CAM 型 光 合 成 の 進 化 的 側 面

野 瀬 昭 博

佐賀大学農学部

Evolutional Aspects of CAM-Type Photosynthesis

Akihiro NOSE

Faculty of Agriculture, Saga University, Honjo-machi, Saga 840, Japan

1996 年 4 月 4 日受付

はじめに

CAM とは Crassulacean Acid Metabolism (ベンケイソウ科型酸代謝) の略で、植物生理学の一分野として長い間研究されてきた。C₄ 光合成の発見にともない CAM が植物の炭素獲得系として再認識され、その生態学的側面について多くのことが明らかにされ、CAM の生態学的な位置づけにもいくつかの異なる視点が提案されている。さらに、ここ 15 年余りの間に CAM を有する種が原始的なものから分化の進んだ種まで広範囲に、しかも多数存在する (約 16000 種) ことが知られるようになった。

砂漠や塩集積土壌の地球的な拡大などで CAM 植物にたいする期待も少しは大きくなりつつある。今後、ますます厳しくなるであろうと予想される地球環境の変化の中で、植物はどのような反応を示すのか。あるいは、植物はどのような能力を内在し、それをいかにわれわれは引き出し得るのか。このような視点で植物をみると、その糸口の一部は植物のもつ機能が出現した、あるいは進化した状況の中に求めることができるように考える。そこで、最近の文献の中にみられる CAM 型光合成の進化的側面を取りまとめて紹介する。

本論に入る前に CAM 型光合成の特徴を要約して示しておくことにする (野瀬, 1979, 1992, 1993; Osmond, 1978; Winter, 1985)。CAM 型光合成の最も特徴的な点は、生化学的あるいは生理学的事象が時間の推移と関係した規則的でリズムカルなサイクルで行われていることである。そして、その特性は以下の 3 点に要約

される。① クロロフィルを含む組織でリンゴ酸が夜に蓄積し、昼に消失する。② クロロフィルを含む組織で炭水化物含量がリンゴ酸含量とは逆転した日変化を示す。③ 外気からの CO₂ 吸収が夜に生じ、昼には CO₂ 吸収が低下するか、なくなってしまう。

1. CAM 型光合成の生態学的位置づけ

乾燥適応機構としての CAM

C₄ 光合成の発見にともない光合成的炭素獲得代謝としての CAM が再認識され、生理・生態学的研究が行われてきた。その中で CAM の生態学的位置づけとして、まず評価されたのが「乾燥適応機構」であった (野瀬, 1993; Winter, 1985)。その理由は、まず CAM を有する一連の植物が砂漠等の乾燥した地域を生息地とすることである。次に、狭義には光合成によって吸収される CO₂ 当たりの蒸散量、本来的な意味では単位乾物生産当たりに必要とされる水量で表される水利用効率 (Water Use Efficiency, WUE) が CAM 植物で著しく高いことによっている。具体的にはガス交換でみた WUE は、C₃, C₄, CAM 植物でおおの 0.5~1.5, 1.0~2.0, 4~10 mmol CO₂/mol H₂O と評価されている。乾物生産当たりの WUE については、乾物生産量をエタノール量に換算した場合の降雨量当たりの効率として表された例でみると (Marzalo and Bartholomew, 1979), C₃ 植物のキャッサバで 4.9 L エタノール/mm H₂O, C₄ 植物のサトウキビで 5.1 L エタノール/mm H₂O, CAM 植物のパインアップルで 11.6 L エタノール/mm H₂O という値が得られている。

CO₂ 濃縮機構としての CAM

陸生の C₃, C₄ 植物を低 CO₂ 条件下で直達光下にお

くと、3時間以内に葉は光障害を示す。しかし、*Opuntia*の葉状茎をバットのなかに置いて数か月間、まったく水分の補給がない状態で砂漠の条件下に放置しても、生重の減少はみられるものの緑色をした組織に光障害は生じない。

*Opuntia*におけるこのような水分補給の停止は外気からのCO₂吸収の停止を意味し、これは植物体を低CO₂条件下においたときと同様な現象とみなされる。

以上のような観察から、Osmond (1982)はCAM型光合成が光障害回避メカニズムとして働いている点に最初に着目した。つまり、CAM idling (ガス交換を停止し、酸の日変化のみがみられる)の状態では呼吸によるCO₂を昼夜にわたってリサイクリングすることによって、CAM植物は厳しい条件下で外気からのCO₂吸収がなくなった状態でも、光の下で光化学系によってもたらされるNADPHやATPをCO₂固定に使用し、過剰な還元力の蓄積を避けながら光障害を回避しているというものである。

