

第2章 メンデル以前の遺伝に関する考え方

古代ギリシャに始まる自然発生説

「蛙の子は蛙」や「瓜の蔓に茄子はならぬ」は、私達日本人に馴染みの遺伝を表現した諺である（注1）。私達は誰でも子が親に似ることを知っている。それは、全ての子は父と母の間に生まれる、より厳密に言えば父と母が作る配偶子の合一（受精）の結果として生まれる、という厳然たる生物学的事実に基づいている。一方で、「鶯が鷹を生む」と言うように、子が親に似ない現象があることにも私達は気がついている。兄弟姉妹でも父親似の子と母親似の子があるのはごく普通のことだし、両親よりも父方の祖母に生き写しだとか、母方の祖父に似ているなど、私達の身の回りには遺伝をめぐる様々な現象とそれに関する解釈がある。現在の私達は、遺伝形質の子への伝達は遺伝子が担っていること、それでも子の形質は遺伝子によって決定論的に決まるのではなく環境要因による影響を受けて変化することも知っている。いづれにしても、子がもつ遺伝的な素因としての遺伝子は両親から伝わるものであることは間違いない事実である（注2）。

ところで、遺伝は発生、生理、代謝、運動、生態、知能など個体レベルでの働きとともに集団的な進化も含めた全ての生物・生命現象の根幹にある仕組みあるいは働きであって、私達が多かれ少なかれ直接的、具体的に感得あるいは認知できる現象ではなく、生物・生命現象を見えない縁の下から支え、制御し、支配している仕組みである。だから遺伝を含む生物・生命現象は、私達にとって、今でもよく分らない掴みどころのない現象に見える。そこで、メンデルが遺伝法則を発見したエンドウマメの交配実験を見る前に、人々が生物・生命の誕生、発生と遺伝および進化をどのように捉えてきたのか、その考え方や理解の歴史的な変遷を振り返って見ることにする。

紀元前4世紀、古代ギリシャの哲人アリストテレスは「動物史」を著し、

「生物が無生物から自然に生まれることがある」とする自然発生説を提唱した（注3）。生物・生命の誕生・発生に関するそれまでの様々な見方を整理し、吟味して初めて明確に語ったアリストテレスの自然発生概念は、全ての生物は万能の神の意志によって6日間で創造されたとする旧約聖書の「創世記」に書かれた「天地創造（創造論）」が広く信じられたヨーロッパ中世を通じて、メンデルが生きた19世紀の半ばまで、不思議なことに、長い間人々の考え方を支配していた（注4）。自然の秩序正しさと構造的な完璧さは「天地創造」の証であるとされ、天才数学者・物理学者のアイザック・ニュートンもこれを信じて疑わなかった。もちろん、自分たち人間はもとより、身近にいる家畜や動物が母親の体内から生まれ、鳥や魚は卵から、植物は種子から生育するのを見てなお生物が自然に発生すると考えるのはナンセンスに思えるが、生まれ出る場面を目撃することができない貝類やイカ、タコなどの軟体動物、繁殖力が旺盛なハエや蚊やウナギやネズミなどの生物については、それらが汚泥や塵芥の中から自然に生まれてくると人々が考えたのも、無理はなかったのかも知れない。一方で、アリストテレスは、両性が関与する、特に哺乳類の生殖については、オスが精液を通じて次代の子の形態を決め、メスが月経血を通じて胚の成長を助ける栄養物質を提供すると主張した。しかし自然発生説の根幹は、生物が今この瞬間もなお新たに自然に発生しているとする主張である。当時の人々がこの考え方を、地を這い、空を飛び、水中を泳ぐ全ての生物は神の計画通りに既にあったとする「天地創造」とどのように折り合いを付けていたのか分らないが、「生命の起源」に関する人々の素朴な思いを反映したものであった。

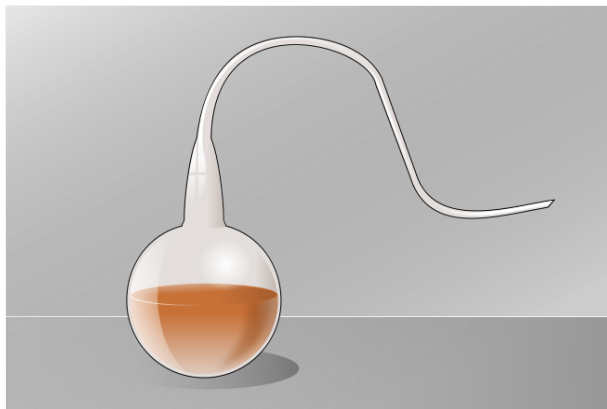
強固な自然発生説だったが、これに対する反証がイタリア人の医師フランチェスコ・レディーによって1668年に初めて提示された。腐った肉汁から本当にハエが自然に生まれるかを調べようと考えたレディーは、6つのガラスビンを用意して3つずつの2グループに分け、それぞれにゴミ、魚の死骸、子牛の生肉をいれた後、一方のグループは目の細かなガーゼで蓋をし、他方はそのままにしておいた。数日後、蓋をしないグループでは蛆

