

日本国内に分布する CAM 植物及びその生育環境

吉村泰幸

(農研機構農業環境変動研究センター)

要旨：ベンケイソウ型有機酸代謝 (CAM) 型光合成は、水分の損失を最小限に抑えた代謝経路であり、近年、温暖化する気候条件下に対して安定した収量を確保する農業生産の一つの手段として、圃場試験も進められている。この代謝を持つ植物は高温・半乾燥地帯の景観を占めるが、熱帯林や亜熱帯林の着生植物、高山植物、塩生植物、水生植物としても確認されており、現在、地球上の様々な環境下で生育している。よって日本においても CAM 植物が自生し、農業利用に適用できる可能性もあるが、国内に自生する植物種やその生育地についての情報はほとんどない。そこで本研究では、国内外の文献を元に国内に分布する CAM 植物種を抽出し、特に、その生育環境について検討した。その結果、日本においても、岩場、海岸、山草地、畑・路傍、極相林、貧栄養湖等に CAM 植物が生育していた。栽培種を含め国内に分布する CAM 植物は、ヒカゲノカズラ植物門ミズニラ科の 5 種、シダ植物門ウラボシ科 3 種、イノモトソウ科 1 種、マツ門 (裸子植物門) ウェルウィッチア科 1 種、被子植物では、モクレン類コショウ科 1 種、単子葉類 7 科 25 属 86 種、真正双子葉類 11 科 53 属 140 種で、合計 23 科 83 属 237 種であった。そのうち栽培されている種が 185 種と全体の約 8 割を占め、在来種も 56 種の分布が確認されたが、ほとんどの種は、岩場や海岸など厳しい水分環境下で生育していた。また、帰化種も 33 種確認されたが、海外で確認されているアカネ科等における CAM 型光合成を持つ種は確認できなかった。

キーワード：外来植物、帰化種、栽培種、在来種、真正双子葉類、多肉植物、単子葉類。

はじめに

近年、地球温暖化による干ばつ、高温化による農業生産への影響が危惧されており、このような環境下で安定した収量を確保することができる農業が求められている。海外では、気候変動下における安定した収量を確保する農業生産の一つの手段として、ベンケイソウ型有機酸代謝 (CAM) 型光合成を有する植物の圃場試験も進められている (Davis ら 2014, 2019, Owen ら 2016)。しかしながら、日本における CAM 植物の作物としての利用は、パイナップル等一部の作物に限られており、国内にどのような CAM 植物が生育し、どのような場所で生育しているのか等の知見はほとんどない。CAM 植物は、現在、ヒカゲノカズラ植物門、シダ植物門、マツ門 (裸子植物門)、被子植物門の 38 科以上、約 400 属にわたって約 16000 種記載されており (Smith and Winter 1996, Winter ら 2015)、維管束植物の約 6% を占める。このことは、CAM 型光合成が、異なった科において、独立的に数度にわたり進化したことを示している (Griffiths 1989, Ehleringer and Monson 1993, Pilon-Smits ら 1996)。CAM 型光合成は、夜間に CO₂ 吸収を行い昼間の蒸散を抑えることができるため、主に陸上の多肉植物が高温・半乾燥環境における水を確保する生理学的適応と捉えられていたが (Kluge and Ting 1978, Winter 1985, Lüttge 1987)、現在、CAM 植物は、高温・半乾燥地帯だけでなく (Nobel 1988, Arakaki ら 2011)、熱帯および亜熱帯林の着生植物 (Zotz and Ziegler 1997, Crayn ら 2004, Holtum and Winter 2005,

Silvera ら 2005, 2009)、熱帯の樹木 (Gehrig ら 2003, Holtum ら 2004, Lüttge 2006)、塩生植物 (Winter and Holtum 2005, 2007)、高山植物 (Osmond ら 1975, Crayn ら 2015) として、また貧栄養湖などの水生植物 (Keeley 1998) においても報告されている。

Koppen-Geiger の気候区分においては、日本は、一部で熱帯雨林気候やツンドラ気候に分類される地域があるものの、その陸地の多くは、温暖湿潤気候か冷帯湿潤気候に属する (Beck ら 2018)。そのため高温・半乾燥が主な生育地と思われてきた CAM 植物の分布については、ほとんど着目されてこなかった。しかしながら、CAM 植物の生育地が地球上の多様な環境に及んでいることを考えると、国内の様々な環境においてもその分布を確認することができると考えられる。そこで本研究では、国内の CAM 植物の分布状況やそのハビタットを明らかにするため、国内外の文献を元に国内に分布する CAM 型光合成を持つ種を抽出し、光合成型を特定した根拠、在来あるいは帰化、野生種及び栽培種であるか等も含めリスト化し、国内に分布する CAM 植物とそのハビタットについて考察した。

方 法

CAM 植物の属名及び種名を、Szarek and Ting (1977)、Szarek (1979)、Smith and Winter (1996)、Sayed (2001) を用いてリストアップし、岩槻 (1992)、角野 (1994)、清水 ら (2001, 2005)、米倉・梶田 (2003)、近田ら (2006)、植村ら (2010)、米倉・邑田 (2012)、遊川 (2015)、門田 (2016)、

黒沢 (2016), 大場 (2016), 内貴 (2016), 門田ら (2017), 國府方 (2017a, b), 山城 (2017), 米倉 (2017) を用いて, 国内に生育する同じ属の植物種を抽出した. 和名および学名は BG Plants 和名・学名インデックス (米倉・梶田 2003) の標準を用いた. 被子植物の分類については, APGIII (2009) 分類体系に基づいた. また, それらの種が CAM 型光合成を持つかどうかを, 既存文献によって判別した. CAM 型光合成型を持つと判定した根拠として, 夜間に CO_2 を取り込むこと, 植物体内の pH 値やリンゴ酸濃度が夜間に高まり, 日中に低下すること (日周変動), $\delta^{13}\text{C}$ (炭素安定同位体比) 値が $-8\sim-20\%$ であること, また, これまでの研究によって当該植物の属及び科の植物全てが上記の方法によって CAM 植物と判定された場合, 同一の属及び科の植物を CAM 植物とした. 光合成型の詳細として, 環境条件に関係なく CAM 型光合成を行う場合, 本質的, 当該植物が乾燥条件や塩類環境下で CAM が誘導される場合は, 条件的とし, その誘導条件 (乾燥, 塩類, 葉齢) を記載した. また, CAM が誘導される種の元の光合成型はほとんど C_3 であるが, C_4 光合成型の場合にのみ C_4 と記載した. また, これまでの研究によって, CAM cycling (日中に CO_2 を吸収, 夜間に CO_2 を放出するが, 同時に葉内で滴定酸度の日変化を継続する状態) を行う種, CAM idling (外気とのガス交換をせず, 葉内で滴定酸度の日変化を継続する状態) を行う種, CAM 光合成の活性が低い種についても記載した. さらに, CAM 植物と確認された種については, 種のリストアップに用いた文献に加え英国王立園芸協会 (2003) を用いて, 在来種あるいは帰化種, 野生種及び栽培種であるかを判定した. 在来種は明治維新以前から日本に自生する種, 帰化種は明治維新以後, 人為的な導入や偶発的な移入により日本に侵入・定着し自生する種, 栽培種とは, 食用, 園芸及び観賞等の目的で利用されている種, 野生種とは, 人間の手を加えられることなく日本に自生する種 (帰化種を除く) を示す. 植物種のハビタットについては, 種のリストアップに用いた文献に加え篠沢ら (1993), 高橋ら (2003a, b) に基づき, レッドデータブック近畿研究会 (1995) を参照し, 植物の生育環境を大きく 5 タイプ (水湿地, 海辺, 草地, 岩石地, 森林) に区分し, 水湿地環境では, 水域, 貧栄養湿地, 富栄養湿地, 原野, 水田, 海辺環境では, 塩生湿地, 砂浜, 海岸, 草地環境では, 山草地, カヤ草地, 里草地, 岩石地環境では, 河原, 岩場, 森林環境では, 二次林, 極相林, その他の環境として, 畑・路傍の 16 のハビタットに細分し, あてはめた.

結 果

1. 国内に分布が確認された CAM 植物の概要

本調査によって, CAM 植物は, 多くの種が観賞用等で栽培されているものの, 一般的な雑草が繁茂する畑や路傍だけでなく, 塩生湿地, 海岸, 山草地にも生育し, 二次林や極相林の着生植物, 貧栄養湖など水域の水生植物として,

自生していることが確認された.

国内に分布すると考えられた CAM 植物は, ヒカゲノカズラ植物門ミズニラ綱ミズニラ目ミズニラ科の 5 種, シダ植物門シダ綱ウラボシ目ウラボシ科 3 種, イノモトソウ科 1 種, マツ門 (裸子植物門) ウェルウィッチア綱ウェルウィッチア目ウェルウィッチア科 1 種, 被子植物では, モクレン類コショウ目コショウ科 1 種, 単子葉類では, オモダカ目 (オモダカ科, サトイモ科, トチカガミ科) の 9 種, キジカクシ目 (ラン科, キジカクシ科, ススキノキ科) の 45 種, イネ目パイナップル科の 32 種, 真正双子葉類では, ユキノシタ目ベンケイソウ科の 67 種, フウロソウ目フウロソウ科 1 種, キントラノオ目トウダイグサ科の 3 種, ナデシコ目 (ツルムラサキ科, スベリヒユ科, ハゼラン科, サボテン科, ハマミズナ科) の 55 種, リンドウ目キョウチクトウ科の 8 種, シソ目シソ科の 2 種, キク目キク科の 4 種であった. 全体で, 14 目 23 科 83 属 237 種の CAM 植物が国内に分布すると考えられた (第 1 表, 第 2 表). そのうちベンケイソウ科が 67 種と最も多く, 次いでサボテン科 34 種であった. 栽培種が 185 種と全体の約 8 割を占めており, 在来種が 56 種, 栽培種を含む帰化種が 33 種分布した. 海外においては, 真正双子葉類のアナカンパセロス科 (Guralnick and Jackson 2001, Guralnick ら 2008, Winter and Holtum 2017), デイデイエレア科 (Winter 1979, Ziegler 1996), ブドウ科 (Mooney ら 1977, Virzo de Santo and Bartoli 1996, Holtum ら 2007), フクギ科 (Ting ら 1987, Martin ら 1990, Winter ら 2005), ウリ科 (Szarek and Ting 1977, Winter and Holtum 2002), カタバミ科 (Szarek and Ting 1977), アカネ科 (Winter ら 1983), イワタバコ科 (Guralnick ら 1986, Markovska 1999), オオバコ科 (Keeley 1996), セリ科 (Webb ら 1988), 単子葉類のツユクサ科 (Martin ら 1994) において CAM 型光合成を持った種が報告されているが, 国内ではこれらの科の植物種は確認できなかった.

2. ヒカゲノカズラ植物門の CAM 植物

ヒカゲノカズラ植物門ミズニラ目ミズニラ科ミズニラ属は, 世界中に広く分布する水生または湿性の植物である. 日本には, ヒメミズニラ, ミズニラ, ミズニラモドキ, シナミズニラ, ミチノクミズニラの 5 種の在来種が分布するが, CAM 型光合成を持つことが示されているのは, 滴定酸度の変化や酵素活性等からシナミズニラのみである (Pang ら 2003). しかしながら, これまで水生型のミズニラ科 22 種全てが, CAM 型光合成を持っていることが報告されていることから (Keeley 1982, 1996, 1998, Sternberg ら 1984, Boston and Adams 1985, Webb ら 1988, Pang ら 2003, Yang and Liu 2015), 国内に分布する水生型の 4 種も CAM 植物と考えられた. ミズニラ科植物は, 一般に貧栄養の湖沼等に生育しているが (Keeley 1996), 国内においても, ミズニラ科の 5 種は, 貧栄養の湖沼やため池, 水路, 水田などに分布していた (角野 1994).

表 1 表 日本国内に分布する CAM 植物の目, 科, 属別種数の一覧

| Phylum (group) | Order (目) | Family (科) | Genera (属) |
|------------------------|----------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| ヒカゲノカズラ植物門 | Isoetales (ミズニラ目) | Isoetaceae (ミズニラ科) | <i>Isoetes</i> 属 5 種 |
| シダ植物門 | Polypodiales (真正シダ) | Polypodiaceae (ウラボシ科) | <i>Pyrrosia</i> 属 3 種 |
| | | Pteridaceae (イノモトソウ科) | <i>Haplopteris</i> 属 1 種 |
| マツ植物門 | Welwitschiales (ウエルウィッチア目) | Welwitschiaceae (ウエルウィッチア科) | <i>Welwitschiales</i> 属 1 種 |
| 被子植物 | | | |
| モクレン類 | Piperales (コショウ目) | Piperaceae (コショウ科) | <i>Peperomia</i> 属 1 種 |
| 単子葉植物 | Alismatales (オモダカ目) | Alismataceae (オモダカ科) | <i>Sagittaria</i> 属 1 種 |
| | | Araceae (サトイモ科) | <i>Zamioculcas</i> 属 1 種 |
| | | Hydrochariaceae (トチカガミ科) | <i>Vallisneria</i> 属 7 種 |
| | Asparagales (キジカクシ目) | Orchidaceae (ラン科) | <i>Dendrobium</i> 属等 9 属 17 種 |
| | | Asparagaceae (キジカクシ科) | <i>Agave</i> 属等 3 属 17 種 |
| | | Xanthorrhoeaceae (ススキノキ科) | <i>Aloe</i> 属 11 種 |
| | Poales (イネ目) | Bromeliaceae (パイナップル科) | <i>Aechmea</i> 属等 9 属 32 種 |
| | Saxifragales (ユキノシタ目) | Crassulaceae (ベンケイソウ科) | <i>Sedum</i> 属等 12 属 67 種 |
| | Geraniales (フウロソウ目) | Geraniaceae (フウロソウ科) | <i>Pelargonium</i> 属 1 種 |
| | 真正双子葉植物 | Malpighiales (キントラノオ目) | Euphorbiaceae (トウダイグサ科) |
| Basellaceae (ツルムラサキ科) | | | <i>Anredera</i> 属等 2 属 2 種 |
| Portulacaceae (スベリヒユ科) | | | <i>Portulaca</i> 属等 2 属 7 種 |
| Talinaceae (ハゼラン科) | | | <i>Talinum</i> 属 2 種 |
| Cactaceae (サボテン科) | | | <i>Opuntia</i> 属等 19 属 34 種 |
| Aizoaceae (ハマミズナ科) | | | <i>Lamproanthus</i> 属等 8 属 10 種 |
| Gentianales (リンドウ目) | | Apocynaceae (キョウチクトウ科) | <i>Dischidia</i> 属等 3 属 8 種 |
| Lamiales (シソ目) | | Lamiaceae (シソ科) | <i>Coleus</i> 属等 1 属 2 種 |
| Asterales (キク目) | | Asteraceae (キク科) | <i>Kleinia</i> 属等 2 属 4 種 |
| 計 | | 14 目 | 23 科 |

3. シダ植物門の CAM 植物

これまでシダ植物門シダ綱のウラボシ科のピカクシダ (*Platyserium*) 属, エゾデンダ (*Polypodium*) 属, ヒトツバ (*Pyrrosia*) 属とイノモトソウ科において CAM 型光合成を持つ種が確認されている (Wong and Hew 1976, Winter ら 1983, Sinclair 1984, Holtum and Winter 1999, Martin ら 2005, Minardi ら 2014). 米倉・梶田 (2003) によると国内にはピカクシダ属は分布しないが, エゾデンダ属 5 種, ヒトツバ属 8 種が分布している. これまでエゾデンダ属の 1 種, 熱帯の着生植物 *Polypodium crassifolium* が滴定酸度から弱い CAM を示すことを示されているが (Holtum and Winter 1999), 日本に自生する他のエゾデンダ属 5 種においては, これまで光合成型に関する研究がなされておらず, 同属内の種の δ^{13} 値がほぼ C_3 植物の値であり (Zot and Zieger 1997), CAM 型光合成をもつ種を確認することはできなかった. ヒトツバ属においても, C_3 光合成を行う種と CAM 型光合成を行う種があり (Winter ら 1983), 国内に分布する 8 種のうち, 葉内の酸の日周変動等で CAM と判別されたのはヒトツバマメヅタ (Sinclair 1984) のみで, 他のヒトツバ属 7 種については光合成型を確定する研究は行われていない. ただし, これまで夜間の CO_2 吸収等で

CAM 型光合成を示したヒトツバ属 4 種は, 肉厚の葉を持っていることが判明しているため (Winter ら 1983), 同じく肉厚の葉を持つビロードシダとヒトツバも CAM 型光合成を持つと考えられた. イノモトソウ科においては, *Anetium* 属, *Haplopteris* 属, シシラン (*Vittaria*) 属において, CAM 型光合成が確認されているが (Martin ら 2005, Minardi ら 2014), 関東以西, 琉球にいたる暖地で, 岩上や樹幹に着生するシシラン属のシシランのみが, 酸の日周変動から, CAM cycling を行うことが確認されている (Martin ら 2005).

4. マツ門 (裸子植物門) の CAM 植物

マツ門 (裸子植物門) で CAM 型光合成を行う植物は, 南アフリカのナミブ砂漠に自生するウエルウィッチア科のウエルウィッチア (キソウテンガイ) のみである. 本種の 1 対のみの葉は, 茎の末端にある分裂組織から生涯にわたって成長し, 葉先が次第に枯れていくが, 植物体自体の寿命が長く 2000 年以上の個体もあると推測されている (Bornman 1972). 本種が CAM 型光合成を持つことは, その $\delta^{13}C$ 値 (Smith and Epstein 1971, Schulze ら 1976, Ting and Burk 1983) やホスホエノールピルビン酸カルボキシ

第2表 日本国内に分布する CAM 植物の学名, 和名, 生育環境, 在来/帰化/野生/栽培及び CAM 型光合成の詳細とその型を持つと判定した根拠とその出典の一覧.

