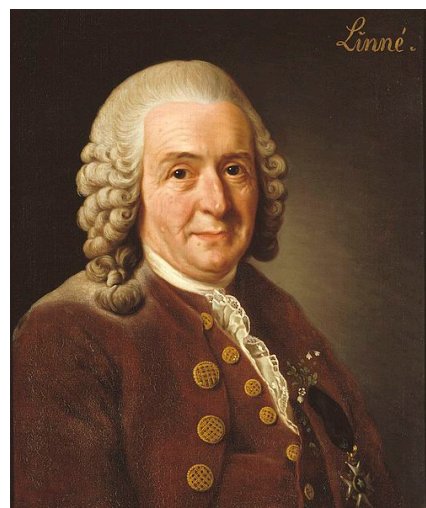


第4章 実験の目的とメンデルの考察

実験の目的：雑種は新たな種の形成に関与するか

メンデルが、エンドウマメを相手に、予備実験の2年間を含めて10年もの歳月を費やして、骨の折れる交配実験を丹念に続けた目的は一体何だったのだろうか。何がメンデルを突き動かしたのだろうか。第2章ではメンデルに至るまでの生物・生命の誕生、発生、遺伝と進化に関する考え方の歴史的変遷を辿って見たが、ここではメンデルの実験の目的と動機を確認し、特に植物雑種が種の形成に果たす役割に関して、当時の論争的であった相反する二つの考え方を整理し、それについてメンデルがどう考え、どのような結論を導いたのか、考察の跡を辿って見ることにする。

スウェーデンのカール・フォン・リンネは、1735年に「自然の体系」を著わし、生物分類法を確立した博物学の大家である（注1）。全ての生物は神の意図によって計画的に造られたとする「創造論（天地創造）」の信奉者だったリンネは、神が創造した生物界には完璧な秩序が存在し、その具体的な現れである生物の系統関係は不変であると考えた。リンネは、種、属、目と綱からなる動植物の階層的な分類体系を樹立することで、神による創造の御業の完全さを賛美し、さらにすべての生物の頂点に立つ人間を1属1種の *Homo sapiens*（賢い人の意味）と位置づけた（注2）。種は安定であると考えたリンネにとって、生物がそれぞれに適切な系統分類上の範疇（区分）を逸脱することはあり得なかった。しかし、リンネの時代には、亜種や変種が人為的な交配による雑種から生じることがあるという育種家たちの観察に導かれた推定に基づき、雑種が種の形成に何か重要な役割を果たしているのではないかとする考え方があった。リンネもまた、自然界に存在する雑種起源と思わ



リンネ

れる植物を実際に見て、亜種・変種だけでなく種の中にさえ雑種から生じたものがあるという主張を疑うことは不可能だと考え直し、後に自らの見解に修正を加えた。リンネの修正案では、神は初めに綱と目を作り、目のなかの雑種から属や種、亜種が生じたと説明された（注 3）。雑種は自然の秩序が乱れた例外的な存在に過ぎないと考えられていた当時、リンネのこの見解は、神による完全な創造への攻撃であるとして、非難的となった。

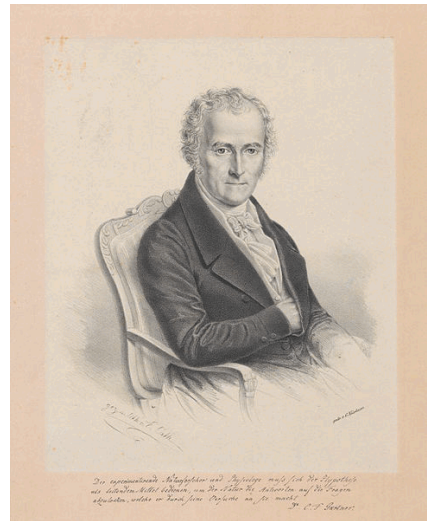
リンネが主張した雑種による種の形成論に対する反証実験が最初に発表されたのは 1761 年であった。種は神により個別に創造された独立不変の存在だとする「個別創造説」の信奉者であったドイツの植物学者ヨーゼフ・ゴットリーブ・ケールロイターは、「個別創造説」の完全さを支持する証拠を得る目的で、様々な植物種を用いた交配実験を行い、特にタバコ属の種間雑種（*Nicotiana paniculata* x *N. rustica*）の後代に関する注意深い観察から、示唆に富む次のような結果を得ていた（注 4）。「雑種の外観形態は両親の中間型を示すことが多いが、交雑によって生まれる子孫のうちには種子親あるいは花粉親とよく似た形態を示すものがある。種子親と花粉親を変えた逆交雑でも結果は同様である」。正逆交雑の結果は、子孫への両親の貢献度が同等であることを示唆しており、「前成説」の否定でもあった。ケールロイターはさらに、オシロイバナ属の種間交雑（*Mirabilis jalapa* x *M. longiflora*）の結果から、受精には 1 個の花粉で十分であるという重要な事実を示唆する結果も得ていた。しかし、問題とする雑種と種の形成の関係についてケールロイターが大きく貢献した点は、雑種後代の振舞いから、復帰あるいは先祖帰り（reversion）と変換（transformation）という二つの注目すべき現象を認識したことだった。復帰とは、雑種を自家受精で継代維持すると、子孫がついには両親型に戻る現象を



