

【解説】

C₄光合成の世界から見たカヤツリグサ科植物

上野 修

(九州大学農学部 〒819-0395 福岡県福岡市西区元岡 744)

Osamu UENO: Diversity of photosynthetic metabolism in the Cyperaceae
(Faculty of Agriculture, Kyushu University, Motooka 744, Nishi-ku, Fukuoka 819-0395, JAPAN)
Corresponding author: uenoos@agr.kyushu-u.ac.jp

(2025 年 8 月 12 日 受理)

Abstract:

The C₄ photosynthetic pathway is one of CO₂-concentrating mechanisms in higher plants, by which photorespiration is greatly reduced. C₄ plants that fix CO₂ through this pathway occur considerably widely in the sedge family, Cyperaceae. This review provides an overview on the taxonomic distribution, variations in Kranz type anatomy and C₄ acid-decarboxylation types, and physiological and ecological traits of C₄ sedges. The conversion mechanism of C₃ and C₄ traits in the amphibious sedge, *Eleocharis vivipara*, is also described. The reason why most C₄ sedges thrive in wet and aquatic environments remains unknown.

はじめに

カヤツリグサ科は単子葉植物の中でイネ科とラン科に次いで大きなグループである。イネ科は稻、小麦、トウモロコシ等多くの重要な作物を含み、また生態学的にも重要な植生構成要素であるが、カヤツリグサ科はいくつかの纖維作物等を含むものの（小山 1978）、むしろハマスゲ、イヌホタルイ等厄介な雑草を含む科として知られている。しかし、光合成の世界から見るとカヤツリグサ科植物は興味深いグループである。1960 年代中頃、イネ科を始めとする熱帯・亜熱帯性草本植物の一部が従来知られていた光合成炭酸固定機構(C₃回路)と異なる新しい経路(C₄回路)により空気中の CO₂を固定していることが発見された。それ以降 C₃回路のみで光合成を行う植物を C₃植物、C₃回路の前に C₄回路を働かせて光合成を行う植物を C₄植物と呼ぶようになった。C₄光合成回路の発見は、植物の生理生化学分野だけでなく進化・生態学 (Sage et al. 2012, 2018, Still et al. 2003)、古地球環境学 (Beerling 2015)、さらには農学分野等 (Furbank et al. 2023, 上野 2016) に多大なインパクトを与える、現在でも C₄植物について活発に研究が行われている。カヤツリグサ科はイネ科について多くの C₄種を含み (Sage 2016)、C₄植物を研究する上で重要なグループである。本稿では、カヤツリグサ科植物における C₄光合成研究の概要を紹介する。

1. C₃, C₄植物の葉構造と光合成代謝機構

最初に C₃および C₄植物の葉構造と光合成代謝機構について簡単に述べたい。図 1 は

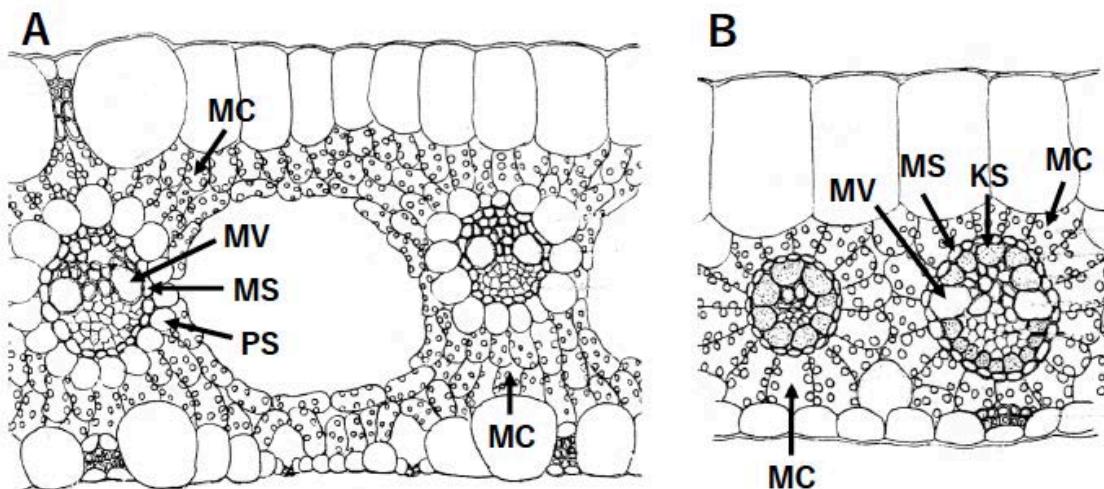


図1. カヤツリグサ科のC₃, C₄植物における葉の内部構造。A, タマガヤツリ (non-Kranz, C₃型); B, ヒメクグ (Kranz, C₄型)。MC, 葉肉細胞; PS, 柔組織鞘; MS, メストム鞘; KS, クランツ鞘; MV, 後生木部導管。

カヤツリグサ科のC₃植物とC₄植物の葉の内部構造を示す。C₃植物では葉肉細胞に多数の葉緑体が含まれているが、維管束を取り囲む維管束鞘細胞にはほとんど葉緑体は含まれていない(図1A)。一方、C₄植物では葉肉細胞と維管束鞘細胞が維管束を取り囲むように放射上に配列しており、両細胞ともに葉緑体を含んでいる(図1B, 図2)。19世紀の植物生理学者 Haberlandt (1884) は、その生理的意義は不明としながらも、この特異な葉構造をクランツ (Kranz) 型構造と名づけた。後に述べるように、C₄種によっては複数の維管束鞘が維管束を取り囲んでいるものがあり、このうち多数の葉緑体を持つ維管束鞘を「クランツ鞘」、それを構成する細胞を「クランツ細胞」とも呼ぶ。

C₃植物では、CO₂は葉肉細胞に取り込まれると、葉緑体にあるリブロース-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ・オキシゲナーゼ (Rubisco) のカルボキシラーゼ反応によりC₃化合物(炭素数3つ)として固定され、C₃(カルビン・ベンソン)回路の中で糖に合成される(図3A)。現在の大気条件では、このとき Rubisco のオキシゲナーゼ反応も同時に起こり、固定した炭素の約1/4が光呼吸