がわき、何日か経つとハエが生まれ出てきたが、蓋をしたグループでは蛆もハエも生じなかった。死んだ蛆やハエを生肉とともにビンに入れて蓋をした場合にも、蛆やハエが新たに生じることはなかった。この簡単で直接的な実験により、レディーは蛆虫が生きたハエから生じること、さらにハエは生きた蛆虫から生じることを示すことができた(注5)。それでも、人々はなお自然発生説を信じていたが、それは、ハエはそうであっても、蚊、ミツバチやホタル、ウナギ、タコ、イカやネズミがそうであるとは言えないと考えたからだったのだろう。ある事象がある条件下で真であっても、直ちにそれが普遍的な真であるとは言えない。科学上の発見は、その普遍性について、いつもそうした批判的になってきた。こうしたなかで、1672年に、オランダのアントニー・フォン・レーウェンフックが自作の顕微鏡を使って肉眼では見ることのできない微生物の存在を初めて発見した。見えない世界に無数の微小な生物が生きている事実が明らかになると、自然発生説を否定することはいっそう難しくなった。

自然発生説の完全な否定は腐敗と発酵の研究から生まれた。当時も今も、ヨーロッパではパンとチーズ、ワインとビールは人々の生活に欠かせない発酵食品で、その腐敗は大問題だった。19世紀の初めには、発酵と腐敗は基本的に同じ働きであるとする説が唱えられ、発酵と腐敗の共通性が重要な研究対象として注目されていた。発酵や腐敗は生きた微生物の働きによるとするドイツのテオドール・シュワンらの唱えた生氣説と、純粋な化学反応であるとするユストゥス・フォン・リービッヒらの化学説が対立していた(注6)。そんな中、フランスのルイ・パスツールが、1858年に発酵には特定の微生物が関与すること、特にアルコール発酵は生きた酵母菌の働きによることを明らかにした(注7)。パスツールは、ドイツのロベルト・コッホと並ぶ近代細菌学の創始者であり生化学の権威でもあったから、この発見によって長く続いた「自然発生説」に関する議論に再び火がついた。決着をつけたのは、メンデルの論文「植物雑種の実験」が発表される5年前の1861年にパスツールが著した「自然発生説の検討」だった(注8)。パスツールは、白鳥の首のように折れ曲がり、内部に空気は通っても微生

物は侵入出来ないように工夫したスワン首フラスコと呼ばれる自作の装置を用いて、フラスコ中の有機物を含むスープを煮沸した後では、微生物の発生も腐敗も起こらないことを示した。この事実は、生きた微生物の存在なしには腐敗が起こらないこと、生物は生物からのみ生まれることの明らかな証明であり、大きな力で人々を説得するものだった。パスツールは、ワイン製造業者の依頼に応じて、1864年には低温殺菌法を開発している。これはパスチュライゼーションと呼ばれる技術で、現在でも食品の腐敗防止策として食品加工産業で有効活用されている（注9）。経験なキリスト教徒であったパスツールは、この発見によって、生物は神によって創造されたのであって無生物から自然に発生することは決してないことを確かめて喜んでに違いない（注10）。

パスツールのスワン首フラスコ（図5）



前成説と後成説

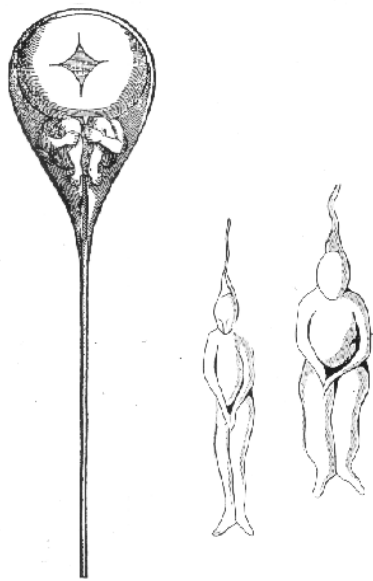
古代ギリシャに始まり中世まで続く発生という概念は、生物・生命の誕生、受精、発達、遺伝などを含む包括的ではあったが漠然とした捉え方だった。これとは別に、現代の生物学における発生という述語は、一般には、多細胞生物で雌雄の配偶子（卵子と精子、花粉など）が受精した受精卵が胚の段階を経て成体となるまでの個体発生の過程を指す。受精が個体発生の開始であり、雌雄の配偶子はこの発生に関して等価に関与する。ところが、こうした受精の意味が明確になる以前には、神が全生物を創造した際

