

チャールズ・ダーウィン以前の植物の運動に関する知見

山田千晶・河野智謙
(国際環境工学部 環境生命工学科)

キーワード

植物学史、植物の運動、チャールズ・ダーウィン、トーマス・ナイト、ユリウス・ザックス

要旨

チャールズ・ダーウィン (1809-1882) が息子のフランシス (1848-1925) の協力のもと1880年に出版した「植物の運動力」が植物の研究者に与えた影響は大きい。しかしながら、ダーウィンの業績以前にも「植物の運動」に関する知見は蓄積されていた。本研究では、ダーウィン以前の植物の運動や環境に応答した成長の変化に関する研究の軌跡をドイツのユリウス・ザックス (1832-1897) およびイギリスのトーマス・ナイト (1759-1838) らの著作を中心に読み解き、18世紀後半から19世紀初頭にかけてフランスで行われた研究にまで遡る。

1. はじめに

植物も我々ヒトを含む動物と同じように運動や成長をするということが一般的にも知られており (Simons, 1992)、我が国では高校での生物教科書においても以下のように幾つかの事例が紹介されている。食虫植物であるハエトリグサ (別名ハエジゴク; *Dionaea muscipula* Sol. ex J. Ellis) が虫を捕獲する運動、オジギソウ (*Mimosa pudica* L.) の葉に触れると葉が閉じる現象、さらにはアサガオ (*Ipomoea nil* L.) をはじめとした、つる性植物の回旋転頭運動など興味深い現象が知られる (川島ら, 2002)。尚、このような特定の植物が見せるダイナミックな運動だけでなく、発芽後間もないトウモロコシ (*Zea mays* L.) を用いた負の重力屈性による根の地中への伸長実験やマカラスムギ (*Avena sativa* L.) の子幼鞘を用いた光屈性実験、あるいはエンドウ (*Pisum sativum* L.) のつるが示す接触刺激による成長抑制の記録などが示すように、多くの植物が光や重力あるいは物理的な刺激に日夜応答し、成長の方向や速度をコントロールしていることが知られている。

ところで、いつから我々は、このような植物の運動についての知見を得たのであろうか？実は、Simons (1992) の著書「動く植物 (The action plant)」の巻頭言にもあるように、一般的には、1880年のチャールズ・ダーウィン (C. Darwin, 1809-1882) とフランシス・ダーウィン (F. Darwin, 1848-1925) 父子による著作 “The power of movement in plants” が「動く植物」についての最初期の記録とされることが多いようである。

しかし、現存する資料を精査すると、必ずしもダーウィンらが初の報告者ではないことが容易に見て取れる。我々のグループでは、C. ダーウィン以前に報告された植物が示す屈性などの「運動および成長」を最初に観察し、報告した人物が誰であるか、具体的な証拠を求めて、一次資料にあたることで、植物の光応答や組織の運動に関する記述を辿り、これらの研究の源流を探る取り組みを行っている。

2. コーパス

我々は、ダーウィンによる1880年の著作「植物の運動力 (The power of movement in plants)」以前に植物の運動と成長に関する報告がされていたかどうかを明らかにすることを目的としているため、一次資料としては、1880年以前の植物学関連の印刷物を、二次資料としては、植物生理学が創始されたとされる18世紀後半から19世紀前半にかけてのヨーロッパにおける植物学史についての文献を調査対象とした。一次資料の多くは、(1)北九州市立大学とパリ・ディデロ大学に事務局を置く、日仏科学史資料センター (Center Franco-Japoneis d'Histoire des Sciences、日本側代表・河野智謙、フランス側代表・F. Bouteau) が管理するソルボンヌ・コレクションの蔵書 (河野2007; Kawano and Bouteau, 2008; Bouteau, F. and Kawano, T., 2013)、(2)河野の個人蔵書、(3)インターネット上の科学資料のアーカイブを活用した。(3)について具体的には、米国国立図書館のサービス (URL : <http://archive.org/details/americana>) を利用してダーウィン父子著 “The power of movement in plants” をダウンロードし、イギリスの王立協会出版のサービス (URL : <http://royalsocietypublishing.org/>) を利用してトーマス・ナイト (T. A. Knight, 1759-1838) による1806年および1812年の論文などをダウンロードした。

3. 時代背景

C. ダーウィンらが活躍した時代は、化学や生物学をはじめとした科学研究が大きく発展した時期である。これらの時代背景を理解するため、ヨーロッパを中心とした科学史及び生物学

史上の特記事項をまとめた年表を示す(表1)。本年表は、増田芳雄著「植物学史」に記載のものを基礎に筆者らが加筆したものである(下線部を追加)。

1806年に当時皇帝であったナポレオンが神聖ローマ帝国を破った年には、ナイトが巻きひげの屈性についての研究を行っていた。またその3年後の1809年にはC. ダーウィンが生まれ、1859年には「種の起源」を発表した。日本では1858年に日米修好通商条約が結ばれ安政の大獄が起き、1860年に桜田門外の変が起きた。西南戦争が勃発した1877年には東京大学が創立されている。その頃、ドイツでは植物学者であるペッファー(W. Pfeffer, 1845-1920)が浸透圧の概念に到達し、その測定に成功しており、米国では1879年にエジソン(T. A. Edison, 1847-1931)が白熱電灯を発明し、フランスでは同じく1879年にファーブル(Jean-Henri Fabre, 1823-1915)が「昆虫記」を発表している。ファーブルに関しては、昆虫に関する仕事があるが、1855年の巻きひげの運動に関する研究や1867年の「薪の話」など、本稿のテーマとも密接に関係する興味深い植物関連の業績も残している(河野と蔭西, 2009)。