ケールロイター

指し、一方、変換は、雑種をどちらか一方の親で連続的に戻し交配すると、ついには戻し交配親型に収斂する現象を指す。この二つの現象を、「個別創造説」を支持する根拠であると見做したケールロイターは、これらの現象に基づき、雌雄の配偶子がもつ「種子物質」が結合することで生じた雑種内の「混合物質」は次第に親がもともと持っていた「創始物質」に分かれて行くと主張した。ケールロイターの結論は、雑種が新しい種になることはないだった。

さらに、ケールロイターの研究を継承したドイツの医師で植物学者のカール・ゲルトナーが、メンデルがエンドウマメを用いて実験を始めた 40 年以上も前に、同様の結論に達していた。ゲルトナーは、「雑種の中には自家受精を通じて雑種の性質を維持しつつ繁殖するものが確かに存在する。しかし、そうした雑種の稔性は常に低下し、雑種性が失われてゆくのであって、雑種はむしろ両親のどちらか一方に復帰する」ことを確認し、ケールロイターの考えを支持した。ゲルトナーによれば、種間の交雑から生まれる多様な変異は、種に内在する「種がもつ特有の力」の拮抗により一方に復帰するのであって、交雑で稔性のある親と似た子孫が生じるならば同種であるが、稔性のある子孫が生じないか親と異なる子孫が生じるならば別種と見なすべきである。熱心なプロテスタントであったケールロイターやゲルトナーが唱えた「種は安定である」とする主張は、リンネによる仮説「雑種から新たな亜種や種が生まれる」に対する反論だった（注 5）。



ゲルトナー

メンデルがオロモウツ大学で学んでいた頃は、家畜と植物の育種家の交流が盛んで、種の定義、雑種の力、遺伝的に固定が可能な新品種の育成について議論が交わされていた。当時から育種家の関心は新しい変わり種（変種・品種）の育成に向けられており、雑種のもつ力とその子孫への伝達が興味を中心であった。メンデルにとって幸いなことに、メンデルが大学を卒業し 1843 年に修道

士となった聖トマス大修道院のナップ院長は品種改良に力を注ぐ学識の高い人物だった。「品種改良のためには、交雑育種技術の基礎理論と遺伝の仕組みを理解する必要がある」を持論とするナップ院長の励ましと多くの同僚司祭たちの協力を得て、メンデルは修道院でブドウ、ミツバチや農業気象などの研究に従事することができた。さらにウィーン大学留学中には、ドップラーとエッティングスハウゼンから確率論と順列組み合わせ理論を学び、ウンゲルからは植物形態学と生物地理学とともに植物雑種に関する研究の組み立て方とデータの解析法を習得していた。学術を育むそうした恵まれた環境のもとにあったメンデルは、そんななかでリンネに出会うことになる（注6）。修道院の庭を散歩するのを日課としていたメンデルは、観賞用の園芸植物のなかに花色の違いなど様々に変化する性質をもつ変わり種（変種）が存在することに気づいていたから、雑種が繁殖を通じて安定に維持されることで新たな種が誕生する可能性を指摘したリンネの見解は興味深いものだった（注7）。