| 学名 | 和名 | 在来 / 帰化 | 野生 / 栽培 | 生息環境 | 光合成 型詳細 | CAM 型光合成を持つと判定した根拠とその出典 |
|--|------------------------|------------|---------|------------------|------------|---|
| ヒカゲノカズラ植物門 Lycopodiophyta ミズニラ綱 Isoetopsida ミズニラ目 Isoetales ミズニラ科 Isoetaceae | | | | | | |
| <i>Isoetes asiatica</i> (Makino) Makino | ヒメミズニラ | 在来 | 野生 | 貧・水田 (水生) | 本 | 属 (Keeley 1982, 1996, 1998, Sternberg ら 1984, Webb ら 1988) |
| <i>Isoetes japonica</i> A.Braun | ミズニラ | 在来 | 野生 | 貧・水田 (水生) | 本 | 同上 |
| <i>Isoetes pseudojaponica</i> M.Takamiya, Mits. Watan. et K.Ono | ミズニラモドキ | 在来 | 野生 | 貧・水田 (水生) | 本 | 同上 |
| <i>Isoetes sinensis</i> T.C.Palmer | シナミズニラ | 在来 | 野生 | 貧・水田 (水生) | 本 | H. E (Pang ら 2003) |
| <i>Isoetes</i> × <i>michinokuana</i> M.Takamiya, Mits. Watan. et K.Ono | ミチノクミズニラ | 在来 | 野生 | 貧・水田 (水生) | 本 | ヒメミズニラと同一 |
| シダ植物門 Pteridophyta シダ綱 Polypodiopsida ウラボシ目 Polypodiales ウラボシ科 Polypodiaceae | | | | | | |
| <i>Pyrrosia adnascens</i> (Sw.) Ching | ヒトツババメツタ | 在来 | 野生 | 岩場 (着生) | 本, cy | δ, H (Sinclair 1984) |
| <i>Pyrrosia linearifolia</i> (Hook.) Ching | ビロードシダ | 在来 | 野生 | 岩場 (着生) | 本, cy | 属 (Wong and Hew 1976, Sinclair 1984, Winter 1985, Winter ら 1983, 1986a, Ong ら 1986) |
| <i>Pyrrosia lingua</i> (Thunb.) Farw. | ヒトツバ | 在来 | 野生 | 岩場 (着生) | 本, cy | 同上 |
| イノモトソウ科 Pteridaceae | | | | | | |
| <i>Haplopteris flexuosa</i> (Fée) E.H.Crane | シシラン | 在来 | 野生 | 二次林・極相 林 (着生) | cy | H (Martin ら 2005) |
| マツ門 (裸子植物門) Pinophyta ヴェルヴィチア綱 Welwitschiopsida ウェルウィッチア目 Welwitschiales ウェルウィッチア科 Welwitschiales | | | | | | |
| <i>Welwitschia mirabilis</i> Hook.f. | ウェルウィッチア (キ ソウテンガイ) | — | 栽培 | — | 条, cy | δ (Smith and Epstein 1971, Schulze ら 1976, Ting and Burk 1983), D (Dittich and Huber 1974, von Willert ら 2005), M (Dittich and Huber 1974) |
| 被子植物 Magnoliophyta | | | | | | |
| モクレン類 Magnoliids コショウ目 Piperales コショウ科 Piperaceae | | | | | | |
| <i>Peperomia pellucida</i> (L.) Kunth | ウスバスナゴショウ | 帰化 | 野生 | 二次林 | 本, cy | H, E (Holthe ら 1992) |
| 単子葉植物 Monocotyledons | | | | | | |
| オモダカ目 Alismatales オモダカ科 Alismataceae | | | | | | |
| <i>Sagittaria subulata</i> (L.) Buchenau | アメリカウリカワ | 帰化 | 野生・栽培 | 水域 (水生) | — | M (Keeley 1998) |
| オモダカ目 Alismatales サトイモ科 Araceae | | | | | | |
| <i>Zamioculcas zamiifolia</i> (Lodd.) Engl. | ソテツバカイウ | — | 栽培 | — | 条, d, w | D, H, E (Holtum ら 2007) |
| オモダカ目 Alismatales トチカガミ科 Hydrocharitaceae | | | | | | |
| <i>Vallisneria americana</i> Michx. | アメリカセキショウモ | 帰化 | 野生・栽培 | 水域 (水生) | — | M (Keeley 1998) |
| <i>Vallisneria australis</i> S.W.L.Jacobs et Les | オーストラリアセキ ショウモ | 帰化 | 野生・栽培 | 水域 (水生) | — | M (Pedersen ら 2011) |
| <i>Vallisneria denserrulata</i> (Makino) Makino | コウガイモ | 在来 | 野生 | 水域 (水生) | — | 属 (Helder and Harmelan 1982, Sternberg ら 1984, Webb ら 1988, Keeley 1998, Pedersen ら 2011) |
| <i>Vallisneria gigantea</i> Garabn. | オオセキショウモ | 帰化 | 野生・栽培 | 水域 (水生) | — | 同上 |
| <i>Vallisneria natans</i> (Lour.) H.Hara | セキショウモ | 在来 | 野生 | 水域 (水生) | — | 同上 |
| <i>Vallisneria spiralis</i> L. | セイヨウセキショウモ | 帰化 | 野生・栽培 | 水域 (水生) | — | D (Helder and Harmelan 1982), δ (Sternberg ら 1984), H (Webb ら 1988), M (Keeley 1998) |
| <i>Vallisneria x pseudorosulata</i> S.Fujii et M.Maki | コウガイモセキショウモ | 帰化 | 野生・栽培 | 水域 (水生) | — | コウガイモと同一 |
| キンカクシ目 Asparagales ラン科 Orchidaceae | | | | | | |
| <i>Arachnis labrosa</i> (Lindl. Et Paxton) Rchb.f. | ジンヤクラン | 在来 | 野生 | 不明 (着生) | 本, cy | 属 (Neales and Hew 1975, Fu and Hew 1982) |
| <i>Cattleya labiata</i> Lindl. | ヒノデラン | — | 栽培 | — | 本 | D (Nuernbergk 1961, Knauff and Arditti 1969) |
| <i>Cymbidium dayanum</i> Rchb.f. | ヘツカラン | 在来 | 野生 | 極相林 (着生) | 本, w | δ, M (Motomura ら 2008) |
| <i>Dendrobium bigibbum</i> Lindl. var. <i>phalaenopsis</i> (Fitzg.) F.M.Bailey | コチョウセッコク | — | 栽培 | — | 本 | δ (Winter ら 1983) |
| <i>Dendrobium crumenatum</i> Sw. | カショウセッコク | — | 栽培 | — | 本 | δ (Li ら 2019) |
| <i>Dendrobium equitans</i> Krantz. | ツバメセッコク | — | 栽培 | — | 本 | δ (Li ら 2019) |
| <i>Grammatophyllum speciosum</i> Blume | ホウオウラン | — | 栽培 | — | 本, w | δ, M (Motomura ら 2008) |
| <i>Oncidium flexuosum</i> Sims | キバナスズメラン | — | 栽培 | — | 本, w | δ, H (Silvera ら 2005) |
| <i>Oncidium sphacelatum</i> Lindl. | ムレスズメラン | — | 栽培 | — | 本, w | δ, H (Silvera ら 2005) |
| <i>Phalaenopsis amabilis</i> (L.) Blume | マニラコチョウラン | — | 栽培 | — | 本 | δ (Winter ら 1983, Holtum and Winter 1999, Motomura ら 2008) |
| <i>Phalaenopsis schilleriana</i> Rchb.f. | アサヒコチョウラン | — | 栽培 | — | 本 | D (McWilliams 1970), Ac (McWilliams 1970), δ (Winter ら 1983) |
| <i>Vanda coerulea</i> Griff. ex Lindl. | ヒスイラン | — | 栽培 | — | 本 | 属 (Kluge and Ting 1978, Earnshaw ら 1987, Winter ら 1983, Zotz and Ziegler 1997) |
| <i>Vanda lamellata</i> Lindl. | コウトウヒスイラン | 在来 | 野生 | 不明 (着生) | 本 | 同上 |
| <i>Vanda tricolor</i> Lindl. | ヒヨウモンラン | — | 栽培 | — | 本 | 同上 |
| <i>Vanilla mexicana</i> Mill. | バニラ | — | 栽培 | — | 本 | D, Ac (McWilliams 1970) |
| <i>Vanilla pompona</i> Schiede | ニシインドバニラ | — | 栽培 | — | 本 | δ, H (Silvera ら 2005) |
| <i>Vanilla tahitensis</i> J.M.Moore | タヒチバニラ | — | 栽培 | — | 本 | 属 (McWilliams 1970, Gehrig ら 1998, Winter and Holtum 2002, Silvera ら 2005) |
| キンカクシ目 Asparagales キジカクシ科 Asparagaceae | | | | | | |
| <i>Agave americana</i> L. | アオノリュウゼツラン | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | 本 | D (Neales ら 1968), Ac (Neales ら 1968, Reddy and Das 1978), δ (Troughton ら 1974, Heyduk ら 2016) |
| <i>Agave attenuata</i> Salm-Dyck | ハツミドリ | — | 栽培 | — | 本 | M (Holtum ら 2007) |
| <i>Agave fourcroydes</i> Lem. | ヘネケン | — | 栽培 | — | 本 | 属 (Bennet-Clark 1933, Thomas and Ranson 1954, Neales ら 1968, Bender ら 1973, Mooney ら 1974, Eickmeier and Bender 1976, Nobel 1976, 1988, Reddy and Das 1978, Cockburn 1974, Troughton ら 1974, Kluge and Ting 1978, Szarek ら 1987, Wang and Nobel 1998, Holtum ら 2007, Ricalde ら 2010, Heyduk ら 2016) |

| | | | | | | |
|--|--------------|----|-------|--------|-------|---|
| <i>Agave potatorum</i> Zucc. | ライジン | — | 栽培 | — | 本 | 同上 |
| <i>Agave sisalana</i> Perrine ex Engelm. | サイザル | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | 本 | 同上 |
| <i>Agave stricta</i> Salm-Dyck | フキアゲ | — | 栽培 | — | 本 | 同上 |
| <i>Agave tequilana</i> Weber | テキーラーリュウゼツラン | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Heyduk ら 2016) |
| <i>Agave victoriae-reginae</i> T.Moore | ササノユキ | — | 栽培 | — | 本 | ヘネケンと同一 |
| <i>Sansevieria cylindrica</i> Bojer | ボウチトセラン | — | 栽培 | — | — | H (Martin ら 2019) |
| <i>Sansevieria grandis</i> Hook.f. | オオヒロハチトセラン | — | 栽培 | — | — | 属 (Nuernbergk 1961, Milburn ら 1968, Bender ら 1973, Mooney ら 1977, Kluge and Ting 1978, Reddy and Das 1978, Kowalczyk ら 1984, Martin ら 1990, Robinson ら 1993, Martin ら 2019) |
| <i>Sansevieria nilotica</i> Baker | チトセラン | 帰化 | 野生・栽培 | 海岸・二次林 | — | 同上 |
| <i>Sansevieria stuckyi</i> God. Leb. | ツツチトセラン | — | 栽培 | — | — | ♂ (Robinson ら 1993) |
| <i>Sansevieria thyrsiflora</i> Thunb. | ヒロハチトセラン | — | 栽培 | — | — | オオヒロハチトセランと同一 |
| <i>Sansevieria trifasciata</i> Prain | アツバチトセラン | — | 栽培 | — | — | D (Nuernbergk 1961), E (Kowalczyk ら 1984) |
| <i>Yucca aloifolia</i> L. | センジュラン | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Heyduk ら 2016) |
| <i>Yucca elephantipes</i> Regel ex Trelease | メキシコチモラン | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Heyduk ら 2016) |
| <i>Yucca gloriosa</i> L. | アツバキミガヨラン | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Winter and Smith 1996) |
| キジカクシ目 Asparagales ススキノキ科 Xanthorrhoeaceae | | | | | | |
| <i>Aloe arborescens</i> Mill. | キダチアロエ | — | 栽培 | — | 本 | D (Nuernbergk 1961, Kluge ら 1979), H (Denius and Homann 1972), ♂ (Bender 1971, Troughton ら 1974), E (Dittrich ら 1973) |
| <i>Aloe aristata</i> Haw. | アヤニシキ | — | 栽培 | — | 本 | D (Nuernbergk 1961) |
| <i>Aloe bainesii</i> Th.Dyer | タイザンニシキ | — | 栽培 | — | 本 | 属 (De Vries 1884, Bennet-Clark 1933, Nuernbergk 1961, Holdsworth 1971, Denius and Homann 1972, Bender ら 1973, Troughton ら 1974, Crews ら 1976, Mooney ら 1977, Reddy and Das 1978, Kluge ら 1979, Lüttge and Ball 1987, von Willert ら 1992, Ziegler 1996, Winter and Holtum 2002, Winter ら 2005) |
| <i>Aloe capitata</i> Baker | ニンギョウニシキ | — | 栽培 | — | 本 | 同上 |
| <i>Aloe dichotoma</i> L. f. | オオジニシキ | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Ziegler 1996) |
| <i>Aloe ferox</i> Mill. | アオワニ | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Mooney ら 1977), D (Lüttge and Ball 1987) |
| <i>Aloe marlothii</i> Berger | オニキリマル | — | 栽培 | — | 本 | タイザンニシキと同一 |
| <i>Aloe perryi</i> Baker | ソコトラアロエ | — | 栽培 | — | 本 | タイザンニシキと同一 |
| <i>Aloe plicatilis</i> (L.) Mill. | ゴジュウノトウ | — | 栽培 | — | 本 | タイザンニシキと同一 |
| <i>Aloe variegata</i> L. | チヨダニシキ | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Troughton ら 1974) |
| <i>Aloe vera</i> (L.) Burm. f. | バルバドスアロエ | — | 栽培 | — | 本 | Ac (Crews ら 1976, Reddy and Das 1978), D (Crews ら 1976, Winter and Holtum 2002), E (Crews ら 1976, Reddy and Das 1978), M (Reddy and Das 1978), ♂ (Winter and Holtum 2002, Winter ら 2005) |
| イネ目 Poales バイナップル科 Bromeliaceae | | | | | | |
| <i>Acanthostachys strobilacea</i> Link, Klotzsch et Otto | マツカサアナナス | — | 栽培 | — | — | D (Coutinho 1969), ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker | ウスバサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | D (Coutinho 1969), ♂ (Griffiths 1988, Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea caudata</i> Lindm. | フイリサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea chantinii</i> (Carriere) Baker | トラフサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | D (Medina 1974), ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea coelestris</i> C.J. Morren | シロツブアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea fasciata</i> (Lindl.) Baker | シマサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | D (Lüttge and Ball 1987), ♂ (Fontoura and Reinert 2009, Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea fulgens</i> Brong. | サンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea mariae-reginae</i> H.A.Wendl. | メオトアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea mexicana</i> Baker | メキシコアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea minima</i> Baker var. <i>discolor</i> Beer | ヒメベニサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | 属 (Coutinho 1969, Medina and Troughton 1974, Medina ら 1977, Lüttge and Ball 1987, Griffiths 1988, Zotz and Zieger 1997, Pierce ら 2002, Fontoura and Reinert 2009, Crayn ら 2004, 2015) |
| <i>Aechmea orlandiana</i> L.B.Sm. | オオシマサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea ramosa</i> Mart. Ex J.H.Schult. | オオサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea sphaerocephala</i> (Gaudich.) Baker | タマサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Fontoura and Reinert 2009, Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea victoriana</i> L.B.Sm. | ナガボサンゴアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Aechmea weilbachii</i> F. Dietr. var. <i>leodiensis</i> Andre | ショウジョウアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Ananas comosus</i> (L.) Merr. | パイナップル | — | 栽培 | — | 本 | D (Joshi ら 1965, Keller and Lüttge 2005), Ac, M (Milburn ら 1968), ♂ (Borland and Griffiths 1989, Pierce ら 2002, Winter ら 2005, Crayn ら 2015), H (Pierce ら 2002) |
| <i>Billbergia nutans</i> Wendl. Ex Regel | ヨウラクツツアナナス | — | 栽培 | — | 本 | D (Nuernbergk 1961, McWilliams 1970), Ac (McWilliams 1970), ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Bilbergia pyramidalis</i> (Sins) Lindl. | ベニフデツツアナナス | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Kluge and Ting 1978, Fontoura and Reinert 2009, Crayn ら 2015) |
| <i>Bromelia serra</i> Griseb. | フイリプロメリア | — | 栽培 | — | 本 | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Cryptanthus acaulis</i> Beer | ヒメアナナス | — | 栽培 | — | — | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Cryptanthus bromelioides</i> Otto et Dietr. | フイリナガバヒメアナナス | — | 栽培 | — | — | ♂ (Pierce ら 2002, Crayn ら 2015), H (Pierce ら 2002) |
| <i>Cryptanthus zonatus</i> (Vis.) Beer | トラフヒメアナナス | — | 栽培 | — | — | 属 (Crayn ら 2015) |
| <i>Dyckia brevifolia</i> Baker | シマケンザン | — | 栽培 | — | 本, cy | D (McWilliams 1970), Ac (McWilliams 1970), ♂ (Griffiths 1988, Crayn ら 2015) |
| <i>Dyckia rariflora</i> Schult.f. | ホソバシマケンザン | — | 栽培 | — | — | ♂ (Crayn ら 2015) |
| <i>Nidularium innocentii</i> (Lemaire) Lemaire | ウラベニアナナス | — | 栽培 | — | 条, d | ♂ (Kluge and Ting 1978) |

| | | | | | | |
|---|--------------------|----|-------|--------|----------|---|
| <i>Tillandsia aeranthos</i> (Loisel.) L.B.Sm. | キノエアナナス | — | 栽培 | — | 本, cy | D (Kluge and Fischer 1967, Kluge ら 1973) |
| <i>Tillandsia brachycaulos</i> Schltdl. | コビトアナナス | — | 栽培 | — | 本, cy | δ (Crayn ら 2015) |
| <i>Tillandsia bulbosa</i> Hooker | ヒメキノエアナナス | — | 栽培 | — | 本, cy | D (Medina ら 1977, Pierce ら 2002), δ (Pierce ら 2002, Crayn ら 2015), H (Pierce ら 2002) |
| <i>Tillandsia butzii</i> Mez | ラッキョウアナナス | — | 栽培 | — | 本, cy | δ (Crayn ら 2015) |
| <i>Tillandsia flabellata</i> Baker | ウチワアナナス | — | 栽培 | — | 本, cy | δ (Crayn ら 2015) |
| <i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L. | モスボール | — | 栽培 | — | 本, cy | D(Loeschen ら 1993, Medina and Troughton 1974), M(Loeschen ら 1993), δ (Medina and Troughton 1974, Crayn ら 2015) |
| <i>Tillandsia usneoides</i> L. | サルオガセモドキ (エアープランツ) | — | 栽培 | — | 本, cy | δ (Smith and Epstein 1971, Medina and Troughton 1974, Griffiths 1988, Fontoura and Reinert 2009, Crayn ら 2015), D (Coutinho 1969, Kluge ら 1973, Loeschen ら 1993), M (Kluge ら 1973, Loeschen ら 1993), E (Dittrich ら 1973) |
| 真正双子葉類 | | | | | | |
| ユキノシタ目 Saxifragales ベンケイソウ科 Crassulaceae | | | | | | |
| <i>Bryophyllum daigremontianum</i> (Raym-Hamet et H.Perrier) A. Berger | コダカラベンケイ | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | cy | H (Bonner and Bonner 1948, Winter ら 1986b), D (Kluge and Fischer 1967, Sutton and Osmond 1972, Kluge ら 1974, Holdsworth 1971, Winter ら 1986b, Winter and Holtum 2002), δ (Bender ら 1973, Osmond ら 1973, Winter and Holtum 2002, Winter ら 2005) |
| <i>Bryophyllum delagoense</i> (Ecklon et Zeyher) Schinz | キンチョウ | 帰化 | 野生・栽培 | 海岸 | — | Ac (Bruinsma 1958, Reddy and Das 1978), D, E (Ritz and Kluge 1987) |
| <i>Bryophyllum pinnatum</i> (L.f.) Oken | トウロウソウ (セイロベンケイ) | 帰化 | 野生・栽培 | 岩場 | cy | D (Sutton and Osmond 1972), δ (Bender ら 1973, Lüttge ら 1991), M (Holtum ら 2007) |
| <i>Cotyledon ausana</i> Dinter | ハクチョウ | — | 栽培 | — | 条, d | 属 (Nishida 1963, Schutte ら 1967, Mooney ら 1977) |
| <i>Cotyledon teretifolia</i> Thunb. | サオヒメ | — | 栽培 | — | 条, d | 同上 |
| <i>Cotyledon undulata</i> Haw. | ギンバニシキ | — | 栽培 | — | 条, d | 同上 |
| <i>Crassula lycopodioides</i> Lam. | セイサリュウ | — | 栽培 | — | 条, d | δ (Mooney ら 1977), D, M (Herppich and Peckmann 2000) |
| <i>Crassula portulaca</i> Lam. | フチベニベンケイ (カネノナルキ) | — | 栽培 | — | 条, d | δ (Mooney ら 1977, Ziegler 1996) |
| <i>Crassula pyramidalis</i> Thunb. | リョクトウ | — | 栽培 | — | 条, d | 属 (Bonner and Bonner 1948, Thomas and Ranson 1954, Schutte ら 1967, Milburn ら 1968, Holdsworth 1971, Bender ら 1973, Mooney ら 1977, Kluge and Ting 1978, Rustin ら 1988, Brulfert ら 1991, von Willert ら 1992, Robinson ら 1993, Keeley 1996, 1998, Pilon-Smits ら 1996, Ziegler 1996, Herppich and Peckman 2000, Winter and Holtum 2017) |
| <i>Echeveria gibbiflora</i> DC. | タカサキレンゲ | — | 栽培 | — | 条, d | D (Holdsworth 1971), δ (Griffiths 1988) |
| <i>Hylotelephium cauticola</i> (Praeger) H.Ohba | ヒダカミセバヤ | 在来 | 野生・栽培 | 岩場 | 条, d | 属 (Kluge and Ting 1978, Muller and Kluge 1983, Lee and Griffiths 1987, Brulfert ら 1988, Smirnov 1996, Liu ら 2017) |
| <i>Hylotelephium erythrostictum</i> (Miq.) H. Ohba | ベンケイソウ | 在来 | 野生・栽培 | 山草地 | 条, d | D, M (Liu ら 2017) |
| <i>Hylotelephium pallescens</i> (Freyn) H. Ohba | ムラサキベンケイソウ | 在来 | 野生・栽培 | 山草地 | 条, d | ヒダカミセバヤと同一 |
| <i>Hylotelephium pluricaule</i> (Kudo) H. Ohba | カラフトミセバヤ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | ヒダカミセバヤと同一 |
| <i>Hylotelephium sieboldii</i> (Sweet ex Hook.) H. Ohba | ミセバヤ | 在来 | 野生・栽培 | 岩場 | 条, d | E (Muller and Kluge 1983) |
| <i>Hylotelephium sordidum</i> (Maxim.) H.Ohba | チチッパベンケイ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | ヒダカミセバヤと同一 |
| <i>Hylotelephium spectabile</i> (Boreau) H.Ohba | オオベンケイソウ | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | 条, d | δ (Brulfert ら 1988) |
| <i>Hylotelephium ussuriense</i> (Kom.) H.Ohba var. <i>tsugaruense</i> (H.Hara) H.Ohba | ツガルミセバヤ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | ヒダカミセバヤと同一 |
| <i>Hylotelephium verticillatum</i> (L.) H.Ohba | ミツバベンケイソウ | 在来 | 野生 | 岩場・河原 | 条, d | ヒダカミセバヤと同一 |
| <i>Hylotelephium viride</i> (Makino) H.Ohba | アオベンケイ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | ヒダカミセバヤと同一 |
| <i>Hylotelephium</i> × <i>furusei</i> H.Ohba | ミセバヤベンケイ | — | 栽培 | — | 条, d | ヒダカミセバヤと同一 |
| <i>Kalanchoe blossfeldiana</i> Poell. | ベニバナベンケイ | — | 栽培 | — | 条, d | D (Gregory ら 1954, Nuernbergk 1961), Ac (Nishida 1963), E (Dittrich ら 1973), δ (Osmond ら 1973) |
| <i>Kalanchoe marmorata</i> Baker | エドムラサキ | — | 栽培 | — | 条, d | Ac (Nishida 1963) |
| <i>Kalanchoe spathulata</i> DC. | リュウキュウベンケイ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | 属 (Gregory ら 1954, Nuernbergk 1961, Lyndon 1962, Nishida 1963, Oeschager and Lerman 1970, Holdsworth 1971, Bender ら 1973, Jones 1975, Osmond ら 1975, Black and Williams 1976, Winter 1979, Schafer and Lüttge 1988, Robinson ら 1993, Kluge and Brulfert 1996, Winter and Holtum 2002, Winter ら 2005) |
| <i>Kalanchoe tomentosa</i> Baker | ゲツトジ | — | 栽培 | — | 条, d | 同上 |
| <i>Orostachys furusei</i> Ohwi | レブナイワレンゲ | 在来 | 野生 | 岩場 | — | 属 (Oyungerel ら 2004) |
| <i>Orostachys japonica</i> (Maxim.) A.Berger | ツメレンゲ | 在来 | 野生 | 岩場 | — | 同上 |
| <i>Orostachys malacophylla</i> (Pall.) Fisch. | アオノイワレンゲ | 在来 | 野生 | 岩場 | — | H, δ (Oyungerel ら 2004) |
| <i>Phedimus aizoon</i> (L.) 't Hart var. <i>floribundus</i> (Nakai) H.Ohba | キリンソウ | 在来 | 野生・栽培 | 山草地・海岸 | — | H, δ (Oyungerel ら 2004) |
| <i>Phedimus ellaconbeanus</i> (Praeger) 't Hart | ハコダテキリンソウ | 在来 | 野生 | 不明 | — | 属 (Oyungerel ら 2004) |
| <i>Phedimus kamtschaticus</i> (Fisch.) 't Hart | エゾノキリンソウ | 在来 | 野生・栽培 | 岩場 | — | 同上 |
| <i>Phedimus sikokianus</i> (Maxim. Ex Makino) 't Hart | ヒメキリンソウ | 在来 | 野生 | 岩場 | — | 同上 |
| <i>Rhodiola ishidae</i> (Miyabe et Kudo) H.Hara | ホソバイワベンケイ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d, cy | 属 (Osmond ら 1975) |
| <i>Rhodiola rosea</i> L. | イワベンケイ | 在来 | 野生・栽培 | 岩場 | 条, d, cy | δ, Ac (Osmond ら 1975) |
| <i>Rochea coccinea</i> DC. | クレナイロケア | — | 栽培 | — | — | 属 (De Vries 1884) |
| <i>Sedum acre</i> L. | オウシュウマンネングサ | 帰化 | 野生・栽培 | 海岸 | 条, d, cy | δ (Troughton ら 1974, Kluge 1977) |
| <i>Sedum album</i> L. | シロバナマンネングサ | — | 栽培 | — | 条, d, cy | H (Earnshaw ら 1985, Castillo 1996), δ (Sayed ら 1994), D, E (Castillo 1996) |