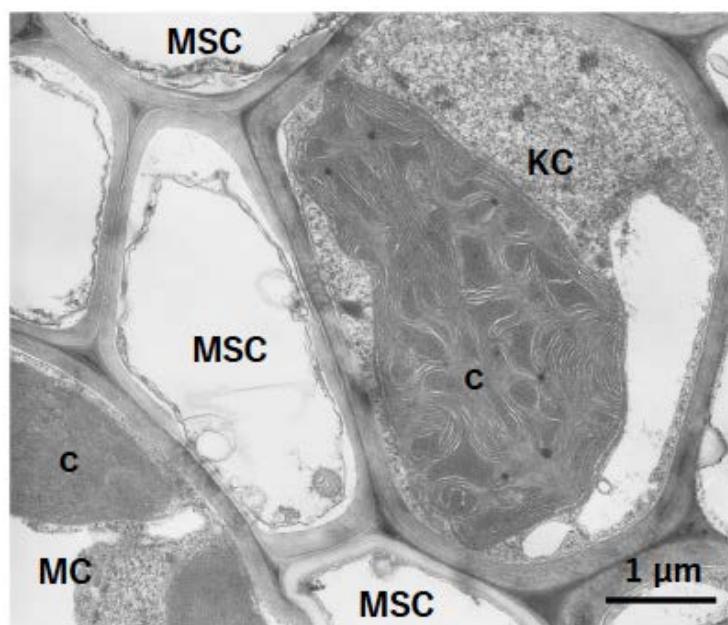


図2. キンガヤツリ (C₄型) の維管束鞘 (Kranz) 細胞と葉肉細胞 (Ueno et al. 1988b)。MC, 葉肉細胞; MSC, メストム鞘細胞; KC, クランツ細胞; c, 葉緑体。

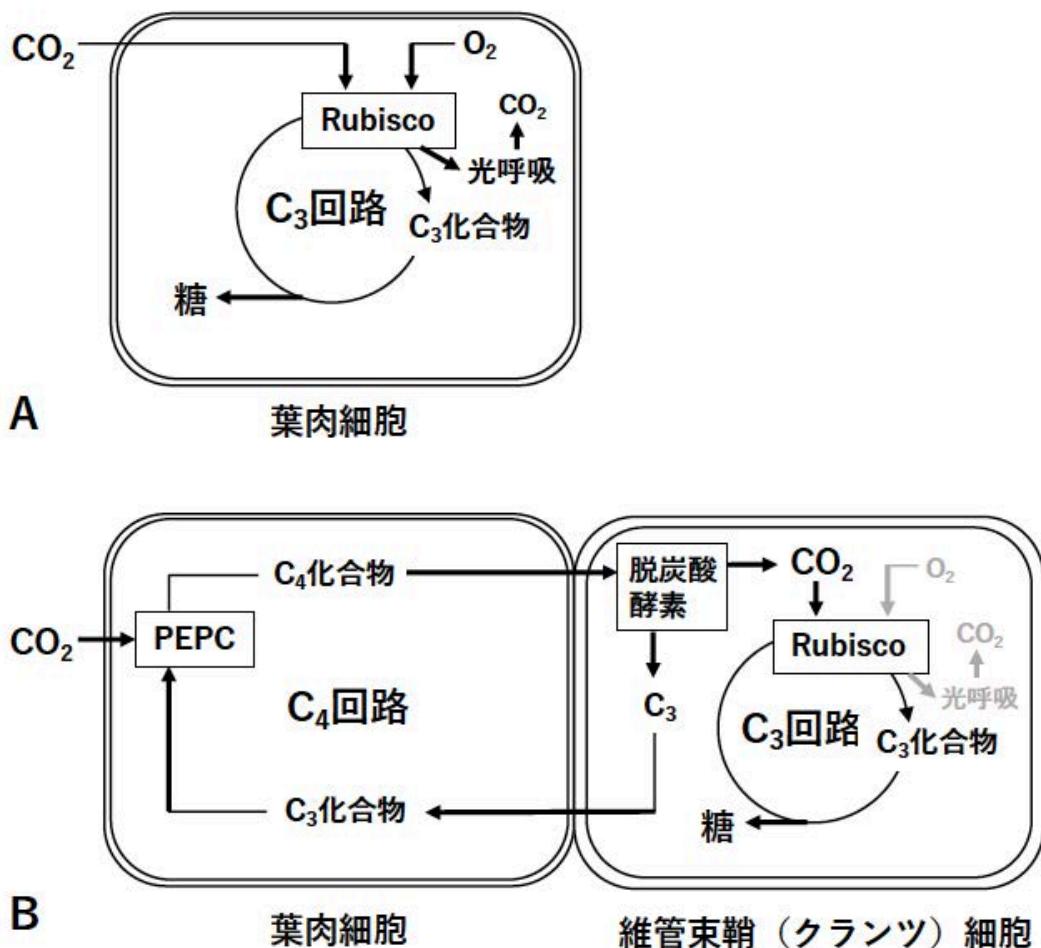


図 3. C₃, C₄ 植物における光合成・光呼吸代謝機構の比較. A, C₃ 光合成; B, C₄ 光合成. C₄ 光合成では光呼吸は抑えられている. Rubisco, リブロース-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ・オキシゲナーゼ; PEPC, PEP カルボキシラーゼ.

