

【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。イネ科は稲、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繊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、イネ科を初めとする熱帯・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、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

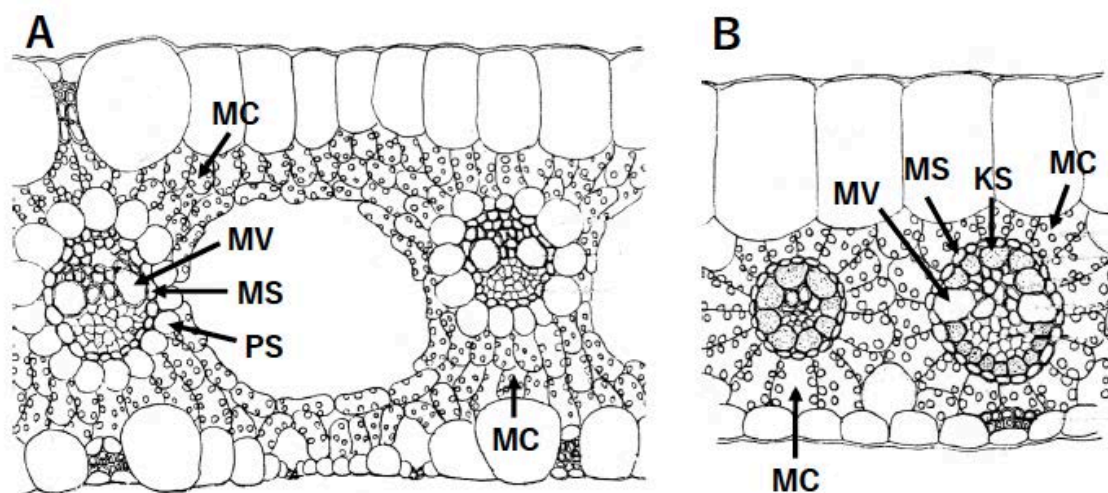


図 1. カヤツリグサ科の C_3 , C_4 植物における葉の内部構造. A, タマガヤツリ (non-Kranz, C_3 型); B, ヒメクグ (Kranz, C_4 型). MC, 葉肉細胞; PS, 柔組織鞘; MS, メストム鞘; KS, クランツ鞘; MV, 後生木部導管.

カヤツリグサ科の C_3 植物と C_4 植物の葉の内部構造を示す。 C_3 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、 C_4 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、 C_4 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。

C_3 植物では、 CO_2 は葉肉細胞に取り込まれると、葉緑体にあるリブローズ-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 C_3 化合物 (炭素数 3 つ) として固定され、 C_3 (カルビン・ベンソン) 回路の中で糖に合成される (図 3A)。現在の気候条件では、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

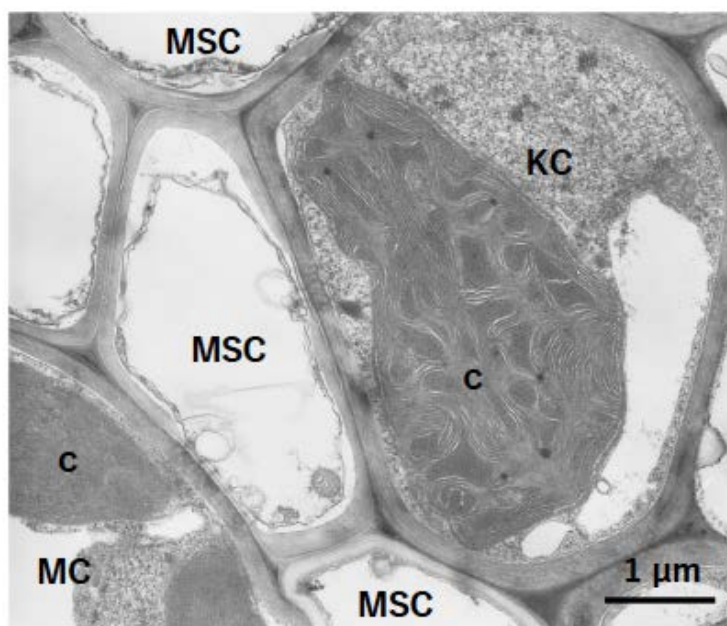


図 2. キンガヤツリ (C_4 型) の維管束鞘 (Kranz) 細胞と葉肉細胞 (Ueno et al. 1988b). MC, 葉肉細胞; MSC, メストム鞘細胞; KC, クランツ細胞; c, 葉緑体.