メンデルのこの問題に関する興味は、交雑によって作成された雑種が安定した新たな種の形成に役割を果たすか否かに答えを見つけることだった。メンデルは、「種の形成過程の説明に一般的に適用可能な、雑種の形成と後代の展開に関する法則」を見出そうと努めた。当時は、種と変種・品種との区別も明瞭ではなく、安定な雑種はもともと別種であると一般に考えられていた（注8）。「雑種による種の形成」の可能性を検証するためには、両親の性質が雑種でどのように現れるか、さらに、それが雑種の子孫にどのような仕組みで伝達されるかを明らかにしなければならない。メンデルは、論文「植物雑種の実験」の序論で、次のように述べている。「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規則性に興味を引かれたことから、雑種の自殖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」。雑種とその後代に関する当時もっとも重要であったケールロイターとゲルトナーの報告に大きな興味を引かれたメンデルは、エンドウマメを用いて、二人の仕事を丹念に辿り、彼らの実験の欠点を補って、より厳密で実証的なデータを得ようと努めた。およそ29,000にも及んだと推定される膨大な数の雑種後代を対象にした交配実験で得た結果を、ウィーン大学で学んだ確率論と組み合わせ論に従い、数量的に解析

したメンデルは、両親が保有する対照的な個別の性質が示す雑種後代での現れ方に美しい規則性を見出した。自ら発見したこの「法則」に基づきメンデルが「植物雑種の実験」で展開した考察とその意図したところを読み取って見よう。

メンデルの考察

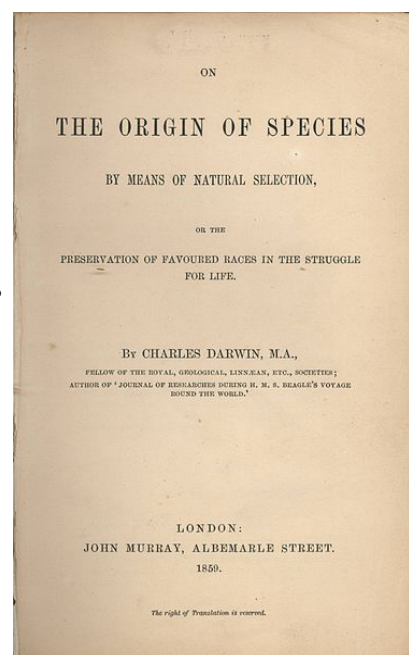
メンデルがエンドウマメで発見した「法則」は以下であった。1) 純系間の雑種第一代では、一方の親型の性質・形態が表れる。2) 自家受粉による後代では、雑種第一代で隠れていた性質・形態が一定の規則性に従って再び出現する。メンデルは、雑種の子孫で認められた数量的な関係を整理し、3) 「人為的な自家受精を繰り返すことで、法則に従って、両親がもつ性質の全ての組み合わせからなる安定な雑種型が取得可能である」と結論する。この結論に基づきメンデルは、「植物雑種の実験」の第10項で、栽培植物、特に観賞用の園芸植物を扱っていた当時の育種家の間で広く共有されていた、種の安定性は交配と栽培によって高度に攪乱されるのであって雑種子孫の展開は規則性のない偶然性のものであるとする考え方を、様々な論点から批判している。常に抑制的なメンデルも、この点では辛辣である。メンデルは、「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をもつ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」と断じている。「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」。メンデルはこのように、変種（品種）は種と同様に一定の安定性を備えた存在であると考えている。メンデルは論文の至るところで、合計96回も、「安定な性質」、「一定な子孫」、「一定な組み合わせ」、「一定な現れ」、「一定な法則」、「一定な種」など安定あるいは一定という述語を用いている。

ケールロイターとゲルトナーの実験結果をメンデルはどのように見ていたのだろうか。メンデルは、「植物雑種の実験」の結語で二人の観察結果を次のように要約し、そこから意味を汲み取ろうとしている。雑種の性質・形態は両親の中間型か一方の親に似る。後代子孫の大半は両親と異なる様々な形態を表すが、

完全な雑種型として安定に維持されるものもある。メンデルは、二人が種間雑種で報告した以上の結果はエンドウマメで見出した法則に大筋で符合していると考える。なかでも、「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」というゲルトナーの結果に注目し、「雑種の作る雌雄の生殖細胞が同一型で受精卵（雑種の創始細胞）の構成と一致する場合にのみ生じる安定な雑種型は、新たな種としての存在意義を獲得する」とする見解を述べる。明らかにメンデルは、雑種が作る雌雄の配偶子の受精による無作為な結合という仮定が成立する限り、法則に従って「安定な雑種型」が生じうると考えている。さらに続けてメンデルは、種Aと種Bの種間雑種を種Bにより連続的に戻し交配することで種Bに変換できるとしたゲルトナーの結果を、自ら発見した配偶子合一の「法則」によって合理的に説明している。これは、ひとつの種のもつ遺伝子が他種の遺伝子プールに侵入するイントログレッション（遺伝子侵入）と呼ばれる現象であるが、メンデルが雑種の子孫から新たな種や変種が生じる可能性を見ていた証拠である。

