

# ハーヴェイの発生論と遺伝論

松 永 俊 男

## 1. はじめに

イギリスの医師ハーヴェイ (William Harvey, 1578-1657) の3点の著書、『心臓の運動』(*Exercitatio Anatomica de Motu Cordis et Sanguinis in Animalibus*. 1628), 『血液の循環』(*Exercitationes anatomicae prima et altera de circulatione sanguinis*. 1649), および『動物発生論』(*Exercitationes de generatione animalium*. 1651)のうち、血液循環論を説いた先の2点に比べ、最後の『動物発生論』についての論考ははるかに少ない<sup>1)</sup>。しかし同書は発生論史上、重要な位置を占めている<sup>2)</sup>。また、ハーヴェイの思想をうかがう上でも不可欠な著作であった。

本稿では数少ない先行研究を基に『動物発生論』の全体像を概観し、遺伝現象の扱いに注目して考察したい。第2章では同書の刊行事情を整理し、第3章では同書の内容構成をまとめた。第4章以降でハーヴェイ発生論の特徴をいくつかの項目に分けて考察し、最後の第8章ではその遺伝論について考察した。

## 2. 『動物発生論』の刊行

『動物発生論』のラテン語版は1651年3月に刊行され、2年後の1653年に英訳版が刊行された<sup>3)</sup>。ハーヴィの若き友人の医師エント (George Ent, 1604-1689) による同書冒頭の献辞に、エントがハーヴィを説得して『動物発生論』の原稿を預かり、出版に尽力した経過が語られている。

Webster<sup>4)</sup>によれば、『動物発生論』の主要部分は1638年までに書き終えているという。その根拠の中でも説得力があるのが、引用文献の発行年である。『動物発生論』で言及されている文献のうち最も新しいのは1636年のものである。1640年代にも引用すべき論文がいくつも刊行されているが、一切、言及されていない。『動物発生論』は長編であり、長期に亘って書き続けられたと思われるが、主要部分は1638年までに完成し、その後、若干の加筆が為されたと見てよいようである。

## 3. 『動物発生論』の構成

『動物発生論』はエントの「献辞」とハーヴィの「序論」(praefatio)の後に72の項目から成る本論が続き、さらにその後に、妊娠・出産に関連した論文3点が付記されている。

本体の動物発生論の72項目のそれぞれには番号と見出しが付けられているが、5番目の項目が前の項目と同じく、「第4項」(Exercitatio 4)とされ、以降の項目番号が一つづつずれている。英訳書では項目番号が修正され、二次文献では通常、修正された項目番号が用いられている。本稿でもこの修正された項目番号を用いる。

72の項目は区切られることなく続いているが、その内容から大きく4区分できると思われる。すなわち、ニワトリの発生の観察録 (Ex. 1-24)、それに基づく理論的考察 (Ex. 25-62)、シカの発生の観察録 (Ex. 63-70)、

結論としての発生理論 (Ex. 71-72) の4区分である。

全体の内容を大きくまとめれば、次のようになろう。まず、「序論」で科学方法論としてアリストテレス主義を説き、自然について知るには書物に頼るのではなく、直接、自然と取り組まなければならないという<sup>5)</sup>。

本論の最初に、鶏卵が発生研究に好適でしかも安価であり、アリストテレス以来、発生研究の基礎となってきたことが指摘される (Ex. 1.)。ニワトリの発生の観察録は、メンドリの生殖器の解説 (Ex. 3-8) から始まり、子宮内の卵の形成 (Ex. 9-13)、産卵後のヒナの成長 (Ex. 14-24) へと進む。ニワトリの発生については多くの研究が積み重ねられてきたが、ハーヴィ本人は歴史上初めて正確な観察をなしたと自信を持って語っている (Ex. 14)。ニーダムも、「鶏卵の中の胚の発達についての記述は、今日に至っても最も正確なものの一つである」と述べている<sup>6)</sup>。顕微鏡を用いない観察としては、きわめて正確なものであったといえるだろう。

第25項で、事実の記載から理論的考察への移行が告げられ、第57項までそれが続くが、その多くはアリストテレスなどの先行する発生論への批判に費やされている。第57項で一旦、理論的考察が締めくくられるが、その後 (Ex. 58-62) に、卵の諸要素の機能についての考察が付け加えられている。