表1. 19世紀を中心とした世界史、科学史、生物学史の年表

| 年 | 世界史 | 科学史 | 生物学・植物学史 |
|------|------------------|---------------------------------|--|
| 1758 | | | デュアメル、『樹木の物理学』 |
| 1783 | | | 物理学者ベルトロン、『植物の電気』 |
| 1802 | | ゲイ・ルサックの気体と蒸気の熱膨張 | リービヒ生まれる；ド・ソシュールの植物学の栄養に関する化学的研究 |
| 1804 | ナポレオン1世皇帝となる | | |
| 1806 | ナポレオン、神聖ローマ帝国を破る | | ナイトの屈性、巻きひげの研究 |
| 1808 | ゲーテの『ファウスト』 | ゲイ・ルサックの気体反応における体積法則；ダルトンの元素の研究 | |
| 1809 | | | C. ダーウィン生まれる |
| 1810 | | アボガドロの法則；ベルリン大学創立 | |
| 1812 | ナポレオン、モスクワ遠征 | | キュビエ、動物界の分類大綱；ナイト、重力屈性について報告、またデカンドルの観察についての記述あり |
| 1814 | ウィーン会議始まる | スティーブンソンの蒸気機関車 | |
| 1815 | ドイツ連邦成立 | | ラマルク・デカンドルの共著、『フランスの植生』第3版 |
| 1818 | | ボン大学創立 | |
| 1820 | | ド・ラ・リーヴ、アーク灯発明 | |
| 1822 | | | 宇田川榕庵、西洋植物学を紹介 |
| 1824 | | リービヒが、ドイツではじめてギーセン大学に化学教室を創設 | |
| 1827 | | | デカンドル、『植物器官学』 |
| 1828 | | ウェーラー、尿素の人工合成 | ベールの『動物の発生』 |
| 1830 | フランス七月革命 | | |
| 1831 | ロシア、ポーランドを併合 | | ダーウィン、ビーグル号で世界回遊 |

チャールズ・ダーウィン以前の植物の運動に関する知見

| | | | |
|------|--------------------------------------|--|--|
| 1832 | ゲーテ死去 | | ザックス生まれる；デカンドル、『植物生理学』 |
| 1833 | | | リシャー、『新基礎植物学』、負の光発芽種子について記述あり |
| 1835 | | ドイツで鉄道開通 | フォン・モール、植物で細胞分裂を発見 |
| 1837 | ゲッティンゲン大学の7教授、ハノーバー憲法廃止に講義して辞職 | | |
| 1838 | | 緒方洪庵、大阪蘭学塾 | シュライデン、植物細胞説 |
| 1839 | | ファラデー、電気分解の研究 | シュワン、動物細胞説 |
| 1839 | | | ダーウィン、『ビーグル号航海記』 |
| 1840 | アヘン戦争 | | リービヒ、『農業と生理学に応用した有機化学』 |
| 1841 | | ブンゼン、電池発明；ニコル、プリズム発明 | |
| 1842 | ウィーンフィルハーモニー管弦楽団創設 | ドップラー、波動に関する原理 | ウンガー、遊走子の発見 |
| 1843 | | ジュール、熱の仕事当量に関する実験 | |
| 1845 | | | ベッファー生まれる |
| 1846 | | | フォン・モール、プロトプラズマ命名 |
| 1848 | フランス二月革命；プロシア、オーストリア三月革命 | | ブルック、ネムリグサの運動の研究 |
| 1850 | | クラウジウス、熱力学第一法則の概念を確立 | ザックス、プラハへ |
| 1851 | 太平天国の乱；第1回万国博覧会（ロンドン） | ドーバーとカレー間に海底電線敷設 | ホフマイスター、『高等陰花植物花粉の発芽などの研究』 |
| 1852 | ナポレオンの第二帝政 | | |
| 1853 | クリミア戦争；ペリー来日 | パストゥール、分子の対称と不斉の研究 | |
| 1855 | パリ万国博覧会 | 『Natur und Offenbarung』誌創刊 | ウィルヒョウ、「細胞から細胞へ」提唱；ファールブル『ウリ科植物の巻きひげの性質について』 |
| 1858 | 日米修好通商条約；安政の大獄 | ケクレ、原子価説を確立 | ネーゲリ、葉緑体中にデンプンを発見 |
| 1859 | | キルヒホフとブンゼン、分光器を発明 | ダーウィン、『種の起源』 |
| 1860 | 桜田門外の変；勝海舟、咸臨丸で渡米 | ファラデー『ロウソクの科学』口述 | イギリスで進化論論争 |
| 1862 | ビスマルク、プロシア首相に | | パストゥール、自然発生説を否定 |
| 1865 | ウィーン条約 | | メンデル、『植物の雑種の実験』 |
| 1866 | プロシア、オーストリア戦争 | | ヘッケル、『一般形態学』（生物発生の法則） |
| 1867 | 北ドイツ連邦、オーストリア、ハンガリー帝国成立；大政奉還；パリ万国博覧会 | クラウジウス、熱力学第二法則；ノーベルのダイナマイトの発明と特許 | ファールブル、『薪の話（ファールブル植物記）』 |
| 1868 | 明治元年 | | ザックス、ヴェルツブルグ大学教授 |
| 1869 | | ミーシャー、ヌクレイン発見；『Nature』誌発刊；スエズ運河完成；メンデレーフ、元素周期律表を発表 | |
| 1870 | 普仏戦争 | | ベッファー、ザックスの助手となり、浸透圧の研究 |