| | | | | | | |
|--|--------------|----|-------|----------|-----------------------|--|
| <i>Sedum bulbiferum</i> Makino | コモチマンネングサ | 在来 | 野生 | 畑・路傍 | 条, d | 属 (Thomas and Ranson 1954, Holdsworth 1971, Smith and Epstein 1971, Kluge and Osmond 1972, Bender ら 1973, Rouhani ら 1973, Troughton ら 1974, Osmond 1975, Woodward 1975, Kluge 1977, Kluge and Ting 1978, Schubert and Kluge 1981, Teeri ら 1981, Smith and Eickmeier 1983, Lee and Griffiths 1987, Martin ら 1988, Pilon-Smits ら 1990, 1996, Gravatt and Martin 1992, Sayed ら 1994, 飯島・近藤 1996, Smirnoff 1996, Ziegler 1996) |
| <i>Sedum caeruleum</i> L. | アオバナイチネングサ | — | 栽培 | — | 条, d | δ (Pilon-Smits ら 1996, Ziegler 1996) |
| <i>Sedum dasyphyllum</i> L. | ヒメホシビジン | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum drymatoides</i> Hance | ナナツガママンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum formosanum</i> N.D.Br. | ハママンネングサ | 在来 | 野生 | 海岸 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum frutescens</i> Rose | キダチベンケイ | — | 栽培 | — | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum hakonense</i> Makino | マツノハママンネングサ | 在来 | 野生 | 極相林 (着生) | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum hispanicum</i> L. | ウスユキマンネングサ | 帰化 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum japonicum</i> Siebold ex Miq. subsp. <i>oryzifolium</i> (Makino) H.Ohba | タイトゴメ | 在来 | 野生 | 海岸 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum kagamontanum</i> Maxim. | カガノベンケイソウ | 在来 | 野生 | 不明 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum kamtschaticum</i> Fisch. f. <i>viviparum</i> Tak.Hashim. | コモチキリンソウ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum lineare</i> Thunb. | オノマンネングサ | 帰化 | 野生 | 岩場・二次林 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum makinoi</i> Maxim. | マルハママンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum mexicanum</i> Britton | メキシコマンネングサ | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | 条, d | D, M (飯島・近藤 1996) |
| <i>Sedum morganianum</i> E. Walth | タマツヅリ | — | 栽培 | — | 条, d | Ac (Osmond 1975), δ (Pilon-Smits ら 1996) |
| <i>Sedum nagasakianum</i> (H.Hara) H. Ohba | ナガサキマンネングサ | 在来 | 野生 | 海岸 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum oxypetalum</i> Kunth | ウスバキダチベンケイ | — | 栽培 | — | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum pallidum</i> M. Bieb. | シンジュボシマンネングサ | 帰化 | 野生・栽培 | 不明 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum polytrichoides</i> Hemsl. | ウンゼンマンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum rubrotinctum</i> R. T. Clausen | ニジノタマ | — | 栽培 | — | 条, d | D (Holdsworth 1971), δ (Bender 1971, Bender ら 1973, Teeri ら 1981), H (Teeri ら 1981) |
| <i>Sedum rupifragum</i> Koidz. | オオメノマンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum sarmentosum</i> Bunge | ツルマンネングサ | 帰化 | 野生・栽培 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum satumense</i> Hatus. | サツマンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum subtile</i> Miq. | ヒメレンゲ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum tosaense</i> Makino | ヤハズマンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum tricarpum</i> Makino | タカネマンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum villosum</i> L. | ケイチマンネングサ | — | 栽培 | — | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sedum zentaro-tashiroi</i> Makino | ヒメマンネングサ | 在来 | 野生 | 岩場 | 条, d | コモチマンネングサと同一 |
| <i>Sempervivum arachnoideum</i> L. | クモノスパンダイソウ | — | 栽培 | — | — | δ, Ac (Osmond ら 1975) |
| <i>Sempervivum tectorum</i> L. | ヤネパンダイソウ | — | 栽培 | — | — | D (Nuernbergk 1961), δ (Osmond ら 1975) |
| フウロソウ目 Geraniales フウロソウ科 Geraniaceae | | | | | | |
| <i>Pelargonium peltatum</i> (L.) L.Hér. | タテバテンジクアオイ | — | 栽培 | — | — | δ (Mooney ら 1977) |
| キントラノオ目 Malpighiales トウダイクサ科 Euphorbiaceae | | | | | | |
| <i>Euphorbia tirucalli</i> L. | ミドリサンゴ | — | 栽培 | — | — | Ac (Reddy and Das 1978), δ (Bender 1971, Bender ら 1973, Eder ら 1981, Batanouny ら 1991, Winter ら 2005) |
| <i>Euphorbia triangularis</i> Desf. | オオマトイ | — | 栽培 | — | — | δ (Mooney ら 1977) |
| <i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit. | ムカデタイゲキ | — | 栽培 | — | — | Ac (Reddy and Das 1978), δ (Bender 1971) |
| ナデシコ目 Caryophyllales ツルムラサキ科 Basellaceae | | | | | | |
| <i>Anredera cordifolia</i> (Ten.) Steenis | アカザカズラ | 帰化 | 野生・栽培 | 不明 | 条, d | D (Holtum ら 2018) |
| <i>Basella alba</i> L. | ツルムラサキ | 帰化 | 野生・栽培 | 不明 | 条, d | 条件的 CAM と記載 (Winter 2019) |
| ナデシコ目 Caryophyllales スベリヒユ科 Portulacaceae | | | | | | |
| <i>Portulaca grandiflora</i> Hook. | マツバボタン | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | C ₄ /条, cy | δ (Bender 1971), H (Ku ら 1981), D (Kraybill and Martin 1996, Guralnick ら 2002), M (Ku ら 1981, Kraybill and Martin 1996) |
| <i>Portulaca okinawensis</i> E.Walker et Tawada | オキナワマツバボタン | 在来 | 野生 | 海岸 | C ₄ /条, cy | 属 (Bender 1971, Koch and Kennedy 1980, 1982, Ku ら 1981, Kraybill and Martin 1996, Guralnick and Jackson 2001, Guralnick ら 2002, Winter and Holtum 2014, 2017, Holtum ら 2017) |
| <i>Portulaca oleracea</i> L. | スベリヒユ | 在来 | 野生 | 畑・路傍 | C ₄ /条, cy | δ (Bender 1971), H (Koch and Kennedy 1980, 1982, Ku ら 1981), D (Koch and Kennedy 1980, Kraybill and Martin 1996, Winter and Holtum 2014), M (Ku ら 1981, Kraybill and Martin 1996) |
| <i>Portulaca oleracea</i> L. × <i>P. pilosa</i> L. subsp. <i>grandiflora</i> (Hook.) R.Geesink | ハナスベリヒユ | — | 栽培 | — | C ₄ /条, cy | 条件的 C ₄ /CAM 同士の掛け合わせ |
| <i>Portulaca pilosa</i> L. | ヒメマツバボタン | 帰化 | 野生・栽培 | 畑・路傍 | C ₄ /条, cy | オキナワマツバボタンと同一 |
| <i>Portulaca psammotropha</i> Hance | タイワンスベリヒユ | 在来 | 野生 | 海岸 | C ₄ /条, cy | オキナワマツバボタンと同一 |
| <i>Portulacaria afra</i> (L.) Jacq. | ギンイチョウ | — | 栽培 | — | 条, d, s, id | D (Ting and Hanscom 1977), H (Ting and Hanscom 1977, Ku ら 1981), δ (Mooney ら 1977) |
| ナデシコ目 Caryophyllales ハゼラン科 Talinaceae | | | | | | |
| <i>Talinum fruticosum</i> (L.) Juss. | サンカクハゼラン | 帰化 | 野生・栽培 | 不明 | 条, d, cy | D (Güerere ら 1996, Winter and Holtum 2014, Montero ら 2018), δ (Guralnick ら 1984, Herrera ら 1991, Montero ら 2018), H (Montero ら 2018, Güerere ら 1996) |
| <i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn. | ハゼラン | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | 条, d, cy | δ (Martin ら 1990), D (Güerere ら 1996, Guralnick ら 2002, 2008), H (Guralnick ら 2002, 2008) |
| ナデシコ目 Caryophyllales サボテン科 Cactaceae | | | | | | |
| <i>Carnegiea gigantea</i> (Engelm.) Britt.& Rose | ベンケイチュウ | — | 栽培 | — | — | D (Despain ら 1970, Nobel and Hatsock 1986) |
| <i>Cephalocereus senilis</i> (Haw.) Pfeiff. | オキナマル | — | 栽培 | — | — | 属 (Troughton ら 1974, Ting 1976, von Willert ら 1992) |

| | | | | | | |
|---|-------------|----|-------|---------|----------|---|
| <i>Cylindropuntia bigelovii</i> (Engelm.) F.M.Knuth | マツアラシ | — | 栽培 | — | — | 属 (Nobel and Bobich 2019) |
| <i>Cylindropuntia leptocaulis</i> | ヒメサンゴ | 帰化 | 野生・栽培 | 不明 | — | 同上 |
| <i>Disocactus × hybridus</i> (Géel) Barthlott | クジャクサボテン | — | 栽培 | — | — | 科 |
| <i>Echinocactus grusonii</i> Hildm. | キンシャチ | — | 栽培 | — | — | 属 (Eickmeier 1978) |
| <i>Echinocactus platyacanthus</i> Link et Otto | イワオ | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Echinocereus engelmannii</i> Rumpf. | ブユウマル | — | 栽培 | — | — | Ac (Ting and Dugger 1968), δ (Mooney ら 1974), D (Dinger and Pattern 1974) |
| <i>Echinocereus pectinatus</i> (Scheidw.) Engelm. | サンコウマル | — | 栽培 | — | — | H (Syvertsen ら 1976) |
| <i>Echinopsis spachiana</i> (Lemaire) H. Friedr. et G.D.Rowley | キダイモンジ | — | 栽培 | — | — | 属 (Nuernbergk 1961, Dinger and Pattern 1974, Ziegler 1996) |
| <i>Echinopsis tubiflora</i> (Pfeiffer) Zucc. ex A. Dietr. | カセイマル | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Epiphyllum oxypetalum</i> (DC.) Haw | ゲッカビジン | — | 栽培 | — | — | 属 (Zotz and Ziegler 1997) |
| <i>Ferocactus cylindraceus</i> (Engelm.) Orcutt | シャチガシラ | — | 栽培 | — | — | 属 (Pattern and Dinger 1969, Mooney ら 1974, Syvertsen ら 1976, Nobel and Hartsock 1986) |
| <i>Ferocactus glaucescens</i> (DC.) Britton et Rose | オウカンリュウ | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton et Rose | ヒノデマル | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Ferocactus pilosus</i> (Gal. ex Salm-Dyck) Werderm. | セキホウ | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Ferocactus robustus</i> (Link et Otto) Britton et Rose | ユウソウマル | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Grusonia bradtiana</i> (Coul.) Britton et Rose | ハクホウ | — | 栽培 | — | — | 科 |
| <i>Gymnocalycium mihanovichii</i> (Fric ex Gurke) Britton et Rose 'Rubra' | ヒボタン | — | 栽培 | — | — | 科 |
| <i>Hylocereus triangularis</i> (L.) Britton et Rose | サンカクチュウ | — | 栽培 | — | — | 属 (Ting ら 1987, Winter and Holtum 2002) |
| <i>Lophocereus marginatus</i> (DC.) S. Arias et Terrazas | ハクウンカク | — | 栽培 | — | — | 属 (Mooney ら 1974) |
| <i>Mammillaria geminispina</i> Haw. | ハクジュマル | — | 栽培 | — | — | 属 (Nuernbergk 1961, Ting and Dugger 1968, Mooney ら 1974, Syvertsen ら 1976, Eickmeier 1978, Nobel and Hartsock 1986, Winter ら 1986b) |
| <i>Mammillaria hahniana</i> Werderm. | タマオキナ | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Myrtillocactus geometrizans</i> (Mart.) Console | リュウジンボク | — | 栽培 | — | — | H (Hernandez-Gonzalez and Briones 2007) |
| <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (Bravo) Backeb. | ハクオウチュウ | — | 栽培 | — | — | 属 (Hernandez-Gonzalez and Briones 2007) |
| <i>Opuntia cochenillifera</i> (L.) Mill. | コチニールウチワ | — | 栽培 | — | — | 属 (Mayer 1878, Richards 1915, Thomas and Ranson 1954, Kausch 1965, Ting and Dugger 1968, Pattern and Dinger 1969, Bender ら 1973, Osmond ら 1973, Szarek ら 1973, Mooney ら 1974, Szarek and Ting 1974, Samish and Ellern 1975, Osmond ら 1975, 1979, Black and Williams 1976, Eickmeier and Bender 1976, Syvertsen ら 1976, Ting 1976, Eickmeier 1978, Kluge and Ting 1978, Reddy and Das 1978, Szarek and Ting 1979, Whiting ら 1979, Koch and Kennedy 1980, Acevedo ら 1983, Nobel and Hartsock 1986, Robinson ら 1993, Ricalde ら 2010) |
| <i>Opuntia dillenii</i> (Ker Gawl.) Haw. | センニンサボテン | 帰化 | 野生・栽培 | 海岸 | — | δ, H (Ricalde ら 2010) |
| <i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill. | ウチワサボテン | — | 栽培 | — | id | H (Samish and Ellern 1975), δ (Acevedo ら 1983, Robinson ら 1993), D (Nobel and Hartsock 1986, Brulfert ら 1987), M, E (Brulfert ら 1987) |
| <i>Opuntia maxima</i> Mill. | オオガタホウケン | — | 栽培 | — | — | コチニールウチワと同一 |
| <i>Opuntia vulgaris</i> Mill. | ヒラウチワ | 帰化 | 野生・栽培 | 不明 | — | D, H (Winter ら 1986b) |
| <i>Pereskia aculeata</i> Mill. | モクキリン | 帰化 | 野生・栽培 | 海岸 | 条, d, id | D, H, E (Rayder and Ting 1981) |
| <i>Pereskia bleo</i> (Kunth) DC. | サクラキリン | — | 栽培 | — | — | 属 (Rayder and Ting 1981, Diaz and Medina 1984, Griffiths 1988) |
| <i>Schlumbergera russelliana</i> (Hook.) Britton et Rose | シャコバサボテン | — | 栽培 | — | — | 属 (Nuernbergk 1961, Bender ら 1973, Kluge and Ting 1978) |
| <i>Schlumbergera truncata</i> (Haw.) Moran | カニバサボテン | — | 栽培 | — | — | H (Nuernbergk 1961), δ (Bender ら 1973) |
| <hr/> | | | | | | |
| ナデシコ目 Caryophyllales ハマミズナ科 | Aizoaceae | — | 栽培 | — | 条 | 属 (Treichel and Bauer 1974, Earnshaw ら 1987, Ziegler 1996, Winter 2019) |
| <i>Carpobrotus chilensis</i> (Molina) N.E.Br. | バクヤギク | — | 栽培 | — | 条 | 属 (Schutte ら 1967) |
| <i>Conophytum truncatellum</i> (Haw.) N.E.Br. | コウスイギョク | — | 栽培 | — | — | 属 (von Willert ら 1992, Herppich ら 1998b, Winter 2019) |
| <i>Delosperma cooperi</i> L.Bolus | ハナランザン | — | 栽培 | — | 条 | M, E (Kondo ら 2010) |
| <i>Lampranthus spectabilis</i> (Haw.) N.E.Br. | マツバギク | 帰化 | 野生・栽培 | 路傍 | 条 | 属 (Kondo ら 2010, Winter 2019) |
| <i>Lampranthus tenuifolius</i> (Eckl. et Zeyh.) N.E.Br. | ヒメマツバギク | — | 栽培 | — | 条 | 属 (Schutte ら 1967, Holdsworth 1971, Cockburn 1974, Troughton ら 1974, von Willert ら 1992) |
| <i>Lithops pseudotruncatella</i> (A.Berger) N.E.Br. | マガタマ | — | 栽培 | — | — | D (Treichel and Bauer 1974), H (Treichel and Bauer 1974, Winter and Troughton 1978), δ (Mooney ら 1974) |
| <i>Mesembryanthemum cordifolium</i> L.f. | ハナヅルソウ | — | 栽培 | — | 条 | H (Winter and von Willert 1972), D (Winter 1974, Winter and Troughton 1978, Chu ら 1990, Winter and Holtum 2014), δ (Bloom and Troughton 1979, Winter and Gademann 1991) |
| <i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L. | アイスプラント | — | 栽培 | — | 条 | D, H (Winter ら 2019a) |
| <i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L. | ミルスベリヒユ | 帰化 | 野生・栽培 | 砂浜 | w | 属 (Schutte ら 1967, Mooney ら 1977) |
| <i>Tetragonia tetragonoides</i> (Pall.) Kuntze | ツルナ | 在来 | 野生 | 砂浜 | — | 属 (Winter ら 1983, Earnshaw ら 1987) |
| <hr/> | | | | | | |
| リンドウ目 Gentianales キョウチクトウ科 | Apocynaceae | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| <i>Dischidia bengalensis</i> Colebr. | ベンガルアケビカズラ | — | 栽培 | — | — | δ (Winter ら 1983, Treseder ら 1995) |
| <i>Dischidia formosana</i> Maxim. | マメツタカズラ | 在来 | 野生 | 不明 (着生) | — | δ (Winter ら 1983) |
| <i>Dischidia major</i> (Vahl) Merr. | アケビカズラ | — | 栽培 | — | — | |
| <i>Dischidia nummularia</i> R. Br. | キカズラ | — | 栽培 | — | — | |