第63項から第70項まではシカの発生についての観察録である。研究対象としてシカを選んだのは、狩猟好きだった国王チャールズから大形のアカシカ (Cervus) と中形のダマシカ (Dama) が大量に供給されたためであるという (Ex. 64)。シカは9月中頃に交尾し、9ヶ月の妊娠期間を経て6月中頃に出産する (Ex. 66)。ハーヴィは妊娠後のメスジカの子宮を9月 (Ex. 67)、10月 (Ex. 68)、11月 (Ex. 69)、12月 (Ex. 70) と順次、観察し、卵生と胎生に根本的な違いはないという。

第68項の最後に、昆虫の発生についてのハーヴィの研究ノートが内乱時

に議会軍によって略奪破棄されたことは学問の世界にとって大きな損失であったと述べている。シカの発生に無関係な感想を唐突に挿入しているのは、ハーヴィ本人がよほど悔しかったからだろう。少なくともこの部分は内乱終結（1649）後に執筆されたことが明らかである。

最後の第71項「内在熱」（*calidum innatum*）と第72項「始原液」（*humidum primigenium*）で理論的考察が補足されて本論が終わっている。

このように本論は観察録と理論的考察とに大きく分けられるが、観察録の部分でもしばしば理論的考察がなされており、また、理論的考察の部分も体系的に展開されているわけではない。同じ主張が繰り返し登場する一方、異なる項目で互いに矛盾する主張がなされていることもある。したがってハーヴィの発生論を整然とまとめるのは困難であるが、ここではまずハーヴィによる先行の発生論批判を紹介し、ついで発生についてのハーヴィの基本的考え方を考察し、最後に遺伝現象についてのハーヴィの取り組みを検討したい。

#### 4. 先人の発生論批判

##### 1) アリストテレス批判

アリストテレス『動物発生論』によると、子宮内の月経血に雄の精液が作用することによって胚が形成される。雌は質料をもたらすのみで、雄の精液が子供の形相因と発生の作用因をもたらすという。ハーヴィはこのアリストテレス説を全面的に否定する。その最大の根拠は、妊娠後の雌の子宮内には血液も精液も存在しないという観察結果であった（Ex. 31）。これと並んでハーヴィが問題視するのが、雌親がもたらすのは質料因のみという説である。ニワトリの場合、メンドリだけでも無精卵を形成することができるし、ヒナの形質はメンドリにも似ている。したがって、「発生において雌が雄と同等の作用を有しているは確実である」（Ex. 29）という。

第33項では、雄親と雌親が同等の作用因をもたらすとしてアリストテレス説を否定する。第34項では、妊娠後の子宮内に血液は存在しないので雌親の血液から胚が形成されるというアリストテレス説は誤りであるという。第47項でも、アリストテレスの月経血（質料）・精液（作用因）説を改めて批判している。

## 2) 雌雄精液説批判

アリストテレスの発生論が哲学者たちに支持されていた当時、医師たちは、雌にも雄と同様の精液があり、雌雄の精液の混合によって胚が形成されるとする説を支持していた。ハーヴィはこれを医師たち（Medici）の説と呼んでいるが、ここでは雌雄精液説と呼ぶことにしたい<sup>7)</sup>。

この説はヒポクラテス著作集のうちの『生殖について』（*De genitura*）に見ることができる。アリストテレスは『動物発生論』（*De generatione animalium*）の第1巻第17章で雌雄精液説を紹介し、次の第18章でこれを厳しく批判している。アリストテレスの批判にもかかわらずガレノスは「精液論」（*De semine*）でヒポクラテス説を支持し、これを発展させた。ガレノスは卵巣を「雌の精巣（辜丸）」と呼び、雄の精巣と同じ機能を持つとみなしていた。このガレノス説が近世に至るまで広く受け継がれ、デカルトも没後刊行の「人体の記述」でこれを支持していた。

ハーヴィは『動物発生論』第32項でこの医師たちの説を紹介したうえで、受け入れがたいという。なぜなら、雌が精液を生成することはなく、雄の精液が子宮内に入らないので、当然のことながら、妊娠後の雌の子宮内に精液の混合体を見ることはできないという。続く第33項では、雄親と雌親が同等の作用因をもたらすとしてアリストテレス説を否定する点ではハーヴィも医師たちの説に同意するが、それが雌雄の精液の混合に基づくとする主張は鶏卵の発生の観察によって否定されるという。医師たちの説では、