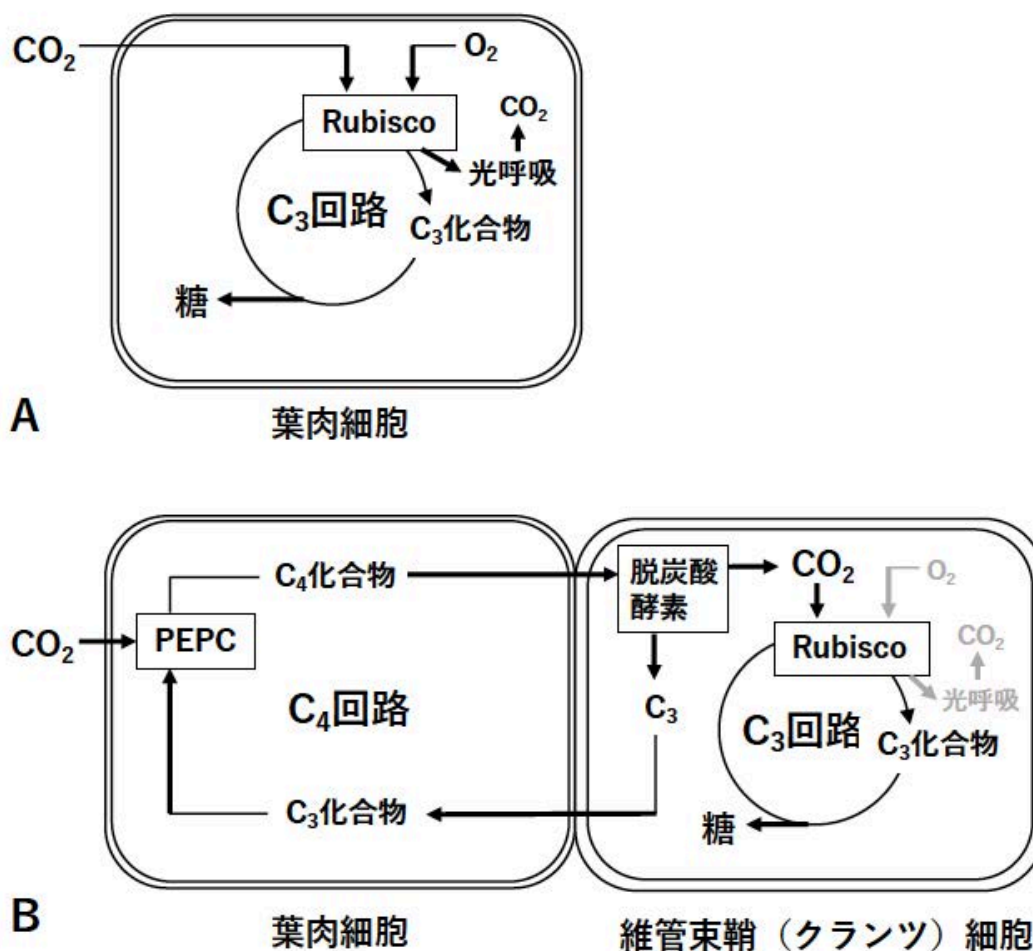


図3. C_3 , C_4 植物における光合成・光呼吸代謝機構の比較. A, C_3 光合成; B, C_4 光合成. C_4 光合成では光呼吸は抑えられている. Rubisco, リブロース-1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ・オキシゲナーゼ; PEPC, PEP カルボキシラーゼ.

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 C_4 植物では、葉内の CO_2 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 C_4 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。 C_4 化合物は脱炭酸酵素の働きにより分解されて、生じた CO_2 は C_3 植物と同じように葉緑体の Rubisco により固定され C_3 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 CO_2 濃度は葉肉細胞間隙のその 10 倍にも達する (Monson et al. 2025)。このように C_4 植物では、前半の C_4 回路が後半の C_3 回路に対して CO_2 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、 C_4 回路は C_4 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 C_3 , C_4 植物の葉は光合成ガス交換の特徴も異なる。 C_3 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、 C_4 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
Rhynchosporae			
<i>Rhynchospora</i>	8	7	1
Other genera	6	6	0
Sclerioideae			
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 Cyperioideae 亜科の Fimbristylideae、Cypereae、Rhynchosporae 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 種の出現はおおよそ次のように要約される。1) C₄ 種は Cyperioideae 亜科の中の熱帯・亜熱帯で繁栄しているグループに出現している。2) 熱帯・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 Sclerioideae 亜科には C₄ 種は見られない。3) 温帯・冷温帯で繁栄している 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、 C_3 植物葉の中のある細胞が葉緑体等を発達させて C_4 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 C_4 光合成（ C_4 回路+ C_3 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）。

