

C3,C4植物の分類と地理的分布

誌名	農業氣象
ISSN	00218588
著者名	長谷川,史郎
発行元	養賢堂
巻/号	34巻4号
掲載ページ	p. 195-200
発行年月	1979年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



C₃, C₄植物の分類と地理的分布

長谷川 史 郎

(大阪府立大学農学部)

The Classification and Geographical Distribution of C₃ and C₄ Plants

Shirou HASEGAWA

(College of Agriculture, University of Osaka Prefecture, Sakai, Osaka)

1965年、ハワイの砂糖キビ研究所のKortschakら³⁴⁾は、砂糖キビが、従来知られていたカルビン回路を持った植物(C₃植物)とは異なった光合成初期産物を生成することを見出した。このことはその後、ただちにHatchらにより追試され、モロコシ、トウモロコシなどのイネ科、それにカヤツリグサ科ならびに双子葉の一部にもカルビン回路とは異なった光合成初期産物を生成する植物が存在することがわかった^{26, 28)}。Hatchらはさらに、これら植物(C₄植物)の炭酸固定系が、カルビン回路とは異なることを確認し、C₄ジカルボン酸回路と名づけ、その基本的骨格を明らかにした²⁷⁾。

1884年、Harberlandtはその著書の中で、葉の維管束が、放射状にのびた光合成細胞の層(葉緑維管束鞘)によってとりかこまれた植物が、ある種のカヤツリグサ科、イネ科植物において認められることを述べている²⁰⁾。その後、葉の組織の研究がイネ科植物を中心に進められ、葉緑維管束鞘の有無がイネ科植物の分類の基準の1つにしばしば用いられるようになった^{6, 48)}。1968年、Downtonら¹⁶⁾ならびにLaetsch³⁷⁾はC₄植物はKranz型葉構造(葉緑維管束鞘を持った葉構造)を有するのに対して、C₃植物にはそれがみられないことを報告した。その後、数多くの植物で葉組織の研究が行われ¹¹⁾、若干の例外^{32, 63)}やKranz型とNon-Kranz型の中間型³⁸⁾も報告されているが、単子葉、双子葉をとわず、Kranz型葉構造を持った植物はほぼすべて、C₄植物であるとみなしてもよいことが明らかになってきた。

1955年、Deckerはタバコ等の光合成測定中に、照射を停止すると、その直後に非常に高いCO₂放出がおり、その放出は暗中で急速に減少し、数分後には暗呼吸

速度と等しくなることを見いだした。この現象は照射中には、暗中よりも顕著な呼吸(光呼吸)が行われているためだとDeckerは推定した¹²⁾。1962年、Mossにより、トウモロコシなどは、CO₂補償点が低く、10 ppm前後であるが、タバコなどは高く、60~145 ppmであると報告され、植物によってCO₂補償点(光呼吸)が異なることが示唆された⁴⁰⁾。さらに、Downtonらは、1968年、C₄植物はすべてCO₂補償点が非常に低く、C₃植物はCO₂補償点が高いということを明らかにした¹⁶⁾。その後、数多くの植物でCO₂補償点が測定され^{35, 53, 58)}、C₃、C₄植物の分類基準の重要な指標の1つとなった。

以上、述べたように、C₄植物とは炭酸固定系として、C₄ジカルボン酸回路をもち、Kranz型葉構造を示し、みかけ上光呼吸がほとんどない植物群のことである。C₃植物とは炭酸固定系として、カルビン回路を持ち、Non-Kranz型葉構造を示し、光呼吸が大きい植物群のことである。

なお、サボテンなど多肉植物の中には、C₄ジカルボン酸回路と似た、Crassulacean Acid Metabolism (CAM)という特有の炭酸代謝をしている植物(CAM植物)が存在していることが明らかになっている⁶⁷⁾。

C₃、C₄、CAM植物に関する総説は近年、数多く報告されており^{1, 10, 30, 38)}、その生化学、生理、形態などのちがいについては詳細な整理が進んできた。しかし、その分類、地理的分布についての詳細な総説はほとんど存在しない。そこで、本稿では、主としてC₃、C₄、CAM植物の分類とその地理的分布について述べる。

