慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	無脊椎動物に刺激され、揺さぶられた比較解剖学
Sub Title	Comparative anatomy woken up and shook by invertebrates
Author	西村, 顯治(Nishimura, Kenji)
Publisher	慶應義塾大学日吉紀要刊行委員会
Publication year	2001
Jtitle	慶應義塾大学日吉紀要. 自然科学 No.30 (2001.) ,p.49- 74
JaLC DOI	
Abstract	Naturalists provoked breakthrough from the Aristotelian system ofanimal kingdom， recognizing the diversity of invertebrates. And their sophisti-Gated structure of internal organs led to reassess fundamental concepts of compar-ative anatomy hardly escaped from teleological issues. Thus 'transcendentalanatomy' guided by Etienne Geoffroy Saint-Hilaire claimed that topologicalrelationships of animal parts are conserved throughout the kingdom irrespectiveof their functional roles. We now find `principle of connections' proposed byGeoffroy in the 19th centuries afford us novel issues on molecular and em-bryological plans common to the animal kingdom.
Notes	
Genre	Journal Article
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN10079809-20010002-0049

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

Hiyoshi Review of Natural Science
Keio University No. 30, 49-73 (2001)

無脊椎動物に刺激され，揺さぶられた比較解剖学

西 村 顯 治

Comparative Anatomy Woken up and Shook by Invertebrates

Kenji NISHIMURA

Summary——Naturalists provoked breakthrough from the Aristotelian system of animal kingdom, recognizing the diversity of invertebrates. And their sophisticated structure of internal organs led to reassess fundamental concepts of comparative anatomy hardly escaped from teleological issues. Thus 'transcendental anatomy' guided by Etienne Geoffroy Saint-Hilaire claimed that topological relationships of animal parts are conserved throughout the kingdom irrespective of their functional roles. We now find 'principle of connections' proposed by Geoffroy in the 19th centuries afford us novel issues on molecular and embryological plans common to the animal kingdom.

比較解剖学は，博物誌とリンネ分類学から脱却して新しい展開を探り始めた時代，進化論を巡る論議に席巻される直前の19世紀前半には，生物学者の関心で中心的位置を占めていた。その比較解剖学の展開に，無脊椎動物についての知識がどれほど貢献したか，あまり触れられていなかったことに筆者は気付いた。

解剖学そのものがヒトを含めた脊椎動物のそれであったとは，古代から辿られる歴史的経緯からも，また人々の関心の持ち方からしても認められよう。しかし一方では，比較解剖学が発達を遂げてきた過程の節目ふしめに無脊椎動物についての新知見が重要な役割を担ったことも，無視し得ない。

たしかに，自然誌の編纂に携わった人々がAristoteles自然学のカバーする範囲を超えた生物の多様性に気付かされたのは，しばしば無脊椎動物の観察からであった。17世紀の中頃になると，顕微鏡観察に好適な材料として昆虫が扱われ，従来無構造だと考えられていたところに精緻な内部構造が発見された。同じく顕微鏡によって観察可能となった微小な生物は，生物と無生物，あるいは植物と動物といった概念の根本的な再検討を促した。さらに19世紀になると，

慶應義塾大学生物学教室（〒240-8521 横浜市港北区日吉4-1-1）(Dept. of Biology, Hiyoshi, Kouhoku-ku, Yokohama 223-8521, Japan). [Received Mar. 26. 2001]

脊椎動物と異なる無脊椎動物の器官を観察するうちに，脊椎動物を対象として構築されていた体制の概念が，根底から揺さぶられることになったのである。

そして20世紀末からは，形態形成過程の新たな概念構築や生物系統学の再評価が分子細胞生物学の進展，とりわけゲノム解析データの蓄積をうけて進められている。このような昨今の話題は，生物学全般にわたる変革の一環と位置付けられるものであろうが，また，もう一つの見方からすれば，脊椎動物と無脊椎動物に共通する形態形成の基本原則が求められるかどうか，系統分類のための客観的原則が存在するかなど，18～19世紀に比較解剖学で盛んに論議された問題が，あらたな装いを纏って再登場している観もある。

Aristoteles の無血類

本稿でも話題を起こすのは Aristoteles からとなってしまう。Aristoteles は，赤い血液を持ち，胎生もしくは卵生である有血動物 enaima とは区別して，赤い血をもたない動物を無血動物 anaima とした。その無血動物が，大体において，私たちが現在用いている無脊椎動物に相当する。

無血動物は以下の 4 類に分類されていた。現在の分類体系でいう軟体動物頭足類に相当する軟体類，節足動物甲殻類である軟殻類，軟体動物の腹足類および弁鰓類に棘皮動物のウニと原索動物のホヤを含めた殻皮類，および，ほぼ節足動物昆虫類に相当するが，ヤスデ，ムカデの類も含める有節類である。

このギリシャ哲学者の生物論集に記された内容は，18世紀末に至るまでほぼそのまま人々に受け入れられていた。さらに重大なことは，Aristoteles の自然観に織り込まれた目的論的思考が19世紀の生物学にまで深甚な影響を及ぼしたのである。

しかし，Aristoteles の生物論集中に書かれたいくつかの観察は，後世の人々に伝わっても追認されないまま，ようやく19世紀以降になって再確認された。後世の人々は動物分類に関しても，このギリシャ哲学者に比肩する程には広く深い知識をなかなか持ちえなかったようである。中世の哲学者 Albertus Magnus の著作集に収められている『動物誌』de Animalibus の最後の章は，Aristoteles の云う無血類を取り上げている。しかし記述内容を読むと，それらが「血液の代わりに別の冷たい体液」を持ち，「中心から生じた環が連なるような節でできている」とある。Albertus には，無血類として有節類のみが念頭にうかんでいたように思われる。「血液を持つ動物が縦に通るある種の長い管（脊椎のこと）によって滋養を与えられているのに対して，無血類はからだ全長にわたる中軸から，遠心性に体表へと寄せられた体液が堅い筒状の節で出来た外観をかたちづくる」と述べるが，さらに続けて「もう１つの特質は体液から作られた動物的精気で，それは希薄で空気のようであり，からだ中にいきわたりもせず体液の質に妨げともならない体温をおびている。それゆえ，それらの動物は巧妙なはたらきをして静かな共同生活をしているものが多い。彼らが生活している環境の温度に応じ，体表には，外表に取り出された土性の素材による円周状の環の形をした堅い被いを発達させるため，しば

しばそれらの動物はその外皮を脱がなければならない。土の上に脱ぎ捨てられた皮がよく見つかるので周知のことである。体液の粘着性と殻の土性に因ることだが，これらの動物は冬眠するか卵のような状態で冬を越す……」とある。これは脱皮や越冬をする昆虫を念頭に置いた叙述と思える。Aristoteles 自然学を復興させた彼も，無脊椎動物全般を見渡す分類体系といえるようなまとまった観念は抱かなかったのであろう。

17世紀に書かれた Thomas Moufet の書『昆虫の劇場』Insectorum sive minimorum animalium theatrum（1634）の表題にある insectum も Aristoteles の分類でいう有節類で，現在わたしたちが用いている昆虫ではない。そこには各種のハチ，ハエ，アブやトンボを含めた musca，ブヨ，鱗し類，ツチボタル，バッタ，セミ，甲虫，ハエ，シミ，アブラムシ，ノミなど昆虫に加えて，同じ節足動物でも昆虫以外のミズグモ，サソリ，シャコ，さらには環形動物に属するヒルまでが含まれる。

Edward Topsel はこの Moufet の書を英訳して，『蛇の博物誌』The Historie of Serpents or the Second Booke of Four-footed Beasts（1708）に組み入れた。この表題にある serpent も，現在とは異なり，蛇や毒蛇に限定することなく漠然と有害生物を指している。この書で扱っている動物はヘビ類に限らず，爬虫類に属するトカゲ，カメ，ワニに加えて，竜などのような数多くの仮想上の怪物など，さらに節足動物に属するサソリ，ハチ，スズメバチ，シャクトリムシ，バッタ，環形動物のミミズまである。

17世紀までに記載された数少ない無脊椎動物の中でも，解剖の材料として取り上げられたものは，さらに限られていた。Marci Aurelii Severino がナポリで著した『デモクリトス動物解剖学』Zootomia Democritaea（1645）で対象とした80種の動物のうち，無脊椎動物は軟体動物のナメクジ，カタツムリ，テツボラ *Purpura*，ヤリイカ *Loligo*，コウイカ *Sepia*，マダコ *Octopus*，甲殻類ではカニ，シャコ *Leander*，等脚類のグソクムシ *Aega*，昆虫類のコオロギ *Gryllus*，甲虫2種，鱗し目2種，シャクトリムシの幼虫，蜘蛛類のサソリとクモなどの17種であった。Severino が顕微鏡を用いた観察の重要性を説いている先見性は評価されているものの，よしんば彼が実際に観察をしていたとしても，太く硬い輪郭線を用いて奇妙に様式化された上に，輪郭線とさして変わらぬ太さの線で陰影を付けた図は極めて質の劣ったものである。彼は Harvey と同時代に活躍したのだが，図を含めて彼が資料としたのは Vesalius より前の時代のものであったろうと言われている。

