

ヴァイスマンの死の解釈をめぐって

小 川 眞里子

1. はじめに

平均寿命80年という世界最長寿国となり、国民の4人に1人は65才以上という高齢社会の到来を目前にして、今日わが国では老化や死が盛んに論じられている。全般にいえる新たな傾向は、老化や死を忌むべきものとして背後に押し遣るのではなく、それらに正面から向き合い、受容しようとするものである。たとえば延命だけに囚われた医療から患者を解放し、病名を告知し、自己の人生の完成へ向けて死を成就させようとする試みがそれである。死を医療の敗北の結果としてのみ捉えるのではなく、人生を完結させるためのゴールとして捉えるのだ。癌の告知もホスピスも、死にプラスの意味を付与しようとするこの思想に支えられている。

歴史を通して人々の死に対する向き合い方は、さまざまに変化してきた。フランスの歴史家フィリップ・アリエスは『死と歴史』の中で、西欧における死に対する態度が大まかに四つの区分を経て変化してきていることを描き出している⁽¹⁾。アリエスによれば、20世紀半ばから今日までは、最後の第四期「タブー視される死」ということであるが、上に述べたように筆者は、このタブー視される死が、ゴールとしての死すなわち自己完結に意味を与える死へと、変化する傾向にあることを認めようとするものである。

ところで死の哲学的・倫理的意味、また社会的意味については論じられても、生物学の中で死が論じられることは比較的少なかった⁽²⁾。生命とは何かについては長い研究の蓄積があっても、死については単に生命の終焉とされてきた。高齢社会を目前に控え、我国で老化や死に関する科学研究が盛んになってきていることは、新たな事態といえる。西欧では1940-50年代に、自然死研究の一つのピークを迎えたが、それはその後ほどなく到来する全人口の4分の1が60歳以上の老人という高齢化社会を射程に置いてのことであった⁽³⁾。(それでも西欧諸国の高齢化は日本の現況に比較すればはるかに緩やかなものだった。)死に関する論文は20年代の頃から漸増していくのだが、20世紀前半を通して議論の叩き台となったのが、本論で扱うアウグスト・ヴァイスマン (August Weismann) の論文である。

人間が死に向き合うようになって以来、死のイメージは不可避なネガティブなものであったが、1880年代に発表されたヴァイスマンの一連の論文は、これまでのイメージを一変させ、死に対し生物学的にポジティブな意味を与え大きな反響を引き起こした。今日、個体にとってポジティブな意味が死に与えられようとしているが、ヴァイスマンは今から一世紀以上も前に、生物の種にとって、死が明確にポジティブな意味付けをもつことを示したのである。

2. 歴史的産物としての生命と死

いかなる原因で生物が老化しやがて死を迎えるのか、生物の種類にそれぞれ固有の寿命が

あるらしいことなどは、古代ギリシャ時代より少数ながら語られてきた。そして特に人間に限っては、いかにして長寿を得るのか、長寿の秘訣や長寿薬など、こまごまと経験が引き継がれてもきた。それにもかかわらず、死は不可避であり、何人も死を免れることはできず、死は生物全体の普遍的特徴と考えられている。様々に語られてきた死であるが、何故生物が死ぬべく運命づけられているのかという形而上学的疑問は、19世紀後半になるまで発せられることはなかったのである。進化論的自然観はなにもダーウインの創始ではないが、キリスト教を奉じる西欧世界に大きな衝撃を与えることになった彼の『種の起源』出版にともなうて、多くの問題が表面化してくることになる。一つは、「生命の起源」をめぐる論争で、あらゆる種が単純な生物に由来するとなれば、その原初的な生命体の起源が問われるのは当然の成り行きであった。また19世紀は、死を前提とした無慈悲な自然のメカニズムについて人々が思い巡らした時でもあり、こうした文脈の中で、ドイツの動物学者ヴァイスマンは「死の起源」について考察を進め、生物が死ぬべく運命づけられている理由を提示したのである。ダーウインの『種の起源』からおおよそ20年の年月を経て、死は初めて進化論の枠組みの中で捉え直された。死は、生命の誕生このかた、生と同時に一対をなしてきたわけではなく、生物が進化の途上で獲得した適応的戦略であると、彼は捉えたのである。「生命の起源」と「死の起源」が問題にされた経緯については既に扱ったことがあり、そこでヴァイスマンの論文も詳しく論じた⁽⁴⁾。本稿では、19世紀80年代、90年代から現在に至る死の捉え方を扱い、彼の論文に対する、その後の反響・評価を中心に考えたい。それに先立ち、彼の論文が幾編かまとまって英訳紹介されたことについて、次節で触れておこう。それというのも、彼のエッセー集が編纂され出版されたことが広範な議論を巻き起こすきっかけとなったからである。

1859年の『種の起源』出版から、1900年のメンデルの遺伝法則の再発見に至る40年間は、概念上折り合いの付けにくい進化と遺伝を整合的に理解する模索の期間であったといえよう⁽⁵⁾。ダーウインやメンデルに比べ知名度はずっと低いヴァイスマンであるが、19世紀後半、進化と遺伝の両方を睨みながら最も着実な仕事をなしたのが彼であった。またイギリスの生物学者達と彼の親しい関係は、次に述べるエッセー集をはじめ、多くの英訳本の存在にも窺えるが、彼がロマネーズ講演に招かれたことも、それを物語るものである。オクスフォードで毎年催されるその講演に、グッラドストーンとハクスレーに続く名誉ある三人目の講演者として彼は招待されたのであった⁽⁶⁾。

3. Essays upon Heredity の出版について

1881年ヴァイスマンの論文 "Ueber die Dauer des Lebens" が発表されるや（印刷は翌1882年）ハイデルベルク大学のブチリ（O. Bütschli）は、1876年に既にこの種の考えに到達していたことを公表し、さらにヴァイスマンは自分との文通によってアイディアの端緒を得たのだらうと恨みがましい註まで付けて自説を披瀝した⁽⁷⁾。しかし1883年 *Über der Vererbung* において明確なかたちで生殖質連続説を打ち出すに至るヴァイスマンと比較した時、両者の論文の質の差は歴然としている。ドイツではさらにロストック大学教授ゲッテ（Alexander Wilhelm Götte）が批判的著作を発表したが、ヴァイスマンはこれに答える意図で学術講演を行い、翌1884年 *Ueber Leben und Tod* を出版した。ヴァイスマンの三論文が出揃った1884年の冬、ケンブリッジ大学クライスツカレッジの講師シプリー（Arthur E. Shipley）は、フライブルクに滞在し、ヴァイスマンの論文 *Ueber die Dauer des Lebens* と *Ueber der*