1. 分 類

文献調査^{4, 5, 7, 8, 11, 13, 14, 15, 16, 19, 28, 29, 31, 35, 36, 40, 41, 42, 43,}

表1 C₃, C₄, CAM植物と食用植物の種数

	C ₃ 植物		C ₄ 植物		CAM植物	
	種 数	食用植物の種数	種 数	食用植物の種数	種 数	食用植物の種数
シダ植物	1 (33%)	1	—	—	2 (67%)	0
裸子植物	16 (94%)	6	—	—	1 (6%)	0
被子植物	双子葉 (60%)	195	287 (22%)	42	236 (18%)	30
	単子葉 (36%)	63	476 (51%)	66	122 (13%)	10
合 計	1133 (50%)	265 〔23.4%〕	763 (34%)	108 〔14.2%〕	361 (16%)	40 〔11.1%〕

注：()内はC₃, C₄, CAM植物の比率
〔 〕内は食用植物の比率

44, 45, 46, 47, 49, 53, 58, 59, 60, 61, 64) により各種植物をC₃, C₄, CAM植物に分類し、その分類学的位置を表1に示した。現在、地球上の植物界には50万種以上の植物が存在するといわれている。ここでは、その約0.5%の2257種の植物についてしか分類されていない。多くの研究者はC₄, CAM植物をさがし出すことに熱中し、C₃植物はないがしろにされている傾向にある。そのため、この文献調査ではC₃植物の数が非常に少なく見つめられている可能性が大きく、数値そのものには問題があるが、一応の傾向はつかむことができよう。

系統発生的にみて、初期に発生したと考えられる、シダ植物と裸子植物には、いまだC₄植物が見つかっていない。しかし、シダ、裸子植物ともにCAM植物が存在する。被子植物である双子葉にはC₃, C₄, CAM植物が存在する。その種数の比率をみると、約60%がC₃植物で、C₄, CAM植物はそれぞれ22%, 18%で、圧倒的にC₃植物が多い。単子葉ではC₃が36%, C₄が51%, そしてCAMが13%と、C₄植物が約半数を占めている。このように、系統発上で、進化がもっとも進んでいると考えられる単子葉植物でC₄植物が多く存在し、双子葉植物になればその比率が減少し、シダ、裸子植物にはいまだその存在が知られていない。このことは、従来から指摘されているように⁵⁸⁾、C₄植物が比較的新しい時代に現われたことを示す事例といえよう。その比率は小さいが、CAM植物が、シダ、裸子、双子葉、単子葉植物に存在することは、C₃, C₄, CAM植物の進化、系統発生を考えるうえで重要なことと考えられるが、これは今後の問題としたい。

農業上重要と考えられる、食用植物の割合を次に考える。食用植物かどうかはTanakaの著書⁵⁹⁾にもとづいて判断した。C₃植物はその約23%がなんらかの形で、食用に供しうる植物であるのに対して、C₃植物のそれは約14%, CAM植物は約11%である。食用植物の比率

がC₃植物でもっとも高い理由は、1つには、C₃, C₄, CAM植物の地理的分布の違いによるものと考えられる。また1つには栄養的条件の違いにも関係しているものと思われる。すなわち、C₃植物はC₄ならびにCAM植物に比べて人の多く住んでいる所や住んでいた所に多く分布し、人間との出会いが多かったため、その利用が進み、食用植物の比率が大きくなったと考えられる。平は多数のイネ科植物を用いて、種子中のアミノ酸組成を調べ、C₄植物はC₃植物よりもLysine含量が少ない傾向にあることを報告している^{60, 61)}。Lysineは人間の必須アミノ酸の1つであり、日本人の制限アミノ酸はLysineであることが知られている。この事例だけでは断言出来ないが、C₄植物は栄養的になんらかの欠かんがあるかもしれない。

表2に、C₄植物とCAM植物の属する科とその種数を示した。現在、C₄植物は17科、763種以上にその存在が知られている。イネ科が圧倒的に多く、アカザ科、トウダイグサ科、ヒユ科がそれに次ぐ。これらC₄植物の存在が知られている科、目は系統発的に進化の進んだ目に発生していることがわかる。CAM植物は22科、361種以上に存在することが知られている。ベンケイソウ科、サボテン科、パイナップル科などに多く存在する。

