

解説

サボテンのトゲについての解説 (形態と機能)

堀部貴紀^{1,2)}

¹⁾中部大学応用生物学部, ²⁾中部大学生物機能開発研究所

要 旨

1450 種以上あるとされるサボテンは、その構造や形態は非常に多様であるが、すべてのサボテンは「トゲ座(areole)」と呼ばれるサボテン科特有の器官を有している。このトゲ座は短枝(short shoot: 枝が非常に短くなったもの)の一種であると考えられており、この部分から新しい茎節・葉・トゲ・トライコーム・花などが発生する。またサボテンの代名詞ともいえるトゲであるが、一部を除く大部分のサボテンはトゲを有しており、動物からの食害回避以外にも、光ストレスの回避、温度ストレスの回避、蜜の分泌、大気中水分の捕集、繁殖範囲の拡大など、多様な役割を担っている。本稿では、サボテンのトゲの形態や機能に関する基本的な事柄について解説する。本稿が国内におけるサボテンの研究推進の一助となれば幸いである。

1. はじめに

サボテン科は約 30 属 1450 以上の種を含み、さらにコノハサボテン亜科(Pereskioideae)、マイフェニア亜科(Maihuenioideae)、ウチワサボテン亜科(Opuntioideae)、カクタス亜科(Cactaceae)の 4 つの亜科に分けられる(Hernández-Hernández et al., 2011)。カクタス亜科とウチワサボテン亜科の分布は広く、砂漠、草原、森林、熱帯雨林、4500 m 以上の高地など、ほぼすべての陸生生育地に存在している(Rebman and Pinkava, 2001; Hernández-Hernández et al., 2011)。

コノハサボテン亜科に含まれるサボテンの多くは、薄くて幅の広い葉と木質の幹を持つ低木で、見た目にはトゲを持つこと以外、一般的な樹木とほとんど変わらない(写真 1, 2)。マイフェニア亜科とウチワサボテン亜科のサボテンは、小さいながらも肉眼で確認できる葉を有している。サボテン科で最も多い種を含むカクタス亜科のサボテンは、一般的に葉を持たないと思われているが、肉眼では確認できない程小さな葉(foliage leaf)を有している(詳細は後述)。

本稿ではサボテン科の共有派生形質であるトゲ座の概要や、トゲの発生過程と形態、そしてこれまでに報告されている機能や役割などについて解説する。



写真 1 *Pereskia aculeata*



写真 2 *Pereskia aculeata* のトゲと葉

2. 葉 (foliage leaf)

花き園芸の分野では一般にサボテンのトゲは葉が変化したものと言われているが、コノハサボテン亜科やウチワサボテン亜科のサボテンはトゲと葉の両方を同時に持つことがある(写真 2, 3). この現象はどのように説明されるのだろうか?



写真 3 *Nopalea cochenillifera* のトゲと葉

サボテンの体の構造について、食用にも利用される *Nopalea cochenillifera* を用いて概要を紹介したい(写真 3). 体の大部分である茎の部分(茎節)は長枝(long shoot)であり、トゲ座から発生・伸長する新しい茎節(シュート)も長枝である。つまり、サボテンの体の大部分は長枝で構成されている。そして、コノハサボテン亜科やウチワサボテン亜科のサボテンが持つ小さな葉(foliage leaf)は、この長枝の葉である。ではトゲは何かというと、トゲは短枝(トゲ座)の葉(鱗片葉)が変化したものだと考えられている(Gibson and Nobel, 1986; Mauseth, 2006). つまりサボテンの「葉」は長枝(long shoot)の葉であり、サボテンの「トゲ」は短枝(short shoot)の葉(鱗片葉)に由来する。

また一般的なイメージとは異なり、全てのサボテンは葉を有すると考えられている(Mauseth, 2006, 2007). まず前述のようにコノハサボテン亜科は一般的な樹木と同じような葉を有しおり(写真 1, 2), これらは光合成の場として通常、数カ月以上は保持される。マイフェニア亜科およびウチワサボテン亜科でも小さな葉が肉眼でも観察できるが、これらの多くは茎節の成長に伴い約 1~2 カ月で離脱する(長期間にわたり離脱しない種もある)。一方、カクタス亜科のサボテンの葉は肉眼では観察できない程小さい。最大のもの(*Matucana*

aurantiaca)で長さ 2-3 mm 程度で、ほとんどの種では長さ 500 μm 以下である。またこれらの多くでは気孔や維管束、表裏の非対称性も確認されている(Mauseth, 2006). カクタス亜科の葉は葉原基の段階(leaf primordium stage)以上に発達せず、大部分は表皮上の小さな隆起(高さ 50 μm 程度)として存在する。トゲ座は多数のトゲやトライコームで覆われているため、この隆起は外部からは観察できないことが多い(Mauseth, 2006, 2007). ちなみにサボテンの葉は英語では foliage leaf と表記されることが多い(時折, reduced leaf という表記もみる).

3. トゲ座 (areole)

トゲ座はサボテンの最も特徴的な形態学的特徴であり、サボテン科の共有派生形質として認識されている(写真 4)(Sánchez et al., 2015).

