

遺傳學之父孟德爾 (Mendel)

解說其豌豆實驗論文，並探討其特徵和發展

何耀坤

臺南市光華女子中學

「飲水思源」和「溫故知新」這兩句話在科學研究上也有重要的意義。二十世紀最大的科技成就是核子、電腦和基因三方面，那麼二十一世紀的科技序幕；當然是從二十世紀所延續的核子相關研究所產生的量子力學為基礎的電子計算機技術，以及遺傳基因科技的研究。生物科技和基因工程起源於一百多年前的孟德爾的豌豆實驗，尤其他在實驗中假設遺傳因子，是極卓越的預言。

牛頓 (Newton)、達爾文 (Darwin) 和孟德爾是科學史上的三巨人，牛頓開闢了近代宇宙科學、達爾文的生物演化理論改變了十九世紀的科學及人文思想，孟德爾是基因科學之始祖，這三人的論文原典有的巨冊，有的難得，一般人沒有閱讀的時間和機會。本人曾經在本刊寫過牛頓 (本刊 112 期) 和達爾文 (本刊 134 期) 的原典閱讀心得，盼望更寫出孟德爾論文閱讀心得是本人的願望。所謂科學家的基本素養，要有數理解析能力，又能從實驗所得的結果加以系統整理，並歸納其重點。所以科學家和一般人之不同，即是科學家能將自然現象分析並有系統記述，這種能力在社會人文方面研究也一樣重要，尤其是牛頓、達爾文和孟德爾是符合可稱為科學家的典範。

在中學生物科教材中，尤其遺傳教材是

模範又活潑的生物學教材，使學生能了解科學方法的最好教材，其科學的說服力很強。若加上孟德爾的生平故事，必會引起學生的興趣。這教材是基因科技史的基本教材，如探索基因所在及追求基因的真相可迫近生命的本質，能惹起學習者的興奮。

本人於前年旅行歐洲時，利用機會特訪問捷克到布隆 (Brunn) 的聖多瑪修道院，這裡是一百四十多年前孟爾曾在此作豌豆實驗地方，可謂遺傳學之聖地。該修道院內現在設有孟德爾紀念博物館，裡面展示有他用過的顯微鏡，他自作的植物標本，及他的眼鏡和筆。在他的書櫃中可看到達爾文的著書「種源論」和「家畜及栽培植物的變異」等。他的藏書中有他親自加註寫的文句，尤其提細



圖一 Gregor Mendel (1822-1884)

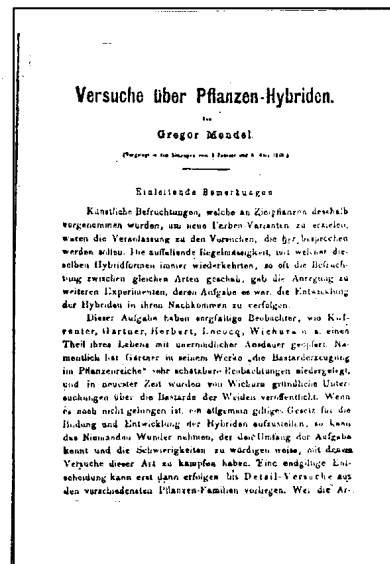
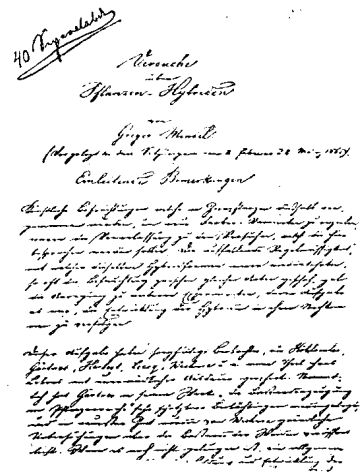
胞學說的植物學家許萊登 (Schleiden) 所著的「純正植物學原論」似對他有新的啟示。孟德爾是天主教神父，他曾經擔任過當地中學的科學教師十五年，他進修的成果是世紀的傑作而創始了遺傳學是科學史上的一大奇蹟。

