

C₄ 植物のきた道

農研機構農業環境変動研究センター
生物多様性研究領域

吉村 泰幸

光合成の始まりと C₃ 植物

植物は、太陽から放出される光エネルギーを使って、地球上の二酸化炭素と水を材料にして、炭水化物をつくる。このしくみが光合成である。我々は、この反応過程で放出される酸素を使って呼吸し、植物が光合成によって生産した炭水化物を直接あるいは間接的に摂り、過去の植物が変化した化石燃料を使って生活している。人間だけでなく、地球上のすべての生き物は、太陽エネルギーを光合成によって変換したエネルギーに依存して生きている。

地球上の最初の光合成は、約 36 億年前に出現した細菌によるもので、水を使わず硫化水素を使うものだったらしい。その後、比較的どこにでもある水を利用し、酸素を発生するシアノバクテリアが出現した。この微生物が繁殖し、酸素が増え、紫外線を吸収するオゾン層が形成されると、生物は海から陸上へ進出する。シアノバクテリアは、藍藻ともよばれる原核生物であるが、進化の過程で真核生物の祖先に共生し、植物が持つ葉緑体になったとされている。最初の陸上植物の化石は、約 4 億 2500 万年前の英国ウェールズで発見された 1 本あるいは枝分かれした茎のみを持つクックソニアと考えられている (Lang 1937)。それから 6500 万年間、植物の爆発的な進化と多様化が続き、トクサ類、シダ類、種子植物という三つのグループが別々に進化し (Kenrick and Crane

1997)、3 億 6000 万年前の石炭紀始めまでには、葉を持つ植物が定着した。最初の植物から行われている光合成は、C₃ 型光合成という最も基本的な光合成で、葉肉細胞の葉緑体内で行われる。外気から葉の内部に取り込まれた CO₂ は、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) という酵素によって固定され、2 分子の 3-ホスホグリセリン酸が生成される。C₃ 型光合成の「C₃」とは、最初に作られたこの 3-ホスホグリセリン酸が三つの炭素原子を持つことに由来し、このような光合成回路を持つ植物を C₃ 植物と言う。イネ、コムギ、ダイズなどの作物、タンポポやセイタカアワダチソウなどの雑草、樹木など、陸上の植物の 9 割以上がこのタイプに分類される。

C₄ 植物の出現

Rubisco は、植物にとって最も重要な炭素固定酵素であり、光合成と光呼吸という二つの反応の触媒として働く。光合成と光呼吸のどちらが起こるかは二つの反応の基質、CO₂ と O₂ の相対的な濃度と温度によって決まる。大気の CO₂ 濃度が高い時代は、Rubisco は、主に光合成による CO₂ を固定する働きを行っていたが、CO₂ 濃度が低くなると、CO₂ を放出する光呼吸の割合が大きくなり、光合成の効率が低下してしまう。このような大気の CO₂ の減少に対応するため、C₃ 型光合成の前段階に CO₂ 濃縮機構を

持った C₄ 型光合成を行う C₄ 植物が進化したと考えられている。CO₂ の濃縮を行うためには、維管束鞘細胞の外側に葉肉細胞を配置するクランツ構造 (図-1)、これら 2 種類の細胞の共同作業が必要である。まず、外気から葉内に取り込まれた CO₂ は、葉肉細胞に存在するホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼという酵素によって四つの炭素原子を持つ C₄ ジカルボン酸として固定される。C₄ 型光合成の「C₄」とは、これに由来する。形成された C₄ ジカルボン酸は、葉肉細胞から維管束鞘細胞に運ばれ、そこで CO₂ が放出され、これが繰り返されることによって維管束鞘細胞内の CO₂ 濃度は、C₃ 植物の葉肉細胞の CO₂ 濃度より一桁高くなる。これによって C₄ 植物は、高い光合成能力を発揮することができる。C₄ 型光合成は、系統的関連の薄い植物群に見出され、しかも、イネ科キビ属やヒユ科ハマアカザ属、トウダイグサ科トウダイ

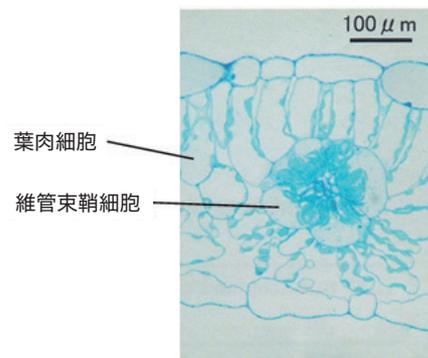


図-1 C₄ 植物 (ハゲイトウ) の葉の断面写真。維管束の周りを維管束鞘細胞が取り囲み、維管束鞘細胞は発達した葉緑体を持つ。その周りには葉肉細胞が並び、クランツ構造と呼ばれる。