により放出されて光合成効率の低下を引き起こす（図 3A; Sharkey 1988）。これに対し C₄ 植物では、葉内の CO₂ はまず葉肉細胞の細胞質にある PEP-カルボキシラーゼ（PEPC）の働きにより C₄ 化合物（炭素数 4 つ）として固定され、維管束鞘（クランツ）細胞に移動する。C₄ 化合物は脱炭酸酵素の働きにより分解されて、生じた CO₂ は C₃ 植物と同じように葉緑体の Rubisco により固定され C₃ 回路により糖に合成される（図 3B）。このとき維管束鞘細胞内の CO₂ 濃度は葉肉細胞間隙のそれの 10 倍にも達する（Monson et al. 2025）。このように C₄ 植物では、前半の C₄ 回路が後半の C₃ 回路に対して CO₂ 濃縮ポンプとして働くことにより Rubisco のオキシゲナーゼ反応（光呼吸）を抑制して、高い光合成能力を発揮することができる（詳しくは Taiz and Zeiger 2002, 上野 2016）。また、C₄ 回路は C₄ 化合物の脱炭酸過程に働く脱炭酸酵素の違いにより NADP-リンゴ酸酵素（NADP-ME）型、NAD-リンゴ酸酵素（NAD-ME）型、PEP カルボキシキナーゼ（PCK）型という 3 つの生化学的サブタイプに分けられている（Furbank 2011）。

このような異なる光合成代謝を行う C₃, C₄ 植物の葉は光合成ガス交換の特徴も異なる。C₃ 植物では光が強くなるとある光強度で光合成速度は飽和するが、C₄ 植物では光合成速度

はなかなか飽和せず高い光合成速度を示す。C₄植物の光合成最適温度は一般にC₃植物に比べ高い。またCO₂濃縮ポンプを持つC₄植物は、C₃植物と比べて低いCO₂濃度のもとで高い光合成を行うことができる。このためC₄植物は、乾燥ストレスに曝されたときに葉の気孔開度が減少して葉内のCO₂濃度が低下しても、高い光合成を維持することができる（詳しくはTaiz and Zeiger 2002, 上野 2016）。

表1. 日本産カヤツリグサ科植物におけるC₃, C₄種の分類的位置
(Ueno and Takeda 1992). 小笠原諸島は除く。帰化植物は除く。亜科の分類は小山（1981），属の分類はHoshino and Katsuyama (2020)による。種数は小山（1981）と初島（1975）より算出。C₃, C₄種の種数はこの研究で光合成型を決定した種数を示す。

亜科, 連, 属	種数	C ₃ 種	C ₄ 種
Cyperoideae			
Scirpeae	28	26	0
Fimbristylideae			
<i>Bulbostylis</i>	2	0	2
<i>Eleocharis</i>	19	17	1
<i>Fimbristylis</i>	22	0	21
Cypereae			
<i>Cyperus</i>	38	4	33
Rhynchosporoideae			
<i>Rhynchospora</i>	8	7	1
Other genera	6	6	0
Scleroideae			
Sclerieae	8	8	0
Caricoideae			
Cariceae	184	175	0
合計	315	243	58

2. C₄植物はどの科に見られるのか

C₄植物の発見以来、高等植物のどのグループにC₄植物が出現しているのかが調査されてきた。その結果、被子植物のうち3%（双子葉16科単子葉3科の約8100種）がC₄種と見積もられている（Sage 2016）。これらのC₄種は62%がイネ科、16%がカヤツリグサ科、22%が双子葉植物である。双子葉の中ではアカザ科、ヒユ科、キク科等に多くのC₄植物が見られる。一つの科が全てC₄種から構成されているものではなく、一つの属の中にC₃種とC₄種が混在しているものも少なくない。シダ植物や裸子植物にはC₄植物は見つかっていない。また、一部のトウダイグサ属植物を除いて木本性のC₄植物は知られていない。イネ

科における C₄種の出現を見てみると、PACMAD 分岐群の各亜科（キビ亜科、ダンチク亜科、スズメガヤ亜科、Micrairoideae, Aristidoideae, Danthonoideae）に C₄種が含まれており、このうちスズメガヤ亜科は全種が C₄型である。一方、BEP 分岐群（タケ亜科、イネ亜科、イチゴツナギ亜科）は全て C₃種から構成されている（Grass Phylogeny Working Group II 2012）。

3. カヤツリグサ科における C₄植物の分類学的位置

Bruhl and Wilson (2007) は、これまでに報告された文献データを基にカヤツリグサ科における C₃, C₄種の分類学的位置を調査した。それによると、本科の 107 属のうち 91 属が C₃種のみ、11 属が C₄種のみ、*Abildgaardia*、カヤツリグサ属 (*Cyperus*)、ハリイ属 (*Eleocharis*)、テンツキ属 (*Fimbristylis*) およびイヌノハナヒゲ属 (*Rhynchospora*) の 5 属が同一属内に C₃種と C₄種を含んでいるとした。対象とした 1474 種のうち C₃種は 938 種 (63%)、C₄種は 527 種 (36%) で、そのほかハリイ属の 9 種は後に述べるように C₃-C₄中間植物あるいは光合成型変換植物であった。なお、カヤツリグサ科では CAM (ベンケイソウ型有機酸代謝) 植物は見つかっていない。次に、Ueno and Takeda (1992) が日本産カヤツリグサ科植物の光合成型を調べた結果を表 1 に示す。日本に分布する 315 種のうち（小山 1981 と初島 1975 より算出した種数。帰化植物は除く）301 種の光合成型が調査され、その結果は C₃種 243 種 (81%)、C₄種 58 種 (19%) であった。小山（1981）の分類に従えば、C₄種は Cyperoideae 亜科の Fimbristylidæ、Cypereæ、Rhynchosporæ の 3 連 (tribe) に見られる。ハリイ属ではカヤツリマツバイ (*E. retroflexa* ssp. *chaetaria*) のみが、イヌノハナヒゲ属ではイガクサのみが C₄型で、他は C₃型であった。一方、カヤツリグサ属ではタマガヤツリ、ヒナガヤツリ、コアゼガヤツリ、ミズハナビの 4 種が C₃型で、他は全て C₄型であった。ちなみに帰化植物扱いとしたシュロガヤツリとメリケンガヤツリも C₃型である。本科で最大のグループであるスゲ属 (*Carex*) は全て C₃型であった。これまでの調査結果から、本科における C₄種の出現はおよそ次のように要約される。1) C₄種は Cyperoideae 亜科の中の熱帶・亜熱帯で繁栄しているグループに出現している。2) 热帶・亜熱帯を中心に分布する Mapanioideae 亜科 (Koyama 1961; 国内には分布しない) と Scleroideae 亜科には C₄種は見られない。3) 温帶・冷温帶で繁栄している Caricoideae 亜科にも C₄種は見られない (Takeda et al. 1980, Hesla et al. 1982, Takeda et al. 1985, Ueno and Takeda 1992, Bruhl and Wilson 2007)。