Griffiths (1988)は、CAMを有する10科29種の植物の83例についての研究結果を検討し、「CAMは呼吸のCO₂を回収するメカニズムと単純化することができるかもしれない」と述べている。つまり、夜間における呼吸由来のCO₂の回収は調査したほとんどすべての例で認められ、とくにパイナップル科の着生植物では、夜の蓄積の70~90%が呼吸由来である。水分を十分与えたパイナップルにおいても夜に蓄積される酸の約45%は呼吸に由来している (Sale and Neales, 1980)。このような現象を要約してGriffithsは、CAMにおける呼吸由来のCO₂のリサイクリングとC₃植物における光呼吸は非常に近い関係にあると考えている。つまり、両者は目的論的にいえばほとんど意味がないメカニズムにもかかわらず、必ず存在する。

CO₂濃縮機構としてのCAMの役割を強調するひとつの発見は、Keeley (1996)によって行われた水生植物におけるCAM型光合成の発見である。シダ植物ミズニラ科のミズニラ属とスチリテス属の水生植物がCAMであることを証明するために、八つの厳しい基準を設けて、水生植物にもCAM型光合成が存在することを明らかにしている。CAM型光合成が水生植物にみられる必然性として、次のようなことが考えられている。まず、水中のCO₂濃度は空気中より高いが、水中でのCO₂の拡散速度は空気中の10⁻⁴と小さい (Raven *et al.*, 1985)。このことは水生植物に低CO₂環境をもたらす。さらに、水生のCAM植物は、一般に

貧栄養湖が季節的に生じる中栄養の水深の浅い水溜まりのいずれかにみられる。貧栄養湖では水中のCO₂濃度がきわめて低い。中栄養の季節的な水溜まりではC₃型の藻類や植物が昼間に光合成によるCO₂の活発な取込みを行うために、昼間の水中のCO₂濃度は低下する。しかし、夜間にはそれらの植物や動物から呼吸によるCO₂が水中に放出され水中のCO₂濃度は上昇する。このようなCO₂環境に適応するメカニズムとしてCAM型光合成が水生植物に発現したと考えられる。

また、貧栄養湖においては、湖底の堆積土がCO₂源として活用され、そのような条件下でCAMを営む*Stylites andecola*は表皮に気孔をもたず、CO₂は堆積土から根と仮導管を経て同化部へと移動することが知られている (Keeley *et al.*, 1984)。

以上のように水生植物でのCAM型光合成の存在、厳しい水分ストレス下での光合成器官の光障害の回避、CO₂収支に占める呼吸由来のCO₂の割合というおもに三つの視点から、CAM型光合成の生態的位置づけは、CO₂濃縮機構が主であるという主張がなされている。しかし、*Mesembryanthemum crystallinum* (アイズプラント)におけるCAM型光合成の誘導に対する低CO₂と乾燥の影響を比較した研究では、低CO₂条件下ではCAMは誘導されず (Winter, 1979)、乾燥あるいはアブシジン酸投与下でCAMが誘導される (Chu *et al.*, 1990)。また、クルシアの対葉を用いた研究 (Schmitt *et al.*, 1988)では、低い光強度下において一方ではCAMを遂行するが、800 μmol/(m²・s)以上の光強度下においてもう一方の葉は、C₃型光合成を行う。このようにCO₂濃縮機構を主要因にしたCAMの位置づけには、解決すべき問題も残っている。

酸代謝系としてのCAM

CAMはベンケイソウ科等の多肉植物が営む酸代謝ということで、古くからヨーロッパを中心に研究されてきた経緯がある。このような意味での酸代謝とは異なる視点でCockburn (1985)は、光合成的酸代謝 (Photosynthetic Acid Metabolism, PAM) というコンセプトを提案している。

高等植物の光合成における炭素獲得系はC₃、C₄、CAMという三つのグループに一般的には類別される。しかし、視点を変えるとC₄およびCAM型光合成では、いずれも基本的な炭素の還元はカルビン回路で行われる。さらに、C₄とCAMの炭素フローはいくつかの違いはあるもののホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (PEPCase) によるC₄ジカルボン酸の合

成と脱カルボキシル化による CO_2 の放出という点では同様な生化学反応によっている。このような視点から Cockburn は C_4 と CAM をまとめたコンセプトとして PAM という範疇を設け、 C_4 光合成が反応機構に構造的な分布を特性としていることから、Spatial PAM (SPAM), CAM が時間的に推移を特徴としていることから Diel PAM (DPAM) という新たなコンセプトに類別した。

Cockburn は、さらに DPAM を三つの範疇に分類している。一つは、従来の植物における CAM 型光合成を示す気孔型ベンケイソウ科 DPAM (Stomatal Crassulacean DPAM, SCAM), 次は idling 型, さらに非気孔型 DPAM (Astomatal DPAM, ADPAM) である。さらに、ADPAM は、水中非気孔型 DPAM (Aquatic Astomatal DPAM, AAM) と陸生非気孔型 DPAM (Terrestrial Astomatal DPAM, TAAM) に分けられる。