一、孟德爾用豌豆實驗

孟德爾使用豌豆實驗的動機，可從他的論文的序文中來了解。當時恰達爾文發表「種源論」提生物演化及種源問題，不但受教會方面反彈，在生物學界中也提出許多疑點。事實上孟德爾替達爾文解脫這些疑點；可是達爾文不知孟德爾的論文消息。



圖二 在曾經孟德爾作實驗地有紀念碑上面寫「孟德爾神父曾在此，為遺傳法則作實驗」，用英語、捷克語、德語、法語刻。



圖四 豌豆的論文印刷第一頁

孟德爾自 35 歲至 50 歲 (1856 - 1871 年) 15 年間，可謂是他的研究時代。最初八年是作豌豆實驗，最後一年用薊 (菊科植物) 及 *Hiercium bastarde* 的實驗。他作豌豆實驗地方是沿該修道院建物旁邊的長 35 公尺，闊 7 公尺的小園地，在此種栽豌豆作交配實驗，是將豌豆的小花中用鑷子打開並取除雄蕊。作這工作時期他曾經致信給他所尊敬的德國墨尼黑大學的植物生理學家 Nageli 教授的信

中說：「這實驗很煩雜，要有耐心，我後來並行若干工作後，有點輕鬆了」，他的探究精神和喜樂使他更向前進。孟德爾愛惜豌豆如子，他常帶訪客參觀時說：「我帶你去看我的子女們」。他發表豌豆實驗是 44 歲時，他於 1865 年 2 月 8 日及 3 月 8 日共兩次，在布隆的自然研究會的例會中發表演講研究成果，1866 年由該會機關雜誌出版發表，他的論文中沒有插圖，以 B5 版共有 45 頁。

二、豌豆實驗的論文解說

孟德爾豌豆實驗的論文共分十一項，表題和頁數如下：前言（3 4 頁），實驗植物的選擇（5 7 頁），實驗的區分和順序（7 10 頁），雜種的型式（現在稱第一代）（10 12 頁），雜種的第二代（現在稱第二代）（12 15 頁），雜種的第二代現在稱第三代（15 17 頁），雜種的後代（17 18 頁），許多相對形性結合的雜種子代（18 24 頁），雜種的受精細胞（24 32 頁），其他種類的植物之雜種的實驗（32 38 頁），結論（38 47 頁）。其中的雜種是現在所說的 F_1 ，是 F_2 ，是 F_3 。

(1) 論文的前言

孟德爾首先說明這實驗的動機及目的，觀賞用植物交配後會產生的色變，是他作這實驗的動機。這些色變的新種以何比率出現，變成什麼種類，在子孫代代來觀察，是這實驗目的，所以任這種工作的要有耐心。過去有不少人做過這種研究，但是無法獲得一般法則。這研究不只是遺傳問題，也是生物演化上的問題，所以要面對當時的宗教社

會也要有大的勇氣，如達爾文受教會方面的攻擊。

(2) 選擇實驗用植物

他認為適合他的實驗，所需的植物要有如下三個條件，有不變的相對形性，並要有安定性。雜種的花要能使他花的花粉難進入或可防止別花粉進入。雜種和其子代的繁殖力不衰退，符合這條件的是豆科植物。他從許多種子販賣的商人搜購 34 種豌豆種子，費兩年期間試驗確認是純種。這雖然是應該要作的工作，可是一般研究者不一定會注意這一點。

(3) 實驗的區分和順序

孟德爾用於實驗的豌豆的相對形性是如下七對，實驗結果的 F_1 和 F_2 情形如圖五。

親代	第一子代	第二子代	比例
圓形種子 × 皺皮種子	圓形種子	5474 圓形種子 1850 皺皮種子	2.96:1
黃色種子 × 綠色種子	黃色種子	6022 黃色種子 2001 綠色種子	3.01:1
灰色種皮 × 白色種皮	灰色種皮	705 灰色種皮 224 白色種皮	3.15:1
飽滿豆莢 × 癟縮豆莢	飽滿豆莢	882 飽滿豆莢 299 癟縮豆莢	2.95:1
綠色豆莢 × 黃色豆莢	綠色豆莢	428 綠色豆莢 152 黃色豆莢	2.82:1
腋生花 × 頂生花	腋生花	651 腋生花 207 頂生花	3.14:1
高莖 × 矮莖	高莖	787 高莖 277 矮莖	2.84:1