| | | | | | | |
|--|----------|----|----|------|-----|--|
| <i>Dischidia pectenoides</i> H.H.W.Pearson | フクロカズラ | — | 栽培 | — | — | ベンガルアケビカズラと同一 |
| <i>Hoya carnosa</i> (L.f.) B. Br. | サクララン | — | 栽培 | — | idl | D (Nuernbergk 1961, Rayder and Ting 1983), δ (Bender 1971, Griffiths1988), H (Rayder and Ting1983) |
| <i>Hoya kerrii</i> Craib | シャムサクララン | — | 栽培 | — | — | 属 (Nuernbergk 1961, Bender 1971, Winter ら 1983, 1986a, Griffiths 1988) |
| <i>Stapelia gigantea</i> N.E.Br. | オオサイカク | — | 栽培 | — | — | E (Dittrich ら 1973) |
| ----- | | | | | | |
| シソ目 Lamiales シソ科 Lamiaceae | | | | | | |
| <i>Coleus formosanus</i> Hayata | ケサヤバナ | 在来 | 野生 | 海岸 | — | 属 (Ramana and Chaitanya 2015) |
| <i>Coleus scutellarioides</i> (L.) Benth. | キランジソ | — | 栽培 | — | — | 同上 |
| ----- | | | | | | |
| キク目 Asterales キク科 Asteraceae | | | | | | |
| <i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz. | ウラギク | 在来 | 野生 | 塩生湿地 | 条 | D, M (Ganzmann and von Willert 1972) |
| (<i>Aster tripolium</i> L.) | | | | | | |
| <i>Kleinia haworthii</i> DC. | ギンゲツ | — | 栽培 | — | 条 | 属 (Thoday and Evans 1931, Bennet-Clark 1933, Thomas and Richards 1944, Thomas and Ranson 1954, Schutte ら 1967, Jimenez and Morales 1987) |
| <i>Kleinia repens</i> (L.) Haw. | マンボウ | — | 栽培 | — | 条 | H (Thomas and Ranson 1954) |
| <i>Kleinia stapeliiformis</i> (Phillips) Stapf | テツショクジョウ | — | 栽培 | — | 条 | ギンゲツと同一 |

帰化：明治維新以後、人為的な導入や偶発的な移入により日本に侵入・定着し自生する種、在来：明治維新以前から日本に自生する種、栽培：食用、園芸及び鑑賞等の目的で利用されている種、野生：人間の手を加えられることなく日本に自生する種、生育環境：野生する種について記載、大きく5タイプ（水湿地、海辺、草地、岩石地、森林）に区分し、水湿地環境では、水域、貧・貧栄養湿地、富栄養湿地、原野、水田、海辺環境では、塩生湿地、砂浜、海岸、草地環境では、山草地、カヤ草地、里草地、岩石地環境では、河原、岩場、森林環境では、二次林、極相林及びその他（畑・路傍）の16のタイプに細分した。また、地生以外の水生、着生の場合、カッコ内で示した。光合成詳細、本：本質的、環境条件に関係なくCAM型光合成を行う、条：条件的、ある条件下でCAM型光合成が発現、d：水ストレス条件によって誘導、s：塩ストレスによって誘導、g：葉齢によって誘導、C₄：C₄型光合成も行う、w：CAM型光合成活性が弱い、cy：CAM cyclingを行う、id：CAM idlingを行う、 δ ： $\delta^{13}\text{C}$ 値（炭素安定同位体比）が-8~-20‰、Ac：植物体内のリンゴ酸以外の有機酸の日周変動、D：夜間のCO₂吸収、E：CAM型光合成に必要な酵素の日周変動、H：植物体内のpHの日周変動、M：植物体内へのリンゴ酸の取り込み、属、科：既存の研究によって当該植物の属及び科の植物全てがCAM型光合成を持つと判定された場合、CAM植物と判定した。

ラーゼ（PEPC）活性、同位体で指標した炭素のリンゴ酸への取りこみ（Dittrich and Huber 1974）によって示されていた、von Willert ら（2005）は、本種が自生地において、夜が最も短い12月と1月の開花期の夜間にCO₂吸収することを確認したが、その吸収量は総CO₂取り込み量の4%程度であり、通常はC₃光合成を行っていることを明らかにした。また、本種のワシントン条約にも掲載される希少植物で自生地でも厳重に管理されているが、日本の各地の植物園で栽培されており、国内向けにも販売されているため国内分布とした。

被子植物の CAM 植物

5. モクレン類の CAM 植物

モクレン類コショウ科サダソウ（*Peperomia*）属の植物は、標高が高い雲霧林から砂漠の近くまで多様な熱帯と亜熱帯地域に自生する常緑宿根草で、時に多肉質で直立性またはロゼットとなる（英国王立園芸協会 2003）。これまでサダソウ属14種において、 $\delta^{13}\text{C}$ の値からCAM型光合成を持つことが確認されている（Winter ら 1983, Starnecker 1984, Ting ら 1985, 1996, Holthe ら 1992, Zotz and Ziegler 1997）。米倉・梶田（2003）によると国内にもサダソウ属12種の栽培種が確認されたが、熱帯アメリカ原産の一年生草本で多汁質の茎を持つウスバサナゴショウ1種においてのみ、酸と酵素の測定（Holthe ら 1992）からCAM cyclingを行うことが明らかにされている。本種は沖縄では野外に定着し、本州、九州においては温室内の雑草となっている（植村ら 2010）。他の同属11種については、C₃型光合成か光合成型が未確認の種であった（Winter ら 1983, Starnecker 1984, Zotz and Ziegler 1997）。

6. 単子葉類（水生植物）の CAM 植物

単子葉類では、オモダカ目（オモダカ科、トチカガミ科）の水生植物8種がCAM型光合成を持つと考えられた。オモダカ目オモダカ科オモダカ（*Sagittaria*）属の植物は、国内に9種分布しているが、CAM型光合成を持つことが確認されているのは、アメリカウリカワのみで、同位体で指標したCO₂のリンゴ酸への取り込みが確認されている（Keeley 1998）。同じくオモダカ目トチカガミ科セキシウモ（*Vallisneria*）属の植物は、多年生の沈水植物で世界各地に分布するが、これまで調査された3種、アメリカセキシウモ、オーストラリアセキシウモ、セイヨウセキシウモにおいて、夜間にCO₂がリンゴ酸として取り込まれること（Keeley 1998, Pedersen ら 2011）等でCAM植物であることが確認されており、国内に分布する同属の4種、コウガイモ、オオセキシウモ、セキシウモ、コウガイセキシウモも同様の代謝をもつと考えられた。国内に分布が確認されたセキシウモ属、7種のうち、コウガイモとセキシウモは在来種で、コウガイモは、本州と九州の平地の湖沼、河川、水路など、もう一つのセキシウモは全国の湖沼、ため池、河川、水路などに生育する（角野 1994）。また、帰化種のセキシウモ属植物およびアメリカウリカワは、いずれも海外から熱帯魚の水草として栽培され、販売されていたものが、逸出、帰化したと考えられている。

7. 単子葉類（地生植物、着生植物）の CAM 植物

単子葉類の地生および着生植物では、オモダカ目サトイモ科ソテツバカウ。また、イネ目バイナップル科32種、キジカクシ目45種（ラン科17種、キジカクシ科17種、ススキノキ科11種）がCAM植物と考えられた。

オモダカ目サトイモ科においてCAM型光合成を持つことが確認されている種は、ソテツバカイウのみである。亜

熱帯の南東アフリカの森林やサバンナに自生する多肉の小葉および葉柄を持つ多年草であるが (Mayo ら 1997), 日本においては, 観葉植物として愛好されており, 水ストレスに応答して CAM 型光合成が誘導される種であり, 滴定酸度, PEPC 活性, 夜間における CO_2 吸収はいずれも小さく, 通常は C_3 型光合成を行っている (Holtum ら 2007).

イネ目パイナップル科の植物は, アメリカ大陸の熱帯および亜熱帯の緯度を中心に, 西アフリカにも分布している (Smith and Downs 1974). また, その生育地も多様であり, 土壌に根をおろす地生植物から, 樹木, 岩石に着生する種, 霧, 露から水分を吸収する着生植物も含まれている (Benzing 1980, 2000). 国内においては, 全てが栽培種であった. パイナップル科の植物には, C_3 , CAM の 2 つの光合成型があるため (Lüttge 2004, Crayn ら 2015), その種自体で CAM 型光合成が確認されている 32 種のみを国内分布とした (第 1 表, Joshi ら 1965, Kluge and Fischer 1967, Coutinho 1969, McWilliams 1970, Medina and Troughton 1974, Medina ら 1977, Kluge and Ting 1978, Lüttge and Ball 1987, Griffiths 1988, Borland and Griffiths 1989, Loeschen ら 1993, Christopher and Holtum 1998, Pierce ら 2002, Keller and Lüttge 2005, Winer ら 2005, Fontoura and Reinert 2009, Crayn ら 2015, Quezada ら 2018).

キジカクシ目のラン科は, 世界に 860 属 26000 種, 極地や砂漠を除くほとんどの地域に分布し, 日本にも約 86 属 320 種が分布する (遊川 2015). これまで夜間の CO_2 吸収, $\delta^{13}\text{C}$ 値や酸の日周変動等で CAM 型光合成を持つと確認された種は 150 種ほどあるが (Nuernbergk 1961, Winter ら 1983, Silvera ら 2009, 2010, Motomura ら 2008), 国内に分布する約 1500 種 (米倉・梶田 2003) のうち, CAM 植物は 17 種のみであった. ただし, ジンヤクランは同属の *Arachnis hookeriana* が CAM cycling を行っていること (Fu and Hew 1982), タヒチバニラは同属の他の 6 種全てが CAM 型光合成を持つこと (McWilliams 1970, Gehrig ら 1998, Winter and Holtum 2002, Silvera ら 2005), ヒスイラン, コウトウヒスイラン, ヒョウモンランは, 同属の他の 4 種全てが CAM 型光合成を持つこと (Earnshaw ら 1987, Winter ら 1983, Kluge and Ting 1978, Zotz and Ziegler 1997) から CAM 植物と判定した. 在来種は, 3 種とも亜熱帯の着生植物で, ジンヤクランは石垣島, ヘツカランは九州南部と種子島, コウトウヒスイランは尖閣諸島に分布する (遊川 2015).

キジカクシ目キジカクシ科 (Asparagaceae) では, これまでリュウゼツラン (*Agave*) 属, *Hesperaloe* 属, *Manfreda* 属, *Sansevieria* 属, イトラン (*Yucca*) 属において CAM 型光合成が確認されている. 国内には, *Hesperaloe* 属と *Manfreda* 属の植物は分布せず, リュウゼツラン属の 8 種, *Sansevieria* 属 6 種, イトラン属の 3 種の CAM 植物が確認された (米倉・梶田 2003). リュウゼツラン属はロゼットを形成する多肉植物で北アメリカ, 中央アメリカ, 南アメ

リカ, 西インド諸島の砂漠や山に自生する (英国王立園芸協会 2003). CAM 型光合成を持っていることが確認されているのは, アオノリュウゼツラン, ハツミドリ, ヘネケン, テキーラリュウゼツランの 4 種のみであったが, これまで調査されたリュウゼツラン属 30 種全てで, $\delta^{13}\text{C}$ の値や夜間の CO_2 吸収等から CAM 型光合成を持つことが確認されており (Thomas and Ranson 1954, Neales ら 1968, Bender ら 1973, Neales 1973, Cockburn 1974, Mooney ら 1974, Troughton ら 1974, Eickmeier and Bender 1976, Nobel 1976, Kluge and Ting 1978, Reddy and Das 1978, Szarek ら 1987, Holtum ら 2007, Ricalde ら 2010, Heyduk ら 2016), 日本に分布する光合成型が未確認の 5 種も CAM 型光合成を持つと考えられる. *Sansevieria* 属は無茎, 肉質の乾性植物で常緑の宿根草であり, 熱帯および亜熱帯のアフリカ, マダガスカル, インド, インドネシアの乾燥した岩場に自生する (英国王立園芸協会 2003). 国内には, 栽培種として 5 種が分布するが, CAM 型光合成が確認されたのは, アツバチトセランのみであった. しかしながら, 調査された他の *Sansevieria* 属 6 種全てで CAM 型光合成が確認されており (Nuernbergk 1961, Milburn ら 1968, Bender ら 1973, Mooney ら 1977, Reddy and Das 1978), 国内に分布する光合成型が未確認の 5 種も CAM とした. イトラン属植物は, ロゼットを形成あるいは基部が木化した宿根草で, 北アメリカ, 中央アメリカ, 西インド諸島原産で砂漠, 砂丘, 平原に自生する (英国王立園芸協会 2003). 国内に 4 種の栽培種が確認されたが, イトランのみが C_3 型光合成を行い (Bender ら 1973, Heyduk ら 2016), センジュラン, メキシコチモラン, アツバキミガヨランの 3 種は, CAM 型光合成を持つことが確認されている (Winter and Smith 1996, Heyduk ら 2016).

キジカクシ目ススキノキ科では, 国内にアロエ (*Aloe*) 属の 11 種の栽培種のみが分布している (米倉・梶田 2003). これら 11 種のうち CAM であることが確認されているのは, 6 種のみであるが, これまで調査されたアロエ属 17 種全てが CAM であることが確認されており (De Vries 1884, Bennet-Clark 1933, Nurenbergk 1961, Holdsworth 1971, Denius and Homann 1972, Bender ら 1973, Troughton ら 1974, Crews ら 1976, Mooney ら 1977, Reddy and Das 1978, Kluge ら 1979, Lüttge and Ball 1987, von Willert ら 1992, Ziegler 1996, Winter and Holtum 2002, Winter ら 2005), 光合成型が未確認の 5 種も CAM 植物とした.

ツクサ目ツクサ科においては, 国内に分布する種と同属の *Tradescantia* 属 3 種において, 夜間の CO_2 吸収や標識された炭素のリンゴ酸への取り込みなどにより, 乾燥等による誘導される条件的 CAM 型光合成を持つことが確認されている (Martin ら 1994). 国内に *Tradescantia* 属 11 種が分布するが (米倉・梶田 2003), 光合成に関する研究が少なく, 光合成型が CAM 型だけであるのかどうか確認で

きないため、光合成型の判定を避けた。

8. 真正双子葉植物の CAM 植物

ユキノシタ目のベンケイソウ科は、約 33 属 1400 種あり、全世界に分布するが、特にアフリカ、中央アジア、北アメリカの乾燥地帯の植物相を構成する主要な科の一つである (大場 2016)。国内には、12 属 67 種のベンケイソウ科植物が分布することが確認されたが (米倉・梶田 2003)、*Bryophyllum* 属、*Cotyledon* 属、*Crassula* 属、*Echeveria* 属、ムラサキベンケイソウ (*Hylotelephium*) 属、リュウキュウベンケイ (*Kalanchoe*) 属、イワレンゲ (*Orostachys*) 属、キリンソウ (*Phedimus*) 属、イワベンケイ (*Rhodiola*) 属、マンネングサ (*Sedum*) 属、*Sempervivum* 属の植物種については、1950 年ごろから夜間の CO_2 吸収や $\delta^{13}\text{C}$ の値、滴定酸度の日周変動などから条件的も含め CAM 型光合成を持つことが示されている (Bonner and Bonner 1948, Nuernbergk 1961, Lyndon 1962, Nishida 1963, Schutte ら 1967, Milburn ら 1968, Holdsworth 1971, Rouhani ら 1973, Osmond ら 1975, Kluge 1977, 飯島・近藤 1996, Oyungerel ら 2004, Liu ら 2017)。国内には、チャボツメレンゲ及びアズマツメクサ (*Tillaea*) 属の 2 種も分布するが、これらの種の光合成に関する研究はなく、同じベンケイソウ科の *Aeonium* 属に C_3 光合成や C_3 -CAM 中間型の光合成を行う種もあることから (Pilon-Smits ら 1992)、ベンケイソウ科の全ての種が CAM 型光合成を行うとは言えず、上記 3 種の光合成型は特定できなかった。ベンケイソウ科の 67 種は、国内の CAM 植物の中で最も多く、全体 237 種の約 30% を占めた。また、67 種のうち、人間の管理下でない種 (野生種及び帰化種) も 46 種と多く、野外で最も見つけやすい科であった。

フウロソウ目フウロソウ科は、温帯に分布する草本または低木で、世界に 5 属約 750 種あり、熱帯から寒帯にかけて分布している (門田 2016)。これまでフウロソウ属のノハラフウロ (*Geranium pratense*) と多肉性の葉を持つテンジクアオイ (*Pelargonium*) 属の植物の一部の種において、有機酸の日変化 (Thomas and Beevers 1949, Jones ら 2003) から、CAM 型光合成を示すことが確認されている。国内においては、ノハラフウロは分布せず、テンジクアオイ属の栽培種 12 種が分布するが (米倉・梶田 2003)、タテバテンジクアオイのみが、 $\delta^{13}\text{C}$ の値から CAM 型光合成を持つことが確認されている (Mooney ら 1977)。

キントラノオ目のトウダイグサ科は、約 250 属 6300 種に及ぶ大きな科で南極以外の全世界に分布し、高木、低木、草本あるいはつる植物など多様な生活形を示す (黒沢 2016)。この科の植物には、 C_3 光合成、 C_4 光合成、CAM 型光合成と 3 つの光合成型が存在するが、CAM 型光合成は、トウダイグサ (*Euphorbia*) 属、*Monadenium* 属、*Pedilanthus* 属、*Synadenium* 属において確認されている (McWilliams 1970, Bender 1971, Bender ら 1973, Webster ら 1975, Mooney ら 1977, Reddy and Das 1978, Eder ら 1981,

Batanouny ら 1991, Herrera ら 1991, Winter ら 2005)。日本にはトウダイグサ科の植物は、約 200 種分布するが (米倉・梶田 2003)、そのうち、酸の日周変動、 $\delta^{13}\text{C}$ 等により CAM 型光合成を持つと確認された種は、ミドリサンゴ、オオマトイ、ムカデタイゲキの 3 種の栽培種であった (Reddy and Das 1978, Mooney ら 1977, Winter ら 2005)。

ナデシコ目は APGIII (2009) では、33 科を含む大きなグループである。この目では、ツルムラサキ科 2 種、スベリヒユ科 7 種、ハゼラン科 2 種、サボテン科 34 種、ハマミズナ科 10 種の合計 55 種が CAM 植物と考えられた。