Vererbung の翻訳にとりかかっていた。それらの論文の革新性に衝撃をうけたシプリーは翌85年、*The Nineteenth Century* に“Death”と題して6ページにわたる紹介文を載せたが⁽⁸⁾、その画期的内容は、英国でも広範な反響を引き起こした。1887年には、マンチェスターで開催された英国科学振興協会（BAAS）の年會に、ヴァイスマンが出席し、9月5日には「獲得形質は遺伝するか？」というシンポジウムに（ヴァイスマンのほかランケスター、パトリック・ゲデス、後にヴァイスマンの論文集の訳者の一人となるプールトンも出席）、9月6日には「細胞研究の現状」というシンポジウム（ヴァイスマンのほかランケスター、セジウィックら）に参加した⁽⁹⁾。5日のシンポジウムは、ヴァイスマンの主張の核心である〈生殖質連続説〉（獲得形質の遺伝を否定したもの）を話題にしたものであるし、翌6日は最も研究が進んだドイツの細胞学的研究から大いに学ぼうというものであろう。おそらくはこのように弾みがついて、オクスフォードのクラレンドン プレスは、順次 *Nature* 誌などに簡単に紹介されていたヴァイスマンの論文を、外国の生物学研究紹介シリーズの一冊として企画し、先のシプリー、プールトン（Edward Poulton）、ショーンランド（Selmar Schönland）に英訳を依頼してきたのであろう⁽¹⁰⁾。こうした依頼をうけてシプリーも、三年ほどそのままになっていた訳業に本腰をいれ、1889年関連する8編の論文からなる *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*（以下 *Essays* と称する）は出版されたのである。

Essays の初版が出版される際、実はこの翻訳書は校正刷りの段階で、アルフレッド・ウォーレス（Alfred Wallace）に回覧されており、彼は、1865-70年に書きつけたという死の進化論的解釈の短いメモを、ヴァイスマン論文に触発されるかたちでプールトンに送ってきた。そこでプールトンは、ヴァイスマン論文の中にこれを挿入・掲載し、公表したのである⁽¹¹⁾。ウォーレスのメモはわずか400語程度のまさしくメモに過ぎないし内容も幼稚な議論であるのだが、ただ、「自然選択によって・・・我々は老年・衰退・死の起源をもっている」という一文にヴァイスマンの議論と通じるものを見出して、メモを送り付けたのであろう。彼はヴァイスマンに対しささやかな支持を表明したと解することができる。

この初版は、翌々年の1891年に第二版が出版されたのであるが、この第二版出版時に、編者たちはさらに4編の論文を追加し二巻本として出版することを計画し、初版に相当するものを第二版の Vol.1 とし1891年に、追加分を第二版の Vol.2 として1892年に出版した⁽¹²⁾。このため、どの版どの巻に言及すべきなのかについて混乱が生じがちとなった。さらに悪いことに、初版は、先にも述べたように、外国の生物学研究の紹介シリーズの一冊として出版されたがために、表紙の背文字が *Biological Memoirs: Weismann on Heredity* となっていて、一層検索を困難にしている⁽¹³⁾。

Essays に収録された論文は、同等の論文が並列されているのではなく、執筆された年を追って彼の理論が補強され発展していくきわめて有機的な関連性と階層性にささえられた論文集であることに注意すべきである。たとえば、第一論文「寿命」で扱われる単細胞生物と多細胞生物における死の意味の違いを考察することと深く関連して、彼は第二論文「遺伝について」で獲得形質の非遺伝性や生殖質連続説を主張することができたのであるし、そこで定義されたパンミクシア（次節参照）と、生殖質の不滅性は第三論文「生と死」に反映される。第三論文で有性生殖の進化過程を考察する中から死と有性生殖の関連性が提示され、第五論文「自然選択理論における有性生殖の意義」としてまとめられる。第二論文の生殖質連続説は第四論文「遺伝理論の基盤としての生殖質連続説」として徹底され、パンミクシアは第二

版 Vol.2の第九論文「自然における退行的発達」として独立論文となる、と言った具合である。また第一論文に対する批判に答える意味で書かれたものが第三論文(ゲッテに対して)であり、それらに対するさらなる批判に答えたものが第十一論文(ヴァインズに対して)である。ところが後世の批判家たちの多くは、彼の思索のいわば素朴な出発点ともいべき第一論文に集中しており、大半はヴァイスマン自身の理論の深化を見落としている。

4. 初期の批判

ここでは *Essays* 出版直後の1890年代から、ヴァイスマンが亡くなる1914年までのおよそ四半世紀を検討することにしよう。これは、次節で論じるカレルの組織培養をめぐる業績が出るまでの時代にはほぼ相当するものであり、また死に関する生物学研究として20世紀前半を飾るもっとも包括的著作とみなされるパール(Raymond Pearl)の *The Biology of Death* の出版には、まだしばらく時間があるという時期である。従って1920年代以降については、6節で扱うことにする。

英訳初版発行に伴いヴァイスマンが提起した問題に関連して、さまざまな書評、論文、著作が現われ、また雑誌 *Nature* の編集部にはたくさんの手紙も寄せられて、しばらくは活発な議論が展開した。それら関連の著述は、第二版に表のかたちで紹介されているが、著者は20名を数え、また手紙をよせた者は19人である⁽¹⁴⁾。多くは獲得形質の遺伝をめぐる議論であったが、生物の死についても幾つかの批判が現われた。ここで注目すべきは後述するヴァインズ(Sydney H. Vines)の論文である⁽¹⁵⁾。こうした出版直後の反響が納まった後も、ことあるごとにヴァイスマンの論文は引用され批判されていく。本論では続いて、メチニコフ(Elie Metchnikoff)の *The Nature of Man: Studies in Optimistic Philosophy* (1903)⁽¹⁶⁾とマイノット(Charles Minot)の *The Problem of Age, Growth, and Death: A Study of Cytomorphosis* (1908)⁽¹⁷⁾を扱い、最後にヴァイスマンの追悼文に触れる⁽¹⁸⁾。総じてこの時期の批判のポイントは、原生動物の不死性をめぐるものであったと総括できよう。