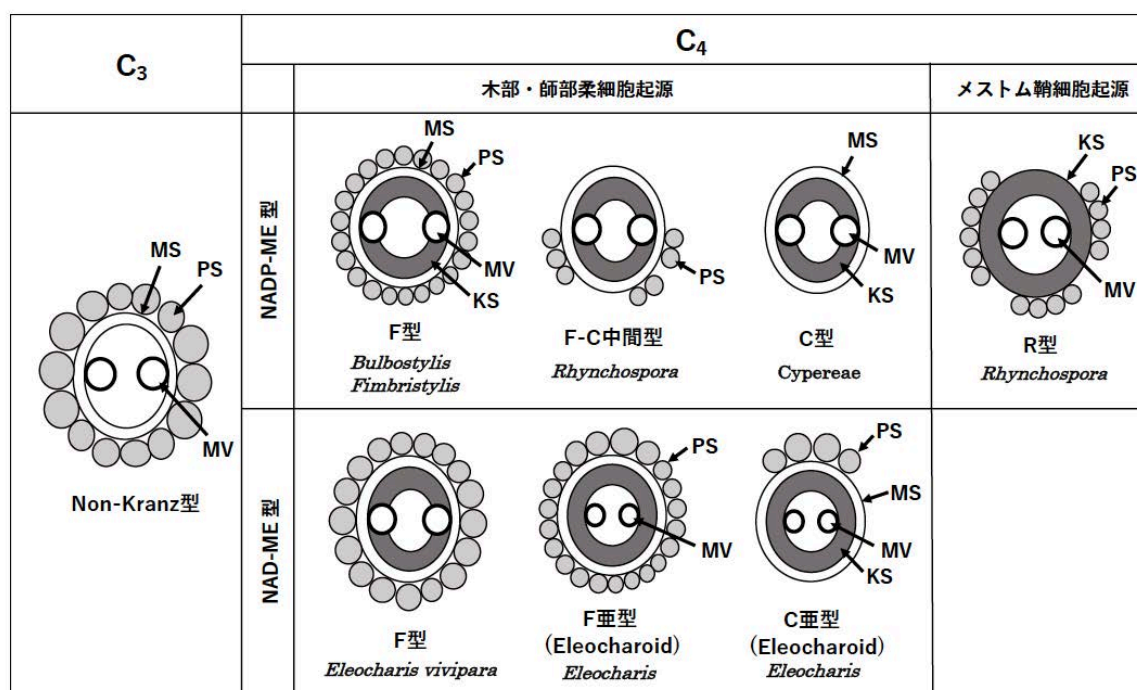


図 4. カヤツリグサ科 C_3 , C_4 種における維管束鞘構造の変異と脱炭酸酵素型の関係. 各図は大維管束の構造を示し、維管束鞘の外側にある葉肉細胞は省略している. ハリイ属については稈の維管束鞘を示す. また、それぞれの型の代表的な分類群が示されている. F 型, Fimbristylis; C 型, Chlorocyperoid; R 型, Rhynchosporoid, F 垂型, Sub-fimbristylis; C 垂型, Sub-chlorocyperoid. PS, 柔組織鞘; MS, メストム鞘; KS, クランツ鞘; MV, 後生木部導管.

カヤツリグサ科 C_3 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 C_4 型葉構造は維管束鞘の構造の違いにより Fimbristylis (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 C_4 光合成機能上は葉肉細胞と同じ働きをしている。本科 C_4 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た。

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）

光合成型	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っているのでしょうか。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くるが、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。

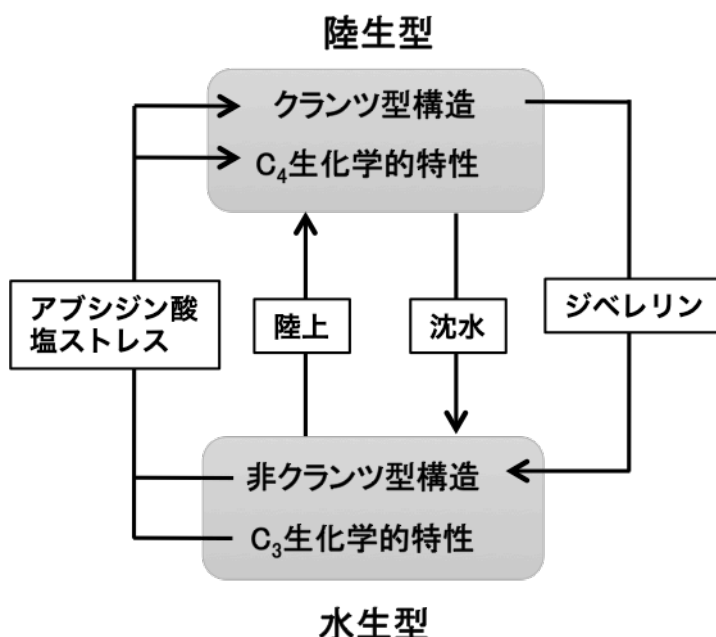


図 5. 水陸両生植物 *Eleocharis vivipara* における C₃, C₄ 光合成特性の発現調節。

7. 大気 CO₂ 濃度の地史的変遷と 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を持たれている (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、土壌乾燥、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

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（中新世）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 中間植物が見つまっているが（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らう。

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ますとともに、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. Kranzketten, 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* (Rhynchosporaeae-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.