に予め作られた胚種すなわち発生の元あるいは種となる構造が何であるか、あるいは雌雄配偶子のどちらが発生の主役であるかについて、今の私たちから見ると奇妙な考え方があった。発生に関するもっとも古い考え方のひとつは、生物は全て親の縮小版から発達する、すなわち、卵子と精子や花粉などの生殖細胞の中に、親を模した子の構造がひな形としてすでに存在するとする古代ギリシャのピタゴラスに始まり中世まで長く支配的であった前成説（前生説）だった（注 1 1）。前成説では、個体発生は各部分の集合過程ではなく、成体が発達する以前にその元となる完全な雛形であるホムンクルスあるいはアニマルクルスが既に存在すると考える（注 1 2）。この説に従えば、生物はロシアの人形マトリョシカのようなもので、人形の中に予め形成された人形が幾重にも入れ子で入っていることになってしまうが、これは、例えば植物の種子のなかには次代の元となる子葉がすでに存在するという観察などから得た素朴な考え方であった。

前成説を支持する論者は、卵子論者と精子（精虫）論者に分かれていた。卵から子供が生まれることは周知の事実であるから、精子に比べて格段にサイズが大きく眼に見える卵の中にこそ次代の子があると考えたのは至極当然だった。17 世紀の中葉に、動物の腎臓にあるマルピーギ小体（腎小体）を発見したことで知られるイタリアの医師マルチェロ・マルピーギは卵子論者の代表で、ニワトリの卵のなかに胚を見だし、卵が主役だと主張した。一方、1677 年に、オランダのレーウェンフックによって精子が発見されると、レーウェンフックを代表とする精子論者は、精子の観察から、「遺伝的な性質は父親の体のあらゆる部位で作られ血管を通じて運ばれる精液が担っており、体の各部の特徴はその部位で作られた精液中に反映されている」と主張した（注 1 3）。極端な精子論者の一人であったオランダのニコライ・ハルトゼーカーは、精子の中に人間のひな形であるホムンクルスが存在することを実際に顕微鏡で見たと主張した。「科学者は見たいものを見る」という批判は別にして、精子の頭部の中に小さな人間の胎児がちょこんと座っているハルトゼーカーが描いた像を見ると、子は両親の結合から生まれること、母親あるいは父親とそっくりの子があることを知ってい

た人々が何故、子の誕生に両親の一方のみが関与すると考えたのか不思議に思う。この前成説は、以下の後成説（後生説）と鋭く対峙するが、19世紀の半ばに細胞説が登場し完全に払拭されるまでは、長い間人々を支配した考え方だった。

ハルトゼーカーのホムンクルス（図6）



後成説は前成説とは対照的な考え方である。後成説の最初の提唱者はアリストテレスで、現在の私たちから見れば当然のことだが、アリストテレスは、生物の発生に際しては、種子や孢子、受精卵などの初源的で単純な状態から、より複雑で最終的な状態すなわち成体への発展が段階的に起こり、その過程で体を作る新たな構造が順次生じてくると考えた。17世紀の初めにはイギリスのウィリアム・ハーヴェーが、ニワトリの有精卵（受精が完了し、胚発生の進んだ卵）を割って見ると内部にヒヨコ（胚子）が存在するという事実から、動物は全て受精卵に由来すると主張した（注14）。ハーヴェーの主張は、卵子と精子の受精による発生への共同の関与を必須としたことになる。しかし前成説が否定され後成説が広く世に受け入れられるようになったのは、植物の葉と花の分化やニワトリの胚の形成過程を詳細に観察し、1759年に、各器官は胚発生の過程で順次形成されるとした