生物の死に関するヴァイスマン論文に、正面切って批判を浴びせたのは、ゲッテ(1883年)とヴァインズ(1889年)であったが⁽¹⁹⁾、この両者の批判それぞれに対し、新たな論文をもって彼は誠実に応じた⁽²⁰⁾。ドイツ語圏からの批判者ゲッテについては以前に論じたので、ここではヴァインズを扱う。彼の批判は、系統発生過程と個体発生過程の両面からなされるのだが、前者については、死をもつ生物がいかにして死をもたない生物から進化してきたのかを問題にし、後者は、死ぬべく運命づけられた個体がいかにして死をもたない生殖細胞から発生・成長してくるのかを問題にしている。特に後者について、ヴァインズは卵と精子の形態上の差にとらわれ、遺伝的本質について同質であることが理解出来ず、また遺伝質が核に局在していることも認めない立場をとっていたことが注目される。これに反論するに、ヴァイスマンは植物性モナス目の動物 *Pandorina* (単なる集合)と *Volvox* (分業成立)の例をあげ、単細胞生物から多細胞生物へ進化していく段階を示し、分業の成立を強調した。個体発生の過程については、分裂の初期に独立する生殖質は別にして、細胞分裂の進行にともない分化が進むにつれ、個々の細胞の核に含まれる遺伝質は担うべき分業に対応して分配されると想像していたようだ⁽²¹⁾。また古い通念に寄り掛かったヴァインズの受精過程の理解の誤りを指摘し、ヴァインズに向けた反論として執筆されたこの論文の後半は、メンデル遺伝再発見を十年後に控え、遺伝に関する思考が煮詰まっていく様子が興味深く描かれる。

ヴァインズと観点はやや異にするが、単細胞生物と多細胞生物の差異に立脚した批判は、ハーヴァード医学校の比較解剖学教授マイノットにも見られる。彼はヴァイスマンが細胞の死と細胞サイクルの停止とを混同していると非難する。我々の死は一つの細胞サイクルの停止なのである。彼の立場からは、単細胞生物の死は多細胞生物の一細胞の死に相当しているのであって、それを体全体の死すなわち細胞サイクルの停止と同列にするのは適当でないと言う⁽²²⁾。さらにマイノットは、単細胞生物を不死とするヴァイスマンの主張を退け、“Death of Protozoa”と題するアペンディクスを巻末に付け、モーパ (E. Maupas)、コーキンズ (G. N. Calkins)、ヘルトヴィヒ (R. Hertwig) らの主張を援用しつつ、単細胞生物にも死があると主張する⁽²³⁾。ヴァイスマン批判と直接関係しないが、マイノット独自の主張は、老化は生殖期以降に初めて起こるのでなく、誕生とともに始まっており、しかも老化速度は人生の後半よりも早い段階の方が急速だという指摘である。

やや異色な観点からの批判者は、バスツール研究所教授のメチニコフである。先に紹介した彼の著作の10章11章が老化と死に関する科学的研究に当てられている。老化については、肝臓や腎臓などの臓器の硬化や動脈硬化に注目しつつ、彼独自の食細胞理論によって説明が展開されている⁽²⁴⁾。他方、大腸内におけるバクテリアによる有害物の蓄積が、老化を早める原因であるとも彼は考えている⁽²⁵⁾。死については、ヴァイスマンの主張を紹介しながらも、メチニコフとしては、絶えざる闘争が展開されるこの世界にあっては、自然死に行き着く以前に事故死、病死、餌食で死に至ると主張し、野生の世界における自然死については否定的である。そしてたとえ自然死の存在を肯定したとしても、それが種の利益となるべく自然選択の産物として生じたとは考えられないとしている。ただし成虫で口を欠くカゲロウの例をとりあげ、自然死の存在の可能性も一部認めてはいる⁽²⁶⁾。

最後にプリンストン大学教授エドウィン・コンクリンによるヴァイスマンのオビチュアリーを検討しておこう。彼は、すでに細胞系統の研究により世界的名声を確立しており、その役目に十分な人物と評価しうる⁽²⁷⁾。1914年11月のヴァイスマンの死を受けて、オビチュアリーは、彼がその外国会員であったアメリカ哲学協会において翌年1月に朗読され、後に*Science*にも転載されたものである⁽²⁸⁾。コンクリンは、生殖質と体質とを区分したヴァイスマンの慧眼を高く評価するとともに、発表当時反対が多かった単細胞生物の不死性についても、近年の研究の蓄積はヴァイスマンを支持するものであることを明言している。ただし死の起源が選択に基づく適応だとする彼の説明は、おそらく誤りであろうと述べている⁽²⁹⁾。

コンクリンの発言にも窺えるように、論文公表当時非難が集中した単細胞生物の不死性については、ヴァイスマンの意見が回復されていく⁽³⁰⁾。この復権については、強力な支持者として、ロックフェラー医学研究所のロエブ (Jacques Loeb) をあげることが出来よう⁽³¹⁾。しかし他方で、メチニコフとコンクリンがともに一言否定的に言及している、自然選択による適応的な死の成立過程については、おおいに疑問視される状況にあった。ただし注意しておきたいのは、この時点では疑問が提起されたに留まり、踏み込んだ批判は少しもなされていないことである。この疑問点は、さらに三十年の年月を経て、メダワー (P. B. Medawar) により初めて本格的に議論される。

ここで強調すべきは、実はヴァイスマン自身にも、死を功利的適応的に捉えることについて疑問が生じており、*Essays* の第一論文「寿命」に示された見解から踏み出す道を彼自身が模索していることである。その一つは、第二論文「遺伝について」に登場するパンミクシア

(Panmixia=universal crossing) という概念である⁽³²⁾。彼は使用されなくなった器官が退化する原因を、用不用の原理によるのではなく、自然選択の停止（パンミクシア）によって説明できると考えており、それは生殖期以降不用になった肉体の老化や死についても敷衍しうると考えていたのである。それゆえ彼は、1883年の第三論文「生と死」に1888年になって註を加えそのことに言及した。さらに1891年、多細胞生物の体細胞が終りなき生命力を失った理由について、ヴァイスマンは死が老化した個体を取り除くといった適応的な議論に代わって、パンミクシアの原理による説明をし理論の深化を図っている⁽³³⁾。メチニコフやコンクリンはもちろんのこと、メダワーも、ヴァイスマン自身のこうした理論の深化を見落としている⁽³⁴⁾。