Gerard Blasius の解剖書（1681）で取り上げた115種のうち，無脊椎動物は軟体動物2，甲殻類2昆虫9，クモ1であった。Samuel Collins が書いた解剖書（1685）では甲殻類としてイセエビ，クモ類ではダニ，昆虫類ではバッタ，アリ，シミ，カイコ，鱗し目キバガの幼虫，*Lasiocampa rubi*，クロバエ，ブヨ，ノミを扱った。それらの中には，対象とした種および観察した部分の同定が曖昧なため，属や種を同定するのが困難なものも含まれる。その上，この時代の書物に載った動物の観察記載を誰が最初に行ったか確定するのは難しい。それは，記述や図を他の書物から断り無しに転載するのが慣習だったからである。たとえば，M.B. Valentini の書（1729）では Severino, Claude Perrault および Johannes von Muralt の図が

そのまま用いられているという。John Ray は最晩年に昆虫誌を編纂したのだが，彼は Lister に宛てた書簡で，Aristoteles から Moufet まで，参照した文献を示している。出典が明らかになる数少ない事例であろう。

これらの書物は，解剖書と表題がついていても，Aristoteles も取り上げた頭足類やザリガニなど，少数の肉眼的観察が可能な大きさの対象を除けば，内部構造にまでは立ち入ることがなかったし，記載については無視し得ない混乱があった。

無血類の諸部分や諸器官の名称

無脊椎動物の研究史を手掛ける際にも，用語に絡む問題にあらかじめ留意しなければならない。C. Singer は，Aristoteles が動物のからだの各部分を記述しながら，学術用語がないために苦心したと指摘している (1931)。Singer が挙げているのは，アンコウやデンキナマズの鰭の位置が普通の魚とは相違することについて記述するのに，胸鰭，腹鰭，尻鰭といった用語なしに彼が苦労した事例であるが，もとより無脊椎動物の諸部分や内部構造の名称も，Aristoteles の時代に学術用語として用意されてはいなかった。日常生活の中で使われていた名称は，あったとしても種類も限られていたし，明確に規定されたものでもなかった。そこで『動物誌』と『動物部分論』の中で Aristoteles が無脊椎動物の諸部分をどのように記述しているのかを一瞥したい。

外形について

まず外形について日常の用語がそのまま用いられた事例としては，頭，背腹，足または脚，巻腕，皮，鰭，足の吸盤，貝殻，蓋，翅，鋏，鋏脚，尾などの語が挙げられる。それら用語の使い方についても，今日とは異なるものがある。Aristoteles 自身も，既存の用語が不適切に使われていた場合があったと指摘している。軟体類の通称「頭」というのが誤りであると彼が指摘しているのは，卓見である。また彼は，カタツムリの頭をそれとしている一方で，同じ殻皮類でも二枚貝の頭尾背腹については言及していない。軟殻類で頭胸部を合わせた部位を指して頭としているが，甲で一体となっているエビやカニの外形からみれば致し方ないことであったろうか。

さらに頭部の各部分について見ていくと，目や口，吻などといった用語が用いられている。しかし，特定の用語が定められていない諸部分については，記述に苦心している。無血動物のいずれにも口がありと認めているが，口器それぞれの名称ともなると，軟体類の歯舌を「舌の代わりになる肉質部」，殻皮類の舌下唇を「舌状部」，有節類の吻または舌状部を「舌のようなもの」などと表現している。軟殻類の複雑な口器，第 1 および第 2 触角，大顎，小顎，顎脚のそれぞれについての名称などは，もとよりなかった。歯という語が指しているのは，軟体類では顎片，殻皮類では顎板，有節類では顎に相当するものである。そうした中でも，有節類の吻管をハチやサソリなどの刺針と区別し，またセミの吻管について口と舌が癒着して一つの部分

を形成すると認めているのは驚くべき観察眼である。

目をそれと認めて記載しているのは，軟体類，軟殻類と有節類である。有節類や軟殻類の複眼を構成する個眼と有節類の単眼については，虫眼鏡もなかった当時，気付かれなかったのは致し方なかろう。

頭部の付属器について，角という名称が用いられている。軟殻類では最前部の顎角を角と記している。軟殻類のもつ第一および第二触角を認めていたようだが，各々に特定の名称は与えなかった。殻皮類のうち巻貝の事例として観察したカタツムリで，4本の角（前触角と眼触角）があるとしている。後方の1対は目を先端に具えているのだが，それらを視覚器官であるとは認めていない。

有節類の舌状部ではハエやカの口吻についても触れ，前述のように，後者をハチやサソリの刺し針と区別している。触角を「眼の前にある角」と記している。

上記の頭足類に限らず背骨をもたない動物については，体位や方位を定めること自体が新たに問題となろう。Aristotelesにとっても，背腹の識別には配慮が必要であった。この問題は19世紀に論争の的となり，さらに発生学上の最新課題となっていることは後に触れることとなる。

軟体類については，その交接腕が19世紀になってようやく再確認されたように，卓越した観察をしていることで有名である。Aristotelesが頭部諸器官のなかで「中空の管」としているのは漏斗である。前述のように，イカやタコの「頭」と通称しているのは正しくないと指摘して，その外套膜を胴袋と呼んでいる。巻腕の中央にある頭には2つの歯を持つ「口」として吻を，さらに歯の上に一対の眼を認めている。

彼の殻皮類の体軸認識は現在とは異なっている。

有節類について，「腹のまわりの体幹部」という表現は腹部を指し，「これらの間の部分（他の動物で胸と背中に当る）」と述べているのが胸部である。彼は体節を指す用語に分節entomēを用いて，有節類entomaの類名にもしている。

体幹の付属器では，軟体類について，胴袋につく鰭，触腕を巻腕とよんで交接腕と識別するなど観察は見事である。軟殻類については，足，鰭（尾脚を指す）の他は適切な用語がないため，カニの鋏脚は「手と相似の鋏」，遊泳脚は「薄板状のもの」と表現している。有節類についても，足，翅，鞘翅である鞘，刺針などの語はあった。イナゴやバッタの雌では，卵を産み付ける「管」として産卵管を刺針と区別している。セミの「膜」（鳴器）サソリの刺し針のほか，鋏も挙げている。

いずれの無血動物でも肛門については「排泄物の出口」という表現を用いている。貝殻は皮の一種と認めていたAristotelesは，頭足類を除く軟体動物に殻皮類の名称を与えたのだった。

海綿，カイチュウ，条虫，ギョウチュウについては，からだの部分や内部構造についてとくに記述がない。腔腸動物のイソギンチャクについては，食物を取り入れる部分を口としている。棘皮動物のナマコ，ヒトデについても内臓やからだの部分についての記述はみられない。しかし，殻皮類の中に含めているウニについては，殻，棘，「口から始まる黒いもの」として消化

管を指し，排出物を出す所は上方にあると，適格に頭尾を識別している。毛足のはたらきを記し「皮はあるが非常に薄い」と述べる。原索動物のホヤについては，それを殻皮類に入れているように，皮嚢を貝殻と解釈し，入水管と出水管を「互いに離れた2本の管」と記している。

「海のムカデ」としているのは環形動物のゴカイだが，足，脚，「舌のようなもの」を記している。同じく環形動物であるミミズではからだの部分について触れていない。

内部形態について

Aristotelesは「無血動物に内臓がない」と言う。実際に，無血動物に「血管，膀胱なく，呼吸せず，但し心臓に相当するものあり」といった文言が見られる。しかし消化器や生殖器は無血動物にも認めている。栄養と生殖の部面を担う植物的霊魂が支配する諸器官は無血動物にも認めていたわけである。彼の使った内臓という言葉は現在の用語ではないことに留意しなければならない。それは，植物的霊魂が支配し，従って植物にも具わっている栄養と生殖に与る諸器官を除いて，動物的霊魂が支配して運動と感覚をそなえている動物において発達する諸器官である。

総論的には無血動物に内臓がないと述べながら，肉眼的観察が可能ないくつかの無脊椎動物について内部構造を記している。軟体類では「両目の間にある軟骨」に包まれた脳にまで言及している。しかし咽頭神経節や鰓神経などの神経節を含め，神経の走行には触れていない。軟殻類の観察では，胸から排出物の出口に達する管として記している構造が神経を記載していたのだと，後の注釈者によって考えられている。神経系の他には，軟体類の墨汁嚢を認めているし，「毛のようなもの」と記しているのは鰓，「赤い小体」は腎臓であり，「背部に固形物」とあるのは甲である。雄で「食道の下に管」とあるのは陰茎であろうという。軟殻類でも「鰓状のもの」を記しているが，それは鰓にほかならない。軟体類でミュティス mytis，殻皮類と軟殻類でメコン mecon と呼んでいた物はそれぞれ肝臓である。

肉もしくは肉質という言葉は，貝柱など識別しやすいものを除けば特定の筋肉を同定して用いていない。ウニには肉質部がないとしている。

Aristotelesの考えでは植物的霊魂が支配する機能に属したため内臓に含まれなかった消化器だが，それは内臓（現在の意味での）のなかでも，もっとも観察が行き届いた形態であった。軟体類，殻皮類，軟殻類の消化管として口，食道，嗉嚢，胃，腸，排出物の出口を列挙している。しかし，脊椎動物のそれから類推し難い多様性を示す構造には，後世に修正された点がいくつかあるし，ここでも用語がなかったための苦労がみられる。軟体類で食道，嗉嚢，胃，腸，排泄物の出口と挙げているが，嗉嚢は現在では胃と呼ばれるもので，胃が胃盲嚢である。殻皮類についての嗉嚢，食道，胃，腸，排出物の出口の順序は現代でもそのままである。軟殻類でも食道，胃，腸，排出物の出口と列挙しているが，さらに「口中の肉質のもの」として上唇，「胃の入り口にある別の歯」として胃石を記している。有節類の消化管では，胃と腸以外認めていない。