| | | |
|------|---------------------------------|---|
| 1872 | | ベルナルド、『一般生理学』；ツィーシールスキー、 <u>根冠への刺激と成長について記述</u> |
| 1873 | ファン・デル・ワールスの状態式；マクスウェル、『電磁気学概論』 | バードン・サンダーソンによるハエトリグサの標本からの電気信号の記録 |
| 1874 | | ザックス、『植物学の歴史』 |
| 1875 | フランス第二共和制 | 札幌農学校創立 |
| 1876 | | シュトラスブルガーによる植物細胞有糸分裂の研究 コッホ、炭疽菌の発見 |
| 1877 | 東京大学創立；西南戦争 | リービヒ、死去 ベッファー、浸透圧の発見と測定 |
| 1879 | | エジソン、白熱電灯の発明 |
| 1880 | | 『Science』誌創刊 ファーブル、『昆虫記』；ザックス、クリノスタット（植物回転器）を用いた観察 ダーウィン父子、『植物の運動力』 |
| 1882 | | C. ダーウィン、死去 |
| 1883 | | コッホ、結核菌発見；ザックス、『植物生理学講義』；日本植物学会創立 |
| 1884 | | マクスウェル、光の電磁説 コッホ、コレラ菌発見 |
| 1884 | | フィッシャー、糖類の構造と合成の研究 |
| 1885 | | 長松篤榮、ドイツへ イーストマン、写真フィルム発明 |
| 1886 | 帝国大学令 | バストゥール、狂犬病予防接種法を発明 |
| 1887 | | アーレニウス、電離説；ヴァント・ホッフ、浸透圧理論 ベッファー、ライプツィヒ大学教授 |
| 1889 | 第二インターエッフェル塔建設 | プランク、エネルギー保存の法則；エジソン、活動写真カメラを発明；東海道線開通 |
| 1890 | ロンドンに地下鉄 | エングラール、植物分類体系；北里柴三郎による破傷風菌の純粋培養の成功 |
| 1894 | 日清戦争 | シュトラスブルガー、『植物学教科書』 |
| 1895 | | レントゲン、X線発見 三好学、ドイツから帰国、東京大学に植物生理学講座設立 |
| 1896 | 第1回国際オリンピック | ゼーマン効果の発見；マルコニ、無線電信を発見 平瀬作五郎、イチヨウの精子を発見；池野成一郎、ソテツの精子を発見 |
| 1898 | | キュリー夫妻、ラジウム、ポロニウムを発見 |
| 1899 | 義和団事件 | |
| 1900 | | プランク、量子説 メンデルの法則の再発見 |
| 1901 | | ド・フリース、『突然変異説』 |

以上、増田芳雄（1992）を参照。但し、下線部分は筆者らによる本論文に關係する事項の加筆。

4. 植物の運動とC. ダーウィン

近年において研究者だけではなく、一般の市民の間においても植物の運動に関する知見が広く知られるようになったのは、1992年にイギリスで出版されたSimonsの著書“The action plant: Movement and nervous behaviour in plants”によるところが大きいだろう。同書には、C. ダーウィンの功績について以下のような記述がある（同書p13-14）。

実際には19世紀にすでに活動する (*performing*) 植物についての記述がなされている。植物の「興奮性」が当時の植物学者を魅了していたことはよく知られており、特にこの

本を通して引用されている先駆者であるチャールズ・ダーウィンがそうである。(中略)
チャールズ・ダーウィンはハエトリグサが動物のように動くことを示唆することで、その当時の考え方に逆らったことになる。そして、それが1873年の植物の神経に類似した信号の史上初の発見に繋がった*。

(※筆者注：バードン・サンダーソンによる報告)

Simonsによると、19世紀には動く植物についてすでに多くのことが報告されており、1873年に先駆者であるC. ダーウィンが、ハエトリグサの動物のような振舞いについての示唆を与え、それが、バードン・サンダーソン (J. Burdon-Sanderson, 1828-1905) によるハエトリグサにおける神経類似信号が最初に発見される契機となったとされる。また興味深いことにSimonsの上掲書は、以下に例を挙げるように、近年になり多くの研究論文においても、最も基本的な文献として引用されている。また、それらの論文の中では同時にC. ダーウィンに関する記述が見受けられた。すなわち、一般的に広く読者を獲得したSimonsの書籍が、「動く植物」の研究の源流がダーウィン父子の著述にあるとする説を裏付けるための資料として利用されている。たとえばBaluškaら (2004) の総説論文には以下のような記述がある。

植物の知性の研究には長い歴史があるが、それは紀元前280年頃、植物が魂や感情を持つと確信していたアリストテレスにより始まり、ダーウィン父子による1880年の著名な著書“*The power of movement in plants*”にある「植物の根端が下等動物のように、また分散した脳のような役割を果たしている」との記述により頂点に達した。

つまり、Baluškaらは、C. ダーウィンがアリストテレス (Aristotle, B.C.384-B.C.322) の思想を引き継ぎ、植物学を代表する思想家であり、1880年の著作の中で「植物の根端が下等動物の脳程度の役割を持ち、さらに分散して機能を分担している」との考えを示している。

また、Nadarajan (2003) は以下のように述べている。

チャールズ・ダーウィンは1880年の彼の著作“*The power of movement in plants*”中での植物の運動に関する大掛かりな実験研究によって、(植物の運動についての) 神秘主義的説明から科学的なものへの移行を整理した。彼はこの研究によって、植物の運動と動物のそれとが著しく似ており無視できないものだと結論付けた。

このように、ダーウィンの1880年の書籍によって、ようやく植物の運動についての科学的説明がなされ、そこに描かれた植物の運動は動物のそれと似ているとの結論が得られたことを述べている。同様に、Lichtneckert (2007) は、以下のように述べている。

植物の活動電位は1873年にバードン・サンダーソンによってはじめて説明された。彼はチャールズ・ダーウィンより譲り受けたハエトリグサの標本からの電気信号を記録した (Burdon-Sanderson, 1873, Sibaoka, 1966)。

すなわち、1873年にバードン・サンダーソンがC. ダーウィンに貰ったハエトリグサの標本を使って電気信号を記録することができたことになり、植物の活動電位の発見にC. ダーウィンが貢献したことが強調されている。

5. ザックスはC. ダーウィンをどう見たか

C. ダーウィンの植物学の特徴は、「受精」、あるいは「運動」という一般的問題を取り上げ、それを実験によって追求していったことにある。言うまでもなく植物の受精や運動への関心は進化論と結びついていて、実験生物学者としてのC. ダーウィンの能力も抜きんでていたことが一般に知られる(松永、2009)。ここでC. ダーウィン以前に植物の運動と成長について観察、報告した人物がいないかどうか探るため、ダーウィン周辺の植物生理学の歴史を整理したい。

C. ダーウィンは当時の偉大な植物学者であるザックス (J. Sachs, 1832-1897) を尊敬していたようで、その著書にザックスやその門下、たとえばド・フリース (H. Vries, 1848-1935) やペッファラーの研究をよく引用したが、必ずしもザックスと見解が一致していたわけではない。さて、C. ダーウィンはどのように植物学研究の技術を学び、植物の運動と成長の研究に用いたのだろうか。