メダワー以降については6節で論じることとし、先に1910年代に生じた新たな事態について述べたい。

5. 組織培養研究と細胞の寿命

ヴァイスマンの一連の論文から帰結することは、多細胞生物は、次世代形成力を生殖細胞に局限する一方、体細胞については歴史過程の中で無限の分裂能を放棄し、死をもつようになったのだということになる。ところが1912年にヴァイスマン言うところの死をもつ体細胞を全く否定すると思われる実験結果が発表された。死を有するということは、有限な分裂能すなわち更新不可能を意味するのであるが、その実験は細胞の無限の分裂能を主張するもので、開発間もない組織培養技術を用いて行われたのである。

組織培養研究の拡大に大きく寄与したのは、1908年ニューヨークにおけるロス・ハリスンの講演である。彼はその前年の1907年に「生きて成長する神経繊維の観察」という短い論文を発表して、神経繊維形成をめぐる論争に決着をつけた。その際決め手となったのが、神経を染めるゴルジ法に代わる組織培養法であったが、これは、生物体外における組織の培養に初めて明確な見通しを与えるものであった⁽³⁵⁾。当時ニューヨークのロックフェラー医学研究所にあって、大胆な実験と高度な技術で名声を博していた血管外科を専門とするアレキシス・カレル (Alexis Carrel 1873-1944) は、おそらく先の講演をきっかけに組織培養の重要性に気づき、バローと共にこの技術をロックフェラー研究所で大いに発展させようとした。それまでに動物を使った臓器移植の分野で先進的な成功を納めていた彼は、人間の細胞組織、ひいては移植に使用できるような臓器全体の培養作成という夢を描いていたからである⁽³⁶⁾。組織培養研究は、第一次世界大戦を含む1910-1918年の時期に急速に蓄積され、細胞研究の重要技術として確立するのであるが、この間に人々を驚かせた論文が、カレルの“On the Permanent Life of Tissues Outside of the Organism”(1912)であった⁽³⁷⁾。当時個体から切除された組織を生体外 (in vitro) で培養してもせいぜい二週間程度が限度だとされていたが、カレルはこれを必然的なこととせず、代謝産物の蓄積や培地の消耗が回避できれば、もっとずっと長い培養も可能だと考え、ニワトリ胚の繊維芽細胞を用いて研究を進めたのである。生体外でも、組織培養により永久的な生命の存続を主張する先の論文は、不滅の細胞系統として一躍世界的に有名になった。この同じ1912年に、長年の外科学的研究成果に対しカレルにノーベル医学賞が授与されたが、この栄誉が彼の言うパーマナント・ライフを、十分な追試もないままに広く受け入れさせてしまう素地となったことは明白である⁽³⁸⁾。今日カレルの実験結果については、さまざまな疑惑がもたれているが⁽³⁹⁾、それはともかくとして、当

時圧倒的なカレルの不滅の細胞の前に、ヴァイスマンの有限な細胞分裂能は後退を余儀なくされたのである。

カレルの言うパーマネント・ライフはジャーナリスティックに扱われ、それに続くエベリングの“The Permanent Life of Connective Tissue Outside of the Organism”と共に広く行き渡ったが、奇妙なことに彼らの複雑な外科的テクニックというべき技術については、誰も追認せぬままであった。こうして確認もないまま、カレルの組織培養実験は語り継がれ、1961年のヘイフリックとムーアヘッドによる有名な実験によって、細胞分裂の有限性が証されるまで、半世紀近く生き延びるのである⁽⁴⁰⁾。

6. 老化と死をめぐる考察

19世紀末からの発生学の進展はめざましく、新しい知見が日々積み上げられていく中で、生物の老化や死の解釈も大まかなまとまりを形成していった。死に関する生物学ということで、20世紀前半を代表する総説は、ジョーンズ・ホプキンス大学教授パール（Raymond Pearl）の *The Biology of Death* であろう⁽⁴¹⁾。

前節に述べたカレルの主張するパーマネント・ライフの影響は、ビダー（G.P. Bidder）も指摘しているように⁽⁴²⁾、パールにも色濃く及んでおり、生殖細胞のみならず、体細胞も本質的には不死であると考えられるようになった。生殖細胞については、受精を達成しえなかった卵細胞の死に関心をもったロックフェラー医学研究所のロエブ（Jacques Loeb）が、卵の人為的な単為発生に成功するに及んで、その潜在的な不死性についてますます確信されるところとなったし、体細胞についても、ロエブ（Leo Loeb）の「原生動物や生殖細胞と同様な意味において、特定の哺乳動物の通常体細胞も潜在的不死性を有する」というカレルを支持する発言などに後押しされ、潜在的不死性が決定的となっていった。パールは、後生動物の主たる組織は潜在的に不死であることを確信して、「後生動物の体を構成する細胞や組織が、分化し機能が特殊化して、相互に依存し合う集合体となったがゆえに、死がもたらされるようになったのだ。それゆえ個々の細胞は、死が運命づけられているわけでもなければ、死が不可避でもないのだ」と、断定している⁽⁴³⁾。したがって老化は多細胞生物の“全体としての属性”でしかないことになった。

ヴァイスマンにとっても、死は機能分化を達成した多細胞生物のものであるのだが、彼は、それが歴史的な進化の途上で生じたこととし、現在の多細胞生物の体細胞は死をもつように進化したのだと考えていた。それゆえ、体全体を構成する組織の拘束から解放された時、体細胞がその時から不死であるとするパールの主張とのあいだには明確な差異を認めねばならない。

カレルからの影響を前面に押し出したパールとは違って、もっと進化論的立場からヴァイスマンの論文を扱ったのはロンドン大学のメダワーである。彼には、ヴァイスマンの論文を検討しながら死について考察した二編の論文（1946年、1952年）があり、最初のものはかなり手厳しい批判を含むものであるが、6年後に執筆されたものは、大筋において彼の正しさを認め、自己批判を含む内容に変化しているのが興味深い⁽⁴⁴⁾。明敏さが際立つ論評であるが、批判の対象がほとんどヴァイスマンの第一論文「寿命」に終始しているのは、理解に苦しむところである。ヴァイスマンの考えが最もよく出ているとして、メダワーの批判を浴びる一節を、まず引用紹介して議論を進めよう。もちろんヴァイスマンの最初の論文の一節だ。