表3に同一属内にC₃, C₄, CAM植物が存在する属とそれらの種数を示した。これによれば、アカザ科の*Suaeda*属とトウダイグサ科の*Euphorbia*属には、C₃, C₄ならびにCAM植物が存在する。イネ科の*Panicum*属など9属で、C₃とC₄植物が、カタバミ科の*Oxalis*属など5属ではC₃とCAM植物が、アカザ科の*Salsola*属ではC₄とCAM植物が同一属内に混在している。

同一種内においてもC₃植物とC₄植物が存在することが知られている^{17, 18)}。南アフリカに自生するイネ科の*Alloteropsis semialata*の標高が高く、冷涼な、降水量が比較的多い地域に生育する個体は、その葉組織が

表2 C₄、CAM植物を含む目、科とその種数¹⁾

			C ₄ 植物	CAM植物		
シダ植物	シダ目	ウラボシ科	—	2		
裸子植物	マオウ目	ウエルウイチア科	—	1		
被子植物	双子葉	ナデシコ目	ザクロソウ科	6	19	
			スベリヒユ科	7	3	
			アカザ科	97	6	
			ヒユ科	52	—	
			ナデシコ科	2	1	
			オシロイバナ科	17	—	
			キク科	37	11	
			コシヨウ目	コシヨウ科	—	1
			サボテン目	サボテン科	—	78
			フウロソウ目	フウロソウ科	—	2
				カタバミ科	—	1
				トウダイグサ科	56	18
				ハマビシ科	8	—
			ハナシノブ目	ムラサキ科	2	—
				ヒルガオ科	1	—
			ケシ目	フウチョウソウ科	1	—
			バラ目	ユキノシタ科	1	—
		植物	単子葉		ベンケイソウ科	—
	ブドウ科			—	3	
	シソ科			—	1	
	オウバコ目			オウバコ科	—	1
	ウリ目			ウリ科	—	2
	キョウチクトウ目			ガガイモ科	—	8
	オモダカ目			ヒルムシロ科	4	—
				トチカガミ科	1	—
	イネ目			カヤツリグサ科	29	—
				イネ科	442	—
	ホシクサ目	パイナップル科	—	47		
	ラン目	ラン科	—	44		
	ユリ目	ヒガンバナ科	—	4		
		ユリ科	—	27		

表3 C₃、C₄、CAM植物を含む属とその種数

		C ₃ 植物	C ₄ 植物	CAM植物	
カヤツリグサ科	Cyperus属	2	18	—	
イネ科	Isachne属	4	1	—	
	Panicum属	26	48	—	
ザクロソウ科	Mesembryanthemum属	5	—	4	
	Mollugo属	3	2	—	
スベリヒユ科	Calandrinia属	4	—	1	
アカザ科	Atriplex属	16	87	—	
	Kochia属	4	2	—	
	Salicornia属	3	—	3	
	Salsola属	—	1	1	
	Suaeda属	3	4	1	
	Bassia属	1	1	—	
	フウロソウ科	Palergonium属	2	—	1
	カタバミ科	Oxalis属	1	—	1
トウダイグサ科	Euphorbia属	55	55	12	
ムラサキ科	Heliotropium属	5	2	—	
ヒルガオ科	Evolvulus属	4	1	—	

Non-Kranz型である。しかし、標高が低く、降水量の少ない地域に自生する個体は、その葉組織がKranz型である。この事例はC₃、C₄植物の分布、進化を考えるうえで重要な示唆を与えるであろう。

このように、同一属内、種内で、C₃、C₄そしてCAM植物が存在することは、C₄ならびにCAM植物の発現がいかに散発的であるかということの意味している。

2. 地理的分布

分類の項で、C₃、C₄、CAM植物の地理的分布の一端を示したが、C₄、CAM植物は南極大陸とユーラシア、北米の北極圏をのぞき世界中に分布しているといわれている³⁾。Blackは従来の文献をもとに、C₄植物は、熱帯、乾燥・沙漠、高山、塩地等にしばしば分布すると指摘した⁴⁾。BjörkmanはC₄、CAM植物は一般的に高温乾燥地帯に多く分布するが、特にCAM植物は夜温が低く、温度日較差の大きい地域、C₄植物は夜温の高い熱帯、亜熱帯地域に多く分布すると指摘した³⁾。