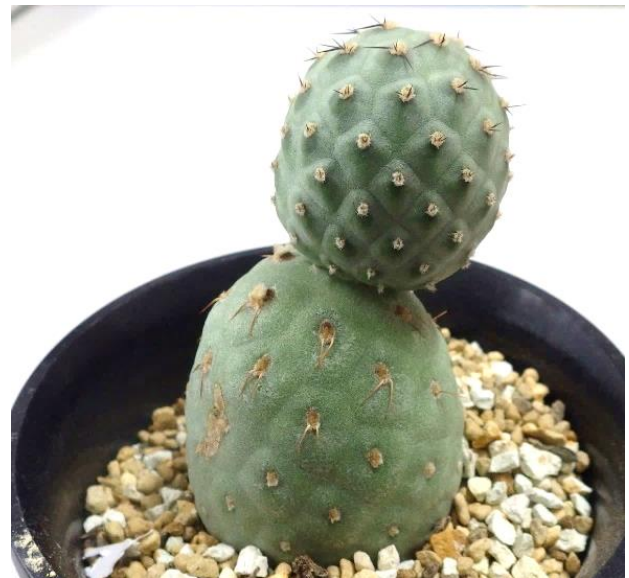


写真 4 *Tephrocactus geometricus*

茎節表面に多数のトゲ座が確認できる。

この器官からはシュート(茎節)・葉・トゲ・トライコーム・花などが発生する。過去にはトゲ座は腋芽(axillary bud)と相同な構造と考えられてきたが、現在ではトライコームでおおわれた短枝(short shoot)として認識されている(Mauseth, 2006). トゲ座の由来が単一の脇芽でなく短枝であると考えられるようになった根拠の例として以下が挙げられる。

(1) 大部分の双子葉植物では、脇芽の開花は鱗片葉の脱離を引き起こし、果実の落果後には脇芽のあった場所には果柄の痕跡などしか残らない。しかしサボテンの場合は、トゲ座から花芽が分化し、開花・結実・落果した後もトゲは脱離せずトゲ座に残っている。

(2) *Lepismium cruciforme*, *Myrtillocactus* 属, *Pachycereus gatesii*, *Pachycereus marginatus*, *Pachycereus schottii*, *Rhipsalis russellii* などでは、1つのトゲ座から複数の花が発生する (Barthlott and Taylor, 1995; Arias et al., 2003)。また、*Neoraimondia* 属のトゲ座は複数年にわたり、毎年1つのトゲ座で多数の花を発生させる。花を発生させるたびにトゲ座は伸長し、見た目にも「短い枝」のようになる。*Neoraimondia* 属では、樹齢の長い個体のトゲ座は最大で 85 mm 程度にまで伸長し、内部には髄、二次木部、二次師部、皮層などの構造が観察される (Mauseth and Kiesling, 1997; Kiesling and Mauseth, 2000; Mauseth, 2006)。

長枝と短枝の二形性(dimorphism)は種子植物でもいくつかの科で見られる。例えばリンゴの木のはほとんどは光合成葉を持つ長枝で構成されるが、脇芽はときおり短枝を発生させる(果実をつけることが多く、短果枝と呼ばれることが多い)。リンゴの場合は長枝も短枝も同じような葉をつける。

サボテン科の植物のうち、約 85%は単形型のトゲ座(monomorphic areole)を、残りの約 15%は形態や構造に特定の変化を示す偽二形型(pseudo-dimorphic areole)や二形型のトゲ座(dimorphic areole)を持つ (Hunt et al., 2006)。例えば、*Coryphantha* 属、*Escobaria* 属、*Neolloydia* 属は、偽二形型(pseudo-dimorphic areole)のトゲ座を有している(Boke, 1952, 1961; Sánchez et al., 2015)。これらのトゲ座では、トゲ座は茎節の突起(tubercle)上にあるが、トゲは茎節を基準に近位領域(proximal)に発生し、花芽やシュートは遠位領域(distal end)に発生する。単形型のトゲ座ではトゲやシュートはほとんど隣り合った場所(同じ場所)から発生するが、これらの種ではそれらが発生するトゲ座内での領域(位置)が離れており明確に異なっているのが特徴である。一方、

Mammillaria 属は二形型のトゲ座(dimorphic areole)を有しており、トゲを発生させるトゲ座は突起(tubercle)の先端(apex)に、花を発生させるトゲ座は突起の基部(axil)に現れる(Boke, 1953, 1955; Sánchez et al., 2015)。その他にも、*Echinocereus* 属は単形型のトゲ座を持つが、大部分の短形型のトゲ座をもつサボテンとは異なり、新しい茎節や花がトゲ座の下部から表皮を突き破るようにして発生する種を含む(Sánchez et al., 2015)。これらの種では、新しい茎節が発生する際に表皮付近の組織が大きく破壊され、紙を破いたような見た目になる。このように全てのサボテンはトゲ座を有しているが、形態や構造に多様性がみられる。

4. トゲ (spine)

前述のように、サボテンのトゲは短枝の葉(鱗片葉)が変化したものであると考えられている。サボテンのトゲは一般に 1 つのトゲ座内にクラスター状に発生する。また単一のトゲ座内でもそれぞれ長さや形、色や質感の異なるさまざまなタイプのトゲが発生する。

例えば、トゲ座の周辺部に発生するトゲ(radial spines)は短く細いことが多いが、中央部に発生するトゲ(central spines)は大型なものが多い。しかし *Echinocereus reichenbachii* などは中央部のトゲ(central spines)を持たない楕型のトゲを発生させる。またいくつかの種では 1 つのトゲ座に 1 本しかトゲがみられず、*Epiphyllum* 属、*Lepismium* 属、*Rhipsalis* 属などの着生型サボテンではトゲを全く持たない種も存在する(写真 5) (Mauseth, 2006)。さらに *Ariocarpus* 属などのように、実生時(発芽後間もない時期)にはトゲを持ち、生育が進むにつれてトゲを発生しなくなる種もある。



写真 5 *Rhipsalis clavata*

基本種(母種)が同じであってもトゲの長さや形態が異なる場合には変種として分類されている例がある。例えば、*Opuntia violacea* var. *macrocentra* のトゲは最大で 17 cm 程度になるが、*Opuntia violacea* var. *santa-rita* のトゲ座にはほとんどトゲがなく、あっても数 mm 程度の長さである(Gibson and Nobel, 1986)。サボテンのトゲの色や長さは観賞用サボテンの育種目標にもなっている(写真 6, 7, 8)。また食用に広く利用されている *Opuntia ficus-indica* はトゲが少なく長さも短い、種子繁殖(自殖)により後代でトゲの長い個体を発生させることが知られている(Novoa et al., 2019)。以上のようにトゲの外観は属や種、生育ステージなどにより大きく異なり多様性が大きい(写真 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15)。