死は、擦り切れた組織がもはや更新されないことによって引き起こされる。消耗し尽くした個体は種にとって価値がないばかりか有害ですらある。それらは健全な個体が占めるべき場所を塞ぐことになるからだ。それだから仮想的(理論的)には不死である個体の生命が、自然選択の作用によって、種にとって無益な分だけ縮められたのであろう⁽⁴⁵⁾。

ヴァイスマンにあっては、年をとることがそのまま肉体的精神的劣化として捉えられており、加齢(aging)と老化(senescence)が明確に区別されていない⁽⁴⁶⁾。問題はなぜ年をとった動物がよほど擦り切れているのかにあるのに、ヴァイスマンはこれに解答せず、彼の議論は循環論に陥っている、というのが批判の第一点⁽⁴⁷⁾。加齢そのものは生物体に不利に働くわけではなく、経験を積むことは危険の回避に有利である。免疫学者らしいメダワールの指摘としては、感染の経験は動物に免疫をつけ、加齢によってもたらされる免疫記憶の利益は、むしろ死を回避するのに役立つというものである⁽⁴⁸⁾。

批判の第二点は、老化は自然選択によってもたらされることはありえないという指摘である。すなわち、生殖が終わった生物が被る変化は、進化の経路に直接関係しないということである。いかに多くの子孫を残すかという点で選択は利くのであって、親の生存が子の生存を大きく左右する場合は別として、子を残す生殖期が終わった後は、自然選択が無効だということである⁽⁴⁹⁾。

こうした批判にもかかわらず、メダワールは第二論文で先に引用した同じ箇所を捉えて、ヴァイスマン再評価へと転じている。自然選択によるよらないは別にして、老化はまぎれもなく進化論的起源を持つものであることを見抜いた彼の洞察力こそが、まずもって評価されるべきだとメダワールは考えたのである⁽⁵⁰⁾。またこの間に進んだ遺伝病研究、たとえばハンチントン舞踏病の研究から、自然選択が好ましくない遺伝的要素の発現を遅らせる方向に作用しうることを認め⁽⁵¹⁾、最後に、老化の起源と進化は遺伝的に解決できない謎ではないと言い、少なくとも自然選択が老化の起源とその永続化の道具として認識される限り、概略ヴァイスマンの推測は誤りではないだろうと結論している⁽⁵²⁾。

この後、老化およびその終焉である死が進化の産物であること、しかも自然選択によって説明可能な方向が支持されていき、今世紀初めの状況からは様変わりする。カンフォート(Alex Comfort)は、1954年の論文で、老化のメカニズムとして、致死的な形質が選択によって後送りされることに触れているのだが⁽⁵³⁾、1957年ミシガン州立大学のウィリアムズ(George Williams)は、カンフォートは老化を自然選択の範疇外のものとしていると非難し、老化が自然選択で説明可能であることを力説した⁽⁵⁴⁾。ウィリアムズが提案する pleiotropic genes (多面発現遺伝子)は、メダワールからヒントを得たものである。有害な遺伝的要素が発現する時期を遅延させることは、有害な遺伝的要素を除去すると同等の意味があることに気付いたメダワールは、老化が自然選択により生じうることを示唆したが、これを論じるには pleiotropy (多面発現)や linkage (連鎖)の現象に依拠せねばならないと指摘するに留まった⁽⁵⁵⁾。連鎖は別として、ウィリアムズは、一生の早い時期に好ましい形質をもたらし、生涯の遅い時期に有害な形質を現すような多面発現遺伝子を考え、その遺伝子浮動に基づく老化理論を提示した。メイナードスミスによれば、これは今日広く承認を得ているものであるという⁽⁵⁶⁾。

ヴァインズのヴァイスマン批判は、系統発生過程と個体発生過程の両面からなされたが、

死をめぐるのは前者を進化論上の問題、後者を細胞学（発生学）上の問題として解明されてきたといえる。これにより、死の進化論上の身分は明確になり、ヴァイスマンの進化論に立った見通しも再評価される。ヴァイスマン評価に関係する生物学の研究状況は、細胞学上でもう一転する。すなわち前節最後に述べたヘイフリックとムーアヘッドの実験である。彼らがカレルの主張の誤りを最終的に証明することにより、

私は、体細胞の有する増殖能に限度がある結果として、死を説明しようと腐心してきた⁽⁵⁷⁾。

上記の考察からわかることは、組織の増殖活動の程度は、内的原因によって規制されており、他方、生物の自然死は卵割に始まる細胞分裂過程の終焉であり、遺伝的な限界でもあるということだ⁽⁵⁸⁾。

といった、ヴァイスマンの見通しの正しさが回復され、また個体の寿命が体細胞の寿命の本質的有限性にに基づいているのではないかという、新たな研究の地平が切り開かれたのである⁽⁵⁹⁾。

7. おわりに：今日の寿命と死

20世紀半ば以降と言え、1953年にはワトソンとクリックがDNAの二重らせん構造を解明して遺伝の物質的基盤が明らかにされ、分子遺伝学の研究が大躍進をとげる時代である。生命現象は基本的に物理・化学現象と捉えられ、遺伝はもちろん個体の発生もすべて、生物の有するDNAに書き込まれた情報に従って展開するものと考えられた。1961年ヘイフリックとムーアヘッドは、ヒト胎児肺由来の正常2倍体繊維芽細胞を培養して、その分裂回数に限度（約50回）があることを突き止めたが、この重大な発見は、単にカレルやパールの主張を覆したのみならず、そうした限度が遺伝子レベルで規定されている可能性を示唆するものであった。この細胞老化のプログラム説は、老化と寿命の研究が記述的統計的な研究であったのを、細胞レベルでの実験的研究へと変化させ、その後急速に細胞老化学が確立する。遺伝子レベルでコントロールされる死が明確に位置付けられるのは、1972年のことである。カー（J.E.R.Kerr）らが形態学的観察から、壊死（necrosis）とは異なる細胞死を見出し、これをアポトーシス（apoptosis）と名付けたのが、プログラム細胞死と今日呼ばれるものである⁽⁶⁰⁾。