松永 (2009) によると、C. ダーウィンは1831年のビーグル号での航海にて、植物の作り出す景観に感動した。中でも人の手の入っていないブラジルやフェゴ諸島の原生林が印象的であった。しかし、C. ダーウィンの知識では、景観を構成する一つ一つの植物を同定することができなかった。C. ダーウィンはビーグル号による航海についての「航海日記」の最終部分で次のように書き、そのまま「ビーグル号航海記」にも載せている。この文にはC. ダーウィン本人の悔恨の念がうかがえる。

「音楽の場合、一つ一つの音を理解している人は、曲全体をいっそうよく楽しめるだろう。同様に、素晴らしい景観の各部分を調査する人は、全体の複合的効果を十分に了解できるだろう。したがって旅行者は植物学者たるべきである。なぜならすべての景観において、植物が主要な装飾になっているからである」

C. ダーウィンが植物学の専門知識を頼っていたフッカー (J. D. Hooker, 1817-1911) と文通を始めた当初、南アメリカの植物についてのフッカーの質問に対し、C. ダーウィンは返信(1843年12月12日)で「私は植物学についてはまったくの無知ですので、残念なことに、あなたの質問には答えることができません」と述べており、植物学の分類や分布についてのC. ダーウィンの知見は、フッカーやグレイ (A. Gray, 1810-1888) に遠く及ばなかった(松永、2009)。

チャールズ・ダーウィン以前の植物の運動に関する知見

ここで注目すべき点は、C. ダーウィンが息子のフランシスを当時、最先端の植物学研究が行われていたドイツのザックスの研究室に留学させ技術を学ばせることにしたことである。フランシスは、ザックスの研究所があるドイツ・ヴュルツブルクから帰国後、父のチャールズとともに植物の研究に着手し、それが“The power of movement in plants”の出版へと繋がったことから明らかなように、二人の研究にはザックスの影響があるはずである。一方、C. ダーウィンに対するザックスの視点については、ギムラー（編）、田沢仁ら（訳）の「ユリウス・ザックス」(1992)が参考になる。

同書では、ザックスの「刺激過程の生理学」に関する業績としては、彼が初期にこの領域に入るきっかけを作った葉の運動に関する二編の論文に注目し、重力に対する根の反応は、ザックスによる新しい実験技術の導入によって、また技術の細かい点での改良や重要な相互関係の発見によって、それ以前に比べてずっと詳しく研究されたと述べている。ザックスの貢献は大きく、「片側（だけ）」に見られる成長運動の結果としての根の重力反応についてより正確に表現するために、これを正の重力屈性と称した（以上、同書p.201より）。

またザックスと彼の弟子達は、根系における重力屈性の刺激感受性には、いくつかの「段階」があるという考えに到達し、それは、主根は正の正常重力屈性を、側根は傾斜重力屈性を示し、二次的な側根は重力屈性を示さないというものであった。また、地上器官の重力や光に対する行動についても、ザックスは既に膨大な資料を保有しており、彼のは著書「植物学の歴史」(1874)において、初期の刺激生理学の諸研究を要約している。また、ホフマイスター（W. Hofmeister, 1824-1877）の生理学的植物学ハンドブックシリーズの内、ザックスによって執筆された巻の中においても、刺激生理学に関する過去の研究および自分自身によるそれまでの発見について言及しているようである。ザックスの仕事は、一時期、彼と共同研究を行ったペッファーやC. ダーウィンの子息であるF. ダーウィンなどによってその後、さらに発展した、とあるので、C. ダーウィンらの植物研究の源流がザックスの業績を基礎にしたものであることが示唆されている。刺激現象の分類、すなわち(1)屈性、傾性、走性（原形質の流動も含む）というような分類、また(2)基本的なメカニズムに従った成長運動、膨張運動あるいは自由な転移運動という分類は、ザックスによって整理され、ペッファーによって詳細にわたって完成された概念であることが確認されている（以上、同書p.204参照）。また、同書には、「今日では当たり前のことだが、刺激反応を運動生理学に組み込むことを既に彼は示唆している。彼はそのことを、自著『植物の歴史』の中で熟慮の末、わざわざ『植物動力学』という章を設けて論じている」(p.206)とあり、刺激に対する植物の応答反応に関する知見の蓄積についてのザックス自身の自負についての研究者間での共通認識が伺える。

同書に面白い記述がある。「ヴュルツブルクであまり人のやらなかった根の負の光屈性の仕

事をしたザックスの弟子F. ダーウィンによる実験を取り上げて、彼に光を当てることにしよう。(中略)父親のC. ダーウィンと緊密に共同実験を行ったが、その一部分はザックスによってきびしく批判された」とあるようにザックスはダーウィンらの研究を評価してはいなかったようである。(同書p.207)。しかし、ダーウィン父子の研究が非常に高い水準にあったこともまた事実である。この当時の研究の多くは、現在にも影響を残しているようである。例えば、同書p. 240にあるように、生化学や植物生理学の教科書では、植物ホルモンには、1920年後半から1930年前半に確立した定義が今なお通用しており (Dörrfling, 1982)、特筆すべきことに、1920年以前にも、植物ホルモンの存在を示すと解釈される発見がいくつかあったことが知られている。たとえばベイエリンク (M. W. Beijerinck, 1851-1931) のヤナギ (*Salix L.*) の虫えいに関する研究 (1888) がそうであり、C. ダーウィンと息子F. ダーウィンによるカナリアソウ (*Phalaris canariensis L.*) の幼葉鞘に関する観察 (1880) およびそして器官形成に関するザックスの研究などがそれに当たる (同書p.240)。

ダーウィン父子の著作 “The power of movement in plants” に対しては、ザックスはより非妥協的な態度をとったようである。ザックスは、茎と根の先端を刺激受容器官および成長物質製造器官とするC. ダーウィンの構想を拒否した。同書では、「彼が確信するところによれば、茎と根のすべての領域は屈性反応を行う能力を持ち、物質的な要因によってもたらされた情報に頼る必要はない。彼のC. ダーウィンに対する評価は全面否定であった (Sachs, 1887)」と述べている (p.258)。さらにザックスはC. ダーウィンを次のような言葉であしらっている。