Aristotelesの考えでは生殖も，栄養と並んで，植物的霊魂の実体の一部であるが，消化器

に比べ，生殖器についての記述が不完全であったのは致し方なかろう。消化器では内腔に消化過程の食物があって，容易にそれと認められた。それに引き比べて，前提となるべき有性生殖や発生について未知のままでは，生殖行動について卓越した観察をのこしたAristotelesにしても，混同や混乱を免れなかった。無血類のいずれにおいても，卵とそれを作り出す器官である卵巣が区別されていない。精巣については，軟体類では「乳房に似た物」とよんでいる。殻皮類では卵と卵巣および精巣が識別されなかったが，両性管を観察していたようで，「白い色の長い管」と記している。軟殻類で糸状の巻いたものと記してあるのは輸精管，精巣および卵巣で，「白いもの」とあるのは射精管かあるいは輸卵管であったと推測される。海中に産卵された軟体類の卵や，殻皮類の中でも貝類の卵塊については，優れた観察がなされている。

無脊椎動物の内臓についてその後の記載

その後16－17世紀の博物誌までも含めて，無脊椎動物の内部構造に関する新たな発見は無かったと言って過言でない。16世紀の脊椎動物の骨格について先駆的な比較を示す図を遺したPierre Belonや，同じくモンペリエで活躍したGillaume Rondoletは海産動物誌を印刷本として出した。Aristotelesの書で逸失した図に相当する見事な図を載せた書物であったが，観察においてAristotelesの到達した水準を超えたとは言い難い。とりわけ無脊椎動物の内部構造についてはそうであった。

Severino，Belon，Rondeletをはじめ当時の人々が無脊椎動物の内部構造にさほど目を向けなかったのには，Aristotelesがこれら動物に内臓がないと記したことが影を落とした事もあろうが，最大の理由は，昆虫など小さなものの内部構造を観察するのが肉眼では困難であったことだろう。前述のように，無脊椎動物の中でも，比較的形が大きく肉眼的観察が容易な頭足類や甲殻類については，内部諸器官についてもすぐれた観察をしたAristotelesが原典に付したはずの図は残っていなかった。印刷本が作られるようになると，それらの本に付す図を描くため，人々は，あらためてAristotelesが扱った頭足類やザリガニの解剖学的観察を行った。Marci Aurelii Severinoは『デモクリトス派解剖学』Zootomia Democritaea（1645）に頭足類のイカやタコの図を載せている。ところが，それらの図において彼が下している内臓の同定は，誤りだらけであった。F.J. ColeはSeverinoの誤りを表1のように列挙している。

軟体動物の解剖は，その後，Martin Listerによって確固とした基盤が与えられることになる。彼は消化管と生殖器を分け，鰓や心臓などをかなり正確にスッケッチした。しかし彼の書ではそれら臓器の同定に根拠を提供するであろう機能面についてほとんど触れることなく済ませている。Listerは，軟体動物の内臓はAristoteles以来既知のことであって，あらためてそれらの機能を検討する必要なしと考えたのであろうか。あるいは，外科医であった彼は，多くの解剖書がそうであるように，内容を形態的な記載に絞って，生理学的な内容には意識的に言及しなかったのであろうか。しかしListerも，いくつかの内臓の同定を誤って，後の人に指摘されている。

表1　Severinoの図中で用いられた臓器名の誤り

Cole (1949) による

動物名	Severinoの付けた名称	相当するらしい器官
コウイカ *Sepia*	Uterus and cornura (子宮と子宮角)	腸 gut
	Uterine membrane (子宮の膜)	外套膜の血管 mantle vein
	Testis gall-bladder (精巣と胆嚢)	卵胞腺 nidamental glands
	Genital duct (生殖管)	生殖口 genital orifice, 精胞嚢 Needham's pocket, 精嚢 seminal vesicle, 輸精管 vas deferens, 付属線 accessory gland を弁別せず
	Heart ventricle (心室)	子宮角 cornura uteri, 本鰓 ctenida
コウイカ *Sepia*	Cereberum (小脳)	足部の内臓系 viscero-pedal system
	Lung (肺)	唾液腺の後部 posterior salivary gland
	First stomach (第一胃)	肝臓 liver
	Ink sac (墨汁嚢)	直腸 rectum
	Second stomach and appendage (第二胃と付属突起)	胃と盲腸 stomach and caecum
	Testes (精巣)	鰓心臓 branchial heart
	Cornura uteri (子宮角)	本鰓 ctenidia
	Gall bladder (胆嚢)	輸精管 vas deferens
	Liver (肝臓)	精巣 testis
	Saccus multa complectens (多胞嚢)	胃 stomach
	Kidney (腎臓)	鰓心臓 branchial heart 及び子宮角 cornura uteri
マダコ *Octopus*	Cereberum (小脳)	小脳以外の神経系又は唾液腺 salivary gland の前部
	Lung (肺)	唾液腺 salivary gland の後部
	Vena (静脈)	食道 esophagus
	Liver (肝臓)	嗉嚢 crop

肉眼的観察が可能な動物の内臓については，心臓血管系が比較的よくしらべられた。Harvey (1628) は，貝類，カタツムリ，ザリガニ，小エビの心臓について触れている。カタツムリの心臓は口辺の右側基底部にあるとした。「心臓をもつすべての動物においては，また心耳に相当するものがあり，また二つの心室をもつ心臓があると推察されるところには，常に二つの心耳が存在していて，決して反対のことはないことに気付く……ある種の動物（いわばそれ以上の感性に到達しない動物）においては，例えばミツバチ，キバチ，カタツムリ，小エビ，エビなどに見るように，一様に，生命の起源として，ただ一種の赤色，あるいは無色の点になっている，拍動する嚢があるだけである」と書く。彼はそこで，テムズ河に棲む体内が透けて見える小エビで観察するよう薦めている。

17世紀に甲殻類の心臓血管系を観察したのはHarveyだけではなかった。P.J. Sachs（1665）はカニの心臓で拍動を観察した。その後，Thomas Willis（1672）はイセエビで，Samuel Collins（1685）がカニで，心臓を観察した。L.A. Porzio（1688）がヨーロッパザリガニ *Astacus* とガザミ *Portunus* で眼動脈，上腹動脈，下腹動脈，胸動脈，心臓の背門，心臓の翼状部alae cordisなどを記載している。

軟体動物の心臓については，Listerがヤリイカ *Loligo*，食用カタツムリ *Helix pomatia*，ナメクジ，ミズタニシ *Viviparus*，*Anodonta*，イタヤガイを調べたのに先だって，1672年にWillisがカキ，1684年にRediがチャイロコウラナメクジ，1712年にMeryがイガイをしらべた。また血管系についてもヤリイカの静脈，頭動脈，鰓動脈，鰓出静脈，ナメクジの動脈，ドブガイで静脈洞，前大動脈が記載されている。

扁形動物や円形動物はヒトや家畜の寄生虫として古くから知られていが，内部構造までの観察，記載には及ばなかった。同じ円形動物のスウナギについてはHenry Power（1664）が記載をしているものの，それらも内部構造にまでは立ち入っていない。ようやく17世紀末のPhilosophical Transactionsに投稿された論文中でEdward Tysonがイタカイチュウ2種で生殖器（1683），Leeuwenhoekが数種の植物に寄生するセンチュウで体液の循環について（1695-97）報告している。Govard Bidlooは，Leeuwenhoekに送った書簡（1698）の中でカンテツの内部構造に触れた。ところが，彼が心臓としたのは実は吸盤であった。その動きを心臓の拍動と見誤ったのであろう。彼はさらに，誤って同定したその「心臓」の前方に眼まで描いてしまった。Leeuwenhoekは胆道中に見つけたカンテツの幼生を論議している。

A. Trembley（1744）は，腔腸動物ヒドラの出芽や再生現象について研究を行った。動物も栄養生殖を行うという事例を示した目覚しい発見に触発されて，Charles Bonnet（1745）が動物と植物をひっくるめた生物界全体の連続性を論じ，独特の自然の階梯を提起したのだった。

昆虫がもつ諸器官

初期の顕微鏡は高々数倍から数十倍の拡大倍率しかなかったが，昆虫は，それらの装置を駆使するにまさしく好適な観察材料であった。Galileo式望遠鏡の光学系で作られた装置を小さな対象にむけて反対側から覗いた山猫アカデミーのF. Stelluti（1645）は，スポンサーだった大公のお気に入りの動物であったミツバチについて，最初のものとされる顕微鏡観察図を残した。

顕微鏡を観察に用いることの有用性は前述のようにSeverinoなども説いているが，それが継続的に行われるようになったのには，Robert HookeやNehmiah Grewなどが指導的役割を果たしていた王立協会が中心となった。これから触れるMalpighiやLeeuwenhoekに研究発表の便宜を提供したことでも，王立協会が果たした役割が大きい。しかしHookeよりやや先行して，Henry Powerが顕微鏡による観察を独自に行っていたようである。彼はMalpighiに先立って毛細血管の観察を行い，友人のBrownに書簡を送っていたという。その彼が公表