ドイツのカスパー・ヴォルフの「発生論」が世に出て以降だった（注 15）。ドイツの詩人・文豪ヨハン・ヴォルフガング・フォン・ゲーテも 1790 年の「植物変態論」で後成説を主唱し、植物はひとつの原植物から発展する、雄蕊や雌蕊などの花器官は葉の変形した集合体であると主張して、自ら形態学と名付けた学問領域を提唱している（注 16）。

遺伝に関する考え方

さて、本題の遺伝についてである。遺伝に関する最も古く代表的な理解は、紀元前 4 世紀のヒポクラテスとアリストテレスが提唱した二つの見解だった（注 17）。ヒポクラテス医学校を開設し、西洋医学の父と言われるアテナイの医師で精子論者だったヒポクラテスは、体の各部を構成する要素は全て男性の精子に凝集され、女性の子宮内に入って人間に形作られると考え、「煉瓦と漆喰モデル」を提唱した。煉瓦は精子に凝集された体の各部の要素で、漆喰が子宮内の物質である。この考え方は前成説と後述するダーウィンの汎生説（パンジェネシス）に引き継がれる。一方、アリストテレスは、「煉瓦と漆喰モデル」を批判し、「ブループリント・モデル」を唱えた。「障害を持つ父親から正常な子が生まれるではないか。左腕を失った父が、もし左腕を作る要素を欠いているとしたら、その子が完全な左腕をもつのは何故か？ 白髪や禿の人も始めは黒色や茶色の髪をもっていたではないか」。アリストテレスはこう指摘して、人の性質は受精時に全てが決まるのではなく、発達の過程で変化すると主張した。重要な点は、子に伝達するのは体の各部位を形成する物質（部品）ではなく情報であるとしたことで、このアリストテレスの考え方はメンデルの遺伝概念の本質である粒子説に引き継がれることになる。しかし実は、ヒポクラテスの「煉瓦と漆喰モデル」とアリストテレスの「ブループリント・モデル」は、前者は遺伝を担う仮想的な物質を後者はそれが担う情報を強調した点で異なるが、現在の知識では、遺伝子 DNA がもつ基本的な性質は自己複製分子としての性質と情報の担い手及び増幅装置としての性質の両方を合わせもつ物質であるから、どちらの考え方も遺伝の本質に触れていたことになる。

紀元前ギリシャに始まるこうした遺伝の考え方は19世紀半ばにメンデルが遺伝の法則を明らかにするまで続き、この間に本質的な概念上の進歩は殆んどなかった。遺伝は概念的な研究の対象であったよりは、作物や家畜の育種という農業生産上の要請を実現するための具体的、個別的な課題だった。実際、遺伝に興味をもちその仕組みを研究する人々の大半は育種の研究者だった。育種（breeding）とは「種」を「育」てることで、育種の目標は作物や家畜の品種改良である。

農業生産力の向上を目的とした育種を進めるうえでは、メンデルの上司であった聖トマス大修道院のフランツ・シリル・ナップ院長が主張したように、雑種の振る舞いを明らかにする遺伝の仕組みを知る必要があった。両親から受け継いだ様々な性質を合わせ持つ雑種の中から優れた性質を示す個体を選び出し、同時にそのような優れた雑種後代を安定的に維持し、系統や品種として固定するためには、両親の性質が雑種とその後代にどのように伝達するかを正確に予測できなければならない。効率の良い選抜技術とそのような技術を開発し理論的に支える雑種そのものに関する知識、すなわち「何が、どのようにして、子孫に受け継がれるのか」という遺伝に関する基礎的な知識が不可欠である。ところが、農家が必要とし育種家が解析の対象とする性質は、例えばコムギの収量性、良質のワインを作る原料となるブドウの糖分含量、家畜ではミルクの産出量や肉質などの農業生産性に直結した複雑な性質である。加えて、このような性質は、人為的な制御の難しい環境要因により大きく影響を受ける。メンデルの時代には、およそ科学的な解析の対象にはなりえなかった。

このように、メンデルがエンドウマメを相手に交配実験を開始した19世紀の半ばでは、育種の基礎となる遺伝という現象は複雑で容易に窺い知ることのできない、従って有効に制御することの出来ない現象であると思なされていた。精子と卵子が受精に際して関与する事実と、生物は全て細胞からなるとする細胞説は既に知られていたが（注18）、遺伝を理解する