前段で示した水生植物の CAM は AAM に分類され、TAAM に属する CAM は地上部をもたない根だけからなるラン *Chiloshista usneoides* (DON) LDL がある。

以上のような酸代謝としての C_4 , CAM の捉え方の基本は、生化学的にほぼ類似した代謝系が、植物の気孔を構成する孔辺細胞に存在することも関係している。つまり、孔辺細胞における CO_2 固定の主産物は C_4 ジカルボン酸である。そして、この反応は PEPCase とリンゴ酸脱水素酵素で触媒される。さらに孔辺細胞において澱粉の分解がリンゴ酸合成の基質を供給し、澱粉含量とリンゴ酸含量の間には負の相関が存在する。ただし、孔辺細胞にはカルビン回路は存在しない。

Cockburn (1985) によって提案された酸代謝系として CAM を理解しようとするとき、気孔孔辺細胞とは別に根における CO_2 吸収現象も考慮すべき代謝系である。植物の根は CO_2 の経根吸収として知られる活発な CO_2 (HCO_3^-) の吸収を行うことが知られている。大豆の二次根では $120 \text{ nmol}/(\text{g 乾物} \cdot \text{h})$ (Coker and Shubert, 1981), 水稻, トウモロコシ, 小麦の切断根による測定では順次 $10 \sim 23$, $3 \sim 8$, $2 \sim 6 \mu\text{mol}/(\text{生重 g} \cdot \text{h})$ という値 (山川・山田, 1985) が観察されている。この CO_2 の経根吸収は蒸散流によって行われる受動的な吸収と代謝系が介在する能動的な吸収に分けられる。能動吸収は総吸収の $30 \sim 60\%$ を占める (山川・山田, 1984)。この能動吸収に CAM 類似の代謝系が関与している。つまり、根 (Danner and Ting, 1967; Coker and Shubert, 1981) は CO_2 を炭酸の形で PEPCase に

より固定し、まずオキザロ酢酸を生成する。オキザロ酢酸はリンゴ酸脱水素酵素によりリンゴ酸に転換される。このオキザロ酢酸からリンゴ酸への転換は *Opuntia edinocarpa* では (Ting and Dugger, 1966) 全オキザロ酢酸の約 80% , 大豆 (Coker and Shubert, 1981) とトウモロコシ (Ting and Dugger, 1967) では約 70% である。残りの $20 \sim 30\%$ はアミノ化される。

生成されるリンゴ酸の半減期は、トウモロコシの根では 30 分以内で急速なターンオーバーが行われている (Ting and Dugger, 1967)。これらの結果は、植物の根による積極的な CO_2 の吸収がカチオン吸収にたいするイオンバランスのためのアニオンの形成や呼吸基質さらには窒素固定に関与していることを示している。

以上のように、CAM と C_4 光合成でみられる PEP-Case をめぐる炭素フローを酸代謝としてとらえると、類似の代謝が植物の中で重要な働きをしていることが理解できる。とくに、気孔や根という部分は植物が水中から陸生化するために新たに獲得した器官である。そのような器官の中心的な機能として PAM 類似の代謝系が存在することは進化的な視点に立つとき興味をそそる問題である。

2. CAM 型光合成の進化

系統発生学的にみた CAM の進化

C_4 および CAM 型光合成についての活発な研究が開始されてほぼ 30 年の年月が過ぎた。ここ 15 年余りの CAM 型光合成についての研究は、CAM が系統分類学的に広範囲に、しかも多数存在することを明らかにしてきた (Smith and Winter, 1996)。

つまり、シダ植物門では有舌綱リンボク目に 1 科 2 属 (ミズニラ科ミズニラ属, スチリテス属), シダ綱シダ目に 2 科 3 属 (ウラボシ科 *Drymoglossum* 属, ヒトツバ属; シシラン科シシラン属)。種子植物門では、裸子植物亜門グネツム綱ヴェルヴィチア目に 1 科 1 属 (ヴェルヴィチア科ヴェルヴィチア目)。被子植物亜門単子葉植物綱では、オカダモ目に 2 科 2 属, ユリ目 3 科 11 属, ラン目ラン科 58 属, ツユクサ目 1 科 3 属, パインアップル目 1 科 24 属。双子葉植物綱では、コショウ目 1 科 1 属, ナデシコ目 4 科 179 属, ウリ目 2 科 3 属, オトギリソウ目 1 科 1 属, クロウメモドキ目 1 科 2 属, フロウソウ目 2 科 3 属, バラ目 1 科 23 属, ユーホルビア目 1 科 4 属, セリ目 1 科 1 属, キク目 1 科 4 属, リンドウ目 2 科 13 属, アカネ目 1 科 2 属, ナス目とオオバコ目, シソ目ではおのおの 1 科 1 属である。