ツルムラサキ科では、アカザカズラとツルムラサキの 2 種の栽培種関東以西～琉球の暖地に帰化していた (清水ら 2001, 近田ら 2006)。アカザカズラは、熱帯アメリカ原産のつる性多年草で、多肉質の葉を持ち、夜間の CO_2 吸収から CAM 型光合成を持つことが確認されている (Holtum ら 2018)。ツルムラサキは、熱帯アジア原産のつる性の越年草で、本種は Winter (2019) によってその根拠は不明であるが、条件的な CAM として記載されている。

スベリヒユ科は、世界の熱帯から亜熱帯にかけて約 100 種が知られ、特に南米とアフリカに多くの種が分布する (國府方 2017a)。国内には 9 種の草本と 1 種の低木が分布した (米倉・梶田 2003)。マツゲボタン (*Calandrinia*) 属には、 C_3 型と CAM 型光合成を持つ種が確認されており (Mooney ら 1974, Winter ら 1981, Winter and Holtum 2011, 2014, Holtum ら 2017, Hancock ら 2019, Winter 2019)、国内で観賞用に栽培されているマツゲボタン、タイリンマツゲボタン、ハイマツゲボタンについては、光合成型に関する研究がないことから、光合成型を確認できなかった。スベリヒユ (*Portulaca*) 属は、半多肉性の直立性あるいはほふく性で、温帯や熱帯の乾燥した砂地の土壤に自生する一年草であり (英国王立園芸協会 2003)、 C_3 - C_4 中間種、 C_4 型と CAM 型光合成が共存する特異な属である (Holtum ら 2017, Winter ら 2019b)。マツバボタン、スベリヒユ、ヒメマツバボタンは、通常は C_4 光合成を行うが、水ストレス条件下で、CAM (cycling, idling を含む) 型光合成も行う (Koch and Kennedy 1982, Guralnick ら 2002, Winter and Holtum 2014)。オキナワマツバボタン、ハナスベリヒユについては、同属の他の 10 種が条件的 CAM 型光合成を行うことから、この 2 種も条件的 CAM 植物とした。マツバボタンは観賞用の栽培種、南アメリカ原産の一年草でしばしば河川敷や道端に逸出している (高橋 2003a)。スベリヒユとオキナワマツバボタンは、在来の一年草で、スベリヒユは全国の畑地、路傍、荒れ地等に分布し、オキナワマツバボタンは、南西諸島の固有種で海岸の石灰岩上に生育する (國府方 2017a)。ヒメマツバボタンおよびタイワンスベリヒユは、どちらも帰化種であり、ヒメマツバボタンは、熱帯アメリカ原産で、本州から琉球に分布し、道端や敷石の間、畑、砂地などに生える一年草である (高橋 2003a)。タイワンスベリヒユは、小笠原諸島に分布し、海岸近くに生育する多

年草である (國府方 2017a)。ギンイチョウは、国内に分布するスベリヒユ科唯一の多肉質の低木で、アフリカ南部を原産地とする。日本では観賞用に栽培され、通常は C_3 光合成を示すが、塩ストレスあるいは水分ストレス条件下で CAM 型光合成が誘導される (Ting and Hanscom 1977, Ku ら 1981)。

ハゼラン科では、国内にハゼラン、サンカクハゼランの 2 種が帰化していた。ハゼランは、水を与えた状態で典型的な C_3 光合成を行うが、乾燥ストレスを与えた条件下で CAM 型光合成が誘導され、夜間には呼吸の CO_2 をリンゴ酸として蓄積する CO_2 cycling を行う (Güerere ら 1996)。サンカクハゼランも、乾燥ストレスや塩ストレスによって CAM 型光合成が誘導され有機酸の蓄積を行うが (Herrera ら 1991)、本種は、可逆的に C_3 型と CAM 型を転換することができ、成長も早く比較的ライフサイクルも短いことから条件的 CAM 植物のモデル植物として使用されている (Winter and Holtum 2014)。両種は、ともに熱帯アメリカ原産、熱帯から亜熱帯に分布する 1 年草～多年草で、ともに木化した茎と多肉質の葉を持つ。ハゼランは、観賞用に移入されたが、現在は逸出し、関東以西～琉球に分布する (高橋 2003a)。

サボテン科の植物は、およそ 233 属、約 3000 種が南北アメリカ大陸を主とし、その周辺の西インド諸島、ガラパゴス諸島に分布している (天野 2004)。国内にも、4 種の帰化種を含む 34 種の栽培種が分布するが (米倉・梶田 2003)、これらの種の中で種自体の光合成型が確認されているのは、ベンケイチユウ、プユウマル、サンコウマル、リュウジンボク、センニンサボテン、ウチワサボテン、ヒラウチワ、モクキリン、カニバサボテンの 9 種のみであった (Ting and Dugger 1968, Despain ら 1970, Bender ら 1973, Dinger and Pattern 1974, Mooney ら 1974, Samish and Ellern 1975, Syvertsen ら 1976, Rayder and Ting 1981, Acevedo ら 1983, Nobel and Hartsock 1986, Winter ら 1986a, Robinson ら 1993, Hernandez-Gonzalez and Briones 2007, Ricalde ら 2010)。しかしながら、国内外に分布する全てのサボテン科の種は、常に、あるいは少なくともある条件下において CAM 型光合成を行っており (Mayer 1878, Richards 1915, Thomas and Ranson 1954, Nuernbergk 1961, Kausch 1965, Ting and Dugger 1968, Patten and Dinger 1969, Holdsworth 1971, Bender ら 1973, Osmond ら 1973, Szarek ら 1973, Dinger and Pattern 1974, Mooney ら 1974, Szarek and Ting 1974, Troughton ら 1974, Samish and Ellern 1975, Osmond ら 1975, 1979, Black and Williams 1976, Eickmeier and Bender 1976, Syvertsen ら 1976, Ting 1976, Eickmeier 1978, Kluge and Ting 1978, Reddy and Das 1978, Szarek and Ting 1979, Whiting ら 1979, Koch and Kennedy 1980, Rayder and Ting 1981, Acevedo ら 1983, Dias and Medina 1984, Nobel ら 1984, Nobel and Hartsock 1986, Winter ら 1986a, Ting ら 1987, Griffiths 1988, von Willert ら 1992,

Robinson ら 1993, Ziegler 1996, Zotz and Ziegler 1997, Winter and Holtum 2002, Hernandez-Gonzalez and Briones 2007, Ricalde ら 2010, Nobel and Bobich 2019)、光合成型が確認されていない国内に分布する 25 種も CAM 型光合成を持つと考えられた。

ハマミズナ科は、123 属約 2000 種が、南アフリカを中心に分布し、数種は熱帯、亜熱帯の乾燥地帯に分布する (國府方 2017b)。米倉・梶田 (2003) によると、国内には 12 種分布するが、ヘラマツバギク、ハネバマツバギクは、どちらも光合成型が特定されておらず、同属に C_3 植物も含まれるため、光合成型は特定できなかった。残りの 10 種のうち、マツバギク、ハナヅルソウ、アイスプラント、ミルスベリヒユについては各々 CAM 光合成型を有することが確認されている。マツバギクは南アフリカ原産で日本へは明治初期に観賞用に持ち込まれ、暖地の石垣などに繁茂している多年草であるが (邑田・米倉 2013)、リンゴ酸の日周変動等から CAM であることが確認されている (Kondo ら 2010)。ハナヅルソウとアイスプラントは、乾燥ストレスや塩ストレスによって、 C_3 型から CAM 型に光合成型が転換する種で、その転換が自生地である地中海沿岸においても季節的に発生していることが確認されている (Winter and von Willert 1972, Treichel and Bauer 1974, Winter 1974, Winter and Troughton 1978)。ミルスベリヒユは、南アフリカ原産で熱帯各地に広く分布し、全体が多肉の多年生草本で、沖縄以西の琉球と小笠原諸島に自生していることが確認されている (國府方 2017b)。本種は、主に C_3 光合成によって CO_2 を同化しているが、乾季や水ストレス条件下で葉の夜間の酸性化を示し、低レベルの CAM 型光合成を行うことが確認されている (Winter ら 2019a)。北海道西南部から琉球の海岸の砂地に生える多肉質の多年草である在来種のツルナ (國府方 2017b) の光合成型はこれまで特定されていないが、調査された同属の 2 種が CAM 型光合成を行うため (Schutte ら 1967, Mooney ら 1977)、ツルナも CAM 植物とした。その他の 5 種、バクヤギク、コウスイギョク、ハナランザン、ヒメマツバギク、マガタマについても、同属の複数の種で CAM 型光合成が確認されており (Schutte ら 1967, Holdsworth 1971, Cockburn 1974, Treichel and Bauer 1974, Troughton ら 1974, Earnshaw ら 1987, von Willert ら 1992, Ziegler 1996, Herppich ら 1998b, Kondo ら 2010, Winter 2019)、これらの種も CAM 植物と判定した。

リンドウ目では、これまでアカネ科とキョウチクトウ科で CAM が確認されている (Winter 1983)。アカネ科は、世界の熱帯から亜熱帯に広く分布し、611 属 1 万 3000 種が知られ、国内にも 36 属のアカネ科の植物が分布するが (内貴 2016)、これまで CAM 型光合成が確認されている *Myrmecodia* 属と *Hydnophytum* 属の種は国内で確認されなかった (米倉・梶田 2003)。キョウチクトウ科は、約 400 属 5000 種が含まれ熱帯および亜熱帯に多く分布する (山城 2017)。これまで *Caralluma* 属、マメズタカズラ (*Dischidia*)

属, *Frerea* 属, サクララン (*Hoya*) 属, *Stapelia* 属, *Trichocaulon* 属で, 16 種ほどの CAM 植物が確認されているが (Nuernbergk 1961, Milburn ら 1968, Bender ら 1973, Lange ら 1975, Lange and Zuber 1977, Mooney ら 1977, Reddy and Das 1978, Winter ら 1983, 1986b, Earnshaw ら 1987, Griffiths 1988), 国内に分布するのは, 多肉質の葉を持つマメヅタカズラ属 5 種とサクララン属 2 種の着生植物と *Stapelia* 属のオオサイカクの 8 種のみであった (米倉・梶田 2003). マメヅタカズラ属 5 種のうち, CAM 型光合成を持つことが確認されているのは, アケビカズラとキカズラのみであるが (Winter ら 1983), これまで調査された同属 4 種全てにおいて CAM 型光合成を持つことが確認されていることから (Winter ら 1983, Earnshaw ら 1987), 国内に分布する他の 3 種も, CAM 型光合成を行うと考えられた. サクララン属においては, サクラランが夜間の CO_2 吸収と $\delta^{13}\text{C}$ 値から CAM であることが確認されている (Nuernbergk 1961, Griffiths 1988). 同属のシャムサクラランについては光合成型が特定されていないが, これまで調べられた他のサクララン属 4 種すべてが CAM 型光合成を持つことから (Nuernbergk 1961, Winter ら 1983, Griffiths 1988), シャムサクラランも CAM 植物とした. *Stapelia* 属のオオサイカクは, 多肉質の茎を持つ栽培種であり, 本種の光合成型は調べられていないが, これまで調査された同属の 4 種全てが CAM 植物であることから (Nuernbergk 1961, Milburn ら 1968, Bender ら 1973, Lange and Zuber 1977), 同属のオオサイカクも CAM 植物とした. 上記のキョウチクトウ科 8 種のうち, 7 種は栽培種であるが, マメヅタカズラのみが在来種で, 琉球列島 (魚釣島) に分布し, 樹木や岩に着生する多年草である (山城 2017).

シソ目では, これまでイワタバコ科の *Codonanthe* 属と *Haberlea* 属 (Guralnick ら 1986, Zotz and Ziegler 1997, Markovska 1999), シソ科の *Coleus* 属 (Szarek and Ting 1977, Winter ら 1983, Herppich ら 1998a, Ramana and Chaitanya 2015), オオバコ科の水生植物 *Littorella* 属 (Keeley 1996, 1998) において, CAM 型光合成を持つことが確認されている. しかしながら, 国内には, 上記の属のイワタバコ科及びオオバコ科の植物は分布していなかった (米倉・梶田 2003). シソ科は, 全世界に広く分布し, 240 属 7000 種が知られている. 国内にも約 28 属 90 種が野生している (米倉 2017). これまでシソ科の *Coleus* 属 6 種全てにおいて酵素活性, リンゴ酸の蓄積や $\delta^{13}\text{C}$ 値で CAM 型光合成を持つことが確認されており (Ramana and Chaitanya 2015), 国内に分布する同属のケサヤバナとキランジソも CAM 型光合成を持つと考えられた. ケサヤバナは, 与那国島から台湾の海岸の岩場に生育する多年草であり (Iwatsuki ら 1993), キランジソは多年生の観葉植物である.

キク目キク科の植物は, 草本が多いが熱帯を中心に木本やつる植物, まれに水生植物となる. 世界に 2 万 4000 種に分布しており, 日本にも 73-77 属 400 種あまりが野生する (門

田ら 2017). これまで多肉性の *Aster* 属, *Kleinia* 属, *Notonia* 属, *Senecio* 属植物において CAM 型光合成を行う種が報告されている (Thoday and Evans 1931, Thomas and Ranson 1954, Nuernbergk 1961, Schutte ら 1967, Milburn ら 1968, Ganzman and von Willert 1972, Bender ら 1973, Mooney ら 1977, Klug and Ting 1978, Earnshaw ら 1987, Griffiths 1988, von Willert ら 1992). 国内の *Aster* 属においては, 塩分のある湿地に生える在来種のウラギクのみが夜間の CO_2 吸収, 有機酸の蓄積によって CAM 型光合成を持つことが確認されている (Ganzmann and von Willert 1972). また, 国内で栽培されている *Kleinia* 属 3 種の中で, マンボウのみが, 酸の日周変動によって CAM であることが確認されているが (Thomas and Ranson 1954), これまで調べられた同属の 4 種全てで条件的を含む CAM 型光合成を持つことが示されており (Thoday and Evans 1931, Bennet-Clark 1933, Thomas and Richards 1944, Thomas and Ranson 1954, Schutte ら 1967, Jimenez and Morales 1987), 残りの 2 種ギンゲツ, テツショクジョウも CAM 型光合成を持つと考えられた. また, 国内に *Notonia* 属の種は分布せず, *Senecio* 属の種は, 22 種分布していたが (米倉・梶田 2003), それらの中にこれまで CAM 型光合成が確認された種はなかった.

ブドウ目のブドウ科は, 一般につる性の木本, まれに草本で, 14 属約 800 の種があり, 熱帯から温帯に分布する. 国内には 5 属が自生し, 多くの種が果樹として, または薬用や観賞用に栽培されている (米倉 2016). これまでリュウキュウヤブガラシ (*Cissus*) 属と *Cyphostemma* 属の種に CAM 型光合成を持つ種が確認されており (Virzo de Santo ら 1983, Virzo de Santo and Bartoli 1996, Mooney ら 1977), 国内では, リュウキュウヤブガラシ属のセイシカズラとヒレブドウが CAM 型光合成を持つ可能性があるが, これら 2 種の光合成型についての研究はなく, CAM 型光合成の特徴である葉あるいは茎が多肉という記載も確認できなかった.

考 察

1. CAM 型光合成を持つ栽培種

国内で栽培種として確認された CAM 植物は 185 種で, 全体 237 種の約 80% を占めていた (第 2 表). CAM 植物の代表的な作物のパイナップルは, 年間約 7300 トン沖縄県で栽培されており (農林水産省 2020), バニラは香料, ツルナ, アカザカズラ (オカワカメ), ツルムラサキ, アイスプラントなども野菜として栽培されている (高橋 2003b, 吉川 2004). 他にウチワサボテンの若い葉を食用とする場合やリュウゼツラン属, チトセラン属, イトラン属, パイナップル属の植物は, 繊維の原材料として (林 2004), キダチアロエも民間薬として用いられる (鈴木 2004). また, 近年では, その乾燥等ストレスに対する耐性が高いことを活かし, 屋上, 法面, 壁面の緑化植物としてキリンソウやメキシコマンネングサ等も利用されている (飯島・近藤 1996, 梶ら 2018). しかしながら, 日本において CAM 植

物は、そのほとんどが、アクアリウムでの水草の利用も含め、サボテン科やキジカクシ科の植物、エアープランツとして知られているサルオガセモドキなど、花、葉および茎など観賞用の用途で栽培されている。最近では、趣味として多肉植物のブームもあり、ベンケイソウ科の *Cotyledon* 属、*Echeveria* 属およびススキノキ科の *Harworthia* 属などより嗜好性が高い様々な種が広く栽培され、販売されている。本論文では、国内の分布の有無を米倉・梶田 (2003) の Ylist を基準として判定したが、2003 年以降も、多くの多肉植物が南アフリカやマダガスカル等から輸入され、国内での育種も行われていることから、その種数は増加していると考えられる。

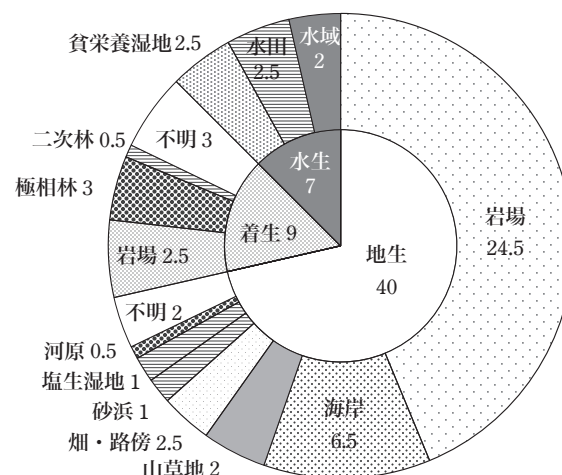
2. CAM 型光合成を持つ帰化種

国内に分布が確認された CAM 植物において、33 種の帰化種が確認された (第 2 表)。水生植物としては、アメリカカウリカワ、アメリカセキショウモ、オーストラリアセキショウモ、オオセキショウモ、セイヨウセキショウモ、コウガイセキショウモ 6 種が確認された。いずれも海外から熱帯魚の水草として栽培され、販売されていたものが、逸出、帰化したと考えられている。また、地生植物としては、また、アオノリュウゼツラン、サイザル及びチトセランは、繊維原料や観賞用植物として導入されたが、現在、小笠原では広く野生化している (植村ら 2010, 田村 2015)。

ベンケイソウ科の 12 種のうち 8 種、トウダイグサ科のミドリサンゴ、ツルムラサキ科のアカザカズラ、ツルムラサキ、スベリヒユ科のマツバボタン、ハゼラン科のサンカクハゼラン、サボテン科の帰化種全 11 種、ハマミズナ科のマツバギクも栽培種から逸出、帰化していた。この中で、センニンサボテンが、要注意外来生物及び世界の侵略的外来種ワースト 100 に選定されており、沖縄本島、宮古島、北大東島で野生化していることが確認されている (中村ら 2009)。また、ツルムラサキは、南西諸島の畑地の雑草として記載されていた (浅井 2015)。CAM 型光合成を持つ種は、夜間にのみ気孔を開くことで水の損失を最小限にし、水環境の厳しい場所でも生育できるため、野生化しやすいと考えられる。実際 33 種の帰化種のうち、28 種 (約 85%) が栽培種から逸出しているが、国内において問題とされる、あるいは畑地雑草と記載される帰化種は上記の 2 種のみで、CAM 植物の雑草性はそれほど大きくないと考えられた。

3. CAM 型光合成を持つ在来種とその生育地

国内に分布する CAM 植物 237 種のうち、56 種の在来種が確認された (第 1 図)。そのうちミズニラ科 5 種、トチカガミ科 2 種、計 7 種が水生植物であった。水生植物における CAM 型光合成は、夜間に CO_2 を吸収することによって、日中の低 CO_2 環境下における他の藻類などとの CO_2 の競合を避け、さらには CO_2 濃縮機構が光呼吸を抑制し、優位に働いていると考えられている (Keeley 1996,



第1図 CAM 型光合成を持つ在来種の生育環境の割合。

数値は第2表をもとに各生育環境に生育する在来 CAM 植物の種数を合計した。

複数の生育環境を有する種については、1/生育環境の数とした。

Pedersen ら 2011)。

また、水生植物を除く 49 種のうち、シダ植物門の 4 種、被子植物キジカクシ目ラン科の 3 種、真正双子葉類のベンケイソウ科のマツノハマンネングサ、キョウチクトウ科のマメズタカズラの計 9 種は、樹上や岩上に着生する種であった。