Williamsらの、北米の低草草原の植生調査によると、C₃植物の生育季節は冷涼湿潤期と、そしてC₄植物のそれは高温乾燥期と一致することを認めている⁵²⁾。武田らの九州の休耕田における雑草調査によると、休耕田に出現したイネ科C₃、C₄雑草は、生育地の土壤水分状態の違いによりその生態分布が異なり、C₃植物は主として湿地に、C₄植物は主として乾燥地に分布しているという⁵²⁾。Tanaka⁵⁴⁾は荒井ら⁵²⁾の夏期における実験結果から、C₃雑草は土壤水分の多い区で、C₄雑草はそれの少ない区でそれぞれ発生量の多いことを明らかにしている。

Hartleyはイネ科の亜科、族レベルで世界的な分布と気候との関係を考察している。スズメガヤ亜科(C₄

植物)は熱帯、亜熱帯の乾燥地域に、大部分の種がC₄植物であるキビ亜科のキビ族は年間を通して平均的に降水量の多い新大陸の熱帯地域に、同じくキビ亜科のヒメアブラソスキ族(大部分がC₄植物)は雨量の季節変動が大きく、インドマレーシアなどのモンスーン地域にその分布が集中しているという。またウシノケグサ亜科(C₃植物)は南北の高緯度地帯に、その分布の中心があると報告している^{21, 22, 23, 24)}。このようにイネ科植物の亜科、族レベルでその分布の中心域は異なるが、Hartleyの報告よりイネ科植物の世界的分布は、低緯度高温地帯にはC₄植物が、高緯度低温地帯にはC₃植物が多く分布するように思われる。

Teeriらは北米各地のC₃、C₄イネ科植物の分布と各気候要素との関係を考察している。これによると、高温地帯にはC₄イネ科植物が、低温地帯にはC₃イネ科植物が多く分布し、特に7月の平均最低気温とC₃、C₄イネ科植物の分布とは密接に関連しているという。日射量および降水量とC₃、C₄イネ科植物の分布との間には密接な関係がないとしている⁵⁶⁾。

PhilpottらのColorado沙漠(南CaliforniaのSaltion Sea付近)の植生調査によると、調べられた33種の植物のうち、4種がC₄植物、残り29種はC₃植物で、圧倒的にC₃植物が多かった⁴²⁾。またMooneyらのCalifornia(ほぼ北緯33°)とChile(ほぼ南緯32°)の乾燥海岸地帯の植生調査によると、年平均降水量が450mm前後の地帯ではC₃植物が圧倒的に多く分布し、植物の98~99%がC₃植物で、残りがCAM植物であり、C₄植物はまったくなかった。年平均降水量が100mm前後の地帯になると、C₃植物の占める割合が減少し、植物の70~75%がC₃植物であり、CAM植物は20~25%であった。なお、100mm前後の地帯でもC₄植物はまったくみられなかったという³⁹⁾。このように中緯度の夜温が低くなる非常に乾燥した沙漠地帯ではC₃植物が多く分布し、乾燥の程度が増すにつれてCAM植物が多くなる傾向にある。

北米における、C₃、C₄双子葉植物の分布は夏期のPan蒸発量と密接に関連しているという⁹⁾。

長谷川らによると、世界中でC₄作物を多く作っている地域は、高温で比較的乾燥した地域であり、一方、C₃作物を多く栽培している地域は、冷涼地、極乾燥地および高温多雨地である²⁵⁾。

以上述べたように、C₃、C₄、CAM植物の地理的分布に関する報告はあまり多くなく、また調査法のちがいがい等により必ずしも統一的な報告はなされていない。しかし、従来の報告より次のようなことがいえると思われる。