つまり、シダ植物 3 科、裸子植物 1 科、被子植物単子葉植物 8 科、双子葉植物 21 科の合計 33 科 343 属で CAM がみられる。種数でみると、ラン科を除くと約 9000 種に CAM が分布する。Winter and Smith (1996a) によると、ラン科については現在 58 属の植物に CAM が分布することが知られているが、約 19500 種のうち約 73% が熱帯の着生植物として生息するものと推定されている。したがって、その 14000 種余りの内の半分が CAM を有すると推定すると約 7000 種の植物が CAM を有することになるという。したがって、推定値を含むが、少なくとも約 16000 種の維管束植物で CAM が営まれているものと考えられている。この数は約 26 万種に及ぶ維管束植物の 6% 以上に相当する。

以上のように、CAM 型光合成は維管束植物の原始的な種から分化の進んだ種まで広範囲に分布している。さらに、その出現の仕方は、系統発生的な連なりがみられず、科や属の中でも散発的に CAM が出現することを特徴としている。したがって、大方の CAM の進化についての認識は C_4 光合成と同様に収斂進化の典型的な例であると考えられている。

科のレベルでみた CAM の進化

ベンケイソウ科：ベンケイソウ科においては、CAM の進化が最もよく研究されている。Terri (1982) は、メキシコの火山地帯でベンケイソウ科での $\delta^{13}C$ 値の属による違いを調査し、原始的な属ほど C_3 植物に近い値を示し、分化が進むほど C_4 様の値を示すことを明らかにしている。つまり、*Sedum* 属では $-22.7 \pm 4.7\%$ で、次に分化の進んだ *Villadia*, *Dudleya*, *Cremnophila* ではおのおの -20.7 , -16.9 , -13.8% 、さらに分化の進んだ *Lenophylla*, *Echeveria*, *Pachyphytum*, *Graptopetalum* では $-14 \sim -10\%$ の値を示していた。

次に、Sempervivodeae 亜科 *Aeonium* 属については (Pilon-Smits *et al.*, 1992), その祖先は *Sedum* に似た小型のロゼット状をした草本で C_3 型光合成を営む *Greenovia aurea*, *Aeonium goochiae* で、次に *A. simsii* などの C_3 -CAM 中間種を経て、*A. castello-paivae* や *A. glotinosum* という CAM 植物へ分化したことが明らかにされている。さらに、この属においては、 C_3 から CAM への分化が進むにつれて乾燥地帯において多年生の大型木本型の生育型を示すようになる。

Kalanchoë 属はマダガスカルからアフリカ大陸にかけて分布する 130 種よりなるグループで、三つの節 *Kitchingia*, *Bryophyllum*, *Eukalanchoë* に分類される。

Kluge *et al.* (1993) は、これらの 76 種について調査した。*Kalanchoë* 属の祖先型に近いと考えられる *Kitchingia* のグループはすべて C_3 -CAM 中間種であった。分化が最も進んだと考えられる *Eukalanchoë* のグループは CAM で、中間的な *Bryophyllum* では中間種と CAM が混在していた。そして、*Kalanchoë* 属の発生中心はマダガスカルの湿潤な地域で、適応放散的に島の乾燥地帯からさらにはアフリカ大陸東部へと広がっていった。

サボテン科：サボテン科には 122 属 1600 種の植物があるが、すべての属で CAM が認められている (Winter and Smith, 1996b)。サボテン科の最も原始的な属は *Pereskia* で C_3 型光合成を行う葉を有している。したがって、サボテンにおいても CAM はより分化した種で出現してきたことになる。

パイナップル科：パイナップル科は着生の維管束植物でラン科に次いで大きな種数をもつ科で、2088 種が記載され、2500 種程に種数の増大が見込まれる単子葉植物である (Smith, 1988)。パイナップル科には、三つの亜科が存在し、Tillandsioideae 亜科はすべてが着生型で、Pitcairnioideae 亜科はすべてが陸生型である。Bromelioideae は陸生と着生種が混在する生育型を示す。これらの亜科レベルでは現在いずれにおいても C_3 と CAM が混在する。

パイナップル科における系統分類学的な研究は、この植物の祖先型は Pitcairnioideae 亜科の *Pitcairnia* 属に類似したもので、南アメリカの高山地帯の日当りのよい場所を生息地としていた陸生の C_3 植物であることを示している。このような祖先型から、まず着生型への分化が生じ、その流れに沿って進化したのが Tillandsioideae のグループで、着生型への分化の後に現在 *Tillandsia* 属の祖先種で CAM が分化し、その他の種では C_3 型光合成が継続してきた。