圖五 孟德爾利用豌豆作遺傳交配所得結果(其實驗值和理論值 3 比 1 之差，沒有超出實驗誤差範圍，相當正確)

實驗號碼	總株數 F_3	顯性株數	顯性和隱性分離的株數	比率
1	565	193	372	1:1.93
2	519	166	353	1:2.13
3	100	36	44	1:1.78
4	100	29	71	1:2.45
5	100	35	65	1:1.86
6	100	33	67	1:2.03
7	100	28	72	1:2.57
合計	1584	520	1064	1:2.05

圖六 孟德爾作的七對相對形性的雜交實驗的 F_3 之結果

F₃ 從第一至第七實驗之結果如圖六。從 F₂ 株看 F₃ 時可分為下列三群，第一個群占全部的四分之一，並具有顯性，F₃ 不變，以後代代不變。第二群也占四分之一，具有隱性形性，於 F₃ 後代代不變。第三群占四分之二，顯性形性所顯示的和 F₁ 一樣的雜種，而在 F₃ 有 1/4, 2/4, 1/4 比率分離為 1:2:1，顯性和隱性之比為 3 比 1。

孟德爾在論文中記述：「從實驗得知一對相對形性所生的雜種的種子，一半為雜種，其他一半的種子所生的不變，其中顯性和隱性數目相等」。

(4) 兩對相對形性的遺傳實驗

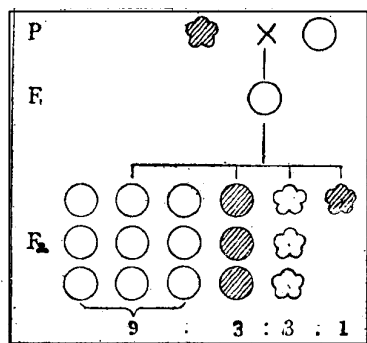
孟德爾在兩對形性的實驗中，試以一對形性的遺傳原則能否適用，這實驗在高中生物課本都有記載，如圖七，詳細情形省略，可參閱生物課本。

(圓粒.黃色) (皺粒.綠色)
 P. A A B B x a a b b

 (圓粒.黃色)
 F₁ A a B b x A a B b

 F₂ (分離情形如圖七)

F₂ 的實驗數值是 315:103:101:32，和理論比符合。



圖七 兩對基因的 F₂ 的分離比

(5) 雜種的受精細胞

孟德爾更追究雜種的卵細胞和花粉具有什麼性質，而計劃下列實驗，即是該論文中的「雜種的受精細胞」之內容，詳細省略記述。他確信豌豆的雜種之雌雄生殖細胞，經過受精後會產生不同形性之組合。

(6) 遺傳的法則

孟德爾在論文中說，他確認在實驗中獲得了若干要點，這些是後來的人稱呼為遺傳法則，如分離的法則，獨立的法則表示對他的尊重。他本人沒有自稱為法則，在內容中也沒有分一條一條記述。顯性的法則由他本人及後來的人在動植物中發現有例外，所以缺普遍性。

(7) 對觀賞用植物的色變之說明

他在論文中提到觀賞用植物的複雜色變，他認為是如豌豆的遺傳因子之經雜交組合結果，按照一定原則有許多獨立的色因子所組合的。他肯定於 1859 年達爾文發表的「種源論」，認為植物的種之變化和生物演化有密切關係，認為由自然淘汰可產生新種，但是沒有完全同意達爾文學說。

(8) 結論

孟德爾的論文中，結論部分占九頁之多是最長的。他特別提出三點問題，第一是生物體的形性變化和生物演化有關係，他說不同形性以一般化來說，有 3⁷ = 2187 個，所含的全部數目有 4⁷ = 16384 個。當中表型雖相同，但是有些基因型不同。第二，是被認為孟德爾法則的核心「分離的法則」，其分離的因素現在稱為「基因」(gene)。第三，是栽培植物的花色變化，這也是生物演化的相關問