写真 6 *Echinocactus grusonii* (黄トゲ品種)

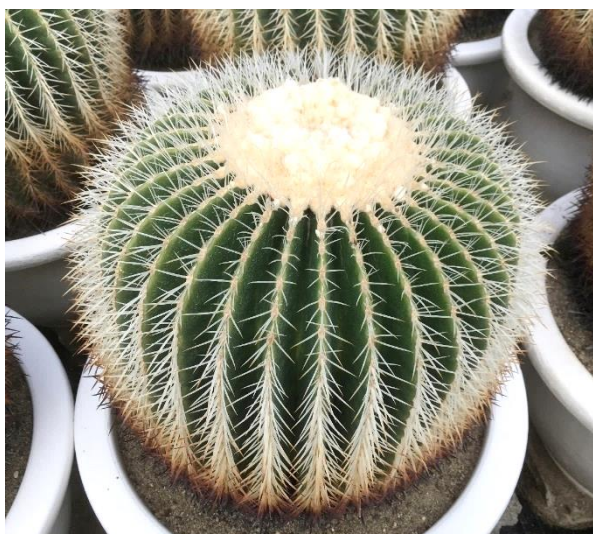


写真 7 *Echinocactus grusonii* (白トゲ品種)



写真 8 *Echinocactus grusonii* (トゲ無し品種)

Mauseth and Halperin(1975)は *Opuntia polyacantha* のトゲ座部分を摘出し、異なる濃度のジベレリン、サイトカイニン、オーキシンを加えた寒天培地で組織培養を行い、形成される組織を調べている。その結果、ジベレリンではトゲの発生、サイトカイニンでは茎節の発生、オーキシニンでは根の発生がそれぞれ誘導され、トゲ形成へのジベレリンの関与が示されている。サボテンのトゲ形成に関わる遺伝子は、著者の知る限りまだ特定されていない。



写真 9 *Opuntia sulphurea*



写真 10 *Mammillaria herrerae*



写真 13 *Tephrocactus articulatus*



写真 11 *Uebelmannia pectinifera*



写真 14 *Copiapoa cinerea*



写真 12 *Stetsonia coryne*



写真 15 *Echinocactus texensis*

5. トゲの発生

トゲの発生過程については Gibson and Nobel (1986)らの著書で詳細に解説されている。トゲはトゲ座にある分裂組織(areolar meristem)の端から発生し、さらにその周辺部からは葉原基(leaf primordium)が形成される(図 1)。

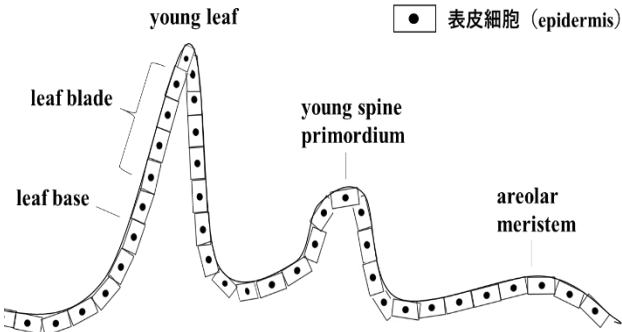


図 1 発生初期のトゲ座の断面図

(Gibson and Nobel, 1986 より改変)

左から葉 (young leaf), トゲ原基 (young spine primordium), トゲ座分裂組織 (areolar meristem) を表す。

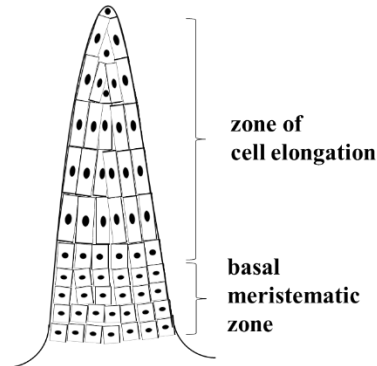


図 2 伸長中の若いトゲの模式図

(Gibson and Nobel, 1986 より改変)

基部領域 (basal meristematic zone) で細胞分裂が行われ、上方向に押し出された細胞は伸長成長を行う (zone of cell elongation)。

トゲが発生する領域はトゲ分裂組織 (spine meristem) と呼ばれる。トゲ分裂組織 (spine meristem) における細胞分裂によりトゲの原基 (spine primordium) が形成され、この領域は小さく表皮上に盛り上がる。原基が 0.1 mm 程度になると先端部は分裂を停止し、これ以降は原基の基部領域 (basal

meristematic zone) において細胞分裂が行われる。基部の細胞分裂と増加した細胞の伸長成長によりトゲは伸長するが(図 2), 一定期間の後に先端部から細胞壁のリグニン化による細胞の肥厚化が始まる。さらに成熟が進むとトゲの表面と内部の両方で繊維細胞 (fibre) が発達する。図 3 にて *Echinocactus horzonthalonius* におけるトゲの発生過程を紹介する。

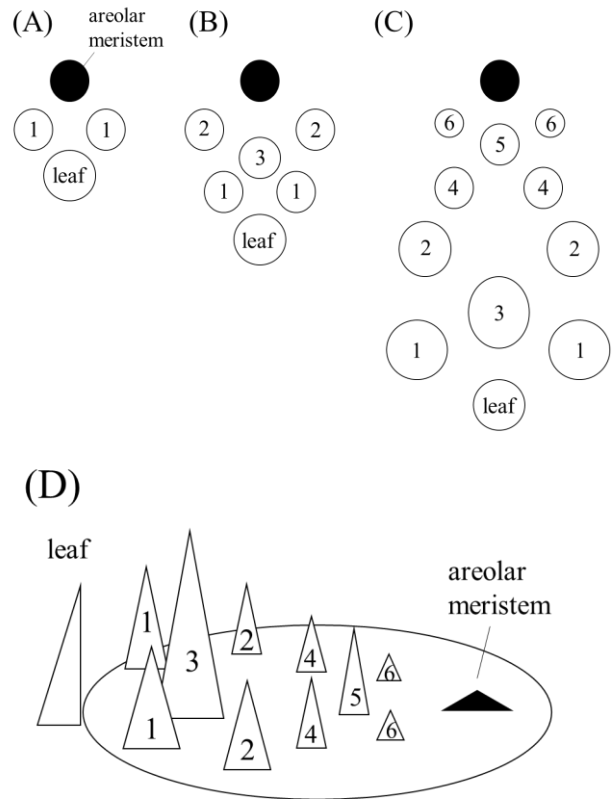


図 3 *Echinocactus horzonthalonius* におけるトゲの発生過程 (Gibson and Nobel, 1986 より改変)