Sage (2016) は C₄植物の研究者の投票により農業、自然植生、及び研究上重要な 40 種の C₄植物を選出した。この「C₄植物の殿堂」入りを果たしたカヤツリグサ科植物はハマスゲ（雑草部門）、パピルス（バイオーム優先種部門）、*Eleocharis vivipara*（研究スター部門）の 3 種である。一方、イネ科は 25 種、双子葉は 12 種が選出されている。

4. カヤツリグサ科 C₄植物の葉内部構造の変異と生化学的サブタイプ

カヤツリグサ科 C₄植物の葉では、維管束を取り囲む維管束鞘の構造は複雑な変異を示す (Takeda et al. 1980, 1985, Bruhl et al. 1987, Ueno et al. 1988b, Ueno 2013)。また C₄光合成の生化学的サブタイプ（脱炭酸酵素型）も NADP-ME 型と NAD-ME 型が見られる (Ueno et al. 1986, Bruhl et al. 1987)。このような葉内部構造と生化学的機構の変異は、本科における C₄植物の出現・進化を推論していく上で重要である。現在、C₄植物は C₃植物から進化したと考えられているが (Sage et al. 2012)、C₄型の葉構造も C₃植物の葉構造をもとに構築され

てきたもので、C₃植物葉の中のある細胞が葉緑体等を発達させて C₄植物に見られる維管束鞘（クランツ）細胞を形成し、葉肉細胞との連携で C₄光合成（C₄回路+C₃回路）を働かせるようになったと考えられている（Sage et al. 2012, Sedelnikova et al. 2018）。

C ₃	C ₄			
		木部・師部柔細胞起源	メストム鞘細胞起源	
Non-Kranz型 NADP-ME型	NADP-ME型	 F型 <i>Bulbostylis</i> , <i>Fimbristylis</i>	 F-C中間型 <i>Rhynchospora</i>	 C型 <i>Cyperaceae</i>
	NADP-ME型	 F型 <i>Eleocharis vivipara</i>	 F亜型 (Eleocharoid) <i>Eleocharis</i>	 C亜型 (Eleocharoid) <i>Eleocharis</i>
Kranz型 NADP-ME型				

図4. カヤツリグサ科 C₃, C₄種における維管束鞘構造の変異と脱炭酸酵素型の関係。各図は大維管束の構造を示し、維管束鞘の外側にある葉肉細胞は省略している。ハリイ属については稈の維管束鞘を示す。また、それぞれの型の代表的な分類群が示されている。F型, Fimbristyloid; C型, Chlorocyperoid; R型, Rhynchosporoid, F亜型, Sub-fimbristyloid; C亜型, Sub-chlorocyperoid. PS, 柔組織鞘; MS, メストム鞘; KS, クランツ鞘; MV, 後生木部導管。

カヤツリグサ科 C₃植物の葉では、維管束は2層の維管束鞘により取り囲まれており、その外側に葉肉細胞が配列している（図1A；図4では省略）。外側の維管束鞘を柔組織鞘（parenchyma sheath）、内側のそれをメストム鞘（mestome sheath）と呼び、前者は少量の葉緑体を含むが、後者は葉緑体を欠く。カヤツリグサ科のC₄型葉構造は維管束鞘の構造の違いにより Fimbristyloid (F)、Chlorocyperoid (C)、Rhynchosporoid (R) という3つの基本型に分けられる（図4, Takeda et al. 1980, Ueno et al. 1988b）。F型とC型ではメストム鞘の内側に葉緑体を含むクランツ細胞（図1C）が鞘を形成する。F型ではメストム鞘の外側に葉緑体を含む柔組織鞘があるが、C型ではそれを欠く。つまりF型では3層、C型では2層の維管束鞘を持っている。一方、R型ではメストム鞘が大型化して多量の葉緑体を含みクランツ細胞の鞘を形成する。その外側の柔組織鞘は部分的に退化しており、不完全な鞘である。F型とC型のクランツ細胞は維管束の木部・師部柔細胞に、R型のクランツ細胞はメストム鞘細胞に由来していると考えられている。いずれの場合も維管束鞘の外側を放射状に配列した葉肉細胞が取り囲む（図1B；図4では省略）。なお、柔組織鞘はC₄光合成機能上は葉肉細胞と同じ働きをしている。本科C₄種の多くはこれら3つの構造のいずれかを持ち（図4）、生化学的なサブタイプはNADP-ME型である（Ueno et al. 1986, Bruhl et al.

1987)。しかし、イヌノハナヒゲ属とハリイ属のC₄種ではこれらの構造の中間型や亜型が見つかっている。

イヌノハナヒゲ属のC₄種では、R型を持つもの（アジア、オーストラリア、アフリカ、中南米に分布、イガクサなど）とF型とC型の中間的な構造（F-C intermediate）を持つもの（中南米に分布）が見られる（図4; Ueno and Koyama 1987）。この結果はクランツ細胞の起源が異なるC₄種群が同一属内に存在していること、すなわち属内でC₃型からC₄型への独立した進化が起こったことを示している。しかし、サブタイプはとともにNADP-ME型である（Ueno 2013, Martins et al. 2015）。より複雑なC₄型の進化が起こっているのはハリイ属である（図4; Ueno et al. 1989）。本属は葉身が退化し桿が光合成を行うが、その光合成組織構造はF型（*E. vivipara*）、F亜型（*E. retroflexa*など）、C亜型（*E. baldwinii*など）の3つが見られる（Ueno et al. 1989）。F型とC型では後生木部道管はメストム鞘と接しているが、F亜型とC亜型では両者は接することではなくその間にクランツ細胞が介在する。Bruhl et al. (1987) はこの点を重視して、これら2つの亜型を区別せずに一括してEleocharoid型と名づけている。驚いたことに、本属のC₄種はいずれもNAD-ME型である（Bruhl et al. 1987, Ueno et al. 1988a, Ueno and Samejima 1989）。C₄植物の進化においてC₃植物のどの細胞をクランツ細胞に分化させるのか、そのときどの生化学的サブタイプを選択するのか、それらの因果関係や分子機構は分かっていない（Sedelnikova et al. 2018）。