1978年老化に関する当時の一流の研究者によって、同時に2冊の論文集 *The Biology of Aging* と *The Genetics of Aging* とが出版された⁽⁶¹⁾。カトラー（Richard G. Cutler）、ソネボーン（Tracy M. Sonneborn）、サッチャー（George A. Sacher）らがそれぞれ進化と関連して老化について執筆しているが、基本的なところでヴァイスマンの構想は引き継がれていると評価できる⁽⁶²⁾。

生物が、発生段階からの大量の細胞死によりその形態を整えていることが明らかにされ、1990年以降にわかに一般読者の注目も集めるようになったプログラム細胞死は、最終的な死さえもプログラムされていることを窺わせる。早老症という遺伝病の存在は、老化の遺伝的プログラムに故障を生じた結果と考えられる⁽⁶³⁾。またゾウの一生やネズミの一生がトータルとして同じ心拍数、呼吸数で語り得て、取り立てて老化に言及しないで済むというのも、プログラムの結果であろう⁽⁶⁴⁾。

ヴァイスマンは死を進化過程の中で説明する時、大胆にも死を生から切り離れた。すな

われ死は生に不可分のセットとしてあったのではなく、＜生＞しか持たなかった生物が、＜死＞を生物自身で進化させたのだと。またヴァイスマンは老化を前提としない死の事例を幾つか挙げているが、今日、死(寿命)は老化からも切り離して考えられようとしている⁽⁶⁵⁾。我々を支配する利己的遺伝子は、我々の遺伝子をより確実に継承させるがために、子孫に対する利他的行為として、我々自身の死をもくろんでいるのだとも言われる⁽⁶⁶⁾。死なないのが本来の状態であった細胞が、死を持つように進化したのであり、確実に死を持つためには(きわめて幸運に外的な災厄を免れて平均寿命の幾倍も生きてしまうことがないためには)並々ならぬ仕掛けが配置される必要があるのだ。「死ぬのではない、死ぬるのだ」⁽⁶⁷⁾という積極的な価値の表明は、ゴールとして死を捉える時の大きな慰めと感じられる。

註

- (1) フィリップ・アリエス『死と歴史』みすず書房(1983)第1部 死を前にしての態度; 野家啓一 「『生』と『死』の座標軸」現象学・解釈学研究会編集 『プラクシスの現象学』世界書院(1993)はアリエスのあげる4つの態度を巧く整理して見せてくれている。
- (2) 死に関する科学史的研究はほとんどないのが現状である。初歩的な記述であるが、次の拙稿が参考になるであろう。「生物学史から見た死」『生命倫理』VOL.3, NO. 1, 1993, pp.66-70.
- (3) P. B. Medawar, *The Uniqueness of the Individual*, London (1957) p.44.
- (4) 拙稿「進化論と＜生・死の起源＞」三重大学人文学部哲学・思想学系、教育学部哲学・倫理学教室 『論集』第七号 1992 pp.109-124.
- (5) 進化の問題と遺伝の問題を同時に考察する困難さについては、拙稿「ネーゲリと遺伝学」『科学史研究』第2期 第14巻 1975 pp.154-163.
- (6) 彼のロマネーズ講演は、“The Effect of External Influences upon Development”と題して1894年5月2日に行われ、同年クラレンドンプレスより出版された。
- (7) O. Bütschli, “Gedanken über Leben und Tod,” *Zoologischer Anzeiger*, 5(1882) pp.64-67.
- (8) Arthur E. Shipley, “Death,” *The Nineteenth Century*, May(1885) pp.827-832.
- (9) *Report of the British Association for the Advancement of Science* (1887)p.755 & p.763.
- (10) Weismann, *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, Oxford, first edition(1889) Editors' Preface.
- (11) *Essays, op. cit.*, 1889, p.23. “The Action of Natural Selection in Producing Old Age”
- (12) Vol.2からは、ショーンランドの名前が落ちる。彼はグレアムズタウン博物館の館長として赴任することになったため。(現在の南アフリカ共和国) *Essays*, Vol.1 の Editors' Preface to Second Edition を参照。
- (13) さらに初版のリプリントとして Oceanside, NY: Dabor Science 出版のものも存在するようであるが、直接には未確認。筆者も *Essays* 出版の事情を理解するのに少々時間を要した。それというのも、British Library, Bodleian Library, ケンブリッジの University Library などですら、初版や Vol.2は閲覧が困難な場合があったし、*Essays* に言及する諸論文も記載がいいかげんであったり、あるいは初版の閲覧が困難であるため第二版を参照するとの但し書きを付していたりしたからである。ところが最近になって、初版は故箕作教授記念図書として東京大学動物学教室に所蔵されており、第二版の Vol.1と Vol.2は東京大学人類学教室の坪井文庫として所蔵されていることが判った。筆者は *Essays* の初版のコピーを、ロンドン大学の University College 所蔵の図書から作ったのであるが、開書架からきわめて容易に作成したコピーが、果たして本当の初版なのかリプリントなのか不明である。
- (14) *Essays*, second edition, Vol.1, “Reviews, Volumes, Letters, etc., dealing with the Subject of the