メンデルとダーウィン

メンデルの実験の目的であった「雑種と種の形成」についてはダーウィンを抜きにして語ることはできない。メンデルがエンドウマメの実験を始めて3年目の1859年には、ダーウィンの「種の起原」が出版されており、メンデルはこれを読んだ（注9）。メンデルの読んだダーウィンの「種の起原」のドイツ語版（第二版、1863年）には、メンデル自身が引いた下線と欄外の書き込みが残っているという（注6、10）。メンデルは、「植物雑種の実験」論文の中で2度だけ進化の術語を用いている。序論では、自ら企てた実験の意義について、「この実験は生物の進化の歴史に関して意味のある質問



ダーウィンの種の起原

に対する回答に到達するためのひとつの正しいやりかたであるという点は過小評価されてはならない」と述べている。特に、「種の起原」に書かれたダーウィンの記述にある、「雑種後代で見られる極めて大きな変異に比べて、対照的な初代雑種で見られる僅かな変異は興味深い事実であり、注意が必要である」に引かれた二重下線から、メンデルがそこに大きな関心を寄せていたことがわかる。メンデルは「植物雑種の実験」を書き進めるにあたって、特に最後の2つの項の考察の部分では、ダーウィンを強く意識していたに違いない。しかし、メンデルは論文中でダーウィンに全く言及していない。何故、メンデルはダーウィンに言及しなかったのだろうか。

ダーウィンの「種の起原」の主眼は、生物が示す進化的な変化とそれを制御する要因としての自然淘汰に関する論考を通じて、進化に関する一般的な原理を導くことであった。ただし、ダーウィン自身は「種の起原」で進化という述語を用いず、「変更を伴う系統 (descent with modification)」という言葉を用いている。当時は、ある種が別の種に変化するトランスミューションと呼ばれた現象が広く議論されていた。既に見たように、不変であるべき特定の種の中に多くの変種が存在すること、しかもそれらは安定して子孫を残し、その特徴を維持することが育種家の間でよく知られていたのである。特に、観賞用の園芸植物では、異種あるいは変種と考えられていた個体群どうしの交配により生殖能力を持つ安定な品種が多く作られていた。こうした事実こそが、「雑種による種の形成」を主張したリンネの根拠であったし、メンデルを「植物雑種の実験」に駆り立てた動機であった。変異の源としての突然変異が知られていなかった当時、こうした変種の出現は雑種によると考える他なかった。

ダーウィンは、1838年に読んだトマス・マルサスの著書「人口論」(1798年)に強く影響されて、進化論の根幹である自然選択説を思いついたと言われる。古典派経済学の代表者だったマルサスは、「人口は幾何級数的に増加するが食料の増産は算術級数的にしか増加しない」から、遠からず貧困と疫病が発生し、社会の発展は必然的に行き詰まるとする説を発表し、「経済的な弱者は救済策がなければ強者によって淘汰される」という有名な予言を残した。「強者による弱者の淘汰」というマルサスの予言から靈感を得たダーウィンは、思索

の結果、変化して止まない厳しい自然環境が、種内に存在する多様な変異の中から、環境により適応した変異を暫時選択することで進化に選択に沿った方向性が与えられるという考えに到達し、自然選択・淘汰こそが生物における適応進化の原動力であるとする自然選択説を展開した。ダーウィンによれば、種は固定された存在ではなく常に進化する連続的な存在であり、しかも進化は「ある予定された理想へ近づくための変化」ではなく、「自然による選択と偶然が支配する機会論的な変化」であった。