「…彼が息子と一緒に行った実験は、専門知識を用いずに構成され、誤って解釈され、わずかにある良い点も新しいものではないからである。」(同書p. 259)。

6. 植物の運動と成長に関してザックスによりまとめられた知見

ここまで見てきたように、フランシスが父親の研究のために提供したテーマ及び技術は、彼が師事したザックスによる研究の経験と知識に負うところが大きいと考えられる。即ち、ダーウィン父子以前に、すでにザックスにより植物の運動と成長に関する記述が残されていることを、1868年にザックスがまとめた「植物学教科書」(Lehrbuch der Botanik) を例に以下に提示したい。ダーウィンらの研究とザックスの先行研究の類似性についてはもっと議論が必要ではないだろうか。

ここでは、1868年刊のザックスによる著作 “Lehrbuch der Botanik (植物学教科書)” の1972年改訂版をもとにしたフランス語版 “Traité de Botanique (植物学概論)” (1874) の

チャールズ・ダーウィン以前の植物の運動に関する知見

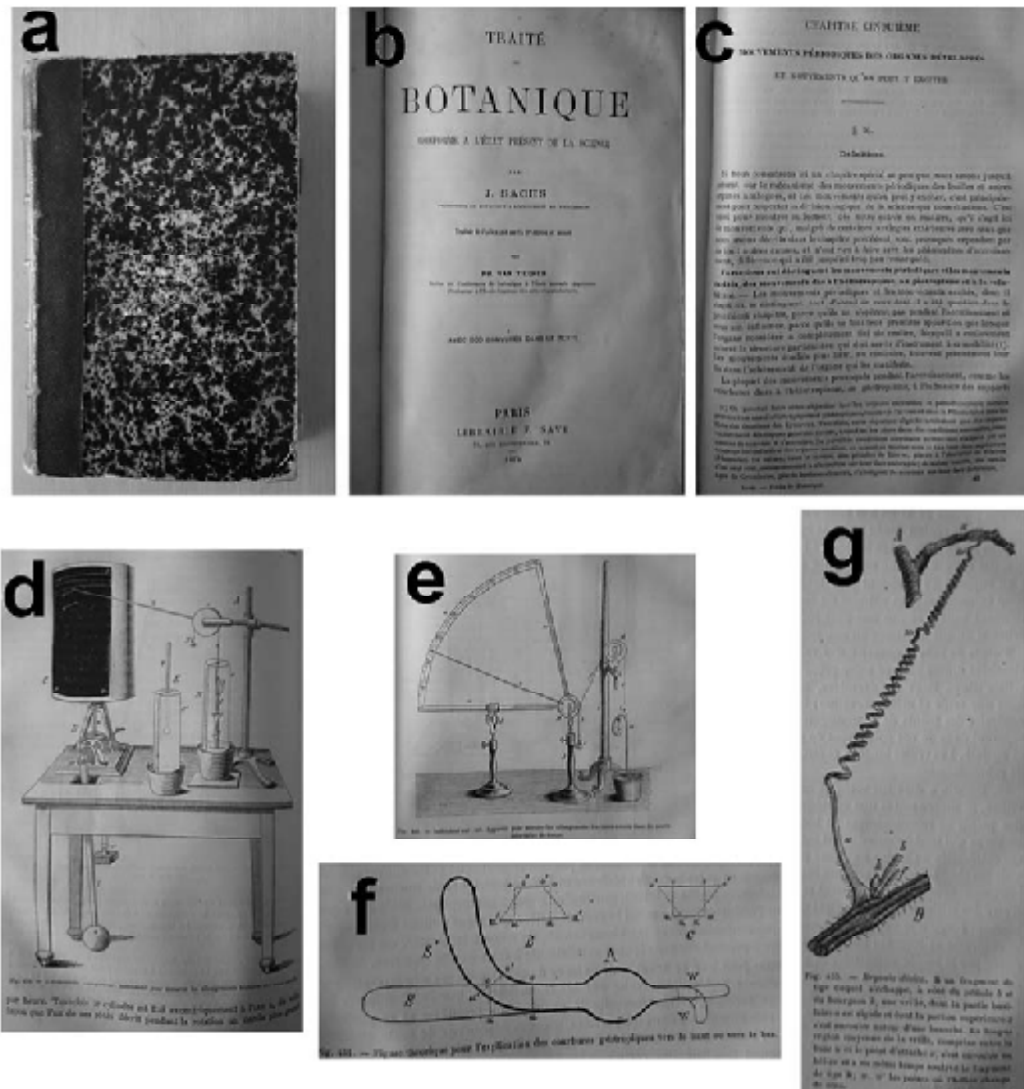


図1. ザックスによる「植物学概論」。(a)書籍の外観、(b)タイトル“TRAITÉ DE BOTANIQUE CONFORME A L'ETAT PRÉSENT DE LA SCIENCE”が印刷された内表紙。(c)植物の器官による周期的運動に関する章（第5章）、(d)植物成長記録装置（Auxanometre）のイラスト（p.978）。(e)弧型成長記録装置（筆者注：Indicateur sur arc. 弧上表示器とあるが一般にarc-auxanometreとされるタイプの植物成長記録装置）。植物の節間伸長を測定するための装置と記載されている（p.978）。(f)屈地性において上方や下方への屈曲に関する理論的説明を試みた模式図（p.997）。(g)ウリ科ブリオニア属の *Bryonia dioica* の巻きひげを含む茎の一部の模式図。

第3巻（Livre troisième）生理学（Physiologie）(図1)を参照し、ザックス自身による研究事例及び彼の引用による1868-1874年当時の知見を調査した。尚、第1巻と2巻はそれぞ

れ、植物形態学の総論と各論にページを割いている。同書のドイツ語による原著の出版年は1868年（改訂版1872年）であるが、本研究ではフランス語版（1874）を参照したので、ここでの引用は（Sachs, 1874）とする。以下に調査対象とするザックスの著作のフランス語版におけるタイトル及び植物の運動に関連する部分の構成を示す。このLivre troisième（第3巻）Physiologie（生理学）には、7つの章があり、各章には以下の内容が記載されている。

Chapitre première（第1章）Les forces moléculaires dans la plante（植物の中での分子力）

3部構成のこの章では、植物の中における水の動きとガスの動きについての知見が整理されている。

Chapitre second（第2章）Les phénomènes chimiques dans la plante（植物における化学現象）では、植物の栄養元素、同化と全質変化（transsubstantiation：カトリックの教理におけるパンとブドウの肉と血への変化）について、また、植物の呼吸に関する実験の成果が整理されている。呼吸における二酸化炭素の放出及び熱の発生を観察するためのかなり精密な装置についての記述がみられるなど、ドイツにおける植物生理学の基礎研究の先進性が伺える。