題。

三、孟德爾研究的特色

孟德爾的豌豆實驗論文，含有許多研究科學的重要原則。如他以實驗結果來建立理論，更以理論和實驗來證明，從此更實證所得的法則的普遍性。我們從他的論文可學習如何選擇研究題目，設立實驗計劃，選擇並檢討實驗材料，研究的發展，整理實驗結果等。他在雜交實驗的研究上及科學態度對我們有什麼新啟示呢？

(1) 實驗材料的選擇

在生物研究上選擇實驗材料時，最少含有兩點意義，一是選擇適合其研究的材料。二是在研究當中顯示研究者的方法論和世界觀。所以孟德爾於實驗選擇豌豆，可謂已經把握了幸運，他不但是精通植物學，也受了當時的物理學及統計數學的影響。

(2) 研究方法

孟德爾的研究法和傳統的生物研究法不同，是新的方法。自從文藝復興後，科學方法從以前的 Scholasticism(中世紀歐洲基督教哲學)解放，後來的笛卡特(Descartes)的數理哲學對以前的繁瑣哲學來說，是歸納法哲學。即是除了明證是真的，以外任何不能為真，就是要注意避免速斷和偏見。對要研究的問題儘量分割為許多小部分來處理。

要有完整的計算，對論文要全盤作詳細檢查。

從這論文可知，孟德爾是忠實的笛卡特之學徒，他的實驗方法是屬於笛卡特式的。笛卡特(1596-1650)的思想，貢獻數學，

在哲學方面可延伸到康德(kant)這種思維在孟德爾實驗中有具體表現，總而言之，他有卓越的科學能力，也受時代精神影響，才能產生遺傳法則。

(3) 形性的單純化

他在植物的許多形性中，只取一個或極少數形性為雜交的對象，並屬於同一種類的類型為雙親。他以前的研究者都將雙親具有的許多形性為全體。他將形性單純化；後來才能引導遺傳基因的啟示和以後的發現。他研究過程中，還原為一對遺傳因子為出發點，這是孟德爾研究的一大特色。

(4) 雜種類型的數學

為了認知雜種的各種類型的數理關係，實驗結果以統計數學處理是前未曾有的新方法。

(5) 個體育種

他將雜種分別育種，並採取個體別的種子，並以個別調查，以前的研究者都將許多株的種子一齊播種。

(6) 對問題的選擇

他選擇這研究的動機，是對觀賞用植物的花色變化有大的興趣。所以這論文不僅是遺傳學論文，也是進化學的論文。這論文可分為兩部分，前約三分之二是豌豆實驗，後三分之一是其他植物的雜種實驗和結論。前面部分後來成為現代遺傳學基礎，後部分是關於種和變種之區別問題，種的變化及種的轉化問題，花色變化，變化和不變性的雜種問題，這些都是生物演化相關的問題。總而言之，他是以雜交來觀察生物演化的現象。

(7) 科學領域和其界限

孟德爾論文是純粹的學術論文，當中沒有宗教氣味。他是宗教家，修道院的院長，是聖職人員。他對科學真理和宗教真理，雙方的領域界限有明白的認知。

(8) 對遺傳現象的本質

他在豌豆論文中，對遺傳因子的作用和形性表現，在概念上有明顯分別。這種思考是研究遺傳現象的重點，即使能體系化上重要的觀念。

四、孟德爾的研究發表

孟德爾的豌豆實驗成果，於 1865 年 2 月和 3 月共兩次在布隆市的自然研究會發表，出席約四十名，含有植物學、化學、工學等教授。聽眾對植物學和數學結合的他論文覺得訝異，於發表會中無人提出質問，也沒有討論。他的遺傳研究成果之價值被國內外學術界埋沒達三十五年之久，原因何在呢？當時生物學界有達爾文學說的風潮正達飽和點（種源論出版的第六年），雖然孟德爾研究結果和達爾文學說有關，但是當時科學界沒有容納他的餘地，因為遺傳學的時代未成熟。他所尊敬的當時著名植物學家 Nageli 也不能十分理解孟德爾的研究之價值，Nageli 給孟德爾的回信中說，您作的豌豆實驗還不夠完結並勸他作另一別的實驗。孟德爾的研究是經 355 次雜交，作一萬株以上的雜種結果之結論，而且內容濃縮為 45 頁。