ダーウィンは、「種の起原」の第1章「飼育栽培下における変異」と第8章「雑種形成」で、ケールロイターとゲルトナーによる不稔の植物雑種に関する実験結果とその考察を様々な例をあげて論駁している。種を生殖隔離によって隔てられた不連続な集団と捉えて、「個別創造説」を信奉するケールロイターやゲルトナーによれば、種間の雑種は不稔となるが、種内の変種どうしの交雑で生じる子孫は高いあるいは完全な稔性を持つ。ケールロイターは、分類上は別種とされている種の交配により作成した雑種の中に、生存能力と稔性のある子孫を残す10例を見出したが、それらは同一種内の変種であるとして分類し直している。種間の交雑による雑種をHybridと呼び、変種間の雑種をMongrelと便宜的に呼んだダーウィンは、しかし、種と変種を全く区別していない。ダーウィンの考えでは、種間雑種と種内の変種間雑種には明確な区別はなく、特に種や変種をそれらの間の交雑稔性や子孫の稔性によって定義することはできない。ダーウィンは、同一種内の変種間で生じた雑種のうち不稔となるものがある、あるいは、異なる種間の交雑によって生じる雑種が高い繁殖力をもつことが示せば、種は絶対的な生殖隔離の障壁で隔てられた明確な単位としては定義できないという主張につながるはずだと考えた。そこでダーウィンが引き合いに出したゲルトナーの結果は次のようなものであった。ゲルトナーは、タバコの種間雑種で実施した5つの交配のうち一つの組み合わせでは雑種あるいはその後代が不稔であったが、4つでは稔性のある子孫が生じたと報告していた。ダーウィンは、この結果を、稔性によっては種や変種を定義できない証拠であると見做した。種や変種は個体群の内部に存在する連続した変異の暫定的な姿である。種は進化の過程にあって、「個別創造説」が主張するような絶対的な生殖障壁で

隔てられた完成型ではないと考えるダーウィンにとって、連続した進化上の1点に存在する種を生殖的隔離で定義することは、そもそも無理なことであった。

種は、今日でも、形態学的種、生態学的種、地理学的種など様々に定義される概念であり、研究者の捉え方や研究の目的によっても使い分けられている（注11）。現在、最も一般的に受け入れられている種の定義は、テオドシウス・ドブジャンスキーの「遺伝学と種の起原」（1937年）とエルンスト・マイヤーの「系統分類学と種の起原」（1942年）で提唱されたものであると言っていいだろう（注12）。集団遺伝学の考え方に従って、そこでは、「種は、同一集団内では互いに自由な交配を通じた遺伝子の交換が可能だが、異なる集団間では互いに生殖的に隔離されているような個体群である」とされている（注13）。一般に、生殖的隔離は、繁殖場所や繁殖時期の違いなど交尾行動を阻害する何らかの要因が原因となる交配前隔離と、卵細胞と精子や花粉の受精が阻害されたり、受精卵の正常な発生が途中で停止したり、雑種が成立しても不稔となって子孫が残せないことなどが原因となる交配後隔離に大別される（注14）。この定義に従えば、種は生殖隔離によって隔てられた単位であるとしたケールロイターやゲルトナーの見解は正しく、ダーウィンの批判は不当あるいは過剰であったと言える。ダーウィンは、種は不変であるとする「個別創造説」への批判をより鮮明にするために、それと密接に結びついていた生殖隔離の問題を、包括的な概念である生殖的隔離と切り離して、強調しすぎていたようである（注15）。

「植物雑種の実験」の目的は、雑種の性質とその後代への伝達様式を明らかにすることで、その結果として未だ知られていなかった遺伝の仕組みを説明する明快な理論をメンデルは打ち立てることができた。だが、メンデルは発見した法則とその遺伝学的意義については、論文の締めくくりである結語でも、明示的には語っていない。メンデルは、自ら発見した「法則」をもっぱら「雑種と種の形成」の論考の基礎として用いている。不思議なことに、メンデルは論文中で遺伝を表すheredityやinheritanceという述語さえも一度も用いていない。この点については第6章で考えて見ることにして、ここでは、ダーウィンの見解、特に「雑種形成」の章で述べられた見解について、メンデルがどのように考えていたのかを推察して見る。メンデルは、ネーゲリと交わした書簡以

外にダーウィンについて語った文章を一つも残しておらず、周囲に語ることもなかったようであるから、メンデル自身の見解を直接に知る手立てはなく、メンデルの著した「植物雑種の実験」からそれを推し測る他にない。

実は、メンデルはダーウィンの賛同者だったと主張する研究者と反対者だったとする研究者があつて、メンデルの遺伝法則再発見の後も、両者の間で長く激しい議論が続いた（注16）。メンデルはダーウィンの批判者であつたと主張する説の中には、憶測や誤解に基づく批判の他に、曲解あるいは誹謗中傷と言わざるを得ないものまでが含まれている。例えば、ビショップは、イタリア人研究者ディ・トロッチオが1991年に公表した論文で主張した「メンデルはダーウィンに反論する目的で論文を書いた。メンデルの論文は実験データに基づかない全くのフィクションである」とする断定を引用して、「創造説に基づく正統教義の信奉者であつたメンデルは反ダーウィニストだった」と結論している。