(A) トゲ座分裂組織 (areolar meristem) の端からトゲが発生する。また葉 (leaf) はトゲ座内においてトゲ座分裂組織とは反対側に発生する。

(B) トゲ座とトゲ座分裂組織との間に新しいトゲ原基 (spine primordia) が発生する。

(C) 新しいトゲ原基の形成が進み、また既に発生したトゲは伸長・成熟していく。

(D) C を別の角度から見た図。実際にはトゲ座はトライコームで覆われている。

各数値は発生したトゲの順番を表す。

大部分の種ではトゲの伸長方向は一定であり、トゲはまっすぐに伸びていく。しかし *Ferocactus* 属、*Mammillaria* 属、*Parodia* 属などではトゲに表裏の非対称性が生じ、表側と裏側の成長差によりトゲが屈曲する(Mauseth, 2006)。これまでの観察ではトゲの内部に維管束組織は認められていない(後述の蜜腺として機能するトゲでは一部に維管束組織が観察されている)。トゲの成熟に伴い個々の細胞は死んでいくが、これが単に栄養の不足(維管束組織との隔離)によるものであるのか、プログラム細胞死によるものなのかは明らかとなっていない。またこれまでトゲの表面(表皮)に気孔は確認されていないが、*Mammillaria* 属、*Turbincarpus* 属の一部はトゲの表面にトライコームを発生させる(Sotomayor and Arredondo, 2004)。伸長中のトゲは手で容易に引き抜くことができるが、成熟したトゲを同様に引き抜くことは困難である。これは完全に成熟したトゲでは基部の細胞も先端部と同じようにリグニン化・肥厚化していること、またトゲ座にあるトゲ同士がコルク細胞により結束されるためである。コルク形成層(cork cambium)はトゲの基部が存在する皮下領域(hypodermal region)に発生する。

一般的に成熟したトゲはトゲ座と強く結合しているが、ウチワサボテン亜科の大部分は芒刺(glochid)と呼ばれる短い離脱性のトゲを発生させる(写真 16)。芒刺はその他のサボテンと同じようにトゲ分裂組織(spine meristem)から発生するが、基部がトゲ座の表皮と強く結合していないため、少し触っただけでも離脱する。Pritchard and Hall(1976)は、芒刺は結晶化したセルロースでほぼ 100%構成されていることを報告している。ウチワサボテン亜科のうち数種は、莖節や果実を利用する作物として利用されている。食用に利用されるウチワサボテンは育種の過程でトゲや芒刺が少ないものが選抜されているが、完全にトゲのない品種の作出には至っていない。トゲは食用サボテンの商品価値を下げる形質として扱われており、収穫された莖節のトゲはナイフやバーナーで除去されてから販売されることが多い。著者はイタリア(シチリア島)のウチワサボテン果実産地にて、強風が吹くとこの芒刺が舞って危険であるという話も聞いている。



写真 16 ウチワサボテン(*Opuntia* spp.)の芒刺

6. トライコーム (trichome)

トゲ座の分裂組織からは多数のトライコーム(毛状突起)が発生し、大部分のサボテンのトゲ座はトライコームで覆われている。トライコームは単列の多細胞組織で、それぞれのトライコームは 1 つの表皮細胞から発生する。トライコームは基部の細胞が数週～数カ月にもわたり分裂を繰り返すことで伸長する(図 4)。一方、押し出されたトライコームの先端側の細胞の寿命は短い。サボテンのトライコームの長さは種により異なるが、この分裂期間の長さが影響すると考えられている(Gibson and Nobel, 1986)。サボテンのトゲとトライコームは同じように扱われることも多いが、前述のようにトゲは表皮下にある複数の細胞により形成され、トライコームは 1 つの表皮細胞の分裂に由来する点で発生の仕方が異なっている。トライコームの形成は最初のトゲ原基(spine primordia)が作られる頃には始まり、完成後は長期間にわたりトゲ座に存在する。トライコームが発生後どの程度の期間トゲ座に存在するかはサボテンの種によっても異なり、詳細に調べた研究も見当たらないが、数年程度トゲ座に確認できる種も存在する(著者による観察)。

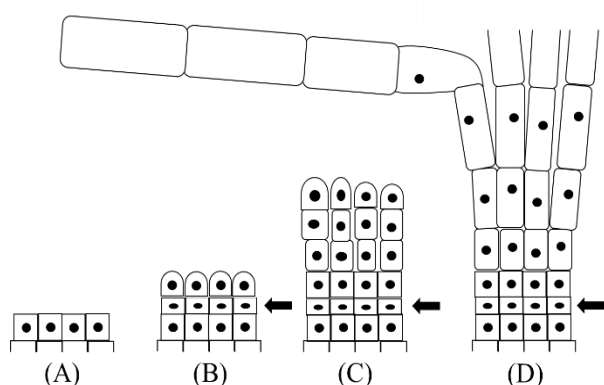


図 4 トライコームが発達する様子

(Gibson and Nobel, 1986 より改変)