孟德爾論文有抽印本 40 份，學會的會刊曾寄到國內外學會和大學及研究所共 120 單位，據說達爾文完全沒有看過孟德爾論文。

五、孟德爾法則(Mendelism)的再發現

舉世大論文「孟德爾的豌豆實驗」(Versuche uber Pflanzen Hybriden)，被學界埋沒了三十五年後（他逝世後十六年），先於 1890 年奧地利育種學家 Tschermak 以豌豆試驗也達到如孟德爾實驗結果。他在維也納大學圖書館經 Focke 介紹看到孟德爾論文後受驚訝。不久以後接到荷蘭植物學家 Hugo de Vries 寄來法文「雜種分離法則」，更接到德文論文，並附上引用孟德爾的實驗和他自己的實驗結果的對比，證明孟德爾法則的普遍性。此時又接到德國植物學家 Correns 的「品種間雜種的子代和孟德爾律」等論文，大為吃驚，時在 1900 年。這情形後世科學界稱「三人同時再發現孟德爾遺傳法則」是二十世紀的有名故事，所以 1900 年為遺傳學正式出發年。

同時發現或發明某法則或技術，在科學界有不少例子，這表示有一種科技的發展時期及氣運正來臨，而以那時代社會影響為背景。這事也應驗孟德爾在生前說過：「我的時代會來臨」。孟德爾法則再發現的消息傳到英國後著名生物學家 Bateson 出版「孟德爾遺傳原理」，證明孟德爾法則無論對動植物或人類均可適用，這法則被認為遺傳學的基本原理。此後 Mendelism 如酵素發酵一般很快傳播到全世界。

1910 年（再發現該法則後十年）為紀念這偉大科學家，在布隆的該修道院廣場揭幕用大理石雕塑的孟德爾像。1922 年 9 月在布隆舉行了隆重的孟德爾誕辰一百周年紀念大會，有各國代表參加，捷克優生學會出版了

紀念刊。美國遺傳學雜誌 *Genetics* 在 1950 年（該法則再發現 50 周年）出版特刊「The Birth of Genetics」，於 1955 年羅馬的孟德爾研究所（羅馬教廷為紀念神父科學家孟德爾而設立）又出版 *Mendelism* 九十週年紀念特刊（精美大冊），作者包括十四國三十名遺傳學家。1963 年在荷蘭舉行第十一屆國際遺傳學會議時決議，於 1965 年八月舉行孟德爾遺傳實驗發表一百週年在捷克的布隆，當年有 40 國 980 位代表參加。有四天的孟德爾紀念大會中，籌備委員長 Dr.B.Nemec 報告孟德爾法則發現經過，然後有對遺傳學有特殊貢獻的代表演講，如 Jacob 講細菌染色體；Opro 講 Ribosome，Melchers 等講免疫遺傳原理，Waddington 講遺傳與進化；Stern 講人類遺傳，還有其他有植物育種等應用方面的報告。

六、Mendelism 的發展

自 1900 年至第二次大戰之間，Mendelism 主要在追求遺傳的本質和形性之關係，是由於遺傳因子（gene 基因）所表現的形性。這是使用記號（或代號）方法，另一方面假設基因應用推計學方法而思考。基因概念首先由孟德爾於豌豆實驗時所假設，於 1919 年由美國 T.H.Morgan 在「遺傳學的基礎」及於 1926 年在「遺傳因子學說」中證明其在染色體上的位置。1933 年由 Painter Heitz & Brenner 所作的果蠅唾腺染色體輿圖所圖示，至 1952 年由 Pavan & Brenner 使用放射性 Thymizin 3H 的實驗，證明果蠅唾腺染色體的膨部(Balbians ring)在活動旺盛時會膨大，同時對 Trymizin 3H（DNA 的先驅物