49 種のうち、40 種は地生で、そのうち、岩場を生育地とするベンケイソウ科の種が約 60% を占めていた (大場 2016)。特に、ホソバイワベンケイとイワベンケイは、北海道・本州中部以北の高山の岩礫地でみられ (大場 2016)、低温にもさらされるが、これまでサボテン科ウチワサボテン属において -50°C までの低温に耐性を持つという報告 (Ishikawa and Gusta 1996) やアンデス山地の 4000 m 以上に生育するパイナップル科の *Puya* 属やサボテン科についての報告 (Smith and Downs 1974, Keeley and Keeley 1989) もあり、CAM 植物の中には、低温に対する耐性が高い種があることが示されている。また、40 種のうち、7 種は海岸・砂浜をハビタットとしていた。キク科ウラギクは、海岸の塩生湿地や河口の汽水域に群生する越年草で (門田ら 2017)、ハマミズナ科ツルナは、砂浜に生育する (國府方 2017a)。また、ベンケイソウ科のハママンネングサ、タイトゴメ、ナガサキマンネングサ、スベリヒユ科オキナワマツバボタン、タイワンスベリヒユ、シソ科ケサヤバナのように海岸を生育地とする種も多く、地中海沿岸を自生地とするアイスプラントやハナヅルソウと同様に、塩ストレスに耐性をもつ CAM 型光合成の特徴が表れている (Winter and von Willert 1972, Treichel and Bauer 1974, Winter ら 1978, Winter and Troughton 1978)。

路傍や畑縁は、一般に多くの雑草が生育するが、CAM 型光合成を持つ在来種で、このような場所に生育するのは、ベンケイソウ科のコモチマンネングサ、スベリヒユ科のス

ベリヒユの2種のみであった。また、ベンケイソウ科のベンケイソウ、ムラサキベンケイソウは草原や明るい林床、キリンソウは山地草原、林縁、崖、海岸などを生育地としていた(大場 2016)。

上記のように、CAM 型光合成を持つ在来種 56 種のうち、岩場・河原を生育地とする種が 25 種、樹上や岩上に着生する種が 9 種、海岸・砂浜や塩生湿地等で塩ストレスを受ける種が 8.5 種を占めていた。これらの種は、直接土壌からの水分を吸収しにくい場所や塩分濃度の高い土壌に生育するため、厳しい水分環境にさらされると考えられるが、組織の多肉化、厚いクチクラや低い気孔密度など CAM 植物にみられる多様な共通の形質が、水分の貯蔵能力を高め、水分の損失を防いでいると考えられた(Niechayev ら 2019)。

これまでの研究では、維管束植物の 6% が CAM 型光合成を持つとされる(Smith and Winter 1996)。国内には、野生のシダ植物及び種子植物(亜種、変種、品種などを含めない)が 5565 種生育するが(環境省自然環境局生物多様性センター 1987)、本論文で示された在来種の種数は、その 1%、56 種のみであり、想定される種数よりかなり少なかった。日本の気候は、その多くが温帯湿潤気候か冷帯湿潤気候に属するため(Beck ら 2018)、CAM 型光合成が有効に働く高温、半乾燥地帯にはあてはまらないことがその理由と考えられるが、日本においては、CAM 植物は、通常の植物が生育し難い樹上、岩上、岩場、海岸及び貧栄養の湖沼などをニッチとし、その光合成の特性を活かし生育していると考えられた。

近年、通常は C_3 光合成まれに C_4 光合成を行うが、水不足や塩ストレス条件下で CAM 型光合成を発現する植物が多く見つかっている(Winter and Holtum 2014, Winter 2019)。このような条件的 CAM 植物は、ストレス時に発現するため発見しにくいことや活性の低い種も存在することを考慮すれば、我々が予想するよりはるかに多くの種に広がっていると考えられる(Winter 2019)。国内にもそのような CAM 型光合成を発現する在来種が 33 種分布し、国内に分布する水生を除く在来種の 2/3 を占めた。先に述べたように CAM 型光合成を持つ在来種は、水分条件が厳しい場所を生育地とするが、日本のように四季をもつ温帯地域においては、降水量がある程度期待できる時期には、 C_3 光合成を行い、より効率のよい物質生産を行う方が生残に有利であり合理的と考えられる。しかしながら、国内に生育するそのような種が、樹上や岩上、岩場、海岸や高山などその厳しい生育環境下において、どのような条件で CAM 型光合成を発現し、環境に適応しているかについてはほとんど知られていない。今後、国内に分布する CAM 植物の生態解明や気候変動下における CAM 植物の農業利用に本研究が役立てれば幸いである。

引用文献

- Acevedo, E., Badilla, I. and Nobel, P. S. 1983. Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus-indica*. Plant Physiol. 72: 775-780.
- 天野正之 2004. サボテンと多肉植物. 山崎耕宇・久保祐雄・西尾敏彦・石原邦監修, 新編農学大事典, 養賢堂, 東京, 578-579.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc. 161: 105-121.
- Arakaki, M., Christin, P. A., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R. M., Spriggs, E., Moore, M. and Edwards, E. J. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108: 8379-8384.
- 浅井元朗 2015. 植調雑草大鑑. 全国農村教育協会, 東京, 1-357.
- Batanouny, K. H., Stichler, W. and Ziegler, H. 1991. Photosynthetic pathways and ecological distribution of *Euphorbia* species in Egypt. Oecologia 87: 565-569.
- Beck, H.E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A. and Wood, E. F. 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. Nature Scientific Data 5, Article number: 180214.
- Bender, M. M. 1971. Variations in the $^{13}C/^{12}C$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. Photochemistry 10: 1239-1244.
- Bender, M. M., Rouhani, I., Vines, H. M. and Black, C. C., Jr. 1973. $^{13}C/^{12}C$ ratio changes in crassulacean acid metabolism plants. Plant Physiol. 52: 427-430.
- Bennet-Clark, T. A. 1933. The role of organic acids in plant metabolism. Part I. New Phytol. 32: 37-71.
- Benzing, D. H. 1980. Biology of the bromeliads. Eureka, CA: Mad River Press. 1-305.
- Benzing, D. H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge. 1-690.
- Black, C. C. and Williams, S. 1976. Plants exhibiting characteristics common to crassulacean acid metabolism. In Burris, R. H. and Black, C. C. eds., CO_2 Metabolism and Plant Productivity. Univ. Park Press, Baltimore. 407-424.
- Bloom, A. J. and Troughton, J. H. 1979. High productivity and photosynthetic flexibility in a CAM plant. Oecologia 38: 35-43.
- Bonner, W. and Bonner, J. 1948. The role of carbon dioxide in acid formation by succulent plants. Amer. J. Bot. 35: 113-117.
- Borland, A. M. and Griffith, H. 1989. The regulation of citric acid and carbon recycling during CAM in *Ananas comosus*. J. Exp. Bot. 43: 53-60.
- Bornman, C. H. 1972. *Welwitschia mirabilis*: paradox of the Namib desert. Endeavour 31: 95-99.
- Boston, H. L. and Adams, M. S. 1985. Seasonal diurnal acid rhythms in two aquatic crassulacean acid metabolism plants. Oecologia 65: 573-379.
- Bruinsma, J. 1958. Studies on the crassulacean acid metabolism. Acta Bot. Neerl. 7: 531-588.
- Brulfert, J., Kluge, M., Guerrier, D. and Queiroz, O. 1987. Characterization of carbon metabolism in *Opuntia ficus-indica* Mill.

- exhibiting the idling mode of crassulacean acid metabolism. *Planta* 170: 92-98.
- Brulfert, J., Kluge, M., Güclü, S. and Queiroz, O. 1988. Combined effects of drought, daylength, and photoperiod on rapid shifts in the photosynthetic pathway of *Sedum spectabile*, a CAM species. *Plant Physiol. Biochem.* 26: 7-16.
- Brulfert, J., Güclü, S. and Kluge, M. 1991. Effects of abrupt or progressive drought on the photosynthetic mode of *Crassula sieberiana* cultivated under different day length. *J. Plant Physiol.* 138: 685-690.
- Castillo, F. J. 1996. Antioxidative protection in the inducible CAM plant *Sedum album* L. following the imposition of severe water stress and recovery. *Oecologia* 107: 469-477.
- Christopher, J. T. and Holtum, J. A. M. 1998. Carbohydrate partitioning in the leaves of the Bromeliaceae performing C₃ photosynthesis or CAM. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 371-376.
- Chu, C., Dai, Z., Ku, M. S. B., Edwards, G. E. 1990. Induction of crassulacean acid metabolism in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* by abscisic acid. *Plant Physiol.* 93: 1253-1260.
- Cockburn, W. 1974. Crassulacean acid metabolism in *Lithops insularis*, a non-halophytic member of the mesembryanthemaceae. *Planta* 118: 89-90.
- Coutinho, L. M. 1969. Occurrence of de Saussure effect and its relation with succulence, leaf temperature and stomatal movement. *Botanica* 24: 77-102.
- Crayn, D. M., Winter, K. and Smith, J. A. C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the neotropical family Bromeliaceae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 3703-3708.
- Crayn, D. M., Winter, K., Schulte, K. and Smith, J. A. C. 2015. Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C₃ based on carbon isotope ratios for 1893 species. *Bot. J. Linn. Soc.* 178: 169-221.
- Crews, C. E., Williams, S. L., Vines, H. M. and Black, C. C. 1976. Changes in the metabolism and physiology of crassulacean acid metabolism plants grown in controlled environments. In Burris, R. H. and Black, C. C. eds., *CO₂ Metabolism and Plant Productivity*. Univ. Park Press, Baltimore. 235-250.
- Davis, S. C., LeBauer, D. S. and Long, S. P. 2014. Light to liquid fuel: theoretical and realized energy conversion efficiency of plants using Crassulacean acid metabolism (CAM) in arid conditions. *J. Exp. Bot.* 65: 3471-3478.
- Davis, S. C., Simpson, J., del Carmen Gil-Vega, K., Niechayev, N. A., van Tongerlo, E., Castano, N. H., Dever, L. V. and Burquez, A. 2019. Undervalued potential of crassulacean acid metabolism for current and future agricultural production. *J. Exp. Bot.* 70: 6521-6537.
- Denius, H. R., Jr. and Homann, P. H. 1972. The relation between photosynthesis, respiration, and crassulacean acid metabolism in leaf slices of slices of *Aloe arborescens* Mill. *Plant Physiol.* 49: 873-880.
- Despain, D. G., Bliss, L. C. and Boyer, J. S. 1970. Carbon dioxide exchange in saguaro seedlings. *Ecology* 51: 912-914.
- De Vries, H. 1884. Über Periodizität und Sauregehalt der Fettpflanzen. *Verslag Med. Konin. Akad. Wetenschap. Amsterdam* 1: 58-123.
- Diaz, M. and Medina, E. 1984. Actividad CAM de cactaceas en condiciones naturales. In E. Medina, ed, *Eco-Fisiología de Plantas CAM*. CIET, Caracas. 98-113.
- Dinger, B. E. and Pattern, D. T. 1974. Carbon dioxide exchange and transpiration in species of *Echinocereus* (Cactaceae), as related to their distribution within the Pinaleno Mountains, Arizona. *Oecologia* 14: 389-411.
- Dittrich, P., Campbell, W. H. and Black, C. C. 1973. Phosphoenolpyruvate carboxykinase in plants exhibiting crassulacean acid metabolism. *Plant Physiol.* 52: 357-361.
- Dittrich, P. and Huber, W. 1974. Carbon dioxide metabolism in members of the Chlamydospermae. In Avron, M. ed., *Proceedings of the Third International Congress on Photosynthesis*. Vol. II. Elsevier, Amsterdam Oxford New York. 1573-1578.
- Earnshaw, M. J., Carver, K. A. and Lee, J. A. 1985. Changes in leaf water potential and CAM in *Sempervivum montanum* and *Sedum album* in response to water availability in the field. *Oecologia* 67: 486-492.
- Earnshaw, M. J., Winter, K., Ziegler, H., Stichler, W., Cruttwell, N.E.G., Kerenga, K., Cribb, P. J., Wood, J., Croft, J.R., Carver, K.A. and Gunn, T.C. 1987. Altitudinal changes in the incidence of crassulacean acid metabolism in vascular epiphytes and related life forms in Papua New Guinea. *Oecologia* 73: 566-572.
- Eder, A., Stichler, W. and Ziegler, H. 1981. Mechanismen der CO₂ Fixierung bei *Euphorbia trigona* Haw. und einigen Pachypodium-Arten. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 176: 1-12.
- 英国王立園芸協会 監修 2003. A-Z 園芸植物百科事典. 誠文堂新光社, 東京. 1-1080.
- Eickmeier, W. G. and Bender, M. M. 1976. Carbon isotope ratios of crassulacean acid metabolism species in relation to climate and phytosociology. *Oecologia* 25: 341-347.
- Eickmeier, W. G. 1978. Photosynthetic pathway distributions along an aridity gradient in Big Bend national park, and implications for enhanced resource partitioning. *Photosynthetica* 12: 290-297.
- Ehleringer, J. R. and Monson, R. K. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 411-439.
- Fontoura, T. and Reinert, F. 2009. Habitat utilization and CAM occurrence among epiphytic bromeliads in a dry forest from southeastern Brazil. *Revista Brasil. Bot.* 32: 521-530.
- Fu, C. F. and Hew, C. S. 1982. Crassulacean acid metabolism in orchids under water stress. *Bot. Gaz.* 143: 294-297.
- Ganzmann, R. J. and von Willert, D. J. 1972. Nachweis eines diurnalen Sauerhythmus beim Halophyten *Aster tripolium*. *Naturwissenschaften* 59: 422-423.
- Gehrig, H., Faist, K. and Kluge, M. 1998. Identification of phosphoenolpyruvate carboxylase isoforms in leaf, stem, and roots of the obligate CAM plant *Vanilla planifolia* SALIB. (Orchidaceae): a physiological and molecular approach. *Plant Mol. Biol.* 38: 1215-1223.
- Gehrig, H. H., Aranda, J., Cushman, M. A., Virgo, A., Cushman, J. C., Hammel, B. E. and Winter, K. 2003. Cladogram of Panamanian *Clusia* based on nuclear DNA: implications for the origins of crassulacean acid metabolism. *Plant Biol.* 5: 59-70.
- Gravatt, D. A. and Martin, C. 1992. Comparative ecophysiology of five

- species of *Sedum* (Crassulaceae) under well-watered and drought-stressed conditions. *Oecologia* 92: 532-541.
- Gregory, F. G., Spear, I. and Thimann, K. V. 1954. The interrelation between CO₂ metabolism and photoperiodism in *Kalanchoe*. *Plant Physiol.* 29: 220-228.
- Griffiths, H. 1988. Crassulacean acid metabolism: a re-appraisal of physiological plasticity in form and function. *Adv. Bot. Res.* 15: 43-92.
- Griffiths, H. 1989. Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. In Lüttge U. ed., *Vascular Plants as Epiphytes*, Springer-Verlag, Berlin, Germany. 42-86.
- Güterer I., Tezara, W., Herrera, C., Fernández, M. D. and Herrera, A. 1996. Recycling of CO₂ during induction of CAM by drought in *Talinum paniculatum* (Portulacaceae). *Physiol. Plant.* 98: 471-476.
- Guralnick, L. J., Rorabaugh, P. A. and Hanscom, Z. III. 1984. Influence of photoperiod and leaf age on crassulacean acid metabolism in *Portulacaria afra* (L.) Jacq. *Plant Physiol.* 75: 454-457.
- Guralnick, L. J., Ting, I. P. and Lord, E. M. 1986. Crassulacean acid metabolism in the Gesneriaceae. *J. Bot.* 73: 336-345.
- Guralnick, L. J. and Jackson, M. D. 2001. The occurrence and phylogenetics of crassulacean acid metabolism in the Portulacaceae. *Intl. J. Plant Sci.* 162: 257-262.
- Guralnick, L. J., Edwards, G., Ku, M. S., Hockema, B. and Franceschi, V. R. 2002. Photosynthetic and anatomical characteristics in the C₄-crassulacean acid metabolism-cycling plant, *Portulaca grandiflora*. *Funct. Plant Biol.* 29: 763-773.
- Guralnick, L. J., Cline, A., Smith, M. and Sage, S. F. 2008. Evolutionary physiology: the extent of C₄ and CAM photosynthesis in the genera *Anacampseros* and *Grahamia* of the Portulacaceae. *J. Exp. Bot.* 59: 1735-1742.
- Hancock, L. P., Holtum, J. A. M. and Edwards, E. J. 2019. The Evolution of CAM Photosynthesis in Australian *Calandrinia* reveals lability in C₃+CAM phenotypes and a possible constraint to the evolution of strong CAM. *Integrative and Comparative Biology*. 59: 517-534.
- 林久喜 2004. 特用作物 その他の繊維料作物. 山崎耕字・久保祐雄・西尾敏彦・石原邦監修, 新編農学大事典, 養賢堂, 東京. 625-627.
- Helder, R. J. and Harmelan, M. V. 1982. Carbon assimilation pattern in the submerged leaves of the aquatic angiosperm: *Vallisneria spiralis* L. *Acta Bot. Neerl* 31: 281-295.
- Herppich, W. B., Herppich, M. and von Willert, D. J. 1998a. Ecophysiological investigations on plants of genus *Plectranthus* (Lamiaceae) Influence of environment and leaf age on CAM, gas exchange and leaf water relations in *Plectranthus marruboides* Benth. *Flora* 193: 99-109.
- Herppich, W. B., Midgley, G. F., Herppich, M., Tuffers, A., Veste, M. and von Willert, D. J. 1998b. Interactive effects of photon fluence rates and drought on CAM-cycling in *Delosperma tradescantioides* (Mesembryanthemaceae). *Physiol. Plant.* 102: 148-154.
- Herppich, W. B. and Peckmann, K. 2000. Influence of drought on mitochondrial activity, photosynthesis, nocturnal acid accumulation and water relations in the CAM plants *Prenia sladeniana* (ME-type) and *Crassula lycopodioides* (PEPCK-type). *Ann. Bot.* 86: 611-620.
- Herrera, A., Delgado, J. and Paraguatey, I. 1991. Occurrence of inducible crassulacean acid metabolism in leaves of *Talinum triangulare* (Portulacaceae). *J. Exp. Bot.* 42: 493-499.
- Hernandez-Gonzalez, O. and Briones, O. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: The effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *Amer. J. Bot.* 94: 1344-1351.
- Heyduk, K., McKain, M. R., Lalani, F. and Leebens-Mack, J. 2016. Evolution of a CAM anatomy predates the origins of Crassulacean acid metabolism in the Agavoideae (Asparagaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 105: 102-113.
- Holdsworth, M. 1971. Carbon dioxide uptake by succulents. *Can. J. Bot.* 49: 1520-1522.
- Holthe, P. A., Patel, A. and Ting, I. P. 1992. The occurrence of CAM in *Peperomia*. *Selbyana* 13: 77-87.
- Holtum, J. A. M. and Winter, K. 1999. Degrees of crassulacean acid metabolism in tropical epiphytic ferns. *Aust. J. Plant Physiol.* 26: 749-757.
- Holtum J. A. M., Aranda, A., Gehrig, H. H. and Winter, K. 2004. $\delta^{13}\text{C}$ values and crassulacean acid metabolism in *Clusia* species from Panama. *Trees-Structure and Function* 18: 658-668.
- Holtum, J. A. M., and Winter, K. 2005. Carbon isotope composition of canopy leaves in a tropical forest in Panama throughout a seasonal cycle. *Trees-Structure and Function* 26: 545-551.
- Holtum, J. A. M., Winter, K., Weeks, M. A. and Sexton, T. R. 2007. Crassulacean Acid Metabolism in the ZZ Plant, *Zamioculcas zamiifolia* (Araceae). *Amer. J. Bot.* 94: 1970-1976.
- Holtum, J. A. M., Hancock, L. P., Edwards, J. E. and Winter, K. 2017. Optional use of CAM photosynthesis in two C₄ species, *Portulaca cyclophylla* and *Portulaca digyna*. *J. Plant Physiol.* 214: 91-96.
- Holtum, J. A. M., Hancock, L. P., Edwards, J. E. and Winter, K. 2018. Crassulacean acid metabolism in the Basellaceae (Caryophyllales). *Plant Biology* 20: 409-414.
- 飯島健太郎・近藤三雄 1996. メキシコマンネングサの光合成型ならびに生育に及ぼす土壤水分と気温の影響. 東農大農学集報41: 156-163.
- Ishikawa, M. and Gusta, L. V. 1996. Freezing and heat tolerance of *Opuntia* cacti native to the Canadian prairie provinces. *Can. J. Bot.* 74: 1890-1895.
- 岩槻邦男 編 1992. 日本の野生植物 シダ. 平凡社, 東京. 1-311.
- Iwatsuki, K., Yamazaki, T., Boufford, D. E. and Ohba, H. 1993. *Flora of Japan* Volume IIIa. Kodansha, Tokyo. 1-482.
- Jimenez, M. S. and Morales, D. 1987. *Kleinia neriifolia* – a Facultative CAM plant. *Photosynthetica* 21: 329-332.
- Jones, M. R. 1975. The effect of leaf age on leaf respiration and CO₂ exchange of the CAM plant *Kalanchoe fedtschenkoi*. *Planta* 123: 91-96.
- Jones, C. S., Cardon, Z. G. and Czaja, A. D. 2003. A phylogenetic view of low-level CAM in *Pelargonium* (Geraniaceae). *J. Bot.* 90: 135-142.
- Joshi, M. C., Boyer, J. S. and Kramer, P. J. 1965. Growth, carbon dioxide exchange, transpiration, and transpiration ratio of pineapple. *Bot. Gaz.* 126: 174-179.
- 門田裕一 2016. フウロソウ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 3. 平凡社, 東京. 248-253.
- 門田裕一・瀬戸口浩彰・副島顕子・東馬哲雄・中田政司・森田竜義・米倉浩司 2017. キク科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 5. 平凡社, 東京. 198-369.