- (A) トライコームが形成される前の表皮組織。
- (B) トライコームを形成する細胞(矢印)が分裂を開始。
- (C) 細胞が分裂を続け、細胞の列(トライコーム)が形成される。
- (D) 分裂が継続し、また先端側の細胞の伸長成長によりトライコームが伸長する。

7. トゲの機能・役割

本章ではサボテンのトゲが持つ多様な機能や役割について、これまでの研究報告を元に紹介する。

7-1. 食害の回避 (herbivory reduction)

サボテンのトゲの最も想像しやすい役割の1つは、動物からの食害の回避である(Gibson and Nobel, 1986)。機能が想像しやすいせいも、トゲの有無と動物による食害の程度との関係を調べた研究は以外と少ない。Rebolloら(2012)は、*Opuntia polyacantha* クラスター内では、家畜による食害が減るため(家畜が近づかないため)、クラスター内の植物種の多様性がクラスター外よりも高く維持されることを報告している。また広く食用や家畜飼料に使用される *Opuntia ficus-indica* を例にとっても、種子繁殖(自殖)により鋭いトゲを発現するようになった後代では家畜や野生動物の摂食量が減り、栽培地で侵略的外来種となることも多い(Novoa et al, 2014)。従って一定以上の強度と長さを持つトゲが、大型動物からの食害の回避において有効な事は明らかである。しかしながら、トゲは昆虫などの小動物による食害回避にはあまり有効でないと

考えられている。サボテンの中には忌避作用を持つアルカロイドを体内に合成するものや、体の大部分が地中に埋まっているものもある(高温や乾燥の回避にも有効と思われる)。

7-2. 強光ストレスの回避 (preventing high light stress)

光はサボテンの光合成と継続的な成長に必須であるが、過剰な光の存在は強光ストレスとして光合成反応を阻害する。サボテンの体がトゲに覆われていると、茎節表面に到達する光の量は著しく減少するため、トゲには光の量を調節する作用があると考えられてきた(Nobel, 1983; Gibson and Nobel, 1986)。

Loik(2008)はトゲの密度が異なる3種のウチワサボテンを用い(トゲのほとんどない *Opuntia basilaris*, トゲの密度が高い *Opuntia erinacea*, トゲの密度が両者の中間的な *Opuntia phaeacantha*)、トゲの除去が光合成系へ与えるの影響を調べている。その結果、*Opuntia erinacea* ではトゲの除去により茎節表面に到達する光の量(photon flux density)が約3倍になり、またトゲを除去した茎節ではトゲのある茎節よりも弱い光強度で電子伝達速度やFv/Fm(光化学反応の量子収率)の低下がみられた。このとき、すべての種において茎節の表面温度はトゲの有無の影響を受けなかった。トゲの密度が低い他の2種ではトゲ除去による光合成系への影響が *Opuntia erinacea* に比べ小さかったことから、Loik(2008)は光合成の効率や許容できる光の量には種間差があり、トゲが光合成系の保護にも機能していると考察している。また Rosa-Manzanoら(2016)は属の異なる3種のサボテンを用いて、トゲの除去が光合成系に与える影響を評価している。使用したのはトゲの多い *Turbinicarpus schmidickeanus* (spine shading: 61%)、トゲの少ない *Echinocactus platyacanthus* (spine shading: 17%)、そして両者の中間的な *Mammillaria zephyranthoides* (spine shading: 43%) である。その結果、*Turbinicarpus schmidickeanus* ではトゲの除去により光合成の量子収率(effective quantum yield of Photosystem II)の減少と非光化学的消光(non-photochemical quenching)の上昇が確認された。非光化学的消光の上昇は熱放散による光ストレスの回避と思われる。一方、

Echinocactus platyacanthus では、光合成系に目立った影響は観察されなかった。なおこの実験においても、トゲの有無は茎節の表面温度に影響を及ぼさなかった。

以上のように、複数のサボテンにおいてトゲは光ストレスの回避に有効である結果が得られている。しかしトゲがあっても密度が小さい種などでは、そうした作用は小さいようである。

7-3. 高温・低温ストレスの回避 (preventing high and freezing temperatue)

多くの園芸本や学術論文において、サボテンの持つトゲの多様な役割の 1 つとして、高温や低温ストレスの回避が紹介されている (Gibson and nobel 1986, Rosa-Manzano et al., 2016).

コンピューターシミュレーションやエネルギー収支モデル (energy budget model) を用いた解析により、*Mammillaria dioica* と *Ferocactus acanthodes* において、トゲがあることで 1 日における茎頂の最高温度が減少し、また最低温度が上昇する事が示されている (Nobel, 1983; Gibson and Nobel, 1986). しかしながら前述の研究のように、トゲの有無は茎節の表面温度には影響しないとする報告も見られる (Loik, 2008; Rosa-Manzano et al., 2016). 一般にサボテンの茎頂はその他の部位と比べてトゲやトライコームの密度も高いため、それらの除去が及ぼす影響も大きいのかもしれない。

トゲと低温ストレスとの関係性に関する報告は非常に少ない。アンデス山脈の高山帯にも自生する *Espostoa* 属は体がトゲと長いトライコームで覆われている (写真 17)。この形質は対流や夜間の放射による茎節の温度低下を防ぐ役割があると一般に解釈される事も多い。*Cereus giganteus* の茎頂は厚い表皮と皮下組織で覆われており、これは成長点を紫外線から保護していると考えられている (Darling, 1989)。 *Espostoa* 属の体がトゲやトライコームで覆われているのも、紫外線など光ストレスへの対応が主要な役割である可能性もある。著者が調べた限り、トゲやトライコームと低温耐性との関係性を、茎節表面や内部温度の実測を伴って解析した研究は見当たらなかった。またこれらの関係を調べるとしても、一般に

言われるように放射冷却や対流の影響を考慮すると、人工気象器などを用いてサボテンの耐低温性とトゲの有無との関係性を調べてもあまり意味がない。アンデス山脈やカナダ南部などの寒冷地域の自生地にて、対象となるサボテンのトゲやトライコームを除去して調査することが有効だが、現実的には困難かもしれない。