質）的攝取量會增加。1962 年 Beermann & Clever 證明，在該膨部又有 RNA，是可能為傳令 RNA 之作用。這些研究再進一步證明了基因的位置和作用。又如 Goldschmidt（1938 年）等作基因的生理學研究，啟發基因和酵素活動及形性表現的作用之重要性。現代遺傳學有三個基本概念，是 gene（基因），actant 和 character（形性），其中 actant 是介於基因和形性之間的空位，當初於 1903 年 Correns 在紫茉莉花發現色素體的遺傳現象，而發展細胞質遺傳，證明細胞質內也有遺傳物質。尤其在酵母菌、原生動物和細菌等，其細胞質內的遺傳物質和 DNA 之關係受密切注意。

第二次大戰後，追蹤基因本體構造及作用的研究迅速進展，產生今日的分子遺傳學，尤其在微生物遺傳研究上獲得輝煌成就。自 1944 年以來美國 Beadle 等的紅麵包黴的基因作用之研究，更證明每一形性表現都有相關的一基因之作用，因而主張應使用特定酵素推行一定的化學變化，而追求基因的作用。以後有大腸菌和噬菌體(phage)的研究，揭開了遺傳物質即是 DNA 的確實所在。自從孟德爾以來對遺傳學原理研究的努力方向，由於 Morgan 等研究使轉向到基因的本體，此後基因的本質問題成為遺傳學的焦點，基因本體的研究也成為分子生物學的中心問題。追求遺傳現象的究竟之研究進為解明 DNA，這是利用電子顯微鏡的細胞構造研究，對分子遺傳學有很大貢獻。尤其 1953 年 Watson 和 Crick 發表 DNA 的雙螺旋構造，並解明 DNA 的分子構造和其複製機構，

是生物學史上 20 世紀的最大成就。我們相信今後對基因本質的研究能更進展，如基因的作用，DNA，傳令 RNA，傳輸 RNA 及蛋白質合成等一連鎖的問題，及遺傳資訊傳遞和記號解讀等研究有了很大進步，這問題也關連到免疫和癌的問題，總而言之，於一百多年前孟德爾在修道院庭園作豌豆的實驗，發展到今日的遺傳學，竟成為現代生物學的核心，也漸漸有統一整個生物學的趨勢，開闢了基因科學實用之門。

七、孟德爾的為人

孟德爾於 1822 年 2 月 22 日誕生於當時奧地利 (領土現在屬於捷克)，現在捷克東北部的農村，1884 年 1 月 6 日 63 歲逝世於布隆。他於 1844 年入布隆神學院，學習宗教、神學、哲學、教育及農學，畢業後在布隆聖堂區工作，院長派他任教滋迪姆中學。1851 年被推薦到維也納大學哲學系，以旁聽生選修物理、化學、數學、動物學、植物學、古生物學和昆蟲學。1854 年任布隆國立實業學校代用教師、擔任物理和博物科。1840 年任多瑪修道院修士，名子封為 Gregor Johann Mendel。

他晚年時患腎臟炎，1883 年春天在旅行

時患感冒更轉為尿毒症，於 1884 年 1 月 6 日逝世。當日凌晨一時三十分因病苦重篤，領最後聖餐而順從神旨意離世。聖別式和彌撒儀式在 1 月 9 日上午九時於修道院聖堂，遺骸葬於中央墓地。他一生留給當地人的印象，據當地報紙記，他是貧民的恩人，人格高貴的人，對自然科學伸出溫暖的手，植物保護者、師表、聖職者。最後引用寫「孟德爾的生涯」的 Iltis 的記述當天孟德爾的葬禮情況結束此文。「會眾參加葬列赴布隆中央公墓，遺骸埋葬於第一區第九號。當天出席者有官方代表，中學教師、神父和修女、新教牧師、猶太教僧侶，各村代表及許多貧民。人人哀悼這位仁慈神父，但在群眾中，無一人能知他們正在送一位世紀的大科學家到墓地」。

參考圖書

篠遠喜人：遺傳學史 (力書房)

篠遠喜人：Mendel 法則再發現論文集 (力書房)

篠遠喜人：Mendel 遺傳論文集 (大日本出版社)

Iltis: Mendel 的生涯 (長島譯本) (創元社)