5. カヤツリグサ科 C₃, C₄植物の生理生態的特性と地理的分布

カヤツリグサ科のC₄植物は他科のC₄植物とはかなり異なる生態的特性を持つ。イネ科C₄植物が優占している生育環境は、典型的には熱帯・亜熱帯のサバンナ草原であろう。双子葉C₄植物は、アカザ科のように乾燥地や塩生環境に生育するものが多い（Sage et al. 2018）。これに反し、カヤツリグサ科C₄植物の多くは湿潤環境に生育する。表2は日本産カヤツリグサ科植物の生育地を調査した結果である（Ueno and Takeda 1992）。C₃種は湿生が58%、森林生が25%で、中生、乾生、塩生はあまり多くない。一方、C₄種では湿生が75%と多い一方、森林生は見られない。この傾向は日本以外の地域の本科植物でも認められる（Ueno and Koyama 1987, Li et al. 1999）。

表2. 日本産カヤツリグサ科 C₃, C₄種の生育地 (Ueno and Takeda 1992)

光合型	湿生	中生	乾生	塩生	森林生
C ₃ 種	130 (58%)	23 (10%)	8 (4%)	7 (3%)	57 (25%)
C ₄ 種	41 (75%)	7 (13%)	3 (6%)	4 (7%)	0
総数	171 (61%)	30 (11%)	11 (4%)	11 (4%)	57 (20%)

このような生態的特性を持つカヤツリグサ科C₄植物はどのような光合成ガス交換を行なっているのであろうか。現在のところ、この点について調査した研究は少ないが、ダブリン大学のグループがカヤツリグサ属 (*Cyperus*) のC₃, C₄種の光合成ガス交換特性を調べた結果を表3に示した。光合成速度はC₄種がC₃種よりも高い。一方、通常の大気CO₂濃度（約400 μmol mol⁻¹）における葉肉細胞間隙CO₂濃度はC₄種がC₃種よりも低い。従ってカヤツリグサ属C₄種は低い葉内部CO₂濃度下でC₄回路の働きにより高い光合成速度を発

揮しているといえよう。また、光合成水利用効率（光合成速度÷蒸散速度）も他科のC₄植物のように高く、乾燥にも有利な特性を保持している。C₄植物はC₄回路の働きによりC₃植物に比べ高い光合成窒素利用効率（光合成速度÷葉内窒素含量）を示すことが知られているが（Togawa-Urakoshi and Ueno 2022, Monson et al. 2025）、これについてもカヤツリグサ属C₄種はC₃種よりも高い。こうして見ると、カヤツリグサ科C₄植物の多くは湿潤環境に生育しているものの、他科のC₄植物と類似した光合成特性を持っているように見える。カヤツリグサ科C₄植物の多くは水分の豊富な環境に生育していることから、水分環境よりもむしろ貧栄養土壌への適応と見ることもできよう（Jones 1988, Li et al. 1999）。しかし、生育期間中に乾燥ストレスを受けたとき、C₄種が持つ高い水利用効率は有利に働くのかもしれない。

現在、C₄植物は熱帯・亜熱帯地域を中心に地球の全陸上面積の18%を占有し、陸上光合成の23%を遂行しているという（Still et al. 2003）。どのような気候要因がC₄植物のマクロな分布を規定しているのであろうか。北米大陸におけるC₄種の地理的分布と気候要因との関係を調べたところ、イネ科とカヤツリグサ科では生育期間の温度要因が（Teeri et al. 1980）、双子葉植物では水分要因（水分蒸発量など）が強く関わっていることが示された（Stowe and Teeri 1978）。日本付近におけるカヤツリグサ科C₄種の地理的分布についても、温度要因が関わっていることが明らかとなっている（Ueno and Takeda 1992）。C₄型のカヤツリグサ科植物は年平均気温が低くなるほど減少するが、C₃型のスゲ亜科はこれとは逆の分布パターンを示す。

表3. カヤツリグサ属のC₃, C₄種における光合成ガス交換特性の比較

生理形態的特性	C ₃ 種	C ₄ 種	文献
光合成速度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	18*	22~27	Jones (1988)
細胞間隙CO ₂ 濃度 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	350	240	Li (1993)
葉の気孔密度 (no. mm^{-2})	210~266	65~113	Li and Jones (1994)
光合成水利用効率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$)	1.7*	3.9~5.6	Jones (1988)
光合成窒素利用効率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g N}^{-1} \text{ s}^{-1}$)	13~18	20~28	Li (1993)

*ヒメガマ（ガマ科；C₃種）の値。

6. 水陸両生植物 *Eleocharis vivipara* におけるC₃, C₄光合成型の変換

一般に植物は一つの光合成型を用いて光合成代謝を遂行する（例えばイネはC₃型、トウモロコシはC₄型）。しかし、ハリイ属の水陸両生植物 *Eleocharis vivipara* は陸上ではC₄型、沈水中ではC₃型の光合成組織（稈）を発生させることができる（図5, Ueno et al. 1988a）。これは単一の植物が生育環境の違いによりC₃型とC₄型を発現する唯一の例である（Ueno 2001）。*Eleocharis vivipara* は北米南東部の湿地やクリークに自生する。陸生型の稈はKranz型構造を持ちC₄型の光合成代謝を行うが、水生型の稈ではnon-Kranz型構造を持ちC₃型の光合成代謝を働かせる。陸生型の稈ではPEPC等のC₄光合成関連酵素の活性が高いが、水生型の稈ではこれが低下しRubisco等のC₃光合成関連酵素の活性が相対的に高くなる（Ueno et al. 1988a）。酵素活性の調節は主に酵素遺伝子の転写調節による（Agarie et al. 1997,