写真 17 *Espostoa lanata*

7-4. 蜜腺 (spine as extrafloral nectaries)

サボテンの多くの属において、トゲは花外蜜腺 (extrafloral nectary) として機能することが報告されている (Mauseth, 2006a; Mauseth et al., 2016). サボテンの花外蜜腺については Mauseth ら (2016) のレビューで写真と共に詳細に解説されている。花外蜜腺を持つサボテンはこれまでに 24 属 74 種以上が確認されている (Mauseth et al., 2016; Silva et al., 2020). サボテンの花外蜜腺からは主に可溶性糖を含む蜜が分泌され、花外蜜腺周辺にはアリなどの昆虫が観察される (Sandoval-Morina et al., 2018; Silva et al., 2020). 花外蜜腺によるアリの誘因には、①受粉や結実の促進、②食害をもたらす動物や昆虫の忌避などの利点があると考えられている (Ruffiner and Clark, 1986; Ness, 2006; Chamberlain and Holland, 2008). Mauseth ら (2016) によると、サボテンの花外蜜腺は少なくとも以下の 4 つのタイプに分けられる。

(1) トゲ状の構造 (highly modified spine)

このタイプには *Coryphantha* 属, *Cylindropuntia* 属, *Echinocactus* 属, *Ferocactus* 属, *Sclerocactus* 属, *Thelocactus* 属, *Opuntia* 属の複数種が含まれる。これらの花外蜜腺はトゲに似ているが通常のトゲとは形態が異

なり、透明で短い形状のものや、ドーム型の突起のようなものを含む。直径は最大 1.3 mm 程度、長さは 1.0~4.0 mm で、先端部から蜜を分泌する。

(2) トゲ(Nectaries that resemble ordinary spines)

Brasiliopuntia brasiliensis, *Calymmanthium substerile*, *Harrisia pomanensis*, *Opuntia pycnantha*, *Pereskia* 属, *Quiabentia* 属の一部などが含まれる。このタイプの花外蜜腺は通常のトゲと同じ外見をしており、明らかな違いは認められない。若い伸長中のトゲにおいて蜜が分泌されることが多く、トゲの先端~基部にかけて複数の場所から分泌されることが多い。

(3) 葉(small foliage leaves)

Acanthocereus tetragonus, *Leptocereus paniculatus*, *Leptocereus weingartianus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Pachycereus schottii*, *Stenocereus thurberi* などが含まれる。前述のようにサボテンの茎節(vegetative shoot)上の葉(foliage leaf)は非常に小さいが、大部分の種(カクタス亜科を含む)において開花枝(flowering shoot)の葉は肉眼でも観察できる程大きい(Mauseth, 2016)。上記の種では開花枝の葉から蜜の分泌が観察される。

(4) トゲ座周辺の表皮(Regions of epidermis and cortex just below an areole)

Armatocereus procerus, *Armatocereus rauhii*, *Leptocereus weingartianus*, *Pachycereus (Lophocereus) gatesii*, *Pachycereus schottii* が含まれる。このタイプでは、トゲ座の少し下側の表皮から蜜が分泌される。蜜が分泌される領域は他の表皮部分と若干色が異なっていたり、小さな突起のようなものが観察される場合がある。しかしこのタイプの花外蜜腺に関する研究報告はほとんどなく、詳細は明らかとなっていない。

Silva ら(2020)は *Nopalea cochenillifera* の花外蜜腺の発生過程と微細構造について詳細に調べている。*Nopalea cochenillifera* の花外蜜腺は半透明のトゲ(芒刺)のような形状をしており、先端部から蜜が分泌される。この花外蜜腺はトゲ座分裂組織(areolar meristem)から発生し、基部には維管束組織が観察された。分泌された蜜の成分分析の結果、蜜の主成分である糖質の約 90%はスクロースで、さらに微量のアミノ酸が含まれることを報告し

ている。花外蜜腺内の蜜成分の先端部への移動については、アポプラストとシンプラストの両経路が関与すると考えられているが、詳細は明らかとなっていない。

なお、花外蜜腺から分泌された蜜は野外ではアリなどの昆虫に捕集されたり降雨により流されたりするため、観察するのは難しい。温室内で人工的に管理されている個体の方が野外より確認しやすいと思われる。

7-5. 空気中水分の捕集 (fog collection)

複数のサボテンにおいて、トゲが結露や霧の捕集と吸水に機能することが報告されている(Malik et al., 2015, 2016; Mauseth et al., 2016)。

Opuntia microdasys の芒刺(glochid)上における水滴の移動について詳細に調べられている(Ju et al., 2012; Kim et al., 2017)。驚くべきことに、このサボテンの芒刺上の水滴は重力に逆らい先端側から基部側に移動し、トゲ座から吸水される(地面側を向いたトゲにおいても、水滴はトゲの先端から基部に向かい移動する)。芒刺上の水滴が基部方向に移動する仕組みの概要は次の通りである(図 5)。

(1) トゲの先端部や返し部分(barb)に水滴が付着する(図 5A)。

(2) トゲは先端側から基部側にかけて太くなるためトゲの半径も大きくなり、ラプラス圧勾配(Laplace pressure gradient)が生じる(水滴の接触角が変化)(図 5A)。

(3) トゲの表面には大小さまざまな溝(grooves)が存在するが、溝同士の間隔は基部側でより大きくなる。これにより表面粗さの勾配(gradient of roughness)が生じ、さらに表面自由エネルギー勾配(surface-free energy gradient)を生み出す(図 5B)。

(4) ラプラス圧勾配と表面自由エネルギー勾配が推進力となり水滴は基部方向に移動し、トゲ座表面から体内に吸水される(図 5C)。

トゲ座部分からの水滴の吸収に関して、Kim ら(2017)は *Opuntia microdasys* のトゲ座下部に円錐形のトンネルのような構造があり、これが茎節内部の維管束組織とつながっていることを示している。茎節内には親水性の粘液(mucilage)が多量に含まれており、トゲから運

ばれた水滴はこの円錐形構造によって茎節内の粘液と接触することで、素早く茎節内に引き込まれると考えられる(図 5C).