した『実験論』Experimental Philosophy (1664) には，ノミ，ミツバチ，数種のハエ，チョウ，シラミ，数種のダニ，数種のクモ，数種のバッタの観察が記されている。彼はまた，スウナギの観察も記載している。

肉眼で観察可能な比較的大型な頭足類や甲殻類などの解剖は，諸器官の概念とそれらの機能について，Aristoteles が説いた栄養消化，生殖，運動，感覚，呼吸などに依拠すればよかった。それらの器官は，いわば，彼等にとって所与のものであった。ところが，顕微鏡を駆使して，肉眼的観察が困難であったため Aristoteles には認めることができなかった昆虫その他の動物の内臓を解剖していくと，そこに観察された器官がいずれの働きに与るのか，あらためて考えなければならなくなった。そして，無脊椎動物にも脊椎動物の諸器官からの類推が果たして妥当するかとの疑問から発展して，次の時代には，動物の体制そのものが根本的に考察されることとなる。

顕微鏡を用いて昆虫を観察し，そうした潮流を生み出すこととなった人々の労苦の一端を，昆虫の心臓，気管および目の事例で振りかえって見ることにしよう。

心臓

昆虫の心臓は，脊椎動物のそれからは位置も形態も全く類推ができない。管状で，背部正中線を腹部から胸部にかけて伸びている。背部正中線で体液が拍動する状態は，Libavius (1599) がカイコで，Severino (1645) がコオロギ *Gryllus*，鱗し目，シャクトリムシの幼虫，および甲虫で観察していた。しかし彼等がそこに心臓があると認識していたとは，言いがたい。その一方 Harvey (1628) はキバチ，オオクマバチ，およびハエの「尾部とよばれる部分の先端に拍動」を観察して，それが心臓であると解釈した。その全構造を心臓であると初めて認識したのは Marcello Malpighi (1669) であった。彼はカイコ *Bombyx mori* の幼虫を観察して，その腹部から胸部にかけて体節ごとに膨らんだ長い管が拍動して中の体液を前方に送り，また時には逆方向の流れを作っているのを観察した。しかし彼も，体節ごとに1対づつ開いている心門までは発見できなかった。Jacobsen もケラで，はっきりと体節に別れた心臓を観察した。

気管系

上述の Severino がコオロギその他の体液の脈動を観察して aspera arteria と呼んだのは，気管の一部分であったらしいと後世になって推測されている。昆虫のからだ中に見出されるいろいろな太さの白い管が呼吸気管であると明確に認識した上でその構造を観察したのも，やはり Malpighi であった。彼はカイコの幼虫で気門を認め，それが気管と通じていることを発見した。幼虫では気門が9対あり，それぞれの気門から分岐した気管が束を成しながら，前後の体節の太い気管が繋がって左右一対の幹を形成しつつ全身を走り，また体節ごとにも左右の連絡ができていた。

Malpighi はそこで，彼が発見した構造がどのような機能を果たしているのかを調べた。気門を油で塞ぐと，カイコは痙攣を起こして直ちに死んでしまった。からだの前半分の気門だけ

塞ぐと，その部分だけが影響を受け，しばらくして回復した。後半身の気門を塞ぐと，塞がれた体節だけが影響をうけ，心臓の拍動もその体節だけで緩慢となった。片半身の気門を塞ぐと，しばらく動きを止めたのち，頭部から徐々に回復したが，尾部では完全に元にまで戻らなかった。気門だけを残して全身に油を塗っても，何も変化は見られなかった。

ほかの昆虫で行ったいろいろな実験結果も考え合わせ，Malpighi は，気門とそれらからからだの内部に分岐していきわたる気管が昆虫の呼吸気管であると結論付けた。多くの昆虫がからだを水中に沈められても数時間生き続けたが，水中では気門から空気の泡が出るのを観察した。彼は気門を通じて気管内に出入する空気によって行われる昆虫の呼吸には，腹部の運動が必須であると考えた。その後，Leeuwenhoek（1683）はノミの小さなからだで気管を観察している。パリの科学アカデミーの会員たちはクワガタ *Lucanus cervus* を解剖したが（1680），彼らはその気管を肺と呼んでいる。

昆虫の複眼と単眼

前述のように最初の顕微鏡観察図を描いた Stelluti も，昆虫の眼にはとくべつ興味を寄せていたと思われる。彼はミツバチの頭部について部分図を描いている。しかしその内部構造にまでは観察が及ばなかった。

Power はチョウの複眼の角膜を剝離してそれに多数の「穴」が開いており，その「葡萄膜」が高等動物のそれのように1個の虹彩ではなく，昆虫は，数千の瞳孔をもって半球全体を一度に見渡せ，目を動かすことが出来ないという欠点を補っていると考えた。さらに眼球を凍結して割断面を出して観察している。

Robert Hooke は『ミクログラフィア』Micrographia（1665）の中で，ミツバチの雄 grey drone-fly の複眼について，詳細な報告をしている。彼はまず，外形と輪郭について記した。個眼の大きさは部位により異なり，下向きの部分が比較的小さいことを観察し，ごみが掛かった場合に虫が前足を動かして拭っている様子を描写する。このような複眼によって見える像は寄木細工のようになるのだろうかと述べる。さらに個眼の数は14,000近くあろうと概算して，視界の広さが全方位的であるに相違無いと推論する。このような多数の個眼を密集させる昆虫の複眼に比して，甲殻類のそれは粗であった。

次に彼は解剖した結果について述べる。角膜を認め，その内部にはある種透明な液があるとする。昆虫の種で異なる目の色は，その暗色な粘膜性の内層によって決まる。さらにその下層は，トンボなどのように空隙を形成するものもあれば，液で満たされるものもあるのだが，アオバエでは眼球の根元から広がる繊維で満たされていると述べた。

それが視覚器官であることを疑う意見に対して，結ぶ像が左右それぞれで半球を成すであろうこと，他に相当する器官がないことから（単眼は見落としていた）視覚器官に相違無かろうと判断した。さらに，エビやカニで眼柄から切除すると，からだに触れるまで回避行動をとらないことを確かめた。

Swammerdam（1675）は Hooke を凌駕する素晴らしい観察を行った。頭部外形の主要な

構造として眼，触覚，顎とともに全面を覆う「羽状の毛」を記載し，さらに，複眼の間にある3個の単眼も認めている。しかし，複眼を構成する個眼の数については14,000というHookeが雄のミツバチで数えた結果を引用した。最外層の角膜という名称はヒトその他の脊椎動物が持つ目のそれに準えて学者たちがそう呼んでいるのだと指摘している。

複眼の内部構造の観察には彼の精緻な解剖手技が縦横に発揮されたと，行間からも読み取れる。しかし，彼が使用した顕微鏡の性能から見て無理もない誤った推論も引き出してしまった。引き剝がした角膜の直下に膜を認めたのだが，それを葡萄膜であると解釈して，それが脊椎動物のように目の底部にでなく外表直下にあって，しかも，虹彩のような孔が開いていないことから，角膜より深部には光が到達しないと考えた。

しかしすぐに続く下りで，彼は角膜に対応する多数の繊維が膜の下にあってそれらが角膜と同様の六角錘を成していて，角膜を引き剝がすとその構造が容易に破壊されて判別が難しくなると記し，その構造が角膜と結合しているものであると考えた。それら繊維は介在している無数の気管によって補強されているとした。気管は六角錘をなす繊維の間を通って角膜にまで達していて，それらの内空を満たす空気によって眼を膨らませているのであろうと推測している。繊維は一つの中心へとまとまる白い繊維状の網を形成する。中央部は白色で上部ではやや色を帯びる。

彼は個眼を取り分ける試みをして，分離した柱状の個眼を描いている。その下部に気管で繋がっているもう一つ別の繊細で柔らかい膜を見出した。彼は繊維を目からたどっていって脳に繋がっていることを確かめた。Swammerdamの観察は，電気生理学的な，あるいは組織化学的な方法がまだ用意されていなかった時代としては，究めるべきところを極めたものであったといえようか。

複眼が視覚器官であるかどうかについてはHookeから引用しながら，Hookeが行ったように切除した場合には，その損傷そのものの影響が余りにも大きいため，判定が付け難いと批判した。そのかわりに，表面を黒く塗って確認すべきであったと述べ，Hookeが観察した虫では複眼の表面には剛毛がなかったのだから，その実験を行えたはずだと述べた。

こうして，彼ら顕微鏡観察草創期の人々は，新しい構造を発見すると，それらの構造が果たしている役割についてもあらためて調べたのだった。油を塗布する実験等によって気門とそれに連なる気管が呼吸器官であることを検証したMalpighiや，甲殻類の目を切除する実験で複眼が視覚器官であることを確かめたHooke，さらにHookeの実験を批判的に発展させたSwammerdamは，彼等が顕微鏡で観察した構造の機能的な意味付けを求めて，生理学的な実験観察をおこなった。

機能のための形態か

17～18世紀科学者たちの科学思想

D.J. Boorstin（1985）が「ミクロの世界の大航海時代」といみじくも呼んだ顕微鏡観察の

草創期は，アカデミーを軸に展開したその時期の近代科学を代表する活動の一つであった。それゆえ，彼らを研究に駆りたてた科学思想を掘り下げることができるなら興味深かろう。