2002)。*Eleocharis vivipara* を沈水下で育てると、しばしば水面にある穂の先から貫生により新しい気相稈が発生していくが、このとき互いに繋がった水中稈はC₃型、気相稈はC₄型を示す (Agarie et al. 2002)。水生型に植物ホルモンのアブシジン酸を処理するか、塩ストレスを加えるとC₃型からC₄型の発現が誘導できる (Ueno 1998, Takao et al. 2022, 図5)。また、陸生型にジベレリンを処理すると、「non-Kranz型構造」を持ちながら高いC₄酵素活性を保持するという、自然ではありえない稈を誘導できる (Suizu et al. 2021)。現在、イネ等のC₃型作物に遺伝子操作によりC₄光合成特性を導入して光合成能力と収量を飛躍的に向上させようとする国際的なプロジェクト研究が推進されている (Beerling 2015, Sedelnikova et al. 2018, Furbank et al. 2023)。*Eleocharis vivipara* はC₄光合成特性の発現調節機構を解明するためのモデル植物として注目されている (Harada et al. 2018)。なお、ハリイ属の水陸両生植物には外見が類似しているが、光合成特性が異なるものがあり (*E. baldwinii*, *E. retroflexa*; Ueno 2001)、種の同定には注意が必要である。

7. 大気CO₂濃度の地史学的変遷とC₄植物の進化

C₄植物はなぜC₃植物から進化したのか、古地球環境との関係から多くの興味が持たれている (Beerling 2015)。Ehleringer et al. (1991) は、C₄植物の進化は過去3500万年における大気CO₂濃度の減少に対応して起こったとする「炭素枯渇仮説」を提唱した。始新世の3500万年前までは大気CO₂濃度は900 ppm ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) を超えていたが、その後現代の濃度(産業革命前で約280 ppm)まで減少した (Sage et al. 2012, Beerling 2015)。C₃植物ではCO₂はRubiscoのカルボキシラーゼ反応によって固定されるが、現在の大気条件(CO₂/O₂分圧比)では固定された炭素の一部は同酵素のオキシゲナーゼ反応により光呼吸として失われる(図3A)。しかし、C₄植物ではC₄回路の働きにより維管束鞘細胞内のCO₂濃度が上昇し、Rubiscoの光呼吸活性は抑えられる(図3B)。すなわち、大気CO₂濃度の減少に対して光呼吸を抑制するためにC₄回路が進化したと考えられている。このとき、高温、強光、低湿度、土壤乾燥、塩ストレスは光呼吸活性を高めることから、C₄植物の進化を促進した環境要因と考えられている (Sage et al. 2012, 2018)。

C₄回路の進化は被子植物の19科の中で少なくとも66回独立して起こったと見積もられており、最も早くC₄植物が出現したのはイネ科のスズメガヤ亜科において約3000万年前(漸新世)という (Sage et al. 2012)。では、カヤツリグサ科の中でC₄植物はいつごろ現れ

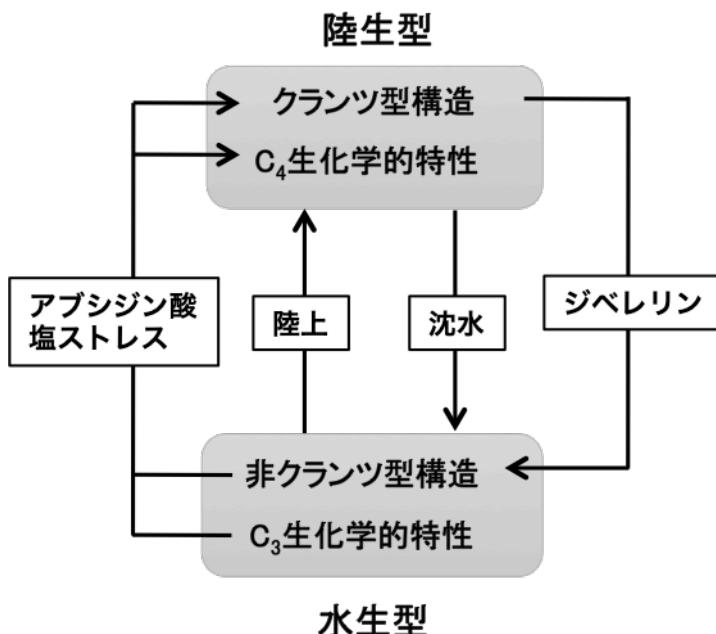


図5. 水陸両生植物 *Eleocharis vivipara* におけるC₃, C₄光合成特性の発現調節.

たのであろうか。PEPC 酵素遺伝子の解析から、本科の中で C₄ 植物は少なくとも 5 回独立して進化しており、最初 *Bulbostylis* 分岐群において 1000~2000 万年前（中新生）に、その他の分岐群においては 1200 万年前以降に起こったと推定している（Besnard et al. 2009）。一方、ハリイ属のより詳細な解析では、本属では C₄ 植物の進化が少なくとも 3 回起こったと推定された（Roalson et al. 2010）。

それでは、C₄ 植物は C₃ 植物からどのような過程を経て生まれてきたのであろうか。植物の光合成型を調べていくと、稀ではあるが両者の中間的な特徴を持つ植物（C₃-C₄ 中間植物と呼ぶ）が見つかる。中間の程度も種によって異なり、C₃ 型に近いものから C₄ 型に近いものまで見られる。詳細は省くが、これらの比較解析から C₃ 植物から C₄ 植物への進化過程が推論されている（Sage et al. 2012, Mercado and Studer 2022）。カヤツリグサ科でもハリイ属で C₃-C₄ 中間植物が見つかっているが（Ueno et al. 1989, Bruhl and Perry 1995, Roalson et al. 2010）、その他の属にも存在していることが十分に予想される。