また Malik ら(2015)は4種のサボテン(*Copiapoa cinerea*, *Ferocactus wislizenii*, *Mammillaria columbiana*, *Parodia mammulosa*)を用いて朝露(dew)の捕集能力を調べている。その結果、朝露の捕集能力は *Copiapoa cinerea* > *Mammillaria columbiana* > *Parodia mammulosa* > *Ferocactus wislizenii* の順になり、*Ferocactus wislizenii* ではトゲの表面上にほとんど水滴が形成されなかった。トゲ表面上に形成された水滴の接触角を測定した所、*Copiapoa cinerea*, *Mammillaria columbiana*, *Parodia mammulosa* では60度以下となり、*Ferocactus wislizenii* では120度となった。この結果は *Ferocactus wislizenii* のトゲ表面は他の3種と比較し疎水性が高いことを示している。この原因を調べるためトゲ表面の構造を電子顕微鏡で観察した結果、*Ferocactus wislizenii* のトゲ表面にのみ非常に多くの突起状の構造がみられた。一方、他の3種は溝(grooves)のある比較的滑らかな表面をしていた。*Ferocactus wislizenii* ではこのトゲ表面の突起により、突起間に空気の層が作られることでトゲ表面の疎水性が高くなり、朝露の捕集能力が他の3種に比べて低くなると考えられる(Malik et al., 2015)。さらに Malik ら(2016)は、*Copiapoa cinerea*, *Mammillaria columbiana*, *Parodia mammulosa* のトゲ座下には体の中心部から維管束組織が伸びているのが観察されるが、*Ferocactus wislizenii* ではこれが観察されないことを報告している。トゲ座下の維管束組織の有無はトゲによる朝露の捕集能力と関係があると思われる。また最も朝露の捕集能力が高かった *Copiapoa cinerea* についてはトゲの表面構造が詳細に解析され、前述の *Opuntia microdasys* の芒刺と同様に、トゲ表面に形成されたラプラス圧勾配と表面自由エネルギー勾配により水滴が基部に輸送されると考えられている(Malik et al., 2016)。本実験で用いられた *Copiapoa cinerea* は、雨がほとんど降らないアタカマ砂漠に自生することでも知られている(写真 14)。

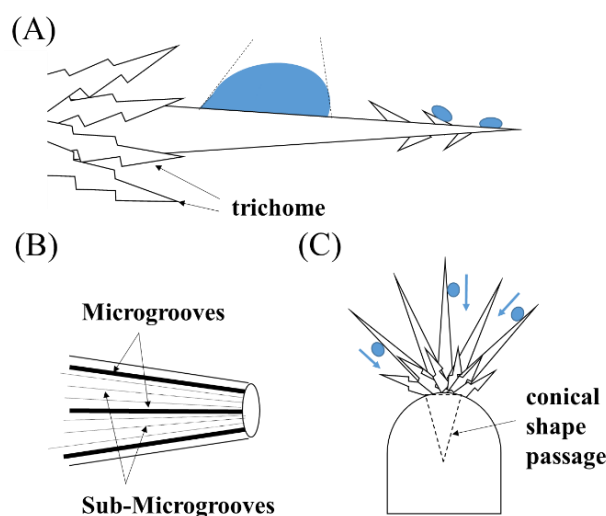


図 5 トゲによる空気中水分の捕集

(Ju et al., 2012; Kim et al., 2017 より改変)

- (A) *Opuntia microdasys* の芒刺上における水滴の移動。
 (B) 溝(grooves)同士の間隔が基部側で大きくなることで、表面粗さの勾配が形成。
 (C) 芒刺による水滴の移動と、トゲ座基部からの水の吸水。

7-6. 繁殖範囲の拡大 (dissemination of shoots)

繁殖範囲の拡大にトゲを利用するサボテンも存在する(Gibson and Nobel, 1986; Bobich and Nobel, 2001)。例えばアリゾナ州のソノラ砂漠などに自生する *Cylindropuntia bigelovii* は非常に鋭いトゲを持ち、一度刺されると容易には抜けない(写真 18)。自身に触れた動物に付着して移動し、落ちたところで根を張って生活を再開する。衣類などに刺さったサボテンを抜こうとしても手に刺さってくっついてくる様子から、「ジャンピングカクタス」との通称を持つ。

Cylindropuntia 属の多くはトゲの外側に鞘(sheath)を持っている。これは脱落性の表皮組織であると考えられているが、この組織の発生や機能について調べた研究は著者の知る限りない。このトゲの鞘には、①光を反射し植物体温の上昇を防ぐ、②動物に刺さった一定時間後に鞘だけ残してトゲと植物体が落ちる(動物から植物体が離れる際に機能)、③トゲ表面にある「返し」の構造を保護する、などの機能があると予想されているが、詳細は不明である。

また着生型のサボテンである *Selenicereus setaceus* では、茎節上のトゲは他の植物(樹木)や岩石への植物体の固定に役立つことが報告されている(Soffiatti and Rowe, 2020).