しかし，顕微鏡観察の草創期にミクロの世界に新天地を拓いた英雄たちは，まとまって学派を作ることもなく，各人がそれぞれ異なった境遇に身を置いて研究を続けていた。接点といえばほとんど王立協会を通じての情報交換のみであった。アムステルダムに住んでいたSwammerdamがデルフトに住むLeeuwenhoekを訪ねたことがあるというが，それが機縁となって交流を深めたわけでもなかったようである。

彼等の科学研究と関わり得る思想的，哲学的背景も，実に様々だった。高等教育を受けたこともなくラテン語の知識もなかったLeeuwenhoekは，哲学的思弁から最も遠いところにあった。晩年のSwammerdamは，科学研究そのものを放擲してしまうほど神秘思想に傾倒していった。ボロニア大学医学部の教授だったMalpighiが巻き込まれたのは，臨床医学の一流派との確執であった。彼等の情報網の中心にいたのはHookeだが，研究の方法論や理論上の取り纏め役だった彼の主たる関心事は生物ではなく，物理学の領域にあった。彼は，形相と質料の意味合いを逆転させたRobert Boyleの科学思想（cf. 西村，20000）を継承して，いわゆる機械論的な自然観を持っていたが，それも，ほかの3人とのコンセンサスとまではならなかったようである。

Hookは，顕微鏡のような光学的装置がさらに発達して微細な仕組みが明らかにされれば，それによって生き物の働きが解明されるという楽観的な見通しを立てていたが，この種の機械論的自然観が思弁としてではなく，科学研究を進める現場での具体的な仮説として働くようになるまでには，まだ1世紀ほど待たねばならなかった。彼らは顕微鏡のレンズを通して発見した諸事実を公表したが，後の時代に見られるように，そこから一つのパラダイムを提起して対立する学派が覇を競うには至らなかった。

次世代の比較解剖学者たちを二分した論議，形態が機能と切り離して考察の対象となり得るか，あるいは機能が形態に先立つ体制の決定要因であるのかについて，彼らの考えを明かす手がかりは認めがたい。形態と機能について，彼らが一定の見解を共有していたとは考えがたい。

それでも彼等は，それぞれの観察を記載しただけではなかった。発見した構造について，単に観察したことを記載するに留まることなく，それらが果たしている機能について考察を促され，新たな実験科学の分野へと踏み込んだのであった。

しかし別の意味では彼等もやはり時代の子であったと見ることができよう。彼らがとった自然の神秘へのスタンスは，まさしく啓蒙時代のそれであった。そこには，彼らにモティベーションを与えた自然観が反映していたと考えられよう。Baconの思想を受け継いだ王立協会で中心的な役割を果たしていたHookばかりでなく，オランダに在住したSwammerdamやLeeuwenhoekも観察事実の記載に止まることなく機能にまで探究をすすめたのは，彼らなりに啓蒙思潮を享けていたとも見られる。

ヨーロッパ中世から徐々に準備されてきた市民社会が力を蓄えた17世紀中頃，知識を担う階層は，もはや聖職者や王侯貴族の周囲に集まる人々ばかりでなくなった。科学研究を最先端で

推進する人材までが，市民層から輩出した。たしかにHookは貧しいとはいえ牧師の家庭に育ったし，Malpighiは大学で教鞭を執っていたが，Leeuwenhoekは生粋の商人で，Swammerdamも珍奇博物館を持つ富裕な商人の家に育った。

古代から中世の人々にとって，知識とは，人々から隠されたものであった。神の恩寵を享けて選ばれた者だけが，自然の神秘について啓示されると信じられてきた。自然学と錬金術や自然魔術との間には明確な境界があったわけではなく，従ってAlbertus Magnusのような卓越した学者は魔術師であると思われていたし，彼の百科全書的性格をもった著作が弟子の手で編纂されれば，『神秘の書』Book of Secretと表題をつけられた。Paracelsusも，彼の3大著作の一つ，『奇跡の書』Volumen Paramirumに書き綴った内容が神から授かった神秘であると考えていた。

しかし神秘へのスタンスは，時代とともに次第に変化を遂げた。16世紀以降になるとBooks of secretと謳った書物が数多く出版されるようになったが，それらの内容は家庭医学，調理や防虫剤の調合，農業技術から皮なめしなどまで扱ったいわば技術百科書であった(Eamon, W., 1994)。万人にとまではいかなくても，少なくとも，これら書物の読者には，書かれた内容がもはや秘密ではなかったわけである。そしてこの思潮を決定付けたのこそ，『新機関』Novum organon (1620) の中で万般の知識を網羅する公的機関を構想したFrancis Baconであった。

17世紀になると，知識が人々から隠されたものであるという観念は，一層薄れた。Bridgewater論文の指導理念には，自然は人々の前に神の意図が開示されたものであるという信念が標榜されていた。John Rayの『造化のみ業に顕れた神の叡智』The wisdom of God manifested in the works of the creation (1691) は，今日ならば児童向けの自然百科か大衆向けの科学番組のような内容であり，実際に，この書は広く読まれて，フランス語訳も含めて27版も刷られたという。

それでも変わらなかった別の一面もあった。17世紀になっても，人々は自然のなかに神の叡慮を覗おうとした。そこでは，Aristoteles, Galenosの思想を通じてルネッサンス時代のVesaliusに受け継がれてきた目的論的自然観が支配していた。

Aristotelesによれば，可能態である身体と，現実態である霊魂とで生き物が成り立っていた。肉体が質料であり，形相である霊魂こそ生き物としての実体であった。Galenosによれば，「自然には機能dynamisがいくつかあって，各々がその結果ergonをもたらす」もので，血液，肉，神経などは原因である機能の働きenergeiaの結果であった。「まさにそのために，これだけの数の，これだけの性質の諸部分が自然によって工作されたという，その最終目的」の名称は，Galenosの考えでは栄養であった。こうした，生体が機能を果たすために諸器官を具えているという考え方は，教義とうまく合致させられて教会の権威を後ろ盾に，医学や中世自然学を支配してきた。それは，ルネッサンス以後も根強く生き続け，ルネッサンス芸術が人や自然の描写に熱意を注いだ姿勢に相通じる。Andreas Vesaliusの『人体の構造』Humani corporis fabrica (1543) を貫いた視点は，神の手が織り成す人体の構造への賛嘆にほかならなかっ

た。

17世紀になって顕微鏡をはじめて手にした人々にインパクトを与えた昆虫や植物組織の精緻な構造も，彼らには，神の巧みの顕現と映じた。そこに感じ取られた驚異は，Swammerdamの病んだ脳裏では，屈折して，神秘思想へと傾斜してしまったが，Rayなどがイギリスで展開した自然神学は，多くの人々に受け入れられて一つの時代思潮とまでなった。またそれは，フランスで昆虫の博物誌を編んだ敬虔な僧侶，Reaumurの自然観につながる。

しかし，ここには一つ，陥り易い罠があったと筆者には思える。古代のAristotelesの自然学やGalenos医学は，それらの目的論的性格が教会の信仰と結び付けられて，中世以降も長い年月にわたって命脈を保ってきたが，それはまた同時に，ローマ時代以降の科学研究が蒙った長い停滞の一因ともなったのではなかろうか。目的論的生命観は，思考を進める人々の足枷となった。繰り広げられた自然の驚異に神の意思が読み取られると，その解釈には宗教的教義同然の重みが与えられてしまい，別の視点から思考を巡らせるのを妨げてしまったのではなかろうか。

大航海時代になぞらえられたほど目覚しかったミクロ世界の諸発見の後に，Leeuwenhoekが逝くと，不毛な時代が続いたとされている。そこにも，同じような自然の驚異と神の意志との安易な結びつきが災いしたのではなかろうか。18世紀には，鬘や下着に潜む寄生虫を退治するのに使える虫眼鏡が服飾品として持て囃されたという。また，顕微鏡についての啓蒙書が数冊世に出た。それにも関わらず，顕微鏡を駆使した発見は激減した。19世紀中頃までにレンズの収差の問題がある程度克服され，その後固定，染色や切片作成方法の開発が進められてから顕微鏡による研究が再び興った経緯を見ると，顕微鏡研究の一時的停滞の原因は技術的な限界に突当ったことにあったと考えさせられる。それでも，もう一つの原因としては上記の弊害があったのではなかろうか。

自然の驚異への賛嘆は，今日でもテレビの科学番組や通俗科学雑誌，子供向けの科学書の基調となっている。この類の通俗科学情報では，ともすると，科学研究が進められた推論や検証の過程をすべて省いて，分り易い体裁が整えられる。それはちょうど，切花の盛り付けのようなもので，その花や実が生え育ってきた真に生産的な過程は捨象される。しかし，そうした分り易さこそ，人々をたやすく納得させるだけに，新たな疑問や批判の根を絶ってしまう弊害も生み出すのではなかろうか。科学研究を継承する次の世代から現場の体験を隠蔽してしまう。その一方では，そうした分り易い知識に慣れた世人はというと，移り気で，折角呼覚まされた興味もすぐ褪せて，目新しい結果のみを安易に追い求める。

実証主義の仮面をつけた目的論

こうした目的論的思考は，進化論登場前の19世紀生物学にも根強く残っている。George Cuvierは，『比較解剖学講義』Leçons d'anatomie comparèe（1800）において，動物をそれとして纏めるものは何かとの問い掛けから始める。彼は最初に，無生物の従う法則に反するかのようにさえ見える動物の振る舞いを，生命あるいは生命力と呼ばれるものに帰する。動物は，