Pitcairnioideae においては、Tillandsioideae への分化の後に、Pitcairnioideae の流れをたどるグループの中で CAM が出現・分化し、CAM に分化したものの中からさらに Bromelioideae が分化してきた。Pitcairnioideae には C_3 型と CAM が混在する。Bromelioideae の基本型は CAM 型で、現在知られているこの亜科での C_3 植物は、CAM 植物から再度逆戻りしたものと考えられている。

ミズニラ科：ミズニラ科は 1 属 150 種からなる群で、およそ 3 億年前の古生代石炭紀を中心にデボン紀から二畳紀前半に栄えた鱗木類の流れを汲む原始的

な特徴を残したシダ植物であり、その生育型の大半は湖水の水生か、あるいは水陸両生である (Keeley, 1996)。調査された湖水生の 33 種のミズニラ属の植物はすべて CAM 型光合成を営み、2 種類の陸生種は C_3 型光合成を営むことが知られている (Keeley, 1983)。ミズニラ属では湖水生が祖先型と考えられており、陸生種における C_3 型光合成は CAM 植物から由来したことになる。

湖水生の *Isoetes howellii* において、大気中に抽出した葉の一部は気孔を介した C_3 型光合成を行い、水中に没した部分は CAM 型光合成を維持していることも観察されている (Keeley and Bush, 1984)。スチリテス属と独立した属として扱われることもある、ミズニラ科の *Stylites andicola* (*I. andicola*) は、陸生であるにもかかわらず、機能的な気孔をもたない。この植物では CO_2 は根を通して堆積土の中から吸収され、しかも CAM 型光合成による CO_2 の固定と同化が行われている (Keeley et al., 1984)。

CAM 型光合成の遺伝

CAM 型光合成が遺伝的に決定されている様子を明らかにする手段として交配による遺伝性の検討がある。Teeri (1982) は、 C_3 型光合成を示す *Sedum greggii* ($\delta^{13}C$ 値が -25%) と CAM 型光合成を示す同じベンケイソウ科の *Cremnophila linguifolia* ($\delta^{13}C$ 値が $-14 \sim -13\%$) の F_1 ハイブリッドを作成した。 F_1 植物は $\delta^{13}C$ 値が -19% という両親の中間的な値を示した。この研究では F_2 以後の世代における光合成型の検討は行われていない。

分子レベルでみた CAM の進化

CAM 型光合成の分子生物学的研究は、可塑型 CAM 植物であるアイスプラントについて活発に行われているが、分子レベルで CAM の進化を考察するまでの蓄積はまだない。わが国の泉井ら (泉井, 1990; Kawamura et al., 1992; Toh et al., 1994) は長年にわたって植物やバクテリアの PEPCase について解析を行い、PEPCase の進化論的分化について貴重な成果をあげつつある。その中には CAM 化したアイスプラントの PEPCase も検討されているので、泉井らの成果を紹介しながら、分子レベルでみた CAM の進化を以下に検討してみたい。

Toh et al. (1994) は、バクテリアおよび植物の PEPCase はその遺伝子の塩基配列特性から明確に分けることができ、植物の PEPCase はさらに三つのグループに分けることができることを示した。

植物における一つのグループは、トウモロコシやソルガムの単子葉 C_4 型光合成に関与するものである (Lepiniec et al., 1993)。第二のグループは植物の基本的な代謝として共通に認められるもの (補充反応型) である。第三のグループは植物の根や CAM 化したアイスプラントでみとめられるものである。

このように分類された塩基配列の類似性から、単子葉の C_4 型光合成に関与する PEPCase 遺伝子の分化時期は、3~1.5 億年まえのジュラ紀から石炭紀に遡るとしている。つまり、単子葉と双子葉の分化が 2~1 億年前に行われたと推測されていることから、単子葉 C_4 型光合成遺伝子は双子葉と単子葉の分化が生じる以前に出現していたことになる。

アイスプラントの CAM 型 PEPCase あるいは双子葉 *Fraxia* の C_4 型 PEPCase さらには根に存在する PEPCase は、Toh et al. の結果にしたがえば、植物に共通して存在する補充反応型 PEPCase に類似し、その分化の時期は単子葉 C_4 光合成型 PEPCase のかなり後に生じたことになる。

以上の結果は、CAM 型光合成が収斂進化として多元的に発現したという仮説にはよく適合している。しかし、同様な進化を行い、CAM よりもさらに特殊化した形態学的特性を必要とする単子葉の C_4 型光合成の PEPCase が、最も早く分化していたことは意外な結果である。

地質年代的にみた CAM の進化

生物の進化を間違いなくたどる一つの方法は、化石の探索である。CAM 植物の化石としては中新世中期 (約 1500 万年前) のユッカ (アガベ科) および 4~1 万年前の *Opuntia palyacantha* が発見されているのみである (Raven and Spicer, 1996)。つまり、CAM の進化を化石によって確認することは現在のところ極めて難しい。