ための細胞学的な知識が決定的に不十分だった。当時は未だ、遺伝を担う因子は卵子と精子・花粉に含まれる生殖質であるとする生殖質説も、花粉と卵細胞の受精への貢献が等価であること、すなわち遺伝に関する雌雄の配偶子の子への貢献度が一般に等価であることも確実には示されていなかった。遺伝を担う遺伝子を細胞から細胞へ、世代から世代へ運搬する染色体も発見されておらず、ましてや、体を作る体細胞を生み出す体細胞分裂と次代を作る生殖細胞を生み出す減数分裂の細胞学的な仕組みと意義は不明だった。染色体の発見と、染色体が遺伝子の運搬体であるという考えが初めて提唱されたのは、メンデルがこの世を去った後の 1880 年代後半であり、有糸分裂の発見と減数分裂の遺伝的意義の発見は、それぞれ 19 世紀の終わりと 20 世紀の始めにかけてのことだった（注 19）。

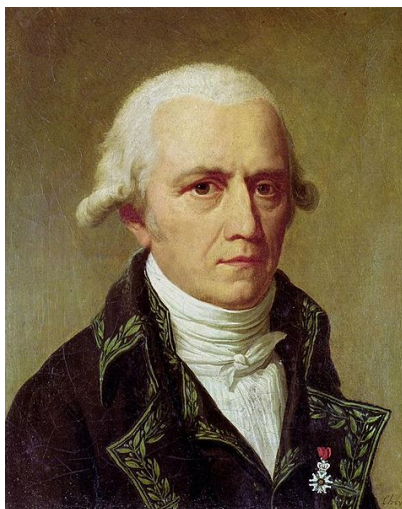
進化に関する考え方

ところで、育種とともに遺伝に関する正確な知識が不可欠な生物学上の大きな関心事は進化である。私達の身の回りに生きる生物は、その姿、形、色、臭い、生理、生育場所、行動、生態など、どんな特徴をとって見ても、多様性に富んでいる。生命・生物に存在する多様性はどのようにして生まれ、維持されてきたのだろう。19 世紀には、現在に至るまで私達の進化に関する考え方に甚大な影響を与え続けている重要な二人の科学者、ジャン＝バティスト・ラマルクとチャールズ・ダーウィンの学説が生まれている。ラマルクとダーウィンの学説は、進化に関する最も包括的な考え方として、今でも「進化しつつ」私達に生物多様性が生まれる仕組みに関する興味をかき立てている。ラマルクとダーウィンによる生物の進化説は遺伝法則を導いたメンデルの実験と深く関わる課題だから、ここで簡単に当時の状況を見てみよう。

フランスのラマルクは、生物進化に関する考え方を初めて明確な言葉で語った著名な博物学者で、ダーウィンに大きな影響を与えた。ラマルクは、1809 年に、「動物哲学」を著し、生物は変化（進化）すると主張する説を

体系的に展開した。ラマルクは、「生物の示す性質の遺伝的な基礎は、環境による直接的な誘発、または用不用、あるいは、生物が本質的にもつ安定性を損なうような働きのいずれかによって起因し、こうした変化と修飾が次代へ伝達される」と考えた（注20）。「キリンの首はなぜ長い?」を説明したラマルクの用不用説は、ラクダとキリンは共通の祖先から分化したとする、私たちがよく知っている興味深いたとえ話である。ラマルクによれば、ラクダとキリンの共通祖先は木々の地上に近い部分にある葉を食べていたが、より高い位置にある葉を食べるために首を伸ばし続けた結果として「長い首の性質」が子孫に伝達することでキリンが生まれた。ラマルクの主張した「獲得形質の遺伝」は、親の努力が子孫に伝わるとする説だと考えれば、私達に努力の甲斐を教えてくれる嬉しい説でもある（注21）。

ラマルク（7）

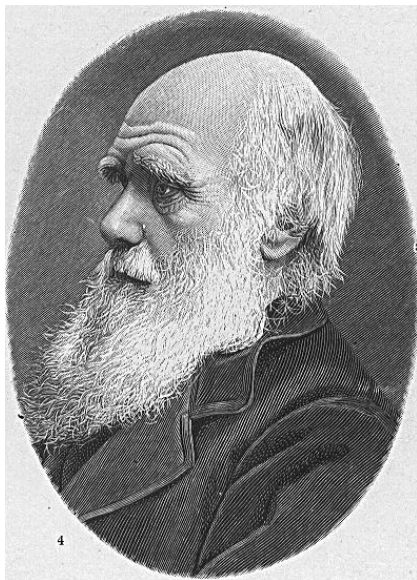


ラマルクの重要な貢献は、生物の変化（進化）は次世代への伝達可能性と環境への適応性の機能的な統合の結果であるとする概念を導いたことだったが、この魅力的な説「獲得形質の遺伝」は強力な反対に会う。遺伝の生殖質説を提唱し、ラマルクとダーウィンが唱えた進化論の重要性を認識した19世紀の科学者の一人であったアウグスト・ヴァイスマンはラマルクの説を否定した。ヴァイスマンが実施した実験の内容と結論は次のよう