生殖，栄養に加えて随意運動，刺激感受性などの能力を具え，そこで消化吸収，循環，呼吸，発汗，排泄などの諸機能を満たすべく形態が決定されているとする。普遍的機能を担う器官である神経，筋，リンパ系などのなかでも，最も基本的な機能こそ神経系が果たすそれであると考え，その相違によって動物を4門に分けた。脳脊髄神経系を持つ脊椎動物，神経系が2つの分離した塊をつくる軟体動物，梯状の腹髄神経系を持つ体節動物，および放射状の体制を具え神経系が未発達な放射動物の4門は，それぞれの神経系に応じた諸器官を作ると考えた。

彼の講義録の一つ『比較解剖学講義』や大著『動物界』Rênge animale (1817) は，説得力のある論旨を貫き，明快である。しかし彼の論議は，Aristoteles や Galenos の目的論的思考に強く影響され，機能を実現させるための体制という形態の捉え方で貫かれている。その機能が形態を決定するという構想の背後には，一つの見えざる意志が，つまり，造物主の意図が容易に覗われた。彼は実証を貫くことを主張したが，自身が構築した体系そのものが目的論的な発想に導かれたものであった。

こうした機能をみたすために形態が与えられているとの考えは，キリスト教文化圏の外に居る私たちには想像もつかぬほど，強い説得力を持っていたのだろう。その後も比較解剖学の底流で有り続けた。学問体系として比較解剖学を完成させるのに貢献した次の世代の学者の一人には Richard Owen がいた。彼がハンター記念講義として行った『無脊椎動物比較解剖学および生理学講義』Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals (1843) で，Owen は，動物のからだが原型に従う形態学的な原理と目的論的原理の双方の観点から考察されなければならないとして，先験的解剖学も織り込んだ総合をはかったが，その彼がもっとも影響を受けたのは Cuvier で，基本理念は同じ類の目的論であった。『脊椎動物解剖学』On the anatomy of vertebrates (1866) では「これらの構造の中に，究極目的に照らして予めそのように決定なされ，それらを造りたもう神の意志を示す」と信念を述べている。彼が晩年になって進化論に反対して張った論陣にも，この立場が反映している。

19世紀比較解剖学の論争点の一つは，無脊椎動物と脊椎動物の体制が統一的に論じられるものかどうかであった。Cuvier は，動物全般にわたる統一的な原理を認めず，比較が可能なのは，彼が立てた4門それぞれの範囲内に限ると主張した。その一方，彼と対抗した勢力の領袖であった Geoffroy が提唱した先験的解剖学では，動物界全般を貫く統一的な原則が求められた。

実際に取り上げられた軟体動物や節足動物の体制についての論議は，その当時になって初めて登場したものではなかった。古くは Aristoteles が，前述のように，消化管の位置から脊椎動物と頭足類の体制を比較して論じている。Albertus Magnus が「血液を持つ動物が縦に通るある種の長い管（脊椎のこと）によって滋養を与えられているのに対して，無血類はからだ全長にわたる中軸から，遠心性に体表へと寄せられた体液が堅い筒状の節で出来た外観をかたちづくる」と述べた思弁にも，滋養分の分配について両者に共通した部面が想定されていたと解釈されよう。1672年には，Willis が『野生動物誌』De Anima Brutorum の序説で，無血類の体制は脊椎動物の逆となっていて，「骨が肉に覆われずに肉が骨で覆われ」，心臓が背に，脊

髄が腹にあると論じている。18世紀になると，George Louis Lecrec de Buffon が動物のプラン le plan に言及した。彼は，無脊椎動物が全く異なる体制を持っていることに気付いていたが，それ以上掘り下げることはせず，カキを論議の対象から意識的に外した。

無脊椎動物を対象とした研究で，本来の持つ意味から屈折した仕方で19世紀生物学思潮に影響を与えたのは，ヒドラの再生について Trembley が行った研究である。彼がとった実験手法は，時代をはるかに先取りしたものであったと後に評価される。ところが，当時の人々に与えたインパクトは，そのような方法論ではなく，この動物が植物に限ると考えられていた栄養生殖を行うということへの驚きであった。この発見は，Bonnet に動物界と植物界を含めた自然の連続性について思弁をめぐらせ，彼独特の自然の階梯に根拠を与えたのである。その自然の連続性を説いたロマン主義的な思弁は，先験的解剖学に自然の統一性の観念を植え付ける契機となった。

脊椎動物と無脊椎動物に普遍的な原理

1830年に繰り広げられたアカデミー論争でピークに達した対立は，軟体動物頭足類と脊椎動物の体制が比較可能であるかを巡る論争であった。Cuvier の論敵であった Etienne Geoffroy Saint-Hilaire は，無名の学者が提出した頭足類とエビ反りにして背骨をくっつけた脊椎動物とで内臓が同じ位置関係にあるという論文を歓迎して，自分の意見まで勝手に付け加えて紹介してしまったが，無脊椎動物の解剖については実際に深く研究を積んでいた Cuvier は，具体的に欠陥を指摘しながら厳しく反論したという。

Geoffroy は，はやくも1807年に，硬骨魚類の胸鰭が鳥類や哺乳類の肩帯と「同じ」analogue であるとの観点から，魚類の胸鰭に肩甲骨，烏口骨，鎖骨，叉骨その他，四足獣や鳥類で肩帯を構成する諸骨を同定していた。烏口骨がフグの一種でからだを膨らませ，鳥にしかないと考えられていた叉骨がアンコウの鰓を広げる助けをしていることから，同一のタイプで作られた動物は連続的に同一の器官を生むのであって，予め決められた用途のために設計されたのではないという考えに達した。彼がこの考えをさらに固めて先験的解剖学を展開したのは，1818年，『解剖理論』Philosophie anatomique に発表した鰓蓋骨と胸骨の比較解剖であった。魚の鰓蓋骨が，陸上で生活する動物では，構成している諸骨相互の連絡を保持したまま，耳小骨となっていた。さらに彼はその書で，肩帯に関した1807年の発見を再録し，胸骨，舌骨，喉頭や気管に付随する諸骨の比較解剖へと論議を繰り広げた。

Geoffroy は，動物の形態が先験的に，すなわち，その果たすべき機能が定められる以前から特定の法則に従っていると主張し，連絡の原理を提唱した。彼は，脊椎動物の骨格で構築したこの連絡の原理が無脊椎動物にまで普遍的に当て嵌まると考えるに至る。そこで，からだの表層が外骨格に囲まれて腹髄をもつ昆虫や甲殻類も，脊柱に包まれた脊髄をもつ脊椎動物と共通の原理で貫かれていると主張するのである。彼によれば，脊椎動物の椎体のそれぞれは甲殻類や昆虫で体節を形成している外骨格に対応し，従って，甲殻類は椎弓を脚として外方に伸ばし，柔らかい組織を椎骨で包み込んでいるのだと解釈した。

先験的解剖学を標榜したGeoffroyが示した具体的な説明の多くは，論敵であったCuvierに黙殺され，対立が表面化してからは，綿密で容赦ない批判に曝された。Geoffroyの論議は冗長な印象を与えるし，論理にも飛躍がある。その上，連絡の原理からさらにその説明に踏み込むと，有機化学や生化学が登場するまで機械論者たちが好んで耽った栄養液の分配などという思弁となる。

生化学や分子生物学などの成果に親しんでいる私たちは，機械論的自然観こそ現代の科学を生み出してきた正統的な自然観と思いがちだが，Buffonの有機分子，Jean-Baptiste-P.-A. LamarckやGeoffroyの栄養液の引き合いに出す思弁には当惑させられる。それらは，作業仮説として当時の研究に役立てようも無かったであろうし，不可知な物に名称を付けて片付けたつもりになってしまったことにかけては，生命力その他の概念に固執した生気論者に何ら引けを取らない。

Geoffroy復活の意味

先験的解剖学と連絡の原理

いずれにしても今日ならば，Geoffroy自身が下した比較の妥当性は，発生起源を辿って判定される。魚の鰓弓を高等脊椎動物の喉頭軟骨に対応すると彼が解釈したのは，現在でも認められている。しかし例えば，耳小骨は鰓弓から生じたもので，鰓蓋骨からではなかった。Geoffroyの学説を含め先験的解剖学は，新たな研究を導く仮説としての役割を既に終え，過去のものとなっている。先験的解剖学が求めた比較の原則は，系統進化を考える上での類縁性と，発生起源の異同とに置き換えられている。植物園で先輩だったLamarckに尊敬を惜しまなかったGeoffroyは，容易に生物進化説を認める立場にあったように思えるが，その点では明白な態度は示さなかった。その一方では，発生学こそ，皮肉なことに，Geoffroy自身がエジプト滞在中に実験を企てて，無残にも失敗した分野であった。彼は後年になっても，奇形形成に深い関心を抱きつづけ，その方面の研究を進めたSerreや息子Isidorの良き理解者だった。