化石によらない進化の検討は、いずれにしろ推測を余儀なくされるが、状況証拠としての CAM の出現を明らかにしていくプロセスには、CAM 型光合成を生態学的にどのように位置づけるかで、状況のもつ意味が大きくかわる。本稿においては前節で示したように CAM 型光合成の生態学的意味を ① 乾燥適応機構、② CO_2 濃縮機構、③ 酸代謝、の 3 点に要約して進化の問題を検討してみたい。

C_3 型光合成をもつ維管束植物が出現し、植物の陸生化が開始され始めたのは、シルリア紀中期 (4.4~4 億年前) と推測されている。この時期の大気は CO_2 につ

いては現在の10~15倍高い濃度を含み、O₂濃度は0.7~0.8倍であったと推測されている。つづくデボン紀においてもCO₂濃度は高く(現在の7~9倍)、O₂濃度は低い(0.7~0.8倍)状況が継続していた。この時代には温度が高いものの大気の湿度が著しく高かったと考えられる。したがって、乾燥適応機構あるいはCO₂濃縮機構としてのCAMの有利さはほとんど発揮されなかったと考えられる。

つづく石炭紀には(3.6~2.8億年前)、大気のCO₂およびO₂組成が大きく変動した。この時代の始めには現在のほぼ9倍程度あったCO₂濃度は後半には現在(360 ppm)と同じかそれ以下に低下した。O₂濃度はCO₂濃度とは逆に2倍以上に上昇したことが知られている。このような大気組成の激変は植物の光合成によるCO₂固定とO₂放出によって行われ、それらの遺物が石炭であり石油である。石炭紀の3億年前前後には、被子植物以外の現存する植物の祖先型がすべて出現していたことは化石によって確認されている。

以上のようなCO₂濃度とO₂濃度の変化は当時続いていたと考えられる高温条件も相まって、CO₂濃縮機構としてのCAMの出現をうながす状況が整っていたと考えられる。

古生代の終わりの二畳紀には、CO₂濃度は再び上昇し現在の濃度の3~4倍程度になり、O₂濃度は現状レベルに低下した。その後CO₂濃度は中生代(2.4~0.6億年前)を通して二畳紀と同様な高レベルが維持された。しかし、O₂濃度は三畳紀(2.4~2.1億年前)にはいったん0.8~0.9倍程度に低下し、ジュラ紀(2.1~1.4億年前)には1.2倍まで上昇、白亜紀(1.4~0.6億年前)には1.2~1.3倍で推移した。

中生代のCO₂とO₂環境は、CO₂濃縮機構としてのCAMの出現には有利に働くような状況ではなかった。しかし、この時代には気温が著しく高かったと推定されている。つまり、低緯度地帯の真昼の地表付近の気温は50°Cを越え、3日間の平均気温は36°Cを越えていたものと考えられている。このような高温はリブローズ1,5二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ(RubisCO)のオキシゲナーゼ活性を高め、C₃型光合成効率を著しく低下させる。さらに、この時代には地球の乾燥化も進行したものと推定されている。

中生代の高温と乾燥化はCAMの出現を促す状況にある。CAMと同様な生化学反応系を有するC₄型光合成をもつズメガヤ亜科の植物化石がジュラ紀後期にみられ、単子葉C₄光合成は化石としてこの時期まで

遡ることができる(金井, 1980)。

新生代にいたってはCO₂濃度およびO₂濃度がともに低下し、現在のレベルにいたった。とくに更新世後期の氷河期(11.5~1.5万年前)には、最低で180 ppm近くまでCO₂濃度は低下した。更新世ではCO₂濃縮機構、あるいは乾燥適応機構としてのCAMの出現を促す条件は十分整っていた。

現在の植物界にみられるCAMが多能的に出現した収斂進化の結果であることは、まず素直に受け入れられる結論であろう。そして、そのような多能的な出現が地質時代的にみると、CO₂濃縮機構や乾燥適応機構として、古くは石炭紀から中生代にかけてと新しくは更新世にあったことが理解できる。

とはいえ、多能的収斂進化の結果として、それなりに複雑さをもつCAM型光合成が1万種を越す植物で単に環境という引金によって同様に生じたのであろうか。Teeri (1982)は、CAMがより分化した維管束植物から原始的な維管束植物にわたってみられ、それらの生化学的・構造的特徴が非常に類似していることから、CAMにかかわる遺伝子はすべての維管束植物に存在する可能性があり、CAMの出現はすでに存在する遺伝子の発現を翻訳するか拡大増強する機構として捉えられるかもしれないと述べている。

松岡(1992)はトウモロコシのC₄光合成遺伝子と類似した遺伝子群がC₃植物のイネにおいても存在することを認め、C₄植物がC₄光合成を遂行するのは、それらの植物がC₄光合成遺伝子をもっていることではなく、C₄光合成遺伝子がC₄的发現をするためであると考えている。