メンデルは決して反ダーウィンではなかった。メンデルの「植物雑種の実験」の書きぶりからはむしろダーウィンへの賛同が読み取れる。メンデルは、「植物雑種の実験」の序論で、交雑実験のために選んだエンドウマメの22系統には品種と亜種だけでなく近縁の別種が含まれていたことを認め、「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は、さして重要ではない」と述べる。種や変種を同等の環境下では同一の形態・性質を示す子孫を残す系譜と理解するメンデルは、しかしダーウィンと同様に、種内雑種と種間雑種に本質的な差異を認めていない。メンデルのこうした見解は、種内・種間雑種を通じて、特定の性質を支配する特定の因子は、「安定」あるいは「一定」で変化せず、「法則」に従って雑種の子孫で無作為に組み合わせされとする結論につながっている。同時に、安定な因子の組み合わせからなる安定な雑種の取得が可能であるという主張ともなっている。メンデルは「植物雑種の実験」の結語では次の重要な見解を述べて論文を締めくくっている。すなわち、「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は、こうした安定な雑種は新たな種としての存在意義を獲得する可能性を示唆する点で植物の進化史上とくに重要である」。「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」とするゲルトナーの主張を無条

件に認めることができないとしたメンデルは、ダーウィンの言う共通祖先からの「変更を伴う系統」の進化に雑種が寄与しうると考えていたに違いない。

メンデルの優れた伝記者の一人であったオーレルは、次のように書き残している（注17）。「メンデルは自らの説とダーウィンの進化説に不一致を見ていない」、「司祭であり、創造説に基づく正統教義の信奉者であったメンデルにとって、純粋な学問として自ら生み出した雑種の展開に見られる法則とダーウィンの進化説とを宗教という枠の中で論じたくはなかったのかもしれない」。メンデルは、動植物界を俯瞰したダーウィンの「種の起原」に魅了されただろう。それでも、実験によって実証可能な結論を得ることを何よりも大切にしたメンデルは、たとえ壮大なビジョンではあっても仮説の域を出ないダーウィンの「種の起原」に直接の論考を加えることをよしとすることは、おそらくできなかったのだろう。メンデルは紛れもない実験科学者であった。「雑種と種の形成」に見られる関係を明らかにする目的で始めた研究から、雑種の性質が子孫に伝達する様式に存在する規則性、すなわち、ダーウィンがなし得なかった本質的な遺伝の法則を発見し得たことに満足だったのだろう。

次の事実は、メンデルが実証を重んじる実験科学者であったことを納得させてくれる。メンデルは、雑種子孫の展開に一定の規則性を見出せなかったケールロイターやゲルトナーを、実験の対象とした性質・形態の厳密な評価が欠落していたことと併せて、解析した雑種子孫の個体数が決定的に不十分あった点に主たる原因があるとして控えめに批判している。実は、ケールロイターとゲルトナーの他にも、雑種の後代を観察して、メンデルに先んじて類似の結果を得ていた植物研究者がいた。そのうちの一人であったイギリスのトーマス・アンドルー・ナイトは、ケールロイターより以前に、エンドウマメを材料にした研究で、灰色の種皮をもつ種をつける系統を花粉親にして白色種皮の系統と交配すると、雑種は全て灰色種皮で、花の色も花粉親と同じ紫色だったと報告していた。ナイトはさらに重要な発見、すなわち灰色種皮の雑種子を育てて、自ら「不変」と名付けた白色系統を交雑すると、灰色と白色の種皮をもつ2種類の子孫が出現したことを報告している（注：18）。ナイトは数量的な解析をしなかったし、この現象にさして興味を抱かなかったようだが、これはメンデルの