なものだった。「68匹の白色マウスの尻尾を切除し、その子孫について5世代に渡って切除実験を繰り返し、901匹の子マウスを調べたが、尻尾のないマウスも、尻尾の短いマウスでさえ、ただの一匹も見出せなかった」(注22)。

一方、1831年にイギリス海軍の測量船ビーグル号で南アメリカへの長途の旅に出て、ガラパゴス島ではゾウガメ、イグアナ、フィンチなど、南米大陸に近接した他の小さな島々で、それぞれに特徴的な固有種を観察したダーウィンは、1859年に大著「種の起原」を著わし、生物の進化は生物集団内に存在する広範な多様性に働く自然選択のもとで漸進的に起こるとする「進化論」を主張した(注23)。進化は小さな遺伝的変異の蓄積によって漸進的に起こるとするダーウィンの「進化論」は、ラマルクの「獲得形質の遺伝」を自然選択という淘汰圧で説明したものだ。

ダーウィン (図8)



しかしダーウィンも、自然選択の対象となる生物集団中になぜ遺伝的多様性が生まれるのか、それがどのようにして子孫に伝達するのかを説明するための遺伝の仕組みも解き明かすことはできなかった(注24)。ダーウ

インは自ら暫定的に提唱した遺伝の仕組みに関する仮説を「汎生説（パンジェネシス）」と呼んだ。パンジェネシスでは、遺伝は仮想的な粒子ジェミールが担うとされた。すなわち、「動植物の体の各部・各器官の細胞には、それらが獲得した性質を担う個別の情報を蓄えた自己増殖性の粒子ジェミールが存在し、ジェミールに担われた情報が血管や道管を通して生殖細胞に集まり、生殖を通じて子孫に伝えられる。子孫には、その体の各部・各器官にジェミールが分散することで、親の特徴や性質すなわち情報が伝わる」（注25）。ダーウィンは、手や足を決める個別のジェミールはあるが、全体を決めるジェミールは存在しない。個々のジェミールは、カール・ネーグリの記述したような、個体全体を決める完全なブループリントではない。両親から受け継いだそれぞれのジェミールが子で混ざり合って、個別の新たな個体が生じるのであると主張したことになる。パンジェネシスは、ヒポクラテスの「煉瓦と漆喰モデル」とアリストテレスの「ブループリント・モデル」の流れを引いたもので、遺伝をジェミールと呼ぶ粒子に還元した点ではメンデルの粒子説に通じるが、個体の各部位の情報を担うジェミールが遺伝および自然選択の単位であるとする漠然とした考え方で、特定の性質を担う普遍的な粒子（因子）が、生殖細胞への無差別な分配を通じて遺伝を担うとするメンデルの学説の厳密さはなかった。ダーウィンのジェミールは、従弟であり遺伝学者でもあったフランシス・ゴルトンによって批判される。ゴルトンは、「生殖質」を提唱したヴァイスマンの実験を継承して、系統の異なるウサギの間で何代にも渡って輸血実験を行い、輸血によって系統が変化することはないことを示し、ラマルクの「獲得形質の遺伝」を否定し、これを擁護したダーウィンを批判した。

遺伝に関する当時の一般的な考え方は、子孫への伝達可能な物質の融合を基本とする混合説あるいは融合説だった。混合説（blending theory）では、精子と卵子に存在する遺伝を担う液体状の物質が混ざり合うことで両親の性質が子に伝わると説明されたが、これは科学界で発表されたこともなく、論文として公表されたこともない通説でしかなかった。混合説では、どんな性質についても、子は両親がもつ変異領域（最大値と最小値からな