交接時に雌の精液が外部に分泌されるというが、そうとは限らず、交接時の分泌液は妊娠に関係ないという。第34項でも雌の精液生成を否定している。シカの雌の生殖器を論じた第65項でも、いわゆる雌の精巢は、雄の精巢のように繁殖期に変化することはなく、これが精液生成の器官であるはずがないという。第67項では、交尾後のメスジカの子宮内に精液は存在しないと指摘し、続く第68項では、そのことを国王にも確認してもらったと述べ、また子宮内に血液も認められないのでアリストテレス説も医師たちの説も誤りであるという。

両親に同等の関与を認める点ではハーヴィも医師たちの説を評価したものの、雌雄の精液が混合するという仕組みは到底、認めることができなかったのである。

### 3) ファブリキウス説批判

『動物発生論』第1項は、ハーヴィのパドヴァ時代の師ファブリキウス (Hieronymus Fabricius ab Aquapendente, 1533-1619) の没後刊行の著書『卵とヒナの形成』 (*De Formatione Ovi et Pulli*. 1621) からの引用で始まっている<sup>8)</sup>。同書は90ページの小冊子で、7ページの図版がある。ハーヴィはニワトリの発生の観察録において、繰り返し同書の図版を参照している。発生理論においてもハーヴィが同書から大きな影響を受けていることは明らかである。ところが『動物発生論』ではアリストテレス説や雌雄精液説に対するよりも、ファブリキウス説に対する批判の方が目立っており、それは主として発生原基をカラザとみなすことに向けられている。ファブリキウスによれば、卵黄と卵白は胚の栄養源にすぎないのだからカラザを発生原基とみなすほかない。ファブリキウスは2本のカラザのうち、鋭端部のものを発生原基とみなしていた。ハーヴィはこれを強く否定し、ファブリキウスが小瘢痕 (cicatricula) と名付け、無用とみなした構造こそ原基

## ハーヴィの発生論と遺伝論

であると主張した (Ex. 12)。これは、発生学上の大きな功績と評価されてしかるべきであろう。

ハーヴィがカラザ説批判を執拗に繰り返しているのは、当時、この説が広まっていたことを反映しているのであろう。

### 5. 「全ては卵から」

ハーヴィは動物の発生が基本的に共通していると考えていた。それを象徴するのが、「全ては卵から」(ex ovo omnia) という有名な標語である<sup>9)</sup>。この標語は原書の扉絵にあるだけで本文にはないが、同趣旨の言葉を本文中に見ることができる。第62項の表題は「卵は全ての動物に共通の発端である」(Ovum esse primordium commune omnibus animalibus) であり、引き続き第63項では胎生動物と卵生動物の発生は基本的に共通していると説き、「胚の生殖に関して、全ての動物は卵形の発端から生まれる」(omnia animalis eodem modo ab oviformi primordio generatur) という。ここでいう「卵」は鶏卵のような日常的意味の「卵」ではなく、後の「卵細胞」に対応するものを想定しているわけでもない。全ての発生の発端は、鶏卵の内容と同じ性質の物体であるというのである。したがって下等生物の自然発生も否定していない。

ハーヴィは発生の共通性を説くことにより、ニワトリあるいはシカという特定の動物の発生を研究することによって動物の発生の基本的仕組みを明らかにすることができるということができたのである。

### 6. 万物循環論

ハーヴィ発生論の特徴の一つは、生物の発生を万物循環の一環としてとらえていることである。第13項の末尾では、雌雄の親から卵が生まれ、卵から雌雄のヒナが生まれ、「この循環により、自然の恵みを得て、種族が

永遠に持続する」(ilioque circuitu, illorum genus aeternitatem, Naturae munere, consequatur.)と述べている。これを受けて第14項の冒頭部分では、発生の探求は「世界全体の構造と創造の様式を探求すること」(quam mundi totius compagem, & creatinis modum inveneris.)と同様に困難であると述べ、「物事の永続性は生成と消滅の相互転換に結びついている」(Durat reciproco hoc generationis, & corruptionis ordine, rerum aeternitas)という。ついで太陽の日周運動との類比で、個体の生死の繰り返しが種の永続をもたらすという。