優性の法則と分離の法則の先取りであった。さらに、メンデルの実験のおよそ30年前の1822年から1824年には、イギリスのジョン・ゴスとアレクサンダー・セトンがそれぞれ独立に、エンドウマメの交雑実験を行い、雑種 F_1 では両親の一方の性質が表れ、自殖 F_2 世代では親が持っていた性質が分離することを観察していた（注19）。メンデルは、ナイト、ゴス、セトンの観察について論文で全く触れていない。さらに、当時、チョウセンアサガオやオシロイバナなどを材料に植物雑種の研究を続け、メンデルとほぼ同様の結果を1863年に発表していたシャルル・ノーダンも、「雑種第1代の概観は一樣である」こと、「雑種第2代ではすべてが元の親の性質に戻る傾向を示す」こと、さらに「雑種第3代や第4代ではその概観は著しく変異し、時として一方あるいは他方の親型に先祖返りした個体が認められる」ことを観察・報告していた。ノーダンが述べた、雑種が作る「特有の精の純粋性」および「雑種の諸々の型が確率の法則によって決まる」とする二つの主張はメンデルの分離の法則の核心だったが、両親が作る生殖細胞中の「特有の精」がどのように雑種の子孫に伝わるかをノーダンは洞察することができなかった（注20）。メンデルがノーダンの仕事を知ったのは論文執筆の後のことだったから、ノーダンの仕事への言及がないのは当然だったが、メンデルには、ナイト、ゴスやセトンはもちろん、ケールロイターやゲルトナーなど先達者の仕事には厳密な検証に堪えるだけのデータの裏付けとともに顕密な論考が欠けていると判断していたのだろう。

メンデルの先人達の研究は、実験の詳細と具体的なデータを論文中で記載せず、観察結果の記述あるいは推論を述べるに留まっていた。メンデルが彼らに批判の眼を向けていたことを窺わせる事実がある。メンデルは1866年にネーゲリに宛てた最初の手紙の中で、ゲルトナーの仕事に対して敬意を表しつつも、以下の様に、辛辣とも言える感想を述べている。「私はゲルトナーが得た実験結果を知っていました。彼の論文を繰り返し熟読し、仕事を注意深く検証して、彼が得た結果がエンドウマメで私が発見した展開法則と全体として同じであることを理解しました。しかし、ただの一度も彼の実験と推論に完全な裏付けを見出すことができませんでした」、「この優れた研究者が個々の実験の詳細を発表しなかったこと、それに雑種の形態の診断が不十分だったことは実に残念で

す。彼の記述は、あまりに一般的、あまりに曖昧で、確実な判断を下すための基礎を与えていません」(注8、21)。

メンデルは、雑種の後代における展開を知るためには、さらに雑種の性質が子孫に伝達する遺伝の仕組みを明らかにするためには、適切な材料を用いた計画的な実験により検証可能なデータを得ることが必要不可欠であると確信していた。実験科学者として、メンデルは具体的で十分なデータを求めた。メンデルの論文からは、メンデルの研究に対する態度が極めて厳密で、特にデータの収集と解析に最大限の努力を傾注し、その取扱いに細心の注意を払ったことが明瞭に読み取れる。

注1: Blunt W. (2001). *Linnaeus: The complete naturalist*. London Frances Lincoln, UK.

松永俊男 (1992) 「博物学の欲望 リンネと時代精神」講談社 現代新書。

注2: リンネは生物の学名をラテン語の属名と種名で表記する二命名法によって体系づけた。リンネはこの体系を何度か改訂しており、最終的には、種 (species)、属 (genus)、科 (family)、目 (order)、綱 (class)、門 (phylum, division)、界 (kingdom) の7つの階層 (分類区分) にまとめている。亜種 (subspecies)・変種 (variety) は種の下位区分に属する。なお、分類学上の生物の和名はカタカナを用いて表す慣例があり、人間はヒトと表記される。

注3: Callender L. A. (1988) Gregor Mendel: an opponent of descent with modification, *History of Science* 26: 41-75.

Clegg T. (1997) Mendel's research on hybrids in evolution, <http://tomclegg.net/mendel>

注4: Henig R. M. (2001) *The lost and found genius of Gregor Mendel, the father of genetics*. Monk in the garden: Mariner Books, New York, USA.

注5: Müller-Wille S. and Orel V. (2007) From Linnaean species to Mendelian factors: Elements of hybridism, 1751-1870. *Annals of Science* 64: 171-

215.

注 6 : Orel V. (1996) Gregor Mendel: The first geneticist. S. Fin (英語版翻訳) Oxford University Press, Oxford, UK.

注 7 : McCarthy E.M. (2008) On the origins of new forms of life: A new theory. Macroevolution.net.

注 8 : Stern C. and Sherwood E.R. (eds.) (1966) The origin of genetics: A Mendel Source Book, W. H. Freeman and Company, San Francisco, USA.