表-1 C₄型光合成に関する年表

原生代	約36億年前	細菌による光合成始まる
	約30億年前	CO ₂ は現在の約100倍 シアノバクテリア出現
	5億4000万年前	
古生代	4億2500万年前	最初の陸上植物（クックソニア）出現
	2億5000万年前	
中生代	三畳紀	
	ジュラ紀	CO ₂ 濃度は現在の10~100倍
	白亜紀	6600万年前 植物は、トクサ類、シダ類、種子植物に進化
顕生代	旧成紀	2500万年前~3200万年前 C ₄ 植物発生
		約2300万年前
新生代	新成紀	1600万年前 約800万年前 約260万年前
		CO ₂ 濃度低下（現在と同程度に） C ₄ 植物が亜熱帯に広がる
	第四紀	約7500万年前 現在
		トウモロコシの栽培化始まる

グサ属など同じ属にC₃植物とC₄植物が混在していること（Bjorkmanら1971; Websterら1975）、さらには、ハマアカザ属のC₃植物とC₄植物を交配すると、繁殖能力のある雑種ができ、その雑種は、葉の解剖学的形態、酵素活性、光合成の特徴などすべての点で両親の植物の中間的なものとなること（Bjorkmanら1971）、などから、C₄植物は、C₃植物から多能的に進化したと考えられている（Brown and Smith 1972）。

C₄植物が、最初に現れた時期については諸説あるが、化石の証拠として、中新世（500~700万年前）のクランツ構造を伴う化石が発見されている（Thomassonら1986）。Foxら（2003）は、北米の大草原地帯の化石土壌から、約2300万年前にC₄植物を示す痕跡を認めている。C₄植物の原始的なキビ亜科の分子時計による推定が、最も遡るが、C₄植物が生まれたのは、2500万年から3200万年前であり、それでも陸上植物が約4億

年前に発生したことを考えれば、C₄植物の発生は比較的最近のことである（表-1）。

日本におけるC₄植物の分布

植物は、光合成の材料としてCO₂を葉の表皮にある気孔を通して取り込む際に、葉内の水分を逃がしてしまう。C₄植物は、CO₂濃縮機構のおかげで、気孔を少し開けた状態で水分の逃げ出しを抑えたまま、十分なCO₂を取り込むことができる。C₄植物がCO₂、1モルを固定するとき失う水は、400から600モルで、C₃植物の約半分であり、この差は高温でさらに広がる。さらに、C₃植物のみかけの光合成速度は、最大日射の1/2~1/4において飽和に達するのに対し、C₄植物では最大日射あるいはそれ以上にならない限り飽和せず、C₃植物より高い光合成能力を発揮することができる。では、C₄型光合成は、いかなる環境においてもC₃型光合成より有利なのだ

ろうか。実は、CO₂を濃縮するためには、余分にATPが必要で、それを光エネルギーによって作り出している。すなわち、C₄植物は、日陰の多い森林や、降水量が十分な地域より、降水量は少なくとも、日光を十分に浴びることができる草原などにおいて、最も光合成能力を発揮すると予想される。実際、C₄植物は、暖かく乾燥した気候の地域に多く分布し、低温あるいは湿潤になるにしたがって、すなわち緯度や高度が高くなると減少する（Sageら1999; Tieszenら1979）。

では、日本においては、C₄植物は何種くらい、どのような植物種が分布しているのだろうか？ このたび執筆者が公表した論文（吉村2015）では、意図的に導入した牧草やトウモロコシ等の作物を含め、全部で419種のC₄植物が国内に分布することを確認した。そのうち在来種200種、外来種219種が確認された。在来種のうち真正双子葉植物は、ハマアカザ、イソフサギ、オカヒジキ、セリバノセ



図-2 イネ科在来種

ススキ, 万葉集にも詠まれ, 秋の七草としても親しまれている。



図-3 カヤツリグサ科在来種

ヌマガヤツリ, 川岸や湿地に生育する。

ンダングサ, スナジタイゲキ, ミヤコジマニシキソウ, ニシキソウ, スベリヒユ, オキナワマツバボタン, ハマビシの10種のみであった。名前からわかるとおり, そのほとんどが海岸を生息地とする種であり, 日当たりのよい乾燥地という典型的なC₄植物が好む環境に生息していた。単子葉植物の在来種は, 190種を占め, そのうち113種がイネ科であった。万葉集でもススキ, チガヤ, ヒエなど日本在来のイネ科C₄植物を題材に詠んだ歌も多く, ススキは秋の七草にも数えられており, 昔から親しまれていたようで