無脊椎動物と脊椎動物を貫く統一性を求める試みは，Jules César Savigny (1816)，Jean-Victor Audoin (1824) などによってもなされてGeoffroyの賛同を得たが，彼らもCuvierからの容赦ない批判に曝された。さらに時代が下って進められた発生学的研究でも，Martin H. Rathke (1861)，Rudolf A. von Kölliker (1879)，およびFranz von Leydig (1854) によって節足動物と鶏胚の相同が論じられたし，C. Semper (1875) やAnton Dohrn (1875) は脊椎動物の環形動物起源説を提起した。A. Naef (1939) は解決を図って，共通の祖先を仮定した。いずれの場合も，十分には事実を踏まえていない空想的な論議と片付けられることが多かった。後生動物の体腔を作る中胚葉のなりたちが2つに大分されることが明らかとなって，この種の議論には決着が着いた観があった。

先験的解剖学はドイツ語圏でも独自の発展をとげていたが，1820年代までは，フランスの学

者たちとの交流が薄かった。目的論に反対の立場をとったフランス先験的解剖学とは異なり，ドイツ語圏の先験的解剖学はEmmanuel Kantの観念論哲学の影響下で進められた。その上，Wilhelm V. von Goetheが『植物変態論』Die Metamorphose der Pflanzenで一年性草本の原型を扱ったほかは，対象が脊椎動物にほぼ限定された。進化学説と発生学が登場した後には，一転して，ドイツ語圏で進められた研究に注目を集めることになるのだが，19世紀前半まで，ドイツ語圏では無脊椎動物を対象とした研究がほとんどなされなかったため，今回の話題には直接の関わりがない。

しかし，ドイツで展開した先験的解剖学の代表的学説は頭蓋椎骨説であった。それはGoetheやLorenz Okenが提起し，後にイギリスでRichard Owenによって明確な定義が与えられたが，Owenがこの学説を真剣に取り上げるようになった契機には，無脊椎動物が絡んでいたという。彼は，頭蓋椎骨説に関連して比較概念を一層明確にしようと，一般相同，系列相同および特殊相同の概念を既定した。椎骨のように動物のからだで反復される体制をOwenが一般相同と名付けたのだが，S.W. Wood（1995）によれば，無脊椎動物にみられる体節性がこの概念を導いたのだという。

頭蓋椎骨説は，数多くの研究や発見を導いて作業仮説としての役割を果たしたが，頭骨を構成する多くの骨が内臓骨ではなく，皮骨であるという骨形成過程が分って，既にこれも仮説として役割を終えている。しかし，それに関連して磨き上げられた相同概念は，今日なお，欠くことのできない重要な概念である。

相同概念はその後，より明確な定義が与えられ，教科書などでは，相同は発生起源が同一な場合に用いられ，機能的に同じ役割を果たしていても発生起源が異なる相似と区別されるようになった。

位相幾何学的観点の再評価

20世紀後半になると，新たな展開が始まる。核酸の塩基配列が生物にとって普遍的な情報媒体であり，その情報が発現されるまでの転写や翻訳の仕組にも普遍性があるため，従来のように比較解剖学，古生物学および発生学に依存していては考えられなかった広い範囲での比較が可能となった。脊椎動物と無脊椎動物の間ばかりでなく，動物も植物も，原核生物も真核生物もおしなべて，遺伝情報を綴る塩基配列の相同について比較がなされ，さらにはそれらの集合体であるゲノムについても生物界全般に渉っての類縁性が調べられるようになった。

もう一つ画期的なことは，1990年代になってcDNAライブラリーの中から形態形成に関与する遺伝子が拾い出されてきた。頭尾や背腹という体軸決定を支配する遺伝子が発見され，それらの塩基配列にも，広い範囲での相同が見出されたのである。昆虫であるショウジョウバエの蛹で，腹髄となる神経索に発現する遺伝子とアフリカツメガエル胚の背部を走る神経原基に発現する遺伝子との塩基配列に高い相同が見られた。そして，その問題を取り上げた論文の中で，しばしばGeoffroyが引用されているのである（cf. 西村，2000a）。

目まぐるしく展開する生物学関係の研究分野では，20年前の論文でさえ引用されることが稀

であるが，およそ2世紀も昔の，しかも，すでに一旦は葬り去られた論文が，突然，ふたたび引用されることになった。こうして20世紀末になって復活したGeoffroyの真価は何であろうか。

Geoffroyは，Lamarckがしたように類縁を進化の結果として逸早く把握し，そこに系統の統一性を求めたのではなかった。Geoffroyが提唱したプランの統一性は，生物進化や発生起源といった時間的変化の関わりを捨象した部面での原則であった。まして，形態形成を支配する遺伝的要因について直接に示唆を与えているわけでもない。しかも，彼が提唱した連絡の原理は，前後背腹といった体軸が具体的にどのようにして決定されるのかについて論じたのでもなかった。むしろ彼は，ザリガニの外骨格は90度回転し，内臓は180度回転させて脊椎動物と比較しているように，融通無碍な取り上げ方をした。

彼が着目したのは，そうした具体的な動物の頭尾背腹といった方位ではなく，ある部分の隣に何があるかについての，いわば抽象的な関係だった。そうした位置関係に統一的プランがあると主張したのだった。彼が提起した連絡の原理は，そうした動物の部分間の位相幾何学的な関係の保存性がそれら部分の果たしている機能に先立って定まっているというものであった。Geoffroyに時代を超えた真価があったとするならば，動物の体制についてこうした位相幾何学的な着眼を導入したことにこそあったのではなかろうか。

無脊椎動物と脊椎動物の間に見られる体制の相違については，Aristoteles以来幾人かの人々が既に取り上げていた。そこに統一的な原理を認めたのが，Geoffroyを中心とした先験的解剖学者たちだった。Geoffroyの後にも，形態をそれとして把握しようという試みはなされた。発生学者が場の概念や勾配説などを唱え，D'Arcy W. Thompsonが動物の外形を投影させた格子点を変換して体制を比較したりしている。しかし，Geoffroyほどに広い展望をもって位相幾何学的な着眼から大胆に論じたものはいなかったといってよかろう。

形態と機能に対する視点の相違ばかりでなく，他の諸要因を絡めてますます複雑な様相を呈したCuviierとGeoffroyの対立が表面化した科学アカデミーでの論争でCuvierに軍配を挙げたその後の比較解剖学者たちの大勢も，Owenの事例で触れたように，目的論的思考を持ちつづけていた。それが彼らにGeoffroyの真価を見落とさせたばかりでなく，彼ら自身にとっても，新たな展望を拓く妨げとなったのではなかろうか。

Geoffroy自身が目的論的思考そのものを斥けたのかどうかは，極めて疑わしい。晩年のGeoffroyは，ドイツ語圏でKantの目的論的思考に影響をうけて，異なる思想的展開を示した先験的解剖学に歓迎の意を表明しているが，哲学的な基盤まで理解した上でそれらを受け入れたのでもなさそうである。

しかし，20世紀後半になって新たに展開する形態形成の研究を通じてふたたびGeoffroyが注目を浴びているのは，この彼の位相幾何学的観点が時代を超越した新鮮さを秘めていた故ではなかろうか。彼が復活した謎を解く鍵もそこにあると筆者は考えたい。

少なくとも現段階では，部分相互の位相幾何学的な関係が機能による規制を受ける以前に定まっているとしてGeoffroyが提起した連絡の原理が，脊椎動物か無脊椎動物かを問わずすべ

ての動物で，体制を決定する過程に普遍的な原理として成り立っているのか，作業仮説の一つとして復活しているのではなかろうか。Geoffroy に通じる視点からの問題の取り上げ方が，核酸塩基が綴る 4 文字言語でどのように綴られているのかについては，今後明らかにされよう。

謝　辞

この研究は平成12年度福沢基金によって閲覧する機会を得た資料に負うところが大きい。多くの貴重な文献資料の閲覧をお許し頂いた，Oxford University の Bodlaian Library, Wellcome Institute Library, Natural History Museum, Cambridge University Library, British Library および Bibliothèque Nationale に深謝したい。

文　献

Adellmann, H.B. (editor) (1975) *The correspondence of Marchello Malpighi.* Cornel University Press.

Albertus Magnus (13C) *Liber secretorum ;* from Best, M.R. and Brightman, F.H. (1973) *Book of secret of Albertus Magnus of the virtues of herbs, stones and certain beasts also a book of the marvels of the world.* Oxford University Press.

Albertus Magnus (13C) translated by Scanlan, J.J. (1987) Albert the Great *Man and the beasts, de Animalibus* (Book 22-26), Medieval & renaissance text & studies, Binghamton.

Appel, T.A. (1987) *Cuvier-Geoffroy debate ; French biology in the decades before Darwin.* 西村顯治訳 (1990)『アカデミー論争—革命前後のパリを揺るがせたナチュラリストたち』時空出版.

Aristotles : *Historia Animalium* edited by David Ross ; The works of Aristotle vol. IV. (1962) Claredon Press ; 島崎三郎訳 (1976) 動物誌『アリストテレース全集』7,8,

Aristotles : *De Partibus Animalium* ; 島崎三郎訳 (1976) 動物部分論『アリストテレース全集』8，岩波書店.

Audoin, J.-V. (1824) Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés. *Ann. Sci.* Nat. (1), i., 97-135, 416-432.

Belon, P. (1551) *L'histoire naturelle des étranges poissons marins,* Paris.

Belon. P. (1555) *L'histoire de la nature des oyseaux,* Paris

Bidloo, G. (1698) from Jansen, J. (translation, introduction and annotations (1972) *Letter from G. Bidloo to Antony van Leeuwenhoek about the animals which are sometimes found in the liver of sheep and other beasts Facsimile of the first Dutch edition-Delft,* Nieuwkoop.