- Essays, which have appeared in England and America since the publication of the First Edition (1889)". pp.xiii-xv.
- (15) Sydney H. Vines, "An Examination of Some Points in Prof. Weismann's Theory of Heredity," *Nature*, Oct. 24, 1889, pp.621-626.
- (16) Elie Metchnikoff, *The Nature of Man: Stuaies in Optimistic Philosophy*, English translation ed. by P. C. Mitchell, London: William Heinemann & New York: Putnam's Sons, 1903.
- (17) Charles S. Minot, *The Problem of Age, Growth & Death: A Study of Cytomorphosis*, London: John Murray, 1908.
- (18) Edwin G. Conklin, "August Weismann," *Proceedings of the American Philosophical Society*, Vol.54 (1915) plate A.; Idem. "August Weismann," *Science*, n.s.41 (1915) pp.917-923.
- (19) Götte, *Ueber den Ursprung des Todes*, Hamburg und Leipzig, 1883. ヴァインズについては、註(13)参照。
- (20) ゲッテに対しては、Weismann, *Ueber Leben und Tod* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1884) 85 SS. ヴァインズに対しては Weismann, "Professor Weismann's Theory of Heredity," *Nature*, Vol.41, pp.317-323. この論文は *Essays, op.cit.*, Vol.2 に第 11 章 Remarks on Certain Problems of the Day として再録されている。ただし完全な再録ではなく、ポイントを押さえた書き直しである。Remarks の方のタイトルページには From the 'Biologisches Centralblatt,' Bd. X., Nr.1 and 2, pages 1 and 33: March, 1890の記述があり、ドイツ語でも発表されたことが記されている。
- (21) ヴァイスマンは生殖質系列のみが、全遺伝質を含む全能性(topipotency)を有すると考えていたが、しかし今日では体細胞も完全な倍数のゲノムのセットを有していることがわかっており、この点でヴァイスマンは誤りを犯している。John Maynard Smith, "Weismann and modern biology," *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 6(1989) P.11. 7.Weismann Today を参照。なお、体細胞から全能性が失われているとなると、再生現象の説明をどうするかが、大変興味深い問題になるのだが、ここでは立ち入らない。
- (22) Minot, *op.cit.*, chapter 6.
- (23) *Ibid.*, pp.262-265.
- (24) Metchnikoff, *op.cit.*, 236-242.
- (25) *Ibid.*, 248-256.
- (26) 今日このような事例は、aphagy (食不能とでもいう状態) と一括して呼ばれ、本論 7 節で述べるようなプログラムされた死の一つと考えられている。(Caleb E. Finch, *Longevity, Senescence, and the Genome*, The University of Chicago Press (1990) p.49参照) aphagy の事例を寿命という観点から最初に記述したのはヴァイスマンである。*Essays, op.cit.*, pp.16-17. この他にもヴァイスマンは、動物の中には出産が母親の死を前提として行われる線虫類の一種なども記述し (Finch, *op.cit.*, pp.102-103), 死が必ずしも老化の後にくるものばかりでないことを強調し、遺伝的に決定されている面があることを認識していた。*Essays, op.cit.*, p.21, p.30, p.33.
- (27) Jane Maienschein ed., *Defining Biology: Lectures from the 1890s*, Harvard University Press, 1986, chapter 4.
- (28) Edwin G. Conklin, *op.cit.*, 註 (16) 参照。
- (29) *Ibid.*, plate A, vii-viii; p.290.
- (30) ただし1926年頃でも、ジュリアン・ハクスレーは、単細胞生物を不死とするヴァイスマンの見解に対し反対を表明している。J. ハクスレー著 丘英通訳『死とは何か』岩波新書 (1938)。
- (31) Jacques Loeb and J. H. Northrop, "What Determines the Duration of Life in Metazoa?" *Proceedings of the National Academy of Science of the U. S. A.*, Vol.3(1917) pp.382-386; Jacques

- Loeb, "Natural Death and Duration of Life," *The Scientific Monthly*, Vol.9(1919) pp.578-585.
- (32) たとえば洞窟の中の生物が視力を喪失する例を, 眼を使わなくなったから退化したとするのではなく, 視覚能力について選択が利かず, 視力のいいものも悪いものも無差別に交雑する結果と捉える. パンミクシア(雑婚繁殖)はヴァイスマンの造語で "On Heredity" (1883) in *Essays* first edition (1889) pp.90-91.
- (33) Weismann, "Life and Death" (1883) in *Essays*, 1st ed. (1889) p.140; *Idem.*, "Amphimixis or the Essential Meaning of Conjugation and Sexual Reproduction," (1891) in *Essays*, Vol.2(1892) p.209.
- (34) Thomas Kirkwood & Thomas Cremer, "Cytogerontology Since 1881: A Reappraisal of August Weismann and a Review of Modern Progress," *Human Genetics*, 60(1982) 101-121. 細胞老年学の立場から, ヴァイスマンの業績の見直しを行い, adaptive から non-adaptive へと彼の考えが変化したことを明らかにしている.
- (35) Ross Harrison については, J. A. Witkowski, "Ross Harrison and the experimental analysis of nerve growth: the origins of tissue culture," in *A History of Embryology* edited by T. J. Horder, J. A. Witkowski & C. C. Wylie, Cambridge Univ. Press (1985) pp.149-177; 溝口元 「分化と形態形成」 中村禎里編『20世紀自然科学史 6』 1982年 三省堂 特に「神経発生学と組織培養法」154-161 参照. なお組織培養の最初の成功例としては, 1897年の Leo Loeb の実験が挙げられもするが, ハリスンをもって組織培養の元祖とするのが一般的見方である.
- (36) Charles Gillispie ed., *Dictionary Scientific Biography* (Charles Scribner's Sons, New York, 1981) Vol. 3, p.91.
- (37) Carrel, A., "On the Permanent Life of Tissues Outside of the Organism," *Jour. Exper. Med.*, 1912, 15:516-527.
- (38) J. A. Witkowski, "Dr. Carrel's Immortal Cells," *Medical History*, 1980, 24:129-142. 特に註(11)に詳しい.
- (39) *Ibid.*; J. A. Witkowski, "Alexis Carrel and the Mysticism of Tissue Culture," *Medical History*, 1979, 23: 279-296.
- (40) L. Hayflick & P. S. Moorhead, "The Serial Cultivation of Human Diploid Cell Strains," *Exptl. Cell Res.* 25(1961) 585-621.
- (41) R. Pearl, *The Biology of Death, being a series of lectures delivered at the Lowell Institute in Boston in December 1920*, J. B. Lippincott Co., 1922, 275pp.
- (42) G. P. Bidder, "Senescence" *The British Medical Journal* Sept.24, (1932)583-585.
- (43) R. Pearl, "The Biology of Death. II Conditions of Cellular Immortality" *Scientific Monthly* 12(1921) p.334.
- (44) P. Medawar, "Old Age and Natural Death," *Modern Quarterly*, vol.1(1946); *Idem*, *An Unsolved Problem of Biology*, H. K. Lewis, London (1952). 二つの論文は次の本に再録されているので, 以下引用はその本のページで示す. *Idem*, *The Uniqueness of the Individual*, London (1957).
- (45) Weismann, "The Duration of Life," *Essays, op.cit.*, p.24.
- (46) Medawar, *The Uniqueness of the Individual, op.cit.*, pp.46-47.
- (47) *Ibid.*, p.19.
- (48) *Ibid.*, p.19.
- (49) *Ibid.*, p.34.
- (50) *Ibid.*, p.57-58.
- (51) *Ibid.*, p.66-68.
- (52) *Ibid.*, p.70.