ある(図-2)。真正双子葉植物と同様に, カモノハシ, オニシバのように海岸に分布している種もあるが, メヒシバ, オヒシバ, エノコログサなど路傍等でよく見られる種も多かった。また, アゼガヤ, エゾノサヤヌカグサ, ジュズダマ, カリマタガヤのように湿った草地を好む種, キシュウスズメノヒエ, チクゴスズメノヒエなど水面を覆うように生える種なども見られた。さらには, アシボソ, イヌアワ, チョウセンガリヤス, ササガヤなどは, 林縁等, 光が十分に届きにくい場所で見られる種もあった。76種を占めるカヤ

ツリグサ科でも, ビロードテンツキやイソヤマテンツキなど海岸に生える種のほか, カヤツリグサ, チャガヤツリなど路傍等でみられる種, カワラスガナ, ヌマガヤツリ(図-3), イガガヤツリ, テンツキ属の植物など, 湿った場所に生育する種が多く見られ, 国内に生育する単子葉植物は, C₄植物が, 一般に好むとされている「日当たりのよい乾燥地」を生育地とする種ばかりではなく, 多様な環境下に生育していた(表-2)。亜熱帯地域においては, C₄植物が, CO₂濃度の低下後, 火事と結びついて, それまで森林だった場

表-2 様々な場所に生育する代表的なC₄植物

生育地	単子葉植物		真正双子葉植物	
	在来種	外来種	在来種	外来種
道路脇	メヒシバ, オヒシバ チカラシバ	シナダレスズメガヤ (図-5) タチスズメノヒエ	ニシキソウ	コニシキソウ (図-4) ホナガイヌビユ
畑地	メヒシバ, イヌビエ カヤツリグサ	ハマスゲ	スベリヒユ	コニシキソウ (図-4) イヌビユ
湿った草地 水田	コブナグサ ヌマガヤツリ (図-3)	キシュウスズメノヒエ シヨクヨウガヤツリ	—	—
空き地	トダシバ チガヤ	メルケンカルカヤ オオクサキビ	スベリヒユ	コニシキソウ (図-4) オオニシキソウ
河川敷	ススキ (図-2) オギ	セイバンモロコシ	—	—
海岸	カモノハシ オニシバ	シンクリノイガ	ハマアカザ オカヒジキ	ハリヒジキ シマニシキソウ



図-4 トウダイグサ科外来種、コニシキソウ

北アメリカ原産の一年草、全国の道端、空き地、畑地、庭など様々なところに生育する。



図-5 イネ科外来種、シナダレスズメガヤ

道路わきに生育し、我が国の生態系に被害を及ぼすおそれのある外来種としてリストアップされている。

所をサバンナや草原に変えた説が有力とされているが（ピアリング 2015）、国内に分布する C_4 光合成を行う単子葉植物の生息地を考えると、路傍、湿地、林縁、海岸など様々な環境に対応しており、日本においては、亜熱帯地域とは異なる進化が起こったのではないかと推測される。

明治以降、海外との交流が盛になると、イネ科の牧草などの栽培品種、園芸作物などが多く輸入されるようになった。また、輸入穀物に混入して国内に侵入し、帰化雑草となっている種も多い（清水ら 2001; Shimono and Konuma 2008）。現在では、国内の 419 種の C_4 植物のうち半分以上が外来種であり、真正双子葉植物においては、62 種のうち 52 種（84%）を外来種が占めていた（吉村 2015）。このような外来の雑草種子は、穀物原料等に混入して搬送中にこぼれ落ち、道路わきなど植物の生育には適さない場所に散布されると予想される。その時、 C_4 植物のもつ乾燥に強い性質が定着に有利に働いている可能性がある。路面間隙の雑草を調査した研究（須藤 2007）によると、住宅地域および水田地域の路面間隙に出現した主な雑草種 15 種の中で C_4 植物は 8 種を占めており、日本に分布する C_3 植物 / C_4

植物種数の割合を考慮すると、極端に大きい数字である。しかも、外来の C_4 植物には、環境省が定める「我が国の生態系に被害を及ぼすおそれのある外来種リスト」にも、シナダレスズメガヤ（図-5）、チクゴスズメノヒエ、メリケンガヤツリなど多くの C_4 植物が名前を連ねている。