Chapitre troisième（第3章）Conditions générales de la vie des plantes（植物の生命の観点から）において、植物の生育に対する熱の影響、植物に対する光の作用、植物に対する電気の影響、さらには、植物に対する重力の影響についての実験で得られた知見が整理されており、興味深い。後述するようにこの重力応答における知見は、イギリスのトーマス・ナイトによる先駆的な研究により切り開かれたものであり、ザックスの書籍の中では、彼の研究事例が適切に引用されている。熱、光、重力による植物の成長への影響は、第4章でも引き続き詳細にわたり議論されている。

Chapitre quatrième（第4章）Mécanisme de l'accroissement（成長のメカニズム）には、成長の定義や成長を制御する因子についての知見が整理されており、振動や接触、衝撃により急激に枝が曲がって成長する事例や外部圧力による生長制御など屈性と類似した植物の環境応答の結果生じる形態についても述べられている。また細胞内に目を向け植物細胞の膨圧の変化についての知見が整理されている。ここでもザックスは、ナイトの古い観察記録に言及している（p.961）。この章は、成長解析の手法にも多くのページを割いているが、その一例として図1の(d)および(e)には、植物成長記録装置（Auxanometre）のイラストと弧型成長記録装置のイラストを示した。Auxanometreの接頭語auxanは、成長するという意のギリシャ語に由来し、植物ホルモンであるオーキシンと語源は同じである。また図1(f)および(g)には、屈地性における上方や下方への屈曲成長（運動）に関する理論的説明を試みた模式図およびウリ科ブリオニア属の*Bryonia dioica*を材料に、運動器官である「巻きひげ」を観察した図を示している。

チャールズ・ダーウィン以前の植物の運動に関する知見

回転運動を行い環境のセンシングをする器官として植物のつるとや巻きひげに着目した一連の研究もこの章で議論されている。ザックスは、同書の1013頁および1018頁において、植物種によって、つると巻きひげにおける刺激感受性が異なることを報告したのはダーウィン（Darwin, C. 1865. On the movements and habits of climbing plants. J. Linnæan Society. Botany, III, London, 9:1-118., 特に同論文の第100頁）であることを記載している。但し、これは、1827年のH. v. Mohlの研究と同年のLudwig Palmの研究におけるつる性植物が示す旋回運動の観察と、環境の知覚に関するMohlの意見に基づいて、植物のつるの節間における感受性について、それを支持する決定的な証拠なしに同様の見解をダーウィンが示したとするのがザックスの理解である。これらに関する決定的な証拠は、ザックスの門下生といえるH. de Vriesが1872にビュルツブルグで行った一連の仕事（Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, III, 1873）によって与えられたと結論付けている（同書、1013頁）。

ここまでの議論により、C. ダーウィンの植物に関する知識の系譜を整理することができたように思う（図2）。特に植物の運動や受精における細胞の動きや環境からの様々な刺激にตอบสนองした生理的变化及び成長の変化に関する知識（特に実験手法に関して）は、息子であるフランシスを介して、ザックスの研究チームからもたらされた（少なくとも影響を受けた）と判断してよいであろう。当初の、我々の興味は、Simonsの著述に導かれ、ダーウィンが果たした植物の運動の理解に関する貢献度について調べたいというものであったが、植物の運動に関する知見の源流をたどる、ここまでの我々の調査を進めてきた中で、どうしてもザックスの植物学概要の第3章および第4章における議論に注目せざるを得ない。

同書のこれら二つの章の中で、光に関しては、多くのページを現在我々が光合成として理解

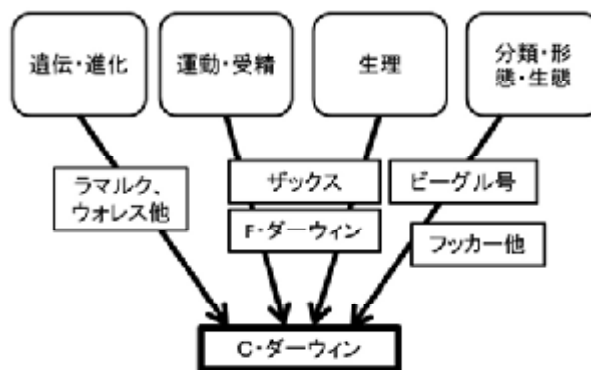


図2. C. ダーウィンが植物について知識を得た経路。

している内容について費やしている。一方で植物体内における細胞の肥大および分裂に対する光の影響や色素（クロロフィル）の合成に対する光の影響など、成長や発達の様々な過程において光情報が果たす役割の重要性も指摘されているほか、原形質流動の光による制御など細胞レベルでの運動に関する光の効果も議論されている。

また異なる色の光（単色光、波長特性の異なる光）が植物に与える影響に関する三つのアプローチが示されている。そのうち二つの方法は、つい最近までわれわれ現代の植物研究者が採用していた手法でもある。(1)分光スペクトルの利用、(2)特定の光を吸収する素材の利用、そして(3)炎色反応の利用である。(1)に関しては、光源と対象植物の間にプリズムを介在させ、特定の単色光に対応したわずかな照射角度の範囲に小さな植物体を配置して影響を観察する方法であり（1844年のGardnerの研究、1857年のGuilleminの研究、1872年に報告された弟子のPfefferによる当時最新の研究事例が改訂時に加えられている）。(2)はフィルターによる特定の光の排除により、異なる色の光の生理的な役割を明らかにする実験である（PfefferやReinkeなど弟子たちが調べた内容について一部を例示）。(3)に関して、同書の899頁には、第3者から聞いた話であり、ザックス自身は、このジャンルの仕事には詳しくないことを断ったうえで、1866年にWolkoffによって報告されている研究事例を紹介している。この波長特性の異なる光源として様々な元素を燃焼させた際に得られる炎色反応を利用している点が興味深い（引用されている文献：Wolkoff: *Jahrb. Für wiss. Botanik*, 1866, V, p.11）。