- (53) Alex Comfort, "Biological Aspects of Senescence," *Biological Reviews*, 29 (1954) p.319.
- (54) George Williams, "Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence," *Evolution* 11 (1957) pp.398-411.
- (55) Medawar, *op.cit.*, pp.63-64.
- (56) John Maynard Smith, *op.cit.*, p.5.
- (57) *Essays, op.cit.*, p.28.
- (58) *Essays, Ibid.*, p.30.
- (59) Thomas Kirkwood & Thomas Cremer, *op.cit.*, p.108-111. 近年の細胞老化学 (cytogerontology) の成果を踏まえて (といっても十余年前), ヴァイスマンの再評価を試みたもっともすぐれた総説.
- (60) 『細胞』 Vol.21, No.4 (1989) 「プログラム細胞死と胚発生」特集 p.3. なおプログラム細胞死については, 三羽信比古 『プログラムされた死—生命現象のパラドックス』 岩波書店 (1992), 今堀和友 『老化とは何か』 岩波新書 (1993) 参照.
- (61) John A. Behnke, Caleb E. Finch and Gairdner B. Moment, ed., *The Biology of Aging*, Plenum Press (1978) ; Edward L. Schneider, ed. *The Genetics of Aging*, Plenum Press (1978)
- (62) Richard G. Cutler, "Evolutionary Biology of Senescence," in *The Biology of Aging, op. cit.*; Tracy M. Sonneborn, "The Origin, Evolution, Nature, and Causes of Aging," in *The Biology of Aging, Ibid.*; George A. Sacher, "Evolution of Longevity and Survival Characteristics in Mammals," in *The Genetics of Aging, op. cit.*
- (63) ヴェルナー症候群の患者の細胞については註 (58) の pp.108-109. 世界中の早老症の患者のうち最も高齢で, また広く世界にこの病気に関する認識をもたらした Mickey Hays の20歳の死が昨年大きく報じられた. *The Japan Times*, July 3, 1992.
- (64) 本川達雄 『ゾウの時間 ネズミの時間』 中公新書 (1992)
- (65) 高木由臣 『生物の寿命と細胞の寿命』 平凡社 (1993) p.137-138. 老化に対してはエラー説, 寿命に対してはプログラム説というのも興味深い. ただし昨年寿命が遺伝的に決定しているとする仮説に異論が提出され話題にもなっており, プログラム説万能ではない. James W. Curtsinger, et al, "Demography of Genotypes: Failure of the limited Life-Span Paradigm in *Drosophila melanogaster*," *Science*, Vol.258 (1992) pp. 461-463. ヴァイスマンが遺伝的に決定された死としてあげた事例については, 本論註 (26) 参照.
- (66) 土屋洋文 『老化—DNAのたくらみ』 岩波書店 (1991) pp.48-50.
- (67) 高木由臣 前掲書 p.202.

Weismann's 'Origin of Death' Revaluated

Weismann considered death to be well explained as a secondarily acquired adaptation. Death must be thought of as a historical product and it has its own origin just as life has its origin. After the publication of *On the Origin of Species*, people started thinking historically about nature and wanted to discover such things as the origin of life and the origin of death. This utilitarian interpretation of death shocked many people in the late nineteenth century.

The main criticism from Weismann's contemporaries hinged upon whether unicellular organisms could be considered as immortal. Goette and Vines were of the opinion that even unicellular organisms suffered natural death. However the philosophical and functional meanings of death as presented by Weismann were broadly well received. On reading the proofs of the English translation of Weismann's articles, Alfred Wallace was inspired to publish a note which he had jotted down some time between 1865-1870 and forgotten about, which gave tacit support to Weismann: he confessed therein that he had had a rough idea that death had been produced by means of natural selection.

Weismann's early adaptive interpretation of death was criticized severely after his death in 1914. However, modern interpretations of death began with Weismann. In particular Weismann's interpretation of death as a historical product was radically unconventional and epochmaking.

As to the argument at cellular level, Alexis Carrel's experiments on tissue culture in 1912 exerted great influence on the idea of the limited life of cells. Carrel thought like Metchnikoff that senescence and death were caused by the accumulation of harmful substances in organisms. Carrel maintained that tissues could live permanently if such harmful substances could be removed. In fact nobody has since been able to reproduce Carrel's experiments, but at the time this Nobel prize winner's results were accorded great significance. Until 1961 many people scorned Weismann's theory of the wearing out of cells because of its simple mechanistic analogy. However in that year Hayflick and Moorhead's experiments established that there is in any case a limit to cell division, thereby discrediting Carrel's results, and vindicating Weismann's theory.

Edwin Conklin had written Weismann's obituary in 1915, in which he said that Weismann's attempt to explain the origin of death as an adaptation due to selection was probably a mistaken one. In the 1940s and 50s some people, for example Medawar, Comfort and Williams, found it a circular argument that ageing evolved as a means of eliminating old and worn-out individuals which are useless to the species, since ageing does not necessarily imply deterioration. Williams suggested the existence of pleiotropic genes which expressed benign and innoculate characteristics in early stages of life but expressed harmful characteristics in later stages. Senescence would then be the result of random genetic drift of such pleiotropic genes.

Weismann's interpretation of death published in the early 1880s deeply involved adaptive explanations, but in later publications Weismann himself tentatively modified his theory

from an adaptive to a non-adaptive one. Critics in the 40s and 50s overlooked this fact. He also identified a principle which he named panmixia, defined as the suspension of the preservative influence of natural selection, in his famous article, "On Herdity". In 1888 he suggested the loss of immortality of somatic cells could be explained by the principle of panmixia.

We must reevaluate Weismann's thoughts on death both in cell theory and in evolutionary theory. Long before the recognition of apoptosis or the discovery of diseases such as progeria, Weismann had observed that phenomena such as aphagy and endotokic matricide support the view that genes determine life-span. Nowadays the author of the book such as *Elephant Time & Mouse Time** can discuss life-span without reference to the ageing process. Usually we are accustomed to associating the limit of life-span, that is death, with ageing. Recently some people have started thinking of life-span as separate from senescence.

Weismann's consideration of death based on cytological research was the first such attempt in history and his functional interpretation of death is still fresh, even at the end of the twentieth century.

* Tatsuo Motokawa, *Elephant Time & Mouse Time*, Tyukousinnsyo, 1992.