前節で示したCockburn (1985)のCAMに対する酸代謝としてのCAMの認識は、Teeri (1982)あるいは松岡(1992)の認識を合理的に体系づける作業仮説である。つまり、CAMあるいはC₄光合成は植物の酸代謝の一つで、それらは気孔や根にも類似したものとして存在するというものである。この節の議論において、CAMの生態学的意味がCO₂濃縮機構に分があるような結論となった。つまり、乾燥適応機構のCAMを現在地球上でみられるような形を前提にした場合、地質年代的にCAMの出現は比較的新しい時代に求めざるをえない。しかし、植物にとって最もドラマチックな展開としての乾燥は水生から陸生へのプロセスにあったと考えられないだろうか。植物は水生から陸生に移るプロセスで根をつくりクチクラをつくり、さらに気孔をつくった。この形態学的・解剖学的進化はま

さに大きな意味での乾燥への適応現象として捉えられよう。そして、根や気孔の機能として CAM 類似の代謝系を同時に獲得した。さらに、このような大きな意味での乾燥にともなう光合成適応として CAM 型光合成を獲得した。そして、その後、表皮系や根系のさらなる進化にともない、CAM 型光合成を抑制し、地質時代には効率的な C_3 型光合成を主に営むような進化が生じた。つまり、水中に起源をもつ植物には、すべて CAM 型光合成遺伝子が存在し、その発現を抑制するかしないかは、まさに環境ストレスによる誘導に依存している。

最後の段落には個人的な推測が含まれ、総説として適切さに欠ける気もする。しかし、CAM 型光合成の可変性や種による分布等を知ると(野瀬, 1992), 収斂進化としての結論があまりにも単純すぎるように思えてならない。また化石による証拠が得にくい点をカバーするかに思えた分子生物学の成果も従来の系統分類学の成果と非常に異なる結果を示し、早々に CAM 型光合成の進化に決定的な結論は得られそうにない。想像をかき立てられるということは、豊かな未知の課題が残っている証しであると思っている。