る一定の幅をもつ領域) の中間値をランダムに示すことになる。これに従えば、変異の幅は世代が進むにつれて急激に狭まり、ついには集団のすべてが均一な性質となるはずである。混合説の立場に立ったフリーミング・ジェンキンは、1867 年にチャールズ・ダーウィンの『種の起原』について書評を書き、粒子説であるパンゲン説を鋭く批判した。ジェンキンは、「ある個体に有用な変異が起こっても、通常の個体との交配によって、その特徴は薄められて、いつかは消えてしまう」と主張した。ジェンキンが実際に使った喩え話は、「黒人ばかりが住む島に白人が流れ着いたとしたら、何世代か後の時代には、島民は皆、白人になるだろうか?」だった(注26)。これは、黒人よりも優秀な白人の漂着を有利な変異の導入とみなしたうえで語られた喩え話であった。パンジェネシスを主張したダーウィンは、ジェンキンの批判に頭を悩ませたようである。実はダーウィンもジェンキンもメンデルの論文を読んでいない。メンデルとダーウィンの関係については、第4章と6章で考えて見ることにする。

脚注

注1：遺伝を表す英語 heredity はもともと遺産を意味する。学術用語としての遺伝は、無性的あるいは有性的であるかは問わず、親から子へ性質が伝達することを意味する。

注2：細胞の核に存在する染色体上の遺伝子は両親から子に伝達するが、細胞質に存在する葉緑体とミトコンドリアがもつ遺伝子は一般に母親から子に伝達する母性遺伝をとる。

注3：A. Brack (1998) Introduction. In: The Molecular Origins of Life. A. Brack (ed.). Cambridge University Press.

注4：ニュートンは、聖書に記されている祖先の世代を足し合わせて計算し、地球はキリストが生まれる 4,000 年から 5,000 年前に神により作られたと推定した。「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、レベッカ・ステフォフ著、西田美緒子訳を参照。

注5：R. Levine and C. Evers (1999). The slow death of spontaneous generation (1668–1859). National Health Museum, Washington D.C., USA.

注6：ショワンは、マティアス・シュライデンとともに、あらゆる生物は細胞から成り立っているとする「細胞説」を提唱したドイツの動物生理学者で、アルコール発酵は微生物である酵母の働きによると主張した。一方、ドイツの化学者リービッヒは、植物の生育には窒素・リン酸・カリウムの三要素が必要であること、三要素のうち最も供給量の少ない栄養素によって植物の成長や収量が決定されるとする「リービッヒの最小律」を提唱したことで知られ、「農芸化学の父」とも呼ばれる。フランスの化学者アントワーヌ・ラボアジエとスウェーデンのベルツェリウスの「酵素による触媒説（化学説）」を強力に支持したリービッヒをうけて、アルコール発酵は酵素による触媒作用であって生きた細胞なしにも起こることを立証したのはブフナーで、1897年のことだった。

注7：M. Schwartz (2001) The life and works of Louis Pasteur, J. Appl. Microbiol. 91: 597–601.

注8：ルイ・パスツール著（1970）、山口清三郎訳、自然発生説の検討、岩波文庫 青 915-1。

注9：日本では、パスツールに先立つこと300年も前に、酒の腐敗を防ぐための「火入れ」という技術がすでに用いられていた。

注10：自然発生説が否定されても、「天地創造」は別にして、それではどのようにして生命が誕生したのかを説明することはできない。生命の元となるアミノ酸が水、メタン、アンモニアと水素から人工的に合成できることを実験で明らかにしたのはシカゴ大学の学生であったスタンリー・ミラーで1953年のことだった。ミラーは原始地球の大気組成と考えられたこれらの物質をガラス製のフラスコ内部に満たした特別な装置を作り、落雷を模した放電によって数種類のアミノ酸が無生物

的に合成されたことを確かめた。ミラーの論文は単独でサイエンス誌に発表された (S. L. Miller (1953) A production of amino acids under primitive earth conditions. Science 117: 528-529)。これは指導教授であったハロルド・ユーリーの粹な取り計らいであった。教え子の学生の仕事を自分の成果とする教授が少なくないが、ユーリーはミラーの才能を愛でたのだと言われている。この実験は現在ではミラー・ユーリーあるいはユーリー・ミラーの実験と呼ばれる。

注 1 1 : I. Johnston (2000) A Handbook on the History of Modern Science, Selection Five: Heredity and Modern genetics, Malaspina University-College, Nanaimo, BC.

注 1 2 : ホムンクルスあるいはアニマルクルスは、中世ヨーロッパで錬金術師が作り出すとされた人造人間のこと。

注 1 3 : P. Bowler (1971) Preformation and pre-existence in the seventeenth century: a brief analysis, Journal of the History of Biology 4: 221-244, Springer.