- 角野康郎 1994. 日本水草図鑑 文一総合出版, 東京. 1-179.
- 環境省自然環境局生物多様性センター 1987. 自然環境保全基礎調査・植物目録 http://www.biodic.go.jp/kiso/52/52_list.html (2020 年 6 月 22 日閲覧).
- Kausch, W. 1965. Beziehungen zwischen wurzelwachstum, transpiration, und CO₂-gaswechsel bei einigen Kakteen. *Planta* 66: 229-238.
- Keeley, J. E. 1982. Distribution of diurnal acid metabolism in the genus *Isoetes*. *Amer. J. Bot.* 69: 254-257.
- Keeley, J. E. and Keeley, S. C. 1989. Crassulacean acid metabolism (CAM) in high elevation tropical cactus. *Plant Cell Environ.* 12: 331-336.
- Keeley, J. E. 1996. Aquatic CAM photosynthesis. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., *Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin. 281-295.
- Keeley, J. E. 1998. CAM photosynthesis in submerged aquatic plants. *Bot. Rev.* 64: 121-175.
- Keller, P. and Lüttge, U. 2005. Photosynthetic light-use by three bromeliads originating from shaded sites (*Ananas ananassoides*, *Ananas comosus* cv. Panare) and exposed sites (*Pitcairnia pruinosa*) in the medium Orinoco basin, Venezuela. *Biol. Plant* 49: 73-79.
- Kluge, M. and K. Fischer, 1967. Über Zusammenhänge zwischen dem CO₂-Austausch und der Abgabe von Wasserdampf durch *Bryophyllum daigremontianum* Berg. *Planta* 77: 212-223.
- Kluge, M. and Osmond, C. B. 1972. Studies on phosphoenolpyruvate carboxylase and other enzymes of crassulacean acid metabolism of *Bryophyllum tubiflorum* and *Sedum praealtum*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 66: 97-105.
- Kluge, M., Lange, O. L., Von Eichmann, M. and Schmid, R. 1973. Circadian acid rhythm in *Tillandsia usneoides*. Pathway of carbon and the dependency of carbon dioxide exchange on light intensity, temperature, and water content of the plant. *Planta* 112: 357-372.
- Kluge, M., Kriebitzsch, C. and von Willert, D. J. 1974. Dark fixation of CO₂ in Crassulacean acid metabolism: Are two carboxylation steps involved? *Z. Pflanzenphysiol.* Bd. 72: 460-465.
- Kluge, M. 1977. Is *Sedum acre* L. a CAM plant? *Oecologia* 29: 77-83.
- Kluge, M. and Ting, I. P. 1978. Analysis of an ecological adaption. In *Crassulacean Acid Metabolism*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 209.
- Kluge, M., Knapp, I., Kramer, D., Schwerdtner I. and Ritter, H. 1979. Crassulacean acid metabolism (CAM) in leaves of *Aloe arborescens* Mill. Comparative studies of the carbon metabolism of chlorenchyma and central hydrenchym. *Planta* 145. 357-363.
- Kluge, M and Brulfert, J. 1996. Crassulacean acid metabolism in the genus *Kalanchoe*: Evolution, physiological and biochemical aspects. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., *Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. Springer-Verlag; Berlin. 324-335.
- Knauff, R. L. and Arditti, J. 1969. Partial identification of dark ¹⁴CO₂ fixation products in leaves of *Cattleya* (Orchidaceae). *New Phytol.* 68: 657-661.
- Koch, K. E. and Kennedy, R. A. 1980. Characteristics of crassulacean acid metabolism in the succulent C₄ dicot, *Portulaca oleracea* L. *Plant Physiol.* 65: 193-197.
- Koch, K. E. and Kennedy, R. A. 1982. Crassulacean acid metabolism in the succulent C₄ dicot, *Portulaca oleracea* L. under natural environmental conditions. *Plant physiol.* 69: 757-761.
- 國府方吾郎 2017a. スベリヒユ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 4. 平凡社, 東京. 151-152.
- 國府方吾郎 2017b. ハマミズナ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 4. 平凡社, 東京. 143.
- 近田文弘・清水建美・濱崎恭美 2006. 帰化植物を楽しむ. トンボ出版, 大阪. 1-240.
- Kondo, A., Murakami, H. Y. and Funaguma T. 2010. Induction of CAM by salt stress in the common purple ice plant, *Lampranthus spectabilis*. *J. Res. Inst. Meijo Univ.* 9: 11-17.
- 梶妙子・藤田道明・Seong-Woo Cho・辻本壽 2018. 屋上緑化植物「常緑キリンソウ」(*Phedimus* sp.) の品種保護および品種開発に向けた DNA マーカーの開発. *育種学研究* 20: 11-15.
- Kowalczyk, S., Januszewska, B., Cymerska, E. and Moslowski, P. 1984. The occurrence of inorganic pyrophosphate, D-fructose-6-phosphate 1, phosphotransferase in higher plants. I. Initial characterization of partially purified enzyme from *Sansevieria trifasciata*. *Physiol. Plant* 60: 31-37.
- Kraybill, A. A. and Martin, C. E. 1996. Crassulacean acid metabolism in three of the C₄ genus *Portulaca*. *Int. J. Plant Sci.* 157: 103-109.
- Ku, S. B., Shieh, Y. J., Reger, B. J. and Black, C. C. 1981. Photosynthetic characteristics of *Portulaca grandiflora*, a succulent C₄ dicot. *Plant Physiol.* 68: 1073-1080.
- 黒沢高秀 2016. トウダイグサ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 3. 平凡社, 東京. 147-166.
- Lange, O. L., Schulze, E.-D., Kappen, L., Evenari, M. and Buschbom, U. 1975. CO₂ exchange pattern under natural conditions of *Caralluma negevensis*, a CAM plant of the Negev desert. *Photosynthetica* 9: 318-326.
- Lange, O. L. and Zuber, M. 1977. *Frerea indica*, a stem succulent CAM plant with deciduous C₃ leaves. *Oecologia* 31: 67-72.
- Lee, H. S. J. and Griffiths, H. 1987. Induction and repression of CAM in *Sedum telephium* L. in response to photoperiod and water stress. *J. Exp. Bot.* 38: 834-841.
- Li, M.-L., Liu, D.-K., Zhang, G.-Q., Deng, H., Tu, X.-D., Wang, Y., Lan, S.-R. and Liu, Z. J. 2019. A perspective on crassulacean acid metabolism photosynthesis evolution of orchids on different continents: *Dendrobium* as a case study. *J. Exp. Bot.* 70: 6611-6619.
- Liu, Z.-J., Yang, Z.-P., Li, P., Zong, Y.-Z., Dong, Q. and Hao, X.-Y., 2017. Effects of elevated CO₂ concentration on growth and photosynthetic physiology of *Hylotelephium erythrostictum*. *Chinese Journal of Applied Ecology* 28: 1969-1976.
- Loeschen V. S., Martin, C. E., Smith, M. and Eder, S. L. 1993. Leaf anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Intl. J. Plant Sci.* 154: 100-106.
- Lüttge, U. 1987. Carbon dioxide and water demand: Crassulacean acid metabolism (CAM), a versatile ecological adaptation exemplifying the need for integration in ecophysiological work. *New Phytol.* 106: 593-629.
- Lüttge, U. and Ball, E. 1987. Dark respiration of CAM plants. *Plant*

- Physiol. Biochem. 25: 3-10.
- Lüttge, U., Ball, E., Fetene, M. and Medina, E. 1991. Flexibility of crassulacean acid metabolism in *Kalanchoe pinnata* (Lam.) Pers. I. Response to irradiance and supply of nitrogen and water. J. Plant Physiol. 137: 259-267.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). Ann. Bot. 93: 629-652.
- Lüttge, U. 2006. Photosynthetic flexibility and ecophysiological plasticity: questions and lessons from *Clusia*, the only CAM tree, in the neotropics. New Phytol. 171: 7-25.
- Lyndon, R. A. 1962. Nitrogen metabolism of detached *Kalanchoe* leaves in the dark in relation to acidification, deacidification and O₂ uptake. J. Exp. Bot. 13: 20-35.
- Martin, C. E., Higley, M. and Wang, W.-Z. 1988. Ecophysiological significance of CO₂-recycling via crassulacean acid metabolism in *Talinum calycinum* Engelm. (Portulacaceae). Plant Physiol. 86: 562-568.
- Martin, C. E., Loeschen, V. S. and Coke, L. B. 1990. Crassulacean acid metabolism in selected terrestrial succulents in southeastern Jamaica, including two species in the Commelinaceae. Oecologia 84: 99-102.
- Martin, C. E., Gravatt, D. A. and Loeschen, V. S. 1994. Crassulacean acid metabolism in three species of Commelinaceae. Ann. Bot. 74: 457-463.
- Martin, S. L., Davis, R., Protti, P., Lin, T.-C., Lin, S.-H. and Martin, C. E. 2005. The occurrence of crassulacean acid metabolism in epiphytic ferns, with an emphasis on the Vittariaceae. Int. J. Plant Sci. 166: 623-630.
- Martin, C. E., Herppich, W. B., Roscher, Y. and Burkart, M. 2019. Relationship between leaf succulence and crassulacean acid metabolism in the genus *Sansevieria* (Asparagaceae). Flora 261: 151489.
- Markovska, Y. K. 1999. Gas exchange and malate accumulation in *Haberlea rhodopensis* grown under different irradiances. Biol. Plant. 42: 559-565.
- Mayer, A. 1878. Über die Sauerstoffausscheidung einiger Crassulacean. Landw. Versuchst. 21: 277-347.
- Mayo, S. J., Bogner J., and Boyce, P. C. 1997. The genera of the Araceae. Kew Publishing, Kew, UK.
- McWilliams, E. L. 1970. Comparative rates of dark CO₂ uptake and acidification in the Bromeliaceae, Orchidaceae, and Euphorbiaceae. Bot. Gaz. 131: 285-290.
- Medina, E. 1974. Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. Evolution 28: 677-686.
- Medina, E. and Troughton, J. H. 1974. Photosynthetic patterns in Bromeliaceae. Plant Sci. Lett. 2: 357-362.
- Medina, E., Delgado, M., Troughton, J. H. and Medina, J. D. 1977. Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. Flora 166: 137-152.
- Milburn, T. R., Pearson, D. J. and Ndegwe, N. A. 1968. Crassulacean acid metabolism under natural tropical conditions. New Phytol. 67: 883-897.
- Minardi, B. D., Voytena, A. P. L., Santos, M. and Randi, A. M. 2014. Water stress and abscisic acid treatments induce the CAM pathway in the epiphytic fern *Vittaria lineata* (L.) Smith. Photosynthetica 52: 401-412.
- Montero, E., Francisco, A. M., Montes E. and Herrera, A. 2018. Salinity induction of recycling crassulacean acid metabolism and salt tolerance in plants of *Talinum triangulare*. Ann. Bot. 121: 1333-1342.
- Mooney, H. A., Troughton, J. H. and Berry, J. A. 1974. Arid climates and photosynthetic systems. Carnegie Institution of Plant Biology Yearbook, 73: 793-805.
- Mooney, H. A., Troughton J. H. and Berry, J. A. 1977. Carbon isotope ratio measurements of succulent plants in Southern Africa. Oecologia 30: 295-305.
- Motomura, H., Yukawa, T., Ueno, O. and Kagawa, A. 2008. The occurrence of crassulacean acid metabolism in *Cymbidium* (Orchidaceae) and its ecological and evolutionary implications. J. Plant Res. 121: 163-177.
- Muller, D. and Kluge, M. 1983. Immunological evidence for a crassulacean and metabolism specific phosphonolpyruvate carboxylase in *Sedum* and *Kalanchoe* species. Physiol. Veg. 21: 919-926.
- 邑田仁・米倉浩司 2013. マツバギク APG 原色牧野植物大図鑑II. 北隆館, 東京. 328.
- 中村剛・佐藤亜希子・小林峻・伊澤雅子・傳田哲郎・横田昌嗣 2009. 「世界の侵略的外来種ワースト100」の1種センニンサボテン *Opuntia stricta* (サボテン科) の北大東島への侵入とその防除法. Bunrui 9: 159-165.
- Neales, T. F., Patterson, A. A. and Hartney, V. J. 1968. Physiological adaptation to drought in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. Nature 219: 469-472.
- Neales, T. F. 1973. The effect of night temperature on CO₂ assimilation, transpiration, and water use efficiency in *Agave americana* L. Aust. J. Biol. Sci. 26: 705-714.
- Neales, T. F. and Hew, C. S. 1975. Two types of carbon fixation in tropical orchids. Planta 12: 303-306.
- Niechayev, N. A., Pereira, P. N. and Cushman, J. C. 2019. Understanding trait diversity associated with crassulacean acid metabolism (CAM). Curr. Opin. Plant Biol. 49: 74-85.
- Nishida, K. 1963. Studies on stomatal movement of crassulacean plants in relation to the acid metabolism. Physiol. Plant. 16: 281-298.
- Nobel, P. S. 1976. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. Plant Physiol. 58: 576-582.
- Nobel, P. S., Lüttge, U., Heuer, S. and Ball, E. 1984. Influence of applied NaCl on crassulacean acid metabolism and ionic levels in a cactus, *Cereus validus*. Plant Physiol. 75: 799-803.
- Nobel, P. S. and Hartsock, T. L. 1986. Leaf and stem CO₂ uptake in the three subfamilies of the Cactaceae. Plant Physiol. 80: 913-917.
- Nobel, P. S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, New York. 1-270.
- Nobel, P. S. and Bobich, E. G. 2019. Initial net CO₂ uptake responses and root growth for CAM community placed in a closed environment. Ann. Bot. 90: 593-598.
- 農林水産省 2020. 平成 30 年度産果樹の結果樹面積・収穫量・出荷量の動向, https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/sakumotu/sakkyou_kazyu/index.html#r (2020 年 6 月 29 日閲覧).
- Nuernbergk, E. L. 1961. Endogener rhythmus und CO₂ stoffwechsel bei Pflanzen mit diurnalem Sauererhythmus. Planta 56: 28-70.

- Oeschager, H. and Lerman, J. 1970. Die radiokarbonmethode nach 20 Jahren Annenbung. Chem. Rundschau 23: 585-588.
- 大場秀章 2016. ベンケイソウ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 2. 平凡社, 東京. 215-229.
- Ong, B.L., Kluge, M., Friemert, V., 1986. Crassulacean acid metabolism in theepiphytic ferns *Drymoglossum piloselloides* and *Pyrrosia longifolia*: studies on responses to environmental signals. Plant Cell Environ. 9: 547-557.
- Osmond, C. B., Allaway, W. G., Sutton, B. G., Troughton, J. H., Queiroz, C. B., Lüttge, U. and Winter, K. 1973. Carbon isotope discrimination in photosynthesis of CAM plants. Nature 246: 41-42.
- Osmond, C. B. 1975. Environmental control of photosynthetic options in crassulacean plants. In Marcelle, R. ed., Environmental and Biological Control of Photosynthesis. Junk, The Hague. 299-309.
- Osmond, C. B., Ziegler, H., Stichler, W. and Trimborn, P. 1975. Carbon isotope discrimination in alpine succulent plants supposed to be capable of crassulacean acid metabolism (CAM). Oecologia 18: 209-217.
- Osmond, C. B., Nott, D. L. and Firth, P. M. 1979. Carbon assimilation patterns and growth of the introduced CAM plant *Opuntia inermis* in eastern Australia. Oecologia 40: 331-350.
- Owen, N. A., Fahy, K. F. and Griffiths, H. 2016. Crassulacean acid metabolism (CAM) offers sustainable bioenergy production and resilience to climate change. GCB Bioenergy 8: 737-749.
- Oyungerel, S., Tsendeekhuu, T. and Tserenkhand, G. 2004. A study to detect CAM plants in Mongolia. Mongolian J. Biol. Sci. 2: 29-37.
- Pang X.-a., Wang, Q.-f., Gituru, W. R., Liu, H., Yang, X.-l. and Liu, X. 2003. A preliminary study of crassulacean acid metabolism (CAM) in the endangered aquatic quillwort *Isoetes sinensis* Palmer in China. Wuhan Univ. J. Nat. Sci. 8: 455-458.
- Pattern, D. T. and Dinger, B. E. 1969. Carbon dioxide exchange patterns in cacti from different environments. Ecology 50: 686-688.
- Pedersen, O., Rich, S. M., Pulido, C., Cawthray, G. R. and Colmer, T. D. 2011. Crassulacean acid metabolism enhances underwater photosynthesis and diminishes photorespiration in the aquatic plant *Isoetes australis*. New Phytol. 190: 332-339.
- Pierce, S., Winter, K. and Griffiths, H. 2002. Carbon isotope ratio and the extent of daily CAM use by Bromeliaceae. New Phytol. 156: 75-83.
- Pilon-Smits, E. A. H., 't Hart, H., van Brederode, J. 1990. Phosphoenolpyruvate carboxylase in *Sedum rupestre* (Crassulaceae): drought-enhanced expression and purification. J. Plant Physiol. 136: 155-160.
- Pilon-Smits, E. A. H., 't Hart, H., Maas, J. W. Meesterburrie, J. A. N., Kreuler, R., van Brederode, J. 1992. The evolution of crassulacean acid metabolism in *Aeonium* inferred from carbon isotope composition and enzyme activities. Oecologia 91: 548-553.
- Pilon-Smits, E. A. H., 't Hart, H., van Brederode J. 1996. Evolutionary aspects of crassulacean acid metabolism in the Crassulaceae. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution. Springer-Verlag, Berlin. 349-359.
- Quezada, I. M., Gianoli, E. and Saldana, A. 2018. Crassulacean acid metabolism and distribution range in Chilean Bromeliaceae: Influences of climate and phylogeny. J. Biogeography 45: 1541-1549.
- Ramana G. V. and Chaitanya, K. V. 2015. Variations in $\delta^{13}\text{C}$ rates and crassulacean acid metabolism of six *Coleus* species. British J. Appl. Sci. Tech. 6: 295-303.
- Rayder, L. and Ting, I. P. 1981. Carbon metabolism in two species of *Pereskia* (Cactaceae). Plant Physiol. 68: 139-142.
- Rayder, L. and Ting, I. P. 1983. CAM-idling in *Hoya carnosa* (Asclepiadaceae). Photosynthetic Res. 4: 203-211.
- レッドデータブック近畿研究会 編著 1995. 近畿地方の保護上重要な植物. 関西自然保護機構, 大阪. 1-121.
- Reddy, A. R. and Das, V. S. R. 1978. The carboxylating systems in fourteen taxa exhibiting CAM pathway. Z. Pflanzenphysiol 86: 141-146.
- Ricalde, M. F., Andrade, J. L., Duran, R., Dupuy, J. M., Sima, J. L., Us-Santamaria, R. and Santiago, L. S. 2010. Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. Oecologia 164: 871-880.
- Richards, H. M. 1915. Acidity and gas exchange in cacti. Carnegie Inst. Washington Publ. 209: 1-107.
- Ritz, D. and Kluge, M. 1987. Circadian rhythmicity of CAM in continuous light: Coincidence between gas exchange parameters, $^{14}\text{CO}_2$ fixation pattern and PEP-carboxylase properties. J. Plant Physiol. 131: 285-296.
- Robinson, S. A., Osmond, C. B. and Giles, L. 1993. Interpretations of gradients in $\delta^{13}\text{C}$ value in thick photosynthetic tissues of plants with crassulacean acid metabolism. Planta 190: 271-276.
- Rouhani, I., Vines, H. M. and Black, Jr. C. C. 1973. Isolation of mesophyll cells from *Sedum telephium* leaves. Plant Physiol. 51: 97-103.
- Rustin, P., Meyer, C. R. and Wedding, R. T. 1988. Identification of substrate and effector on binding sites for phosphoenolpyruvate carboxylase from *Crassula argentea*. A possible role of phosphoenolpyruvate as substrate and activator. J. Biol. Chem. 263: 17611-17614.
- Samish, Y. B., Ellern, S. J. 1975. Titratable acids in *Opuntia ficus-indica* L. J. Range Manag. 28: 365-369.
- Sayed, O. H., Earnshaw, M. J. and Cooper, M. 1994. Growth, water relations, and CAM induction in *Sedum album* in response to water stress. Biol. Plant. 36: 383-388.
- Sayed, O. H. 2001. Crassulacean acid metabolism 1975-2000, a check list. Photosynthetica 39: 339-352.
- Schafer, C. and Lüttge, U. 1988. Effects of high irradiances on photosynthesis, growth and crassulacean acid metabolism in the epiphyte *Kalanchoe uniflora*. Oecologia 75: 567-574.
- Schuber, M. and Kluge, M. 1981. In situ studies on crassulacean acid metabolism in *Sedum acre* L. and *Sedum mite* Gil. Oecologia 50: 82-87.
- Schulze, E. D., Ziegler, H. and Stichler, W. 1976. Environmental control of crassulacean acid metabolism in *Welwitschia mirabilis* Hook. Fil. in its range of natural distribution in the Namib desert. Oecologia 24: 323-334.
- Schutte, K. H., Steyn, R. and Westhuizen, M. V. 1967. Crassulacean acid metabolism in South African succulents: a preliminary