①土壤水分にかかわらず、低温地帯・季節には圧倒的

にC₃植物が多く分布する。②高温地帯・季節においてはC₄、CAM植物が多く分布するが、土壤水分が十分あればC₃植物も分布する。③C₄植物は平均気温が高くても、温度日較差が大きく、夜温の低い地域・季節には少ない。④CAM植物は昼温が高く、夜温の低い、温度日較差の大きい地域・季節に多く分布する。

終わりに、本稿を書くにあたって貴重な助言をたまわった、京都大学渡部忠世教授、森脇勉助教授、高見晋一助手、ならびに九州大学武田友四郎教授に深甚の謝意を表します。

引用文献

- 1) 秋田重誠, 1976: C₃、C₄植物と光呼吸。作物—その形態と機能—上巻, 北条良夫・星川清親編, 農業技術協会, 232-256.
- 2) 荒井正雄・宮原益次・横森秀文, 1955: 耕地雑草の生態に関する研究, 第Ⅳ報, 耕地雑草の土壤水湿適応性による分類型について. 関東東山農試研報, 8, 56-62.
- 3) Björkman, O., 1973: Comparative studies on photosynthesis in higher plants. In *Photo-physiology Vol. VIII* (ed. by A. Giese) Academic Press, New York, 1-63.
- 4) Black, C. C., 1971: Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. *Advan. Ecol. Res.* 7, 87-114.
- 5) Black, C. C. and Williams, S., 1976: Plants exhibiting characteristics common to crassulacean acid metabolism, In *CO₂ metabolism and plant productivity* (ed. by R. H. Burris and C. C. Black), University Park Press, 407-428.
- 6) Brown, W. V., 1958: Leaf anatomy in grass systematics. *Bot. Gaz.*, 119, 170-178.
- 7) Brown, W. V. and Smith, B. N., 1974: The Kranz syndrome in *Uniola* (Gramineae). *Bull. Torrey Bot. Club*, 101, 117-120.
- 8) Brownell, P. F. and Crossland, C. J., 1972: The requirement for sodium as a micronutrient by species having the C₄ dicarboxylic photosynthetic pathway. *Plant Physiol.* 49, 794-797.
- 9) Caldwell, M.M., Osmond, C.B. and Nott, D.L., 1977: C₄ pathway photosynthesis at low temperature in cold-tolerant *Atriplex* species. *Plant Physiol.*, 60, 157-164.
- 10) Chollet, R. and Ogren, W. L., 1975: Regulation of photorespiration in C₃ and C₄ species. *Bot. Rev.*, 41, 137-179.
- 11) Crookston, R. K. and Moss, D. N., 1970: The relation of carbon dioxide compensation and chlorenchymatous vascular bundle sheaths in