8. 残された課題

カヤツリグサ科における C₃, C₄ 種の分類学的位置はほぼ明らかになったが、本科における C₄ 種群の系統進化はまだ十分には検討されていない。一方、C₃-C₄ 中間種の調査が進んでないため、本科における C₃ 植物から C₄ 植物への進化の過程がどのようなものであったのかは分かっていない。また、なぜ本科 C₄ 植物の多くは湿生なのかは大きな謎として残る（Jones 1988, Ueno and Takeda 1992, Sage et al. 2018）。この解明には光合成ガス交換や成長特性等の生理生態学的解析が必要となるが、これまでのところ研究はパピルス等の一部のカヤツリグサ属植物に限られており十分ではない（表 3）。C₃-C₄ 中間植物や光合成特性の研究を行うには生植物を用いた解析が不可欠となるが、植物材料の入手等、研究者間の協力が必要であろう。

謝辞

カヤツリグサ科植物の光合成型を研究するに当たり、ニューヨーク植物園（NYBG）アジア研究部長、故小山鐵夫先生には NYBG で研究する機会を与えて頂くとともに、その後も心温まる援助をして頂いた。この場をかりてお礼申し上げるとともに、御冥福を心からお祈りします。本稿の概要は第 1 回すげの会大会で発表した。文章にするよう依頼されながら、多くの時間を要したことをお詫びします。

参考文献

- Agarie, S., Kai, M., Takatsuji, H. and Ueno, O. 1997. Expression of C₃ and C₄ photosynthetic characteristics in the amphibious plant *Eleocharis vivipara*: structure and analysis of the expression of isogenes for pyruvate, orthophosphate dikinase. Plant Mol. Biol. **34**: 363–369.
- Agarie, S., Kai, M., Takatsuji, H. and Ueno, O. 2002. Environmental and hormonal regulation of gene expression of C₄ photosynthetic enzymes in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*. Plant Sci. **163**: 571–580.
- Beerling, D. (西田佐知子訳) 2015. 植物が出現し、気候を変えた, pp. 1–297. みすず書房, 東京.

- Besnard, G. A., Muasya, M., Russier, F., Roalson, E. H., Salamin, N. and Christin, P. A. 2009. Phylogenomics of C₄ photosynthesis in sedge (Cyperaceae): multiple appearances and genetic convergence. *Mol. Biol. Evol.* **26**: 1909–1919.
- Bruhl, J. J., Stone, N. E. and Hattersley, P. W. 1987. C₄ acid-decarboxylation enzymes and anatomy in sedges (Cyperaceae): first record of NAD-malic enzyme species. *Aust. J. Plant Physiol.* **14**: 719–728.
- Bruhl, J. J. and Perry, S. 1995 Photosynthetic pathway-related ultrastructure of C₃, C₄, and C₃-like C₃–C₄ intermediate sedges (Cyperaceae), with special reference to *Eleocharis*. *Aust. J. Plant Physiol.* **22**: 521–530.
- Bruhl, J. J. and Wilson, K. L. 2007. Towards a comprehensive survey of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in Cyperaceae. *Aliso* **23**: 99–148.
- Ehleringer, J. R., Sage, R. F., Flanagan, L. B. and Pearcy, R. W. 1991. Climate change and the evolution of C₄ photosynthesis. *Trends Ecol. Evol.* **6**: 95–99.
- Furbank, R. T. 2011. Evolution of the C₄ photosynthetic mechanism: are there really three C₄ acid decarboxylation types? *J. Exp. Bot.* **62**: 3103–3108.
- Furbank, R., Kelly, S., von Caemmerer, S. 2023. Photosynthesis and food security: the evolution story of C₄ rice. *Photosynth. Res.* **158**: 121–130.
- Grass Phylogeny Working Group II. 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C₄ origins. *New Phytol.* **193**: 304–312.
- Haberlandt, G. 1884. *Physiologische Pflanzenanatomie (Physiological Plant Anatomy)*. Macmillan Co., Ltd., London.
- Harada, D., Yamamoto, K. T., Izui, K. and Akita, M. 2018. *De novo* short read assembly and functional annotation of *Eleocharis vivipara*, a C₃/C₄ interconvertible sedge plant. *Environ. Control Biol.* **56**: 81–87.
- 初島住彦 1975. 琉球植物誌. 沖縄生物教育研究会, 那覇.
- Hesla, B. I., Tieszen, L. L. and Imbamba, S. K. 1982. A systematic survey of C₃ and C₄ photosynthesis in the Cyperaceae of Kenya, East Africa. *Photosynthetica* **16**: 196–205.
- Hoshino, T. and Katsuyama, T. 2020. Cyperaceae: key to the genera. In: Iwatsuki, K., Boufford, D. E. and Ohba, H. (eds.), *Flora of Japan, IVa Angiospermae, Monocotyledoneae (a)*, pp. 225–226. Kodansha, Tokyo.
- Jones, M. B. 1988. Photosynthetic responses of C₃ and C₄ wetland species in a tropical swamp. *J. Ecol.* **76**: 253–262.
- Koyama, T. 1961. Classification of the family Cyperaceae (I). *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo III*, **8** (3): 37–148.
- 小山鐵夫 1978. カヤツリグサ科. 朝日百科, 世界の植物 **8**: 2073–2092.
- 小山鐵夫 1981. カヤツリグサ科. In: 北村四郎, 村田源, 小山鐵夫 (共著), 原色日本植物図鑑. 草本編 III 単子葉類, pp. 210–303. 保育社, 大阪.
- Li, M. 1993. Leaf photosynthetic nitrogen-use efficiency of C₃ and C₄ *Cyperus* species. *Photosynthetica* **29**: 117–130.
- Li, M.-R. and Jones, M. B. 1994. Kranzkette, a unique C₄ anatomy occurring in *Cyperus japonicus*. *Photosynthetica* **30**: 117–131.