注 9 : ダーウィンの著書の原題は「自然淘汰による種の起原、すなわち生存競争における適応子孫の保存について」であるが、一般に短縮して「種の起原（起源）」と呼ばれる。

Darwin C. (1859) On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. (1st ed.), London: John Murray, UK.

ダーウィン「種の起原」上、下 (1990) 八杉龍一 (訳) 岩波文庫。

デイヴィッド・N・レズニック著 垂水雄二訳 (2015) 21世紀に読む「種の起原」みすず書房。

注 10 : Orel V. (1984) Mendel (past masters), Stephen Finn (英語版翻訳), Oxford University Press, Oxford, UK.

注 11 : Wheeler Q.D and Meier R. (2000) Species concepts and phylogenetic theory: A debate. Columbia University Press, New York, USA.

注 12 : Dobzhansky T. (1937) Genetics and the origin of species, Columbia University Press, New York, USA.

Mayr E. (1942) Systematics and the origin of species, Columbia University Press, New York, USA.

注 13 : 集団遺伝学では、このような遺伝子のプールを共有する集団をメンデル集団と呼ぶ。

注 14 : 交配前隔離でよく知られている例としては、ダーウィンが「種の起原」のアイディアを得たガラパゴス島のような地理的に隔離された生物集団や、異なる発光パターンをもつ種間で異性を探す定位行動ができずに交尾が成立しない同所的な隔離集団がある。交配後隔離の例は、例えば雌ウマと雄

ロバの雑種であるラバで見られるように、雑種第一代が不稔となって雑種性が崩壊する例（雑種崩壊）がよく知られている。

注15：現在では、種間雑種だけでなく属間雑種さえもが、様々な方法を用いて作成されている。栽培植物では、例えば、パンやうどんを私たちに与えてくれるコムギ属は、食料としても飼料として利用されるライムギ属や、ビールの原料となるオオムギ属とも交配が可能で、両方のゲノム（遺伝情報の総体）を併せ持つ雑種の育成が行われている。コムギとライムギの属間雑種であるライコムギは人類が作った最初の人工作物であり、コムギ属の*Triticum*とライムギ属の*Secale*から合成した新しい属*Triticosecale*に分類されている。細胞レベルでは多くの動植物で種間・属間の雑種細胞（体細胞雑種）が作られている。哺乳類では、例えばヒトとマウスの染色体・ゲノムを混在させた体細胞雑種などが作られて実験的に利用されている。このように、生殖隔離が原因となって種を隔てる障壁は、なんらかの方法を用いて、人為的に取り除くことが可能であり、交配可能性あるいは雑種の稔性それ自体は種を定義する絶対的な基準ではない。

注 16：Iltis H.H. (1924) Gregor Johann Mendel, Leben, Werk und Wirkung. Julius Springer, Berlin, Germany. (英語版は Iltis H.H. (1966) Life of Mendel (2nd ed.) Paul E. and Paul C., Hafner, New York, USA.)
Olby R.C. (1979) Mendel no Mendelian? History of Science 17: 53-72.
Olby R.C. (1985) Origins of Mendelism (2nd ed.), Chicago University Press, Chicago, USA.
Callender L.A. (1988) Gregor Mendel: an opponent of descent with modification. History of Science 26: 41-57.
Bishop B.E. (1996) Mendel's opposition to evolution and to Darwin. Journal of Heredity 87: 205-213
Orel V. (1996) Gregor Mendel: The first geneticist. Oxford University Press, Oxford, USA.

注 17：Orel V. (1996) Gregor Mendel: the first geneticist. Oxford University Press, Oxford, USA.

- 注 18 : Knight T. A. (1799) : An account of some experiments of the fecundation of vegetables. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 1: 195-204.
- 注 19 : Goss J. (1824) On the variation in the colour of peas, occasioned by cross-impregnation. Transactions of the Horticultural Society (London) 5: 234-236.
- Seton A. (1824) On the variation in the color of peas from cross-impregnation. Transactions of the Horticultural Society (London) 5: 236-237.
- 注 20 : Vasile M. D. and Nicholai C. (1967) Charles Naudin, a pioneer of contemporary Biology. In: Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée. Vol. 14: 369-401.
- 山下孝介、訳編 (1972) メンデリズムの基礎-メンデルの<植物雑種に関する実験>ほか一、裳華房
- 注 21: Piternick L. K. and Piternick G. (1950) Translators of Mendel's letters to Carl Nageli 1866-1873. Electronic Scholarly Publishing; 1950.