文 献

- Chu, C., Dai, Z., Ku, M. S. B., Edwards, G. E. 1990. Induction of crassulacean acid metabolism in the facultative halophytes *Mesembryanthemum crystallinum* by abscisic acid. *Plant Physiol.* **93**: 1253-1260.
- Cockburn, W. 1985. Variation in photosynthetic acid metabolism in vascular plants: CAM and related phenomena. *New Phytol.* **101**: 3-24.
- Coker, G. T., III., Shubert, K. R. 1981. Carbon dioxide fixation in soybean roots and nodules. I. Characterization and comparison with N_2 fixation and composition of xylem exudate during early nodulate development. *Plant Physiol.* **67**: 691-696.
- Danner, J., Ting, I. P. 1967. CO_2 metabolism in corn roots. II. Intracellular distribution of enzymes. *Plant Physiol.* **42**: 719-724.
- Griffiths, H. 1988. Crassulacean acid metabolism: A reappraisal of physiological plasticity in form and function. *Adv. Bot. Res.* **15**: 43-92.
- 泉井 桂 1990. C_4 光合成の炭酸固定酵素とその遺伝子。構造・調節・進化。化学と生物 **28**: 714-722.
- 金井竜二 1980. 光合成の進化。『光合成と物質生産』(宮地重遠・村田吉男編) 理工学社, 東京, p 279-296.
- Kawamura, T., Shigesada, K., Toh, H., Okumura, S., Yanagisawa, S., Izui, K. 1992. Molecular evolution of phosphoenolpyruvate carboxylase for C_4 photosynthesis in maize: Comparison of its cDNA sequence with a newly isolated cDNA encoding as isozyme involved in the anaplerotic function. *J. Biochem.* **112**: 147-154.
- Keeley, J. E. 1983. Lack of diurnal acid metabolism in two terrestrial *Isoetes* species. *Photosynthetica* **17**: 93-94.
- Keeley, J. E., Bush, G. 1984. Carbon assimilation characteristics of the aquatic CAM plant, *Isoetes howellii*. *Plant Physiol.* **76**: 525-530.
- Keeley, J. E., Osmond, C. B., Raven, J. A. 1984. *Stylites*, a vascular land plant without stomata absorbs CO_2 via its roots. *Nature* **310**: 694-695.
- Keeley, J. E. 1996. Aquatic CAM photosynthesis. In "Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution" (ed. by Winter, K., Smith, J. A. C.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p 280-295.
- Kluge, M., Brulfert, J., Lipp, J., Ravelonmanana, D., Ziegler, H. 1993. A comparative study by $\delta^{13}C$ -analysis of crassulacean acid metabolism (CAM) in *Kalanchoë* (Crassulaceae) species of Africa and Madagascar. *Bot. Acta* **106**: 320-324.
- Lepiniec, L., Keryer, E., Philippe, H., Gadal, P., Cretin, C. 1993. Sorghum phosphoenolpyruvate carboxylase gene family: structure, function and molecular evolution. *Plant Mol. Biol.* **21**: 487-502.
- Marzola, D. L., Bartholomew, D. P. 1979. Photosynthetic pathway and biomass energy production. *Science* **205**: 555-559.
- 松岡 信 1992. C_4 光合成タンパク質の遺伝子発現の機構。植物細胞工学 **4**: 23-32.
- 野瀬昭博 1979. CAM 植物における光合作用とその制御。農業技術 **34**: 341-347.
- 野瀬昭博 1992. CAM 型光合成の変異と制御。日作紀 **61**: 161-171.
- 野瀬昭博訳 1993. 砂漠植物の生理・生態 (Ting, I. P., Kluge, M., 1978. Crassulacean Acid Metabolism, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York), 九州大学出版会, 福岡。
- Osmond, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **29**: 379-414.
- Osmond, C. B. 1982. Carbon cycling and stability of the photosynthetic apparatus in CAM. In "Crassulacean Acid Metabolism" (ed. by Ting, I. P., Gibbs, M.), Am. Soc. Plant Physiol., Rockville, p 112-127.
- Pilon-Smits, E. A. H., Hart, J. T., Maas, J. W., Meesterburrie, J. A. N., van Brederode, J. 1992. The evolution of crassulacean acid metabolism in *Aeonium* inferred from carbon isotope composition and enzyme activities. *Oecologia* **91**: 548-553.
- Raven, J. A., Osborne, B. A., Johnston, A. M. 1985. Uptake of CO_2 by aquatic vegetation. *Plant Cell Environ.* **8**: 417-425.
- Raven, J. A., Spicer, R. A. 1996. The evolution of crassulacean acid metabolism. In "Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution" (ed. by Winter, K., Smith, J. A. C.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p 360-385.
- Sale, P. J. M., Neales, T. F. 1980. Carbon dioxide assimilation by pineapple plants, *Ananas comosus* (L.) Merr. I. Effects of daily irradiation. *Aust. J. Plant Physiol.* **7**: 363-373.
- Schmitt, A. K., Lee, H. S. J., Lüttge, U. 1988. The response of the C_3 -CAM tree, *Clusia rosea*, to light and water stress. *J. Exp. Bot.* **39**: 1581-1590.
- Smith, J. A. C. 1988. Epiphytic bromeliads. In "Vascular Plants as Epiphytes. Evolution and Ecophysiology" (ed. by Lüttge, U.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p 109-138.
- Smith, J. A. C., Winter, K. 1996. Taxonomic distribution of crassulacean acid metabolism. In "Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution" (ed. by Winter, K., Smith, J. A. C.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg,

- berg, New York, p 427-436.
- Teeri, J. A. 1982. Carbon isotopes and the evolution of C_4 photosynthesis and crassulacean acid metabolism. In "Biological Aspects of Evolutionary Biology" (ed. by Nitacki, M. H.), Univ. of Chicago Press, Chicago, p 93-130.
- Ting, I. P., Dugger, W. M., Jr. 1966. CO_2 fixation in *Opuntia* roots. *Plant Physiol.* **41**: 500-505.
- Ting, I. P., Dugger, W. M., Jr. 1967. CO_2 metabolism in corn roots. I. Kinetics of carboxylation and decarboxylation. *Plant Physiol.* **42**: 712-718.
- Toh, H., Kawamura, T., Izui, K. 1994. Molecular evolution of phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Cell Environ.* **17**: 31-43.
- Winter, K. 1979. Effects of different CO_2 regimes on the induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Aust. J. Plant Physiol.* **6**: 589-594.
- Winter, K. 1985. Crassulacean acid metabolism. In "Photosynthetic Mechanisms and the Environment" (ed. by Barber, J., Baker, N. R.), Elsevier Sci. Publ., Amsterdam, p 329-387.
- Winter, K., Smith, J. A. C. 1996a. An introduction to crassulacean acid metabolism. Biochemical principles and ecological diversity. In "Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution" (ed. by Winter, K., Smith, J. A. C.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p 1-13.
- Winter, K., Smith, J. A. C. 1996b. Crassulacean acid metabolism: Current status and perspectives. In "Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution" (ed. by Winter, K., Smith, J. A. C.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p 389-426.
- 山川武夫・山田芳雄 1984. 栄養成長期の炭酸の経根的吸収同化能力に及ぼす光と苗齢の影響. *土肥誌* **55**: 138-145.
- 山川武夫・山田芳雄 1985. 水稻, トウモロコシ, コムギ幼植物切断根による重炭酸の吸収と同化作用. *土肥誌* **56**: 300-305.