第28項ではプルタルコス由来の設問「ニワトリが先か、卵が先か」を提示し、ニワトリと卵が循環をなすと述べ、さらに次のようにいう。「虚弱で滅び行く個体から不滅の種が生まれる。これと同様の方法により多くの低級なもの(地上物)が永続する高級なもの(天体)を真似ようとしている」(ex individuis caducis & pereuntibus immortalē speciem producent. Atque ad hunc similem modum multa inferiora superiorum perpetuitatem aemulari cernimus.)。天体の運行を司る「知性、すなわち精気」(mens, sive spiritus)があるように、ニワトリにも「神的原理」(*vis enthea*, sive principium divinum)があり、トリあるいは卵と形を変えながら永遠に存続する。雌雄の個体はこの循環の一環であり、生殖期を過ぎて使命を終えれば急速に衰えるという。個体が生存する意義は生殖期までという考えは、生物を遺伝子の運搬体とみなす現代生物学の考え方と同じといえよう。

## 7. エピジェネシス

エピジェネシス (epigenesis) はハーヴィが『動物発生論』第45項で提唱した用語である。ハーヴィによれば、なにかを作る方法には二通りある。それが、元の材料をそのまま加工するメタモルフォーシス(変態)と、新たな材料を加えながら順次、全体を形成していくエピジェネシスである。

## ハーヴィの発生論と遺伝論

昆虫類の発生はメタモルフォーシスであり、有血動物の発生はエピジェネシスであるという。現在の用法では「エピジェネシス」が前成 (preformation), すなわち初期胚にすでに成体の構造のひな形が存在しているとみなす説と対比されて「後成」と訳されるが、ハーヴィ本人にとってはメタモルフォーシスと対比すべき用語であった。したがってハーヴィ本人に即してこれを訳すならば、順次形成、漸次形成、あるいは経時形成などとするべき用語であった。

エピジェネシスでは共通の材料からさまざまな構造が形成されていく。それをもたらす要因についての考察が重要なことになる。

諸器官の形成順序の問題と関連してハーヴィが重視していたのは、血液優位説を説くことであった<sup>10)</sup>。ハーヴィによれば血液が生活機能の根源であり、発生において最初に形成されるのは血液である。これに対比される心臓優位説では心臓が生活機能の根源とされる。『心臓の運動』ではアリストテレスに由来する心臓優位説を取っていたが、『動物発生論』では明確に血液優位説であった。血液優位説は、まず第17・18・19項で説かれ、第51・52項に受け継がれ、さらに終わりから2番目、長編の第71項でも説かれている。あたかも血液優位説を説くのが『動物発生論』の主目的のような様相を呈している。それだけハーヴィにとって重要な問題であったが、ここではそれを指摘するだけに止めておきたい。

## 8. 両親の影響と胚の自立性

先に述べたように、ハーヴィはアリストテレス批判の根拠の一つとして遺伝現象に注目していた (Ex. 29 & 33)。第51項「動物の作用因とその条件について」(Quae sit animalium caussa efficiens; ejusque conditiones) では、発生の作用因を論じる中で遺伝現象に言及し、子供の形質が両親の形質の混合であることが強調されている。さらに第57項でも遺伝現象に注目

している。この第57項は「この課題に関連して考慮すべきパラドクスと問題」(Paradoxa quedam, et problemata, circa hanc rem pensitanda.)と題され、発生に関わる根本的な問題を提起しているが、その一つとして遺伝現象を取りあげている。この項でハーヴィはまず、発生の三様式(メタモルフォーシス, エピジェネシス, 自然発生)について再論し、発生過程におけるアニマについて問題提起した後、エピジェネシスの初期の段階からある種の「精神と予見と英知」(mens, providentia, & intellectus)が働き、子供を「親に類似したもの」(similitudinem generantium)に形成すると述べ、それも父親に似る場合、母親に似る場合、あるいは祖先に似る場合があり、同時に生まれる卵の間でも違いがあるのはなぜかと問う。「美德や悪徳、病気への傾向、あざなどが親から子に伝わり、しかも全ての子供にではなく一部の子供にだけ伝わるのは驚くべきことである」と述べ、結論的に、「心身の多くの特徴が親から子に伝えられる」(multaque iis animi & corporis dotes ex traduce adveniunt.)という<sup>11)</sup>。さらに、子供の身体の諸部分では両親の特徴が混合されているが、生殖器だけが例外なのはなぜかと問うている。