Blasius, G. (1681) *Anatome Animalium.. Amsterdammers.*

Bonnet, C. (1745) *Traite d'insectologire ; ou observations sur les pucerons,* Paris.

Boorstin, D.J. (1985) *The discoverers, a history of man's search to know his world and himself,* Random House

Buffon, G.L.L.C. de (1749) *Premier discours, de la manière d'étuder et de traiter l'histoire naturelle, Histoire naturelle générale et particulière,* Tom.1.

Cole, F.J. (1949) *A history of comparative anatomy form Aristotle to the eighteenth century.* Dover.

Collins, S. (1685) *A System of Anatomy. 2 vols.* London.

Cuvier, G. (seance du 22 fevrier 1830) Première argumentation ou considerations sur les mollusques, et en particulier sur les cephalopodes.

Cuvier, G. (1800, English translation 1832) *Leçons d'Anatomie Comparée de G. Cuvier,* London,

Cuvier, G. (1817) *Règne animal,* Paris.

Dohrn, A. (1875) translated by Ghiselin, M.T. (1994) The Origin of Vertebrates and the principle of functions, Genealogical sketches. *Hist. Phil. Life Sci.,* **16**, 3-96.

Eamon, W. (1994) *Science and the secret of nature, books of secrets in medieval and early modern culture,* Princeton University Press.

Galenos (2C) translated by Brock, A.J. (1916) *Galen on the natural faculties,* Loeb Classical Lib.; 種山恭子訳内山勝利編 (1998)『自然の機能について』西洋古典叢書, 京都大学出版会.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1818) *Philosophie anatomique des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pieces osseuses avec figures de 116 nouvelles preparations d'anatomie.* Mequignon Marvis,

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1820) Sur l'organisation des insectes, *Isis,* pp. 452-62.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1820) Sur une colonne vertébrale et ses côtes dans les insectes apiropodes. *Isis, I,* pp. 527-52.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1822) Sur la vertébre. *Mém. Mus. D'Hist. Nat.,* ix., pp. 89-119, Pls. v-vii.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (1830) *Principes de philosophie zoologique discuté en mars* 1830 *au sein de l'academie Royale des Sciences,* Pichon et Dedieer, Libraires.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (seance du 1er mars 1830) De la theorie des analogues, pour etablir sa nouveauté comme doctrine, et son utilité pratique comme instrument.

Geoffroy Saint-Hilaire, E. (Seance di 15 febrier 1830) Rapport fait a l'academie royale de sciences sur l'organisation des mollusques.

Geothe, W.V. von (1790) *Die Metamorphose der Pflanzen*; 野村一郎訳 (1980)『植物変態

論』植物学ゲーテ全集14，潮出版.

Harvey, W.: *Excercitatiio motu cordis e sanguis animalibus*

Hooke, R. (1665) *Micrographia or some philosophical description of minute bodies made by magnified glasses with observations and inquiries thereon,* London.

Jacobaeus (Jacobsen), O. (1676) *Acta Med. Hafn.* IV.

Kölliker, Rusolf A. Von (1861) *Entwicklungsgeschite und der hoheren Thiere,* Berlin.

Lamarck, J.-B.-P.-A. (1809) *Philosophie zoologique,* Paris; 高橋達明訳『動物哲学』科学の名著第二期5，朝日出版.

Leeuwenhoek, A. van; from Cole, F.J. (1937) *Leeuwenhoek's zoological researchs* Annales of Science, II, pp1-185. London.

Perrault, C. (1680-88) *Essaies de physique,* Paris.

Leydig, F. Von (1864) Von Bau des thierischen Körpers, Laupp und Siebeck.

Lister, M. (1692) *Appendix ad Historiae conchyliorum Librum IV.* Includes "Tabularum anatomicum explicatio". Londini.

Lister, M. (1694) *Excercitatio Anatomica. In qua de Cochleis, Maxime Terrestribus & Limacibus, agitur.* Londini.

Lister, M. (1695) *Excercitatio anatomica altera, In qua maxime agitur De Buccinis Fluviatilibus & Marinus.* Londini.

Lister, M. (1696) *Conchyliorum Bivalvium Utriusque Aquae Exercitatio Anatomica Tertia.* Londini.

Libavius, A. (1599) Bombycum domesticorum historia, in *Singularium pars secunda,* Frankfurti.

Malpighi, M. (1669) *De Bombyce.* Londini.

Mery, J. (1712) Remarques faites sur la moule de etangs. *Mém. Acad. Roy. Sci. Ann.* Paris.

Moufet, T. (1634) *Insectorum sive minimorum animalium theatrum.* Londini.

Naef, A. (1939) Die Entwicklung der Kiementaschen und Nephridien beim larbalen und metamorphosierenden Lanzettfischen. *Zool. Jahrb.* Anat., 65, 469-516.

Nicolls, F. (1730) An account of the hermaphrodite lobster presented to the Royal Society. *Phil. Trans.* XXXVI. London.

西村顯治（2000a）魚の背側はザリガニの腹か——19世紀比較解剖学者の提起した「連絡の原理」についての再評価——. 慶應義塾大学日吉紀要自然科学 No. **27**, 83-94.

西村顯治（2000b）『生命探求の姿勢』慶応義塾大学出版会.

Owen, R. (1843) *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals, delivered at the Royal College of Surgeons in 1843* (Notes taken by William White Cooper, and revised by Owen). Longman, Brown, Green, and Longmans,

Paternoster-Row

Owen, R. (1866) *On the Anatomy of Vertebrates.* Longmans, Green, and Co.

Paracelsus, T.; *Volumen Paramirum*; 大槻真一郎訳 (1980)『奇跡の医書』工作舎.

Portius, L.A. (1686) De Muscis Polonicis exitiosis [sivex]. *Missc. Med.-Phys. Acad. Nat. Curios.* Dec. II, Ann. IV, 1685. Norimbergaae.

Porzio, L. (1688) De cancri fluviatilis partivus genitalibus. *Misc. Med.-Phys. Acad. Nat. Curios.*, Ann. VI.

Power, H. (1664) *Experimental philosophy in three books containing microscopical new experiments mercurial magnetical with some deductions, and probable hypotheses, raised from them, in avouchment and illustration of the now famous atomical hyposesis,* London.

Rathke, M.H. (1829) *Untersucchungen über die Bildung und Entwicklung der Fluss -Krebses,* Leopold Voss.

Ray, J (1691) *The Wisdom of God manifested in the Works of the Creation.* Trinity -College in Cambridge.

Ray, J. (1705) Methodus Insectorum seu Insecta in Methodum aliqualen Digesta. Londini.

Ray, J. (1868) edited by Landester, E. *Correspondence of John Ray : consisted of selections from the philosophical letters published by Dr. Derham and original letters of John Ray.* Ray Soc.

Rêaumurs, H.-A. F. De (1734-40) *Memoires pour servir a l'histoire des insectes,* I-V. Paris.

Redi, F. (1664) *Osservationi intorno alle vipere* [*Vipera asppis*]. Firenze.

Redi, F. (1684) *Osservationi intorno agli animali viventi che si trovano negli animali viventi.* Firenze, 4to.

Rondelet, G. (1554-5) *De piscibus marinis,* Lugduni.

Sachs (1665) ΓΑΜΜΑΡΟΠΟΓΙ A, Francofurti & Lipsiae.

Savigny, J.C. (1816) *Mémoires sur les animaux sans vertebras.* Paris.

Semper, C. (1875) *Die Stammesverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen.*

Severino, M.A. (1645) *Zootomia Democritaea.* Noribergae.

Singer, C. (1959) *A History of biology to about the year 1900 ; a general introduction to the study of living things.* Aberald Schuman ; 西村顯治訳 (2000)『生物学の歴史』時空出版.

Stelluti, F. (1625) *Microscopio obseruabat, Romae.*

Swammerdam, J.(1672)translated from the Dutch and Latin Original Edition by Seyffert,. C.G. (1758) The book of nature or the history of insects reduced to distinct classes, confirmed by particular instances, displayed in the anatomical analysis of many species, and illustrated with copper-plates including the generation of the frog, the

history of the ephemerus, the changes of flies; butterflies, and beetles; with the original discovery of the milk-vessels of cuttle-fish, and many curious particulars, by John Swammerkam, M.D. with the life of the author, by Herman Boerhaave, M.D.

Thompson, D'A. W. (1917) *Growth and form*; 柳田友道，遠藤勲，古沢健彦，松山久義，高木隆司訳（1973）『生物のかたち』東京大学出版会.

Topsel, E. (1708) *The Historie of serpents or the second booke of four-footed beasts.*

Trembley, A. (1744) from Lenhoff, S. G. and Lenhoff, H. M. (1986) *Hydra and the birth of experimental biology-1744 Abraham Trembley's memoires concerning the polyps.* Boxwood Press.

Valentini, M. B. (1720) *Amphitheatrum Zootomicum.* Fencof. ad Moenum.

Vesalius, A. (1543) *Humani corporis fabrica libri septum,* Basel.

Willis, T. (1672) *De anima brutorum.* Londini, Amstelodami.

Wood, S.W. (1995) the first use of the terms "homology" and "analogy" in the writings of Richard Owen. *Archiv. Nat. Hist.*, 22 (2), 255-59.