注 1 4 : ハーヴェーは「血液は心臓から出て、動脈経由で身体各部を経て、静脈経由で再び心臓へ戻る」という血液循環説を唱えた 17 世紀の医師。全ての生物は卵から生まれると主張して自然発生説を最初に批判したひとりである (J. Needham (1959) A History of Embryology, Abelard-Schuman, New York, USA. 参照)。

注 1 5 : 現在では、後生説 (エピジェネシス)、後生的 (エピジェネティック) という術語は、遺伝子 DNA の作用とは直接関係なしに発生の過程で起こる変化、あるいは遺伝子型の同じ細胞間で遺伝子の発現調節機構の違いなどによって起こる細胞の機能分化、すなわち表現型の調節に対して使われる学術用語である。

注 1 6 : 星野慎一 (1981) ゲーテ : 人と思想、清水書院 (新書)

なお、ゲーテの説は、1991 年に E. Coen と E. Meyerowitz によって発表された被子植物の花器官の発生を遺伝子発現調節から説明した ABC モデルの原型であった (E. Cohen and E. M. Meyerowitz (1991) The war of the whorls: genetic interactions controlling flower

development. Nature 353: 31-37)。

注 17 : A. H. Sturtevant (1965) A History of Genetics, Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York, USA.

注 18 : 細胞説はマティアス・シュライデンが 1838 年に植物で、テオドール・シュワンが 1839 年に動植物で提唱した。過去に存在し絶滅した生物も現存する生物も含めて、生物は全て細胞から生まれる。

注 19 : ドイツのアウグスト・ヴァイスマンは、ウニの卵発生の研究から、体細胞を生じる体細胞分裂と生殖細胞を生じる減数分裂を識別した。同じくウニの胚発生を研究したドイツのテオドール・ボヴェリは、正常な胚の発生には染色体のセットが必須であることを見出した。一方、アメリカのウォルター・サットンは、バッタの減数分裂の観察から、減数分裂時の染色体の行動がメンデルの遺伝法則に従うことを見出し、メンデルの遺伝法則に細胞学的な基礎を与えた。二人が提唱した説は「サットン・ボヴェリの染色体説」と呼ばれる。なお、ドイツの細胞学者であったヴォルター・フレミングはアニリンでよく染まる構造を細胞核内に見出し、これを染色質（クロマチン）と名付けた。

注 20 : E. Mayr (1980) The Evolutionary synthesis: Perspectives on the Unification of Biology. In: W. B. Provine and E. Mayr (eds.) Harvard University Press, Cambridge, UK.

注 21 : 動物行動学のリチャード・ドーキンスは、人間社会で、心から心へ伝達され複製される文化的な情報の基本単位をミームと呼んだ。ミームは、遺伝子との類推から、人間の脳内で変異しつつ自己複製する社会文化的進化の担い手であるとする説。

Richard Dawkins (1976) The Selfish Gene. Oxford University Press, Oxford, UK.

リチャード・ドーキンス著、森弘之訳（1998 年）「ミーム—心を操るウイルス」講談社。

注 22 : しかし、ヴァイスマン自身が述べているように、この実験は生殖質説の検証ではあったが、突然変異の確証がない当時では、これによって「獲得形質の遺伝」が否定されたことにはならない。

A. Weismann (1889) *Essays upon heredity and kindred biological problems*. Vol I. Oxford, Clarendon Press, Oxford, UK.

注 2 3 : C. Darwin (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. *Nature* (Full image view, 1st ed.) (London: John Murray) 5 (121): pp.502.

チャールズ・ダーウィン著、八杉龍一訳 (1990) 「種の起源」〈上・下〉、岩波文庫。

デイヴィッド・N・レズニイク著、垂水雄訳 (2015) 『21 世紀に読む『種の起源』』 みすず書房。

注 2 4 : 生物進化の原動力となる突然変異を初めて発見したのはオランダの植物学者ユーゴ・ド・フリースだった。ド・フリースは、ドイツのカール・コレンスとオーストリアのエーリッヒ・チエルマックとともに、1900 年にメンデルの遺伝法則を再発見したひとりだったが、オオマツヨイグサの研究から、1901 年に変異を頻繁に生み出す系統があることを見出し、この現象を突然変異と名付けた。後に、この系統は三倍体や四倍体であることが判明したが、突然変異の概念は遺伝学に重要な基礎と飛躍を与えることになった。

注 2 5 : Charles Darwin (1868), Chapter XXVII, In: *The variation of animals and plants under domestication*. (1st ed.), London: John Murray, UK.

注 2 6 : F. Jenkins (1867) Review of ‘The origin of species’, *The North British Review* 46: 277–318.