- Li, M.-R., Wedin, D. A. and Tieszen, L. L. 1999. C₃ and C₄ photosynthesis in *Cyperus* (Cyperaceae) in temperate eastern North America. *Can. J. Bot.* **77**: 209–218.
- Martins, S., Machado, S. R. and Scatena, V. L. 2015. An overview about ultrastructure of Kranz anatomy in Cyperaceae (Poales). *Rodriguesia* **66**: 633–543.
- Mercado, M. A. and Studer, A. J. 2022. Meeting in the middle: Lessons and opportunities from studying C₃-C₄ intermediates. *Annu. Rev. Plant Biol.* **73**: 43–65.
- Monson, R. K., Li, S., Ainsworth, E. A., Fan, Y., Hodge, J. G., Knapp, A. K., Leakey, A. D. B., Lombardozzi, D., Reed, S. C., Sage, R. F., Smith, M. D., Smith, N. G., Still, C. J. and Way, D. A. 2025. C₄ photosynthesis, trait spectra, and the fast-efficient phenotype. *New Phytol.* **246**: 879–893.
- Roalson, E. H., Hinchliff, C. E., Trevisan, R. and da Silva, C. R. M. 2010. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C₄ photosynthesis origins and patterns of diversification in the spikerushes. *Syst. Bot.* **35**: 257–271.
- Sage, R. F. 2016. A portrait of the C₄ photosynthetic family on the 50th anniversary of its discovery: species number, evolutionary lineages, and Hall of Fame. *J. Exp. Bot.* **67**: 4039–4056.
- Sage, R. F., Kocacinar, F. and Sage, T. L. 2012. Photorespiration and the evolution of C₄ photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* **63**: 19–47.
- Sage, R. F., Monson, R. K., Ehleringer, J. R., Adachi, S. and Pearcy, R. W. 2018. Some like it hot: the physiological ecology of C₄ plant evolution. *Oecologia* **187**: 941–966.
- Sedelnikova, O. V., Hughes, T. E. and Langdale, J. A. 2018. Understanding the genetic basis of C₄ Kranz anatomy with a view to engineering C₃ crops. *Annu. Rev. Genet.* **52**: 249–270.
- Sharkey, T. D. 1988. Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiol. Plant.* **73**: 147–152.
- Still, C. J., Berry, J. A., Collatz, G. J. and DeFries, R. S. 2003. Global distribution of C₃ and C₄ vegetation: Carbon cycle implications. *Glob. Biogeochem. Cycles* **17**: 1–14.
- Stowe, L. G. and Teeri, J. A. 1978. The geographic distribution of C₄ species of the dicotyledonae in relation to climate. *Amer. Natur.* **112**: 609–623.
- Suizu, Y., Takao, K. and Ueno, O. 2021. Gibberellic acid induces non-Kranz anatomy with C₄-like biochemical traits in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*. *Planta* **254**: 10 doi: 10.1007/s00425-021-03662-9
- Taiz, L. and Zeiger, E. (西谷和彦・島崎研一郎監訳) 2002. テイツ・ザイガー植物生理学, pp. 1–679. 培風館, 東京.
- Takao, K., Shirakura, H., Hatakeyama, Y. and Ueno, O. 2022. Salt stress induces Kranz anatomy and expression of C₄ photosynthetic enzymes in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*. *Photosynth. Res.* **153**: 93–102.
- Takeda, T., Ueno, O. and Agata, W. 1980. The occurrence of C₄ species in the genus *Rhynchospora* and its significance in Kranz anatomy of the Cyperaceae. *Bot. Mag. (Tokyo)* **93**: 55–65.
- Takeda, T., Ueno, O., Samejima, M. and Ohtani, T. 1985. An investigation for the occurrence of C₄ photosynthesis in the Cyperaceae from Australia. *Bot. Mag. (Tokyo)* **98**: 393–411.
- Teeri, J. A., Stowe, L. G. and Livingstone, D. A. 1980. The distribution of C₄ species of the Cyperaceae in North America in relation to climate. *Oecologia* **47**: 307–310.

- Togawa-Urakoshi, Y. and Ueno, O. 2022. Photosynthetic nitrogen- and water-use efficiencies in C₃ and C₄ subtype grasses grown under two nitrogen supply levels. *Plant Prod. Sci.* **25**: 183–194.
- Ueno, O. 1998. Induction of Kranz anatomy and C₄-like biochemical characteristics in a submerged amphibious plant by abscisic acid. *Plant Cell* **10**: 571–583.
- Ueno, O. 2001. Environmental regulation of C₃ and C₄ differentiation in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*. *Plant Physiol.* **127**: 1524–1532.
- Ueno, O. 2013. Ultrastructure and carbon isotope ratios of leaves in C₄ species of *Rhynchospora* (Cyperaceae) that differ in the location of Kranz cells. *Int. J. Plant Sci.* **174**: 702–709.
- 上野 修 2016. 光合成. In: 平沢 正・大杉 立 (編著), 作物生産生理学の基礎, pp. 65–83. 農文協, 東京,
- Ueno, O. and Koyama, T. 1987. Distribution and evolution of C₄ syndrome in *Rhynchospora* (Rhynchosporaceae-Cyperaceae). *Bot. Mag. (Tokyo)* **100**: 63–85.
- Ueno, O. and Samejima, M. 1989. Structural features of NAD-malic enzyme type C₄ *Eleocharis*: an additional report of C₄ acid decarboxylation types of the Cyperaceae. *Bot. Mag. (Tokyo)* **102**: 393–402.
- Ueno, O., Samejima, M., Muto, S. and Miyachi, S. 1988a. Photosynthetic characteristics of an amphibious plant, *Eleocharis vivipara*: expression of C₄ and C₃ modes in contrasting environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **85**: 6733–6737.
- Ueno, O., Samejima, M. and Koyama, T. 1989. Distribution and evolution of C₄ syndrome in *Eleocharis*, a sedge group inhabiting wet and aquatic environments, based on culm anatomy and carbon isotope ratios. *Ann. Bot.* **64**: 425–438.
- Ueno, O. and Takeda, T. 1992. Photosynthetic pathways, ecological characteristics, and the geographical distribution of the Cyperaceae in Japan. *Oecologia* **89**: 195–203.
- Ueno, O., Takeda, T. and Maeda, E. 1988b. Leaf ultrastructure of C₄ species possessing different Kranz anatomical types in the Cyperaceae. *Bot. Mag. (Tokyo)* **101**: 141–152.
- Ueno, O., Takeda, T. and Murata, T. 1986. C₄ acid decarboxylating enzyme activities of C₄ species possessing different Kranz anatomical types in the Cyperaceae. *Photosynthetica* **20**: 111–116.