第3章及び4章では、電気刺激による植物の運動性に関しても重要な知見がちりばめられている。本書は、1873年のハエトリグサの運動が電氣的なシグナルを介した動きであることを示したバードン・サンダーソンの研究報告の前年に改訂された本（ドイツ語）からのフランス語への翻訳版であるにもかかわらず、植物の動きが外部からの電気刺激により制御されうること、すなわち運動を指示するシグナルが電氣的性質を帯びていることを示唆する実験記録が紹介されている。

さらに、筆者らが注目したいのは、植物に与える重力の影響に関する記述であり、同書では、重力の直接的な作用が観察できない器官における重力の役割と重力が直接的に生育すべき方向を決定する重力屈性について区別して議論がなされている。特に注意すべき点は、このように、「屈性」として知られる、方向性を有した植物の生育の実証例がイギリスのナイトにより報告されていることが紹介されていることである（*Démonstration de cette influence. Expériences de Knight*, 903頁）。ザックスが紹介した実験データに基づく外部刺激に応答した植物の屈性成長に関する知見としては、ナイトの研究成果が最も古いものであり、同書の第1000頁の「歴史：ナイト氏、ホフマイスター氏、ザックス氏、フランク氏の意見」の項では、重力屈性の発見者がナイトであることが断言されている。このことから、屈性運動に限った場

合、我々が求めている、植物の運動の最初の記述者について、この当時のザックスの見解としては、もちろんダーウィンではなく、ナイトであることがわかる。

7. ナイトの見解

増田芳雄 (1992) によると、ナイト (図 1) はヘイルズ (S. Hales, 1677-1761)、インゲンハウス (J. Ingen-Housz, 1730-1799)、あるいはド・ソシュール (N. T. De Saussure, 1767-1845) と並び、最初の植物生理学者とも称される。ナイトは1759年、西イングランドのヘリフォード (バーミンガムの西南70km) 近くの寒村ワームズリーで生まれた。オクスフォード大学で学んだ後、故郷に帰って土地を相続して園芸と農業に専念した。C. ダーウィンが植物学を学んだバンクス (J. Banks, 1743-1820) の勧めで、ナイトはその研究を王立協会に発表した。その結果、彼は1805年にはこの協会のメンバーに選ばれ、またその6年後 (1811年) には園芸学会の会長になった。1838年、79歳で没するまで、ナイトは園芸や農業など実際上の問題を主として取り上げて研究を続けた。ナイトの卓見は重力を一種の力と考えたことであり、それを例えば遠心力と本質的に同質のものとし、これを証明したことである。その実験的手段として、彼は一種のクリノスタット (植物回転器) をつくったが、これは世界初のものと増田は考えている。本格的なクリノスタットは1879年、ザックスらによって初めてつくられた。またナイトは巻きひげの成長運動などの研究を行い、6編の論文を発表している。増田によると、ナイトは実証精神を伝統とするイギリスの科学者らしい優れた植物学者だったと考えられている。

増田は、「植物学史」(1992) の中で (p78)、C. ダーウィン以前にもイギリスにおいてトーマス・ナイトの重力屈性の研究など植物の外環境刺激応答としての植物の屈性についての先駆的な研究事例があることを示唆している。本稿においても、ザックスの記述により、ナイトの一連の仕事が、重力屈性に関する最初期の仕事であることが確認できた。即ち、C. ダーウィンに先立ち、イギリスには植物屈性研究の伝統があったことになる。イギリスには園芸植物学者のナイトが存在し、19世紀初頭には重力屈性に関して顕著な業績を挙げたのであるから、同国人であるC. ダーウィンの研究にも大きな影響を与えたはずである。にもかかわらず、“The power of movement in plants” にナイトの業績についての引用はない。このように世界的に最もポピュラーな科学者の一人であるダーウィンの著作に引用がないことが、Simonsが「動く植物」と表現した植物の運動能力に関する知識の系譜を見えなくしている遠因ではないかと筆者は考えている。ただ、ダーウィン自身は、自らを植物の屈性応答や運動の発見者だとは認識していない。光屈性を例にとると、光屈性に関する、C. ダーウィンの見解は、実験に用い

た幼葉鞘の先端で光の刺激が感受され、この刺激が下方に伝達されて成長部位において屈曲を引き起こす、つまり、刺激を感受する部分と反応する部分が異なるというものだったが、この考えには、重力屈性の研究を行ったツィーシールスキー (T. Ciesielski, 1846-1916) の影響が認められる。具体的には、ツィーシールスキーは、1872年の論文“Untersuchungen über die abwärtskrümmung der wurzel”において、刺激が根の先端、すなわち根冠で受容され、これが成長部に伝達されてそこで成長調節に関する結論付けている。この研究をダーウィンはその著作“The power of movement in plants”の523～524頁において引用し、高く評価している。

1806年の論文においてナイトは、発芽途中の種子の配置を繰り返し変更する実験を行い、植物の種子は置かれた空間的配置がどうであるかにかかわらず、必ず幼根 (radicle) の進行方向が地下の方向を目指し、芽生えは天を目指すことについての1758年のデュアメル (引用では Du Hamel; 後年は Henri-Louis Duhamel du Monceau, 1700-1782) の観察記録 (樹木の物理学: Physique des Arbres) を引用している。即ち、重力屈性の研究の源流をの18世紀のフランスの研究に求めたことになる。

また、ナイトが1812年に植物の運動について述べた論文“On the motions of the tendrils of plant”では、ツタ (*Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch.) やアメリカツタ (*Parthenocissus inserta* (J.Kern.) Fritsch.) などのツル性植物やエンドウの運動について記録が報告されている。この論文の主眼は巻きひげの運動の記述にあるが、植物の光刺激に応答した屈曲成長の歴史に関して大変良いヒントになる以下のような記述がある。

樹木および草本植物の (支持なしに自立可能な、水分を多く含んだ) 芽が、皮質の細胞性の材質の伸縮により、光を受容する地点に向かって屈曲することを初めて観察したのは、