- leaves of dicots. *Plant Physiol.*, **46**, 564-567.
- 12) Decker, J. P., 1955: A rapid postillumination deceleration of respiration in green leaves. *Plant Physiol.*, **30**, 82-84.
 - 13) Downton, W. J. S., 1970: Preferential C₄-dicarboxylic acid synthesis, the postillumination CO₂ burst, carboxyl transfer step, and grana configurations in plants with C₄-photosynthesis. *Can. J. Bot.*, **48**, 1795-1800.
 - 14) Downton, W. J. S., 1971: Check list of C₄ species. In *Photosynthesis and photorespiration* (ed. by Hatch, M. D., et al.), Wiley-Interscience, New York, 554-558.
 - 15) Downton, W. J. S., 1975: The occurrence of C₄ photosynthesis among plants. *Photosynthetica*, **9**, 96-105.
 - 16) Downton, W. J. S. and Tregunna, E. B., 1968: Carbon dioxide compensation - its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the Gramineae, and leaf anatomy. *Can. J. Bot.*, **46**, 207-215.
 - 17) Ellis, R. P., 1974: Anomalous vascular bundle sheath structure in *Alloteropsis semialata* leaf blades. *Bothalia*, **11**, 273-275.
 - 18) Ellis, R. P., 1974: The significance of the occurrence of both Kranz and non-Kranz leaf anatomy in the grass species *Alloteropsis semialata*. *South Africa J. Sci.*, **70**, 169-173.
 - 19) Hall, A. E., 1972: Photosynthesis in the genus *Beta*. *Crop Sci.*, **12**, 701-702.
 - 20) Harberlandt, G., 1914: *Physiological plant anatomy*. Macmillan, London.
 - 21) Hartley, W., 1958: Studies on the origin, evolution, and distribution of the gramineae. I. The tribe Andropogoneae. *Aust. J. Bot.*, **6**, 116-128.
 - 22) Hartley, W., 1958: Studies on the origin, evolution, and distribution of the gramineae. II. The tribe Paniceae. *Aust. J. Bot.*, **6**, 343-357.
 - 23) Hartley, W., 1973: Studies on the origin, evolution, and distribution of the gramineae. V. The subfamily Festucoideae. *Aust. J. Bot.*, **21**, 201-234.
 - 24) Hartley, W. and Slater, C., 1960: Studies on the origin, evolution, and distribution of the gramineae. III. The tribes of the subfamily Eragrostoideae. *Aust. J. Bot.*, **8**, 256-276.
 - 25) 長谷川史郎・奥田明男, 1974: C₃植物とC₄植物に関する農業気候学的研究(1) C₃作物とC₄作物の栽培地の分布. *農業気象*, **30**, 25-32.
 - 26) Hatch, M. D. and Slack, C. R., 1966: Photosynthesis by sugar-cane leaves. *Biochem. J.*, **101**, 103-111.
 - 27) Hatch, C. D. and Slack, C. R., 1970: Photosynthetic CO₂-fixation pathways. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **21**, 141-162.
 - 28) Hatch, M. D., Slack, C. R. and Johnson, H. S., 1967: Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar-cane and its occurrence in other plant species. *Biochem. J.*, **102**, 417-422.
 - 29) Hesketh, J., 1967: Enhancement of photosynthetic CO₂ assimilation in the absence of oxygen, as dependent upon species and temperature. *Planta*, **76**, 371-374.
 - 30) 石井龍一・村田吉男, 1978: C₃、C₄植物の光合成. *日作紀*, **47**, 165-188.
 - 31) Johnson, S. C. and Brown, W. V., 1973: Grass leaf ultrastructural variations. *Amer. J. Bot.*, **60**, 727-735.
 - 32) 金井龍二, 1974: C₄光合成の多様性と進化. *化学と生物*, **12**, 834-837.
 - 33) Kennedy, R. A. and Laetsch, W. M., 1974: Plant species intermediate for C₃, C₄ photosynthesis. *Science*, **184**, 1087-1089.
 - 34) Kortshack, H. P., Hartt, C. E. and Burr, G. O., 1965: Carbon dioxide fixation in sugarcane leaves. *Plant Physiol.*, **40**, 209-213.
 - 35) Krenzer, E. G. and Moss, D. N., 1969: Carbon dioxide compensation in Grasses. *Crop Sci.*, **9**, 619-621.
 - 36) Krenzer, E. G. Jr., Moss, D. N. and Crookston, R. K., 1975: Carbon dioxide compensation points of flowering plants. *Plant Physiol.*, **56**, 194-206.
 - 37) Laetsch, W. M., 1968: Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C₄-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO₂ fixation. *Amer. J. Bot.*, **55**, 875-883.
 - 38) 松中昭一・坂斉, 1977: C₃、C₄植物分類的にみた雑草防除. *雑草研究*, **22**, 131-139, 177-183.
 - 39) Mooney, H., Troughton, J. H. and Berry, J. A., 1974: Arid climates and photosynthetic systems. *Carnegie Institution Year Book*, **73**, 793-805.
 - 40) Moss, D. N., 1962: The limiting carbon dioxide concentration for photosynthesis. *Nature*, **193**, 587.
 - 41) Moss, D. N., Krenzer, E. R. Jr. and Brun, W. A., 1969: Carbon dioxide compensation points in related plant species. *Science*, **164**, 187-188.
 - 42) Philpott, J. and Troughton, J. H., 1974: Photosynthetic mechanisms and leaf anatomy of hot desert plants. *Carnegie Institution Year Book*, **73**, 790-793.
 - 43) Raghavendra, A. S. and Das, V. S. R., 1976: Distribution of the C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis in local monocotyledonous plants and its taxonomic significance. *New Phytol.*, **76**, 301-305.
 - 44) Rama, V. S. and Raghavendra, A. S., 1973:

- A screening of the dicotyledonous weed flora for the occurrence of C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Proceedings of the Indian academy of science, sect. B*, **77**, 93-100.
- 45) Smith, B. N. and Brown, W. V., 1973: The Kranz syndrome in the gramineae as indicated by carbon isotopic ratios. *Amer. J. Bot.*, **60**, 505-513.
- 46) Smith, B. N. and Epstein, S., 1971: Two categories of ¹³C/¹²C ratios for higher plants. *Plant Physiol.*, **47**, 380-384.
- 47) Smith, B. N. and Turner, B. L., 1975: Distribution of Kranz syndrome among Asteraceae. *Amer. J. Bot.*, **62**, 541-545.
- 48) Stebbins, G. L., 1956: Cytogenetics and evolution of grass family. *Amer. J. Bot.*, **43**, 890-905.
- 49) Szarek, S. R. and Ting, I. P., 1977: The occurrence of crassulacean acid metabolism among plants. *Photosynthetica*, **11**, 330-342.
- 50) 平 宏和, 1962: 種子のアミノ酸組成に関する研究. I. イネ科種子のアミノ酸. 植物学雑誌, **75**, 242-243.
- 51) 平 宏和, 1963: 種子のアミノ酸組成に関する研究. III. イネ科種子のアミノ酸(その2). 植物学雑誌, **76**, 340-341.
- 52) 武田友四郎・縣 和一・箱山 晋・田中日吉, 1977: 休耕田の植生遷移に関する研究. 第2報, 休耕田におけるイネ科のC₃型およびC₄型雑草の生態分布と土壌水湿との関係. 日作紀, **46**, 558-568.
- 53) 武田友四郎・福山正隆, 1971: イネ科植物における光合成に関する研究. 第1報, イネ科植物の垂科レベルにおける光合成速度とその系統関係. 日作紀, **40**, 12-19.
- 54) Tanaka, I., 1976: Climatic influence on photosynthesis and respiration of rice. In *Proceedings of the symposium on Climate and Rice*. IRRRI, Los Baños, Philippines, 223-247.
- 55) Tanaka, T., 1976: Tanaka's cyclopedia of edible plants of the world. Keigaku Publishing Co., Tokyo, 924pp.
- 56) Teeri, J. A. and Stowe, L. G., 1976: Climatic patterns and the distribution of C₄ grasses in north America. *Oecologia*, **23**, 1-12.
- 57) Ting, I. P., 1971: Nonautotrophic CO₂ fixation and crassulacean acid metabolism. In *Photosynthesis and photorespiration*. (ed. by Hatch et al.) Wiley-Interscience, New York, 169-185.
- 58) Tregunna, E. B. and Downton, J., 1967: Carbon dioxide compensation in members of the Amaranthaceae and some related families. *Can. J. Bot.*, **45**, 2385-2387.
- 59) Tregunna, E. B., Smith, B. N., Berry, J. A. and Downton, W. J. S., 1970: Some methods for studying the photosynthetic taxonomy of the angiosperms. *Can. J. Bot.*, **48**, 1209-1214.
- 60) Webster, G. L., Brown, W. V. and Smith, B. N., 1975: Systematics of photosynthetic carbon fixation pathways in Euphorbia. *Taxon*, **24**, 27-33.
- 61) Welkie, G. W. and Caldwell, M., 1970: Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C₃ and C₄ pathways of carbon fixation. *Can. J. Bot.*, **48**, 2135-2146.
- 62) Williams, G. J. and Markley, J. L., 1973: The photosynthetic pathway type of North American shortgrass prairie species and some ecological implications. *Photosynthetica*, **7**, 262-270.
- 63) Willmer, C. M. and Ditttrich, P., 1974: Carbon dioxide fixation by epidermal and mesophyll tissues of *Tulipa* and *Commelina*. *Planta*, **117**, 123-132.
- 64) Wynn, T., Brown, H., Campbell, W. H. and Black, C. C. Jr., 1973: Dark release of ¹⁴CO₂ from higher plant leaves. *Plant Physiol.*, **52**, 288-291.