- investigation into its occurrence in various families. J. S. Afr. Bot. 33: 107-110.
- 清水矩宏・広田伸七・森田弘彦 編著 2001. 日本帰化植物写真図鑑. 全国農村教育協会, 東京. 1-554.
- 清水矩宏・宮崎茂・森田弘彦・廣田伸七 編著 2005. 牧草・毒草・雑草図鑑. 全国農村教育協会, 東京. 1-285.
- 篠沢健太・斎藤馨・武内和彦・池口仁 1993. 生態・景観特性に基づく小笠原諸島父島・兄島のランドスケープ評価. 造園雑誌56: 199-204.
- Silvera, K., Santiago, L. S. and Winter, K. 2005. Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection of weak and strong modes. Funct. Plant Biol. 32: 397-407.
- Silvera, K., Santiago, L. S., Cushman, J. C. and Winter, K. 2009. Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. Plant Physiol. 149: 1838-1847.
- Silvera, K., Neubig, K. M., Whitten, W. M., Williams, N. H., Winter, K. and Cushman, J. C. 2010. Evolution along the crassulacean acid metabolism continuum. Funct. Plant Biol. 37: 995-1010.
- Sinclair, R. 1984. Water relations of tropical epiphytes. III. Evidence for crassulacean acid metabolism. J. Exp. Bot. 35: 1-7.
- Smirnoff, N. 1996. Regulation of crassulacean acid metabolism by water status in the C_3 /CAM intermediate *Sedum telephium*. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution. Springer-Verlag, Berlin. 176-191.
- Smith, L. B. and Downs, R. J. 1974. Flora Neotropica, Monograph No. 14, Part 1, Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Hafner Press, New York. 1-658.
- Smith, T. L. and Eickmeier, W. G. 1983. Limited photosynthetic plasticity in *Sedum pulchellum* Michx. Oecologia 56: 374-380.
- Smith, B. N. and Epstein, S. 1971. Two categories of $^{13}C/^{12}C$ ratios for higher plants. Plant Physiol. 47: 380-384.
- Smith, J. A. C. and Winter, K. 1996. Taxonomic distribution of crassulacean acid metabolism. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution. Springer-Verlag, Berlin. 427-436.
- Starneker, G. 1984. Okophysiological anpassungen im Grasstoffwechsel bei der Gattung Peperomia Ruiz and Pavon. Dissertationes Botanicae 75. A. R. Gantner Verlag Kohnanditgesellschaft, Germany. 1-140.
- Sternberg, L., Michael, J. D. and Keeley, J. E. 1984. Hydrogen, oxygen, and carbon isotope ratios of cellulose from submerged aquatic crassulacean acid metabolism and non-crassulacean acid metabolism plants. Plant Physiol. 76: 68-70.
- Sutton, B. G. and Osmond, C. B. 1972. Dark fixation of CO_2 by crassulacean plants. Evidence for a single carboxylation step. Plant Physiol. 50: 360-365.
- 鈴木正一 2004. 特用作物 薬料作物. 山崎耕宇・久保祐雄・西尾敏彦・石原邦監修, 新編農学大事典. 養賢堂, 東京. 628-629.
- Syvrtsen, J. P., Nickell, G. L., Spellenberg, R. W. and Cunningham, G. L. 1976. Carbon reduction pathways and standing crop in three Chihuahuan desert plant communities. Southwestern Naturalist 21: 311-320.
- Szarek, S. R., Johnson, H. B. and Ting, I. P. 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. Significance of recycling carbon through crassulacean acid metabolism. Plant Physiol. 52: 539-541.
- Szarek, S. R. and Ting, I. P. 1974. Seasonal patterns of acid metabolism and gas exchange in *Opuntia basilaris*. Plant Physiol. 54: 76-81.
- Szarek, S. R. and Ting, I. P. 1977. The occurrence of crassulacean acid metabolism among plants. Photosynthetica 11: 330-342.
- Szarek, S. R. 1979. The occurrence of crassulacean acid metabolism: a supplementary list during 1976 to 1979. Photosynthetica 13: 467-473.
- Szarek, S. R. and Ting, I. P. 1979. Physiological responses to rainfall in *Opuntia basilaris* (Cactaceae). Amer. J. Bot. 62: 602-209.
- Szarek, S. R., Holthe, P. A. and Ting, I. P. 1987. Minor physiological response to elevated CO_2 by the CAM plant *Agave vilmoriniana*. Plant Physiol. 83: 938-940.
- 高橋秀男 2003a. スベリヒユ科. 清水健美編, 日本の帰化植物. 平凡社, 東京. 52-53.
- 高橋秀男 2003b. ソルムラサキ科. 清水健美編, 日本の帰化植物. 平凡社, 東京. 53.
- 田村実 2015. クサスギカズラ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 1. 平凡社, 東京. 246-260.
- Teeri, J. A., Tonsor, S. J. and Turner, M. 1981. Leaf thickness and carbon isotope composition in the Crassulaceae. Oecologia 50: 367-369.
- Thoday, D. and Evans, H. 1931. Buffer systems in *Kleinia articulata*. Proteoplasma 14: 64-74.
- Thomas, M. and Beevers, H. 1949. Physiological studies on acid metabolism in green plants. II. Evidence of CO_2 fixation in *Bryophyllum* and the study of diurnal variation of acidity in this genus. New Phytol. 48: 421-447.
- Thomas, M. and Ranson, S. L. 1954. Physiological studies on acid metabolism in green plants. III. Further evidence of CO_2 -fixation during dark acidification of plants showing crassulacean acid metabolism. New Phytol. 53: 1-30.
- Thomas, M. and Richards, S. L. 1944. Acid metabolism and respiration during starvation in *Kleinia radicans*. Ann. Bot. 8: 189-203.
- Ting, I. P. and Dugger, W. M. Jr. 1968. Non-autotrophic carbon dioxide metabolism in cacti. Bot. Gaz. 129: 9-15.
- Ting, I. P. 1976. Crassulacean acid metabolism in natural ecosystems in relation to annual CO_2 uptake patterns and water utilization. In Burris, R. H. and Black, C. C. eds., CO_2 Metabolism and Plant Productivity. University Park Press, Baltimore. 251-268.
- Ting, I. P. and Hanscom, Z. 1977. Induction of acid metabolism in *Portulacaria afra*. Plant Physiol. 59: 511-514.
- Ting, I. P. and Burk, J. 1983. Aspects of carbon metabolism in *Welwitschia*. Pl. Sci. Lett. 32: 279-285.
- Ting, I. P., Bates, L., Sternberg, L. O. and DeNiro, M. J. 1985. Physiological and isotopic aspects of photosynthesis in *Peperomia*. Plant Physiol. 78: 246-249.
- Ting, I. P., Hann, J., Holbrook, N. M., Putz, F. F., Sternberg, L. da S. L., Price D. and Goldstein, G. 1987. Photosynthesis in hemiepiphytic species of *Clusia* and *Ficus*. Oecologia 74: 339-346.
- Ting, I. P., Patel, A., Kaur, S., Hann, J. and Walling, L. 1996. Ontogenetic development of crassulacean acid metabolism as modified by water stress in *Peperomia*. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., Crassulacean Acid Metabolism. Springer, Berlin. 204-215.

- Treichel, S. and Bauer, P. 1974. Unterschiedliche NaCl-Abhängigkeit des tagesperiodischen CO₂-Gaswechsels bei einigen halisch wachsenden Küstenpflanzen. *Oecologia* 17: 87-95.
- Treseder, K. K., Davidson, D. W. and Ehleringer, J. R. 1995. Absorption of antproviden carbon-dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature* 375: 137-139.
- Troughton, J. H., Card, K. A. and Hendy, C. H. 1974. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. *Carnegie Inst. Year Book* 73: 768-780.
- 植村修二・清水矩宏・水田光雄・森田弘彦 編著 2010. 日本帰化植物写真図鑑 第2巻, 全国農村教育協会, 東京. 1-576.
- 内貴章世 2016. アカネ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 4. 平凡社, 東京. 266-293.
- Virzo De Santo, A., Alfani, A., Russo, G. and Fioretto, A. 1983. Relationship between CAM and succulence in some species of Vitaceae and Piperaceae. *Bot. Gaz.* 144: 342-346.
- Virzo De Santo, A. and Bartoli, G. 1996. Crassulacean acid metabolism in leaves and stem of *Cissus quadrangularis*. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., *Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin. 281-295.
- von Willert, D. J., Eller, B. M., Werger, M. J. A., Brinkmann E. and Ihlenfeldt, H. 1992. Life strategies of succulent plants in Deserts. Cambridge University Press, Cambridge. 1-368.
- von Willert, D. J., Armbruster, N., Drees, T. and Zaborowski, M. 2005. *Wilwitschia mirabilis*: CAM or not CAM – what is the answer? *Funct. Plant Biol.* 32: 389-395.
- Wang, N. and Nobel, P. S. 1998. Phloem transport of fructans in the crassulacean acid metabolism species *Agave deserti*. *Plant Physiol.* 116: 709-714.
- Webb, D. R., Rattray, M. R. and Brown, J. M. A. 1988. A preliminary survey for crassulacean acid metabolism (CAM) in submerged aquatic macrophytes in New Zealand. *New Zealand J. Mar. Fresh. Res.* 22: 231-235.
- Webster, G. L., Brown, W. V. and Smith, B. N. 1975. Systematics of photosynthetic carbon pathways in *Euphorbia*. *Taxon* 24: 27-33.
- Whiting, B. H., van der Venter, H. A. and Small, S. E. C. 1979. Crassulacean acid metabolism in jointed cactus (*Opuntia aurantiaca*) Lindley. *Agroplantae* 11: 41-43.
- Winter, K. and von Willert, D. J. 1972. NaCl-induzierter crassulaceensäurestoffwechsel bei *Mesembryanthemum crystallinum*. *Z. Pflanzenphysiol.* 67: 166-170.
- Winter, K. 1974. NaCl-induzierter crassulaceen-Säurestoffwechsel bei der salzpflanze *Mesembryanthemum crystallinum*. Abhängigkeit des CO₂-gaswechsels von der Tag/Nacht-temperatur und von der wasserversorgung der pflanzen. *Oecologia* 15: 383-392.
- Winter, K. and Troughton, J. H. 1978. Carbon assimilation pathways in *Mesembryanthemum nodiflorum* L. under natural conditions. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. 88: 153-162.
- Winter, K. 1979. $\delta^{13}\text{C}$ values of some succulent plants from Madagascar. *Oecologia* 40: 103-112.
- Winter, K., Osmond, C. B. and Pate, J. S. 1981. Coping with salinity. In Pate, J. S. and McComb, A. J. eds., *The Biology of Australian Plants*. University of Western Australia Press, Nedlands. 88-113.
- Winter, K., Wallace, B. J., Stocker, G. C. and Roksandic, Z. 1983. Crassulacean acid metabolism in Australian vascular epiphytes and some related species. *Oecologia* 57: 129-141.
- Winter, K. 1985. Crassulacean acid metabolism. In Barber, J. and Baker, N. R. eds., *Photosynthetic Mechanisms and the Environment*. Elsevier, Amsterdam, New York, Oxford. 329-387.
- Winter, K., Osmond, C. B. and Hubick, K. T. 1986a. Crassulacean acid metabolism in the shade. Studies on an epiphytic fern, *Pyrrosia longifolia*, and other rainforest species from Australia. *Oecologia* 68: 224-230.
- Winter, K., Schröppel-Meier, G. and Caldwell, M. M. 1986b. Respiratory CO₂ as carbon source for nocturnal acid synthesis at high temperatures in three species exhibiting crassulacean acid metabolism. *Plant Physiol.* 81: 390-394.
- Winter, K. and Gademann R. 1991. Daily changes in CO₂ and water vapor exchange, chlorophyll fluorescence, and leaf water relations in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* during the induction of crassulacean acid metabolism in response to high NaCl salinity. *Plant Physiol.* 95: 768-776.
- Winter, K. and Smith, J. A. C. 1996. An introduction to crassulacean acid metabolism. Biochemical principles and ecological diversity. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., *Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology, and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin. 1-13.
- Winter, K. and Holtum, J. A. M. 2002. How closely do the $\delta^{13}\text{C}$ values of crassulacean acid metabolism plants reflect the proportion of CO₂ fixed during day and night? *Plant Physiol.* 129: 1843-1851.
- Winter, K. and Holtum, J. A. M. 2005. The effects of salinity, crassulacean acid metabolism and plant age on the carbon isotope composition of *Mesembryanthemum crystallinum* L., a halophytic C₃-CAM species. *Planta* 222: 201-209.
- Winter, K., Aranda, J. and Holtum J. A. 2005. Carbon isotope composition and water-use efficiency in plants with crassulacean acid metabolism. *Funct. Plant Biol.* 32: 381-388.
- Winter, K. and Holtum, J. A. 2007. Environment or development? Lifetime net CO₂ exchange and control of the expression of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum*. *Plant Physiol.* 143: 98-107.
- Winter, K. and Holtum, J. A. 2011. Induction and reversal of crassulacean acid metabolism in *Calandrinia polyandra*: effects of soil moisture and nutrients. *Funct. Plant Biol.* 38: 576-582.
- Winter K. and Holtum, J. A. 2014. Facultative crassulacean acid metabolism (CAM) plants: powerful tools for unravelling the functional elements of CAM photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 65: 3425-3441.
- Winter, K., Holtum, J. A. M. and Smith, J. A. C. 2015. Crassulacean acid metabolism: a continuous or discrete trait? *New Phytol.* 208: 73-78.
- Winter K. and Holtum, J. A. M. 2017. Facultative crassulacean acid metabolism (CAM) in four small C₃ and C₄ leaf-succulents. *Aust. J. Bot.* 65, 103-108.
- Winter, K. 2019. Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 70: 6495-6508.
- Winter, K., Garcia, M., Virgo, A. and Holtum, J. A. M. 2019a. Operating at the very low end of the crassulacean acid metabolism

- spectrum: *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae) J. Exp. Bot. 70: 6561-6570.
- Winter, K., Sage, R. F., Edwards, E. J., Virgo, A. and Holtum, J. A. M. 2019b. Facultative crassulacean acid metabolism in a C₃-C₄ intermediate. J. Exp. Bot. 70: 6571-6579.
- Wong, S. C. and Hew, C. S. 1976. Diffusive resistance, titratable acidity, and CO₂ fixation in two tropical epiphytic ferns. Amer. Fern. J. 66: 121-124.
- Woodward, F. I. 1975. The climatic control of the altitudinal distribution of *Sedum rosea* L. and *Sedum telephium* L. I. Field observation. New Phytol. 74: 323-324.
- 山城考 2017. キョウチクトウ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 4. 平凡社, 東京. 308-320.
- Yang, T. and Liu X. 2015. Comparing photosynthetic characteristics of *Isoetes sinensis* Palmer under submerged and terrestrial conditions. Scientific reports 5: 17783.
- 米倉浩司 2016. ブドウ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 2. 平凡社, 東京. 233-237.
- 米倉浩司 2017. シソ科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 5. 平凡社, 東京. 101-143.
- 米倉浩司・梶田忠 2003-. 「BG Plants 和名－学名インデックス」(YList), <http://ylist.info> (2020 年 7 月 24 日閲覧).
- 米倉浩司・邑田仁 2012. 日本維管束植物目録. 北隆館, 日本. 1-379.
- 吉川宏昭 2004. その他の柔菜類. 山崎耕宇・久保祐雄・西尾敏彦・石原邦監修, 新編農学大事典. 養賢堂, 東京. 557-560.
- 遊川知久 2015. ラン科. 大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司・木原浩編, 改訂新版 日本の野生植物 1. 平凡社, 東京. 178-231.
- Ziegler, H. 1996. Carbon- and hydrogen-isotope discrimination in crassulacean acid metabolism. In Winter, K. and Smith, J. A. C. eds., Crassulacean Acid Metabolism. Biochemistry, Ecophysiology, and Evolution. Springer-Verlag, Berlin. 336-348.
- Zotz, G. and Ziegler, H. 1997. The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama. New Phytol. 137: 223-229.

Occurrence and Habitats of CAM Plants Distributed in Japan : Yasuyuki YOSHIMURA (*Institute for Agro-Environmental Sciences, NARO, 3-1-3 Tsukuba, 305-8604, Japan*)

Abstract : Crassulacean acid metabolism (CAM), the photosynthetic pathway that minimize water loss and the plants with CAM occupy hot and semi-arid regions. Recently, there has been increased attention to CAM plants that may serve as stable production under climate change and are cultivated for experiments. CAM plants live in variable environments on the earth as tropical epiphytes, halophytes, and aquatic macrophytes. Therefore, we would find them in variable environments in Japan. However, we have little information on the species and their habitats. In this study, CAM plants occurring in Japan are listed, especially the habitats, as a first step to understand the ecology of CAM plants by using domestic and foreign literature. There are 23 families, 83 genera, 237 CAM species in total in Japan. They are comprised of five submerged aquatic species of lycopodiophyte, Isotaceae, four epiphytic ferns of Pteridophyte, only one gymnosperm, *Welwitschia mirabilis* and in Magnoliophyta, one species of Piperaceae, 7 families 25 genera 86 monocots and 11 families 53 genera 140 eudicots. There are 185 cultivated species, which occupied about 80% of CAM species in Japan. There are also 56 native species in Japan, and almost of them live under water-limit condition such as on the rock or by the seaside. Although there are 33 naturalized species, CAM belonging to Rubiaceae and etc have not been found in Japan.

Key words : Cultivated species, Eudicot, Invasive plant, Monocot, Native plant, Naturalized species, Succulent plant.