図3. 植物の重力屈性について先駆的な業績を残したトーマス・ナイト。(左) トーマス・ナイトの肖像 (筆者による)。(右) 植物の重力屈性のイメージ図。

デカンドルであると私は信じている。

即ち、パリのデカンドル (A. P. De Candolle, 1778-1841) が植物における光屈性を初めて観察した人物であることをデカンドルと同時代を生きたナイトが認識していたということになる。この文章に続いて、ノブドウやツタの巻きひげや茎が周辺の支持材となりうる物体を探して運動することについてのデカンドルの意見についても信じるに値する旨を述べている。

8. 研究の展望

ここまで資料を辿ることによって、重力屈性、すなわち特定の植物の運動について先駆的な研究を行った、トーマス・ナイトの見解として、植物（発芽中の種子）が示す重力への応答に気づいたのは、18世紀のパリで研究を行ったデュアメルであること、また植物の光屈性に関する最初の観察を行ったのは、18世紀後半から19世紀前半にかけてパリで研究を行ったデカンドルということになり、奇しくも両者ともパリで活躍した植物学者であった。このことから、この時期のフランスにおける植物研究のレベルの高さをうかがい知ることができる。また、この時期のフランスで行われたであろう、植物の種子の発芽に対する光の影響についての研究事例としては、パリの医師であり植物学者であったリシャール (Achille Richard, 1794-1852) によって1833年に出版された「植物学基礎」(第5版) に「光の負の影響 (Influence négative de la lumière)」および「光は胚における組織の発達を明らかに鈍化させる。実際に、種子が日光にさらされたときよりも、暗闇の中ではるかに速く発芽することには異論はない (La lumière, loin de hâter le développement des organes de l'embryon, le ralentit d'une manière manifeste. En effet, il est constant que les graines germent beaucoup plus rapidement à l'obscurité que lorsqu'elles sont exposées à la lumière du soleil)」と、負の光発芽種子に関する記述が確認できる。同書は筆者がフランスのナンシー市内の古書店において入手したもので、第5版 (1833) であるので、実際にはもっと早い時期に光が種子に与える影響に関する知見が一般的になっていたと考えられる。

「動く植物」についての研究の系譜の探索は、まだここで終了するわけにはいかない。今後も引き続き、デュアメルの「樹木の物理学」とデカンドルの著作を紐解き、植物の動きに関する研究の系譜を更に遡る必要があるだろう。デカンドルの書籍としては、日仏科学史資料センターが管理する書籍の中に1815年にラマルク (Jean-Baptiste de Lamarck; 1744-1829) とデカンドルが共同で作成した「フランスの植生 (Flore Française)」のシリーズが手元にある。実は、それらの書籍の中に、(ラマルクはその内容について批判的立場にあったが、改訂に際して同シリーズの共著者となったデカンドルが主導して書き加えた) 巻きひげの運動に関する考

察やオジギソウに対して連続した機械刺激を与える実験を通じた刺激の受容とそれに対する応答の時間的変化についての議論および当時の関連研究の引用など注目に値する多くの知見が含まれていることを確認している。知識の系譜をたどる旅はまだまだ続くことになりそうである。

引用文献

- Baluška, F., Mancuso, S., Volkmann, D. and Barlow, P. (2004) Root apices as plant command centres: the unique 'brain-like' status of the root apex transition zone. *Biologia*, 59/Suppl. 13: 7.
- Bertholon, P. (1783) *De l'électricité des végétaux*. Chez P. F. Didot Jeune, Paris.
- Bouteau, F., El-Maarouf-Bouteau, H. and Kawano, T. (2013) La Sorbonne, une vieille dame très convoitée. *Bulletin du Centre Franco-Japonais d'Histoire des Sciences (Kitakyusyu-Paris)* 7(1): 1-8.
- Darwin, C. and Darwin, F. (1880) *The power of movement in plants*. Jhon Murray, London.
- Kawano, T., Yokawa, K., Hiramatsu, T., Rona, J.-P. and Bouteau, F. (2008) Mining and revitalization of classical literatures on botanical science derived from Sorbonne libraries through collaboration between Université Paris Diderot and The University of Kitakyusyu, *CIEE Journal- The University of Kitakyusyu (北九州市立大学国際論文)* 6: 13-21.
- Knight, T. A. (1806) On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds. *Phil. Trans. R. Soc. London* 96: 99-108. ,
- Knight, T. A. (1812) On the motions of the tendrils of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 102: 314-319.
- Knight, T. A. (1812) On the motions of the tendrils of plants. *Phil. Trans. R. Soc. London* 102: 314-319.
- Lichtneckert, R. (2007) Cell lineage specification during postembryonic brain development in drosophila: expression and function of the cephalic gap gene empty spiracles. Ph. D Thesis, Faculty of Science, Univ. Basel, Basel, Switzerland: 25.
- Nadarajan, G. (2003) What is a plant? *Leonardo Electronic Almanac*, Vol.11, No.10, LASALLE-SIA College of the Arts, 90 Goodman Road, Singapore: 10.
- Richard, A. (1833) *Nouveaux éléments de botanique et de physiologie végétale (Cinquième édition)*. Béchét Jeune, Paris.
- Sachs, J. (1874) *Traité de botanique conforme a l'état present de la science*, F. Savy, Paris.
- Simons, P. (1992) *The action plant: Movement and nervous behaviour in plants*. Blackwell, Oxford.
- H. ギムラー (編)、田沢仁、松本友孝、増田芳雄 (訳) (1992) 「ユリウス・ザックス」学会出版センター。
- 河野智謙、蔭西知子 (2009) 「著作中で共有した図版から読み解く、博物学者Jean-Henri Fabreと植物学者

チャールズ・ダーウィン以前の植物の運動に関する知見

Adrian-Henri De Jussieuとの接点についての考察」北九州市立大学国際論集 7:73-82.

河野智謙 (2007) 「パリ第7大学と北九州市立大学との連携と日仏科学史資料センター」日仏科学史資料センター
紀要 1 (1): 10-12.

松永俊男 (2009) 「チャールズ・ダーウィンの生涯 進化論を生んだジェントルマンの社会」朝日新聞出版.

川島誠一郎、河野重行、塩川光一郎、吉田邦久、大森茂樹、大橋洋一、中村厚彦 (2002) 「高等学校 生物 I」
数研出版株式会社.

増田芳雄 (1992) 「植物学史」培風館.