このように、ハーヴィが生物の遺伝現象に注目していたことは間違いない。ところが上述したようにハーヴィは、精液が子宮に入ることはないという。では精液はいかにして胚に影響を及ぼすのだろうか。またハーヴィは胚が両親から自立しているという。胚の自立と遺伝現象は矛盾しないのだろうか。

精液の作用についてハーヴィは、感染症におけるコンタギオンの遠隔作用との類比で説明しようとしている(Ex. 49-50)。すなわち、雄の精液は磁力などと同様の遠隔作用によってメンドリに作用し、胚に影響を及ぼすというのである。これによって卵に稔性をもたらす作用は説明できるとしても、個々の遺伝現象を説明することは困難であろう。

## ハーヴィの発生論と遺伝論

またハーヴィは、胚が両親の影響下から離れ、独自のアニマによって成長するという (Ex. 27 & 34)。この胚の自立性と遺伝現象との矛盾について、ハーヴィは解決策を提示していない。

ハーヴィは遺伝現象に注目しながらも発生論の中で理解することはできず、謎のまま残したといえるだろう。当時の状況では遺伝現象を説明するためには雌雄精液説を採るほかなかったのではなかろうか。しかし発生経過の観察に長けていたハーヴィには雌雄精液説を採ることができなかった。これと逆だったのが後のモーペルチュイであった。モーペルチュイは遺伝現象にこだわり、発生論上の難点を無視して雌雄精液説を復活させたとみることができよう<sup>12)</sup>。

## 注

- 1) ハーヴィの生涯と業績については下記を参照。中村禎里『血液循環の発見—ウィリアム・ハーヴィの生涯—』岩波新書、1977。同書第9章 (pp. 155-175) が発生論に当てられている。ハーヴィの遺伝論に注目した論考に下記がある。Staffan Müller-Wille and Hans-Jörg Rheinberger, *A Cultural History of Heredity*. U of Chicago P, 2012. pbk, 2014. 21-28.
- 2) Joseph Needham, *A History of Embryology*. Cambridge UP, 1959. Arno Press, 1975. 133-153.
- 3) ラテン語版原典は電子図書館 BHL に収録されている。1653年の英訳版はミシガン大学図書館の電子図書館 TCP に収録されている。近代英語による英訳は下記の英訳著作集に収録されている。*The Works of William Harvey*, translated from the Latin, with a life of the author by Robert Willis. Sydenham Society, 1847. Johnson Reprint, 1965: 143-586.
- 4) C. Webster, “Harvey’s *De Generatione*: Its Origins and Relevance to the Theory of Circulation,” *British. J. Hist. Science*, 3(1967): 262-274.
- 5) ハーヴィのアリストテレス主義については、下記を参照。James G. Lennox, “The Comparative Study of Animal Development: William Harvey’s Aristotelianism,” Justin E. H. Smith (ed.), *The Problem of Animal Generation in*

*Early Modern Philosophy*. Cambridge UP, 2006. 21-46.

- 6) 注(2), p. 136.
- 7) 雌雄精液説については下記を参照。松永俊男「モーペルチュイとビュフォンの発生論と遺伝論」『桃山学院大学・人間文化研究』10(2019): 209-224.
- 8) ファブリキウス『卵とヒナの形成』はストラスブール大学電子図書館に収録されている。同書の内容については、DSBの項目「ファブリチ」(Fabrici)に簡潔な解説がある。
- 9) 「全ては卵から」の意義について詳しくは下記を参照。澤井直「ウィリアム・ハーヴィの発生論－『すべては卵から』－」『ルネサンス研究』6(1999): 59-74.
- 10) 血液優位説について詳しくは下記を参照。月沢美代子「心臓優位説から血液優位説への『転換説』の再検討－W. ハーヴィの観察, 論理と *exercitation* の構成－」『科学史研究』194(1995): 118-74.
- 11) この部分の Willis 訳 (1847) は, numerous qualities, in fact, both of mind and body, are derived by hereditary descent. Lluelyn 訳 (1653) は, many of the Indowments both of body and soul are derived down to it *ex traduce*. Willis 訳の hereditary descent は19世紀に生物学的な遺伝 (heredity) の観念が広まったことを反映している。ex traduce はキリスト教神学における霊魂伝移説 (traducianism) を前提にした用語であろう。
- 12) 注(7)