おわりに

近年、地球の温暖化に伴う大規模な渇水や天候不良が世界各地で発生している中、化学肥料、農薬の低減等による環境への負荷軽減に配慮した持続的な農業が推奨されている。乾燥など環境ストレスに強く、窒素を効率よく利用する C_4 植物は、このような状況下で、注目されるべき植物資源である。現在、その高い乾物生産能力を生かし、スイッチグラス、ソルガム、ススキ、サトウキビなど、エネルギー作物として国内外で盛んに研究が行われているが、それは利用方法の一つであり、まだまだ潜在的な活用方法が眠っているはずである。確かに、外来雑草の侵入等のリスクを孕んではいるが、産業利用から得られるベネフィットを考慮し利用すれば、地球の環境を守りながら、食糧を増産する貴重なツールとな

り得るのではないだろうか。

引用文献

- Andreae, M.O. ら 2005. Andreae, M.O. et al. 2005. Strong present-day aerosol cooling implies a hot future. *Nature*, 435, 1187-1190.
- Bjorkman, O.ら 1971. Hybrids between *Atriplex* species with and without β -carboxylation photosynthesis. *Carnegie Inst. Wash. Yearbook* 69, 640-648.
- Brown, W.V. and B.N. Smith 1972. Grass evolution, the Kranz syndrome. C^{12}/C^{13} ratios, and continental drift. *Nature* 239, 345-346.
- D・ピアリング 2015.「植物が出現し、気候を変えた」西田佐和子訳、みすず書房、東京、384pp.
- Fox, D.L. and P.L. Koch 2003. Tertiary history of C_4 biomass in the Great Plains, USA. *Geology* 31, 809-812.
- Kenrick, P. and P.R. Crane 1997. The origin and early diversification of land plants: a cladistics study. *Smithsonian Series in Comparative Evolutionary Biology*, Smithsonian Institution Press, Washington.
- Lang, W.H. 1937. IV. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. B227, 245-291.
- Sage R.F.ら 1999. The biogeography of C_4 photosynthesis: patterns and controlling factors. In Sage, R. F. and Monson, R. K. eds., *C_4 plant biology*. Academic Press, San Diego. 313-373.
- 清水矩宏ら 編著 2001. 日本帰化植物写真図

鑑 全国農村教育協会, 東京. 554pp.
Shimono, Y. and A. Konuma 2008. Effects of human-mediated processes on weed species composition in internationally traded grain commodities. *Weed Res.* 48, 10-18.
須藤夕子 2007, 東日本における路面間隙に生育する雑草の植生学的研究. *雑草研究*

52, 72-77.
Thomasson, J.R. ら 1986. A fossil grass (Grami-nea) from the Miocene with Kranz anatomy. *Science*, 233, 876-878.
Tieszen, L.L. ら 1997. C₃ and C₄ production, and distributions in Great Plains grassland land cover classes. *Ecol. Appl.* 7, 59-78

Webster, G.L. ら 1975. Systematics of photosynthetic carbon fixation pathways in Euphorbia. *Taxon* 24, 27-33.
吉村泰幸 2015. 日本国内に分布する C₄ 植物のフロラの再検討. *日作紀* 84, 386-407

田畑の草種

雄菜揉み, 奈毛美, 藁耳, 卷耳 (オナモミ)

キク科オナモミ属の一年生草本。草丈は1mほど。雌雄異花同株で、夏から秋に枝先に黄色い雄花を、下の葉腋に雌花をつける。秋には1~1.5cmほどの、紡錘型の棘のある果実をつける。果実の中には大小2個の種子。種子が熟れると、棘の先が曲がってひっつき虫になる。大小の種子は、片方が翌年に出芽し、もう片方は翌々年に出芽するという。

史前帰化植物とされ、漢方として利用されてきたようだが、その特異なひっつき虫をしても、万葉人などにはあまり注目されなかったようである。私の目の前を通った貴方に一目惚れしてこうして付いていくのですよ、などという歌があってもよかったのに、と思うが、オナモミは競争に弱く、目立ってはいなかったのかもしれない。後世、昭和の初めごろから、オナモミより大型のオオオナモミが、戦後になってイガオナモミやトゲオナモミが

(公財)日本植物調節剤研究協会
兵庫試験地 須藤 健一

跋扈してくることになる。

子ども達にとって、ひっつき虫として野良遊びの代表格であった。特に、好きなあの子には髪に投げつける。長い髪にからむと始末が悪い。これを外すのを手伝ってやろうというのが好きなあの子に触れるチャンスでもあった。しかし、戦後の跋扈から考えると、子どものころに投げつけていたとげとげのひっつき虫も、オオオナモミであったのかもしれない。

爾来半世紀、好きだったあの子は、今頃どうしているのだろうか。オオオナモミでも構わない。子どものころの記憶の幻影に向かって投げつけてみる・・・。

こんな句があった。

君の背の をなもみ ひとつ そのままに

(斎藤 朝比古)