写真 18 *Cylindropuntia bigelovii*

8. おわりに

本稿ではサボテンのトゲの発生過程やこれまでに報告されている機能の一部を紹介した。トゲ以外にも多様な形態や環境耐性など特徴的な形質を持つサボテンであるが、その特性を支える分子生物学的、生理学的、形態学的な知見は限られてる。本稿が国内におけるサボテンの研究推進の一助となれば幸いである。

引用文献

- Arias, S., Terrazas, T., Cameron, K. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (*Cactaceae*, *Pachycereeae*) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 28, 547-557.
- Barthlott, W., Taylor, N.P. 1995. Notes towards a monograph of *Rhpsalideae* (*Cactaceae*). *Bradleya* 13, 43-79.
- Bobich, E.G., Nobel, P.S. 2001. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Ann. Bot.* 87, 485-493.
- Boke, N.H. 1952. Leaf and areole development in *Coryphantha*. *Am. J. Bot.* 39, 134-145.
- Boke, N.H. 1953. Tubercle development in *Mammillaria heyderi*. *Am. J. Bot.* 40, 239-247.
- Boke, N.H. 1955. Dimorphic areoles of *Epithelantha*. *Am. J. Bot.* 42, 725-733.
- Boke, N.H. 1961. Areole dimorphism in *Coryphantha*. *Am. J. Bot.* 48, 593-603.
- Chamberlain, S.A., Holland, J.N. 2008. Density-mediated, contextdependent consumer-resource interactions between ants and extrafloral nectar plants. *Ecology* 89, 1364-1374.
- Darling, M.S. 1989. Epidermis and hypodermis of the saguaro cactus (*Cereus giganteus*): anatomy and spectral properties. *Am. J. Bot.* 76, 1698-1706.
- Gibson, A.C., Nobel, P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hernández-Hernández, T., Hernández, H.M., De-Nova, J.A., Puente, R., Eguiarte, L.E., Magallón, S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in *Cactaceae* (*Caryophyllales*, *Eudicotyledoneae*). *Am. J. Bot.* 98, 44-61.
- Hunt D. 2006. *The new cactus lexicon*. Milborne Port, dh books.

- Ju, J., Bai, H., Zheng, Y., Zhao, T., Fang, R., Jiang, L. 2012. A multi-structural and multi-functional integrated fog collection system in cactus. *Nat. Commun.* 3, 1247.
- Kiesling, R., Mauseth, J.D. 2000. History and taxonomy of *Neoraimondia herzogiana* (*Cactaceae*). *Haseltonia* 7: 47–52.
- Kim, K., Kim, H., Ho, P.S, Joon, L.S. 2017. Hydraulic strategy of cactus trichome for absorption and storage of water under arid environment. *Front. Plant Sci.* 18, 1777.
- Loik, M.E. 2008. The effect of cactus spines on light interception and Photosystem II for three sympatric species of *Opuntia* from the Mojave Desert. *Physiologia Plantarum* 134, 87-98.
- Malik, F.T., Clement, R.M., Gethin, D.T., Beysens, D., Cohen, R.E., Krawszik, W., Parker, A.R. 2015. Dew harvesting efficiency of four species of cacti. *Bioinspir Biomim.* 24, 036005.
- Malik, F.T., Clement, R.M., Gethin, D.T., Kiernan, M., Goral, T., Griffiths, P., Beynon, D., Parker, A.R. 2016. Hierarchical structures of cactus spines that aid in the directional movement of dew droplets. *Philos. Trans. A Math Phys. Eng. Sci.* 374, 20160110.
- Mauseth, J.D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of cactaceae. *Ann. Bot.* 98, 901-26.
- Mauseth, J.D. 2007. Tiny but complex foliage leaves occur in many “leafless” cacti (*Cactaceae*). *Int. J. Plant Sci.* 168, 845-853.
- Mauseth, J.D. 2016. Many cacti have leaves on their “flowers.” *Cactus and Succulent Journal* 88, 4-9.
- Mauseth, J.D., Halperin, W. 1975. Hormonal control of organogenesis in *Opuntia polyacantha* (*Cactaceae*). *Am. J. Bot.* 62, 869-877.
- Mauseth, J.D., Kiesling, R. 1997. Comparative anatomy of *Neoraimondia roseiflora* and *Neocardenasia herzogiana* (*Cactaceae*). *Haseltonia* 5, 37-50.
- Mauseth, J.D., Rebmann, J.P., Machado, S.R. 2016. Extrafloral nectaries in cacti. *Cactus and Succulent Journal* 88, 156-171.
- Ness, J.H. 2006. A mutualism’s indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos* 113, 506-514.
- Nobel, P. 1983. Spine influences on PAR interception, stem temperature, and nocturnal acid accumulation by cacti. *Plant, Cell & Environment* 6, 153-159.
- Novoa, A., Le Roux, J.J., Robertson, M.P., Wilson, J.R., Richardson, D.M. 2014. Introduced and invasive cactus species: a global review. *AoB Plant* 3, 7.
- Novoa, A., Flepu, V., Boatwright, J.S. 2019. Is spinelessness a stable character in cactus pear cultivars? Implications for invasiveness. *J. Arid Environ.* 160, 11-16.
- Pritchard, H.N., Hall, J A. 1976. The chemical composition of glochids from *Opuntia*. *Can. J. Bot.* 54, 173-176.
- Rebman, J. P., Pinkava, D. J. 2001. *Opuntia* cacti of

north America: an overview. *Florida Entomologist* 84: 474-483.

Rebollo, S., Milchunas, D.G. Noy-Meir, I., Chapman, P.L. 2002. The role of spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98, 53-64.

Ruffner, G.A., Clark, W.D. 1986. Extrafloral nectar of *Ferocactus acanthodes* (Cactaceae): Composition and its importance to ants. *Am. J. Bot.* 73, 185-189.

Rosa-Manzano, E.D., Flores, J., Delgado-Sánchez, P.D. 2016. Effects of spine-shading on aspects of photosynthesis for three cactus species. *Botanical Science* 94, 301-310.

Sánchez, D., Grego-Valencia, D., Terrazas, T., Arias, S. 2015. *Ann. Bot.* 115, 19-26. How and why does the areole meristem move in *Echinocereus* (Cactaceae)?

Sandoval-Molina, M.A., Zavaleta-Mancera, H.A., León-Solano, H.J., Solache-Ramos, L.T., Jenner, B., Morales-Rodríguez, S., Patrón-Soberano, A., Janczur, M.K. 2018. First description of extrafloral nectaries in *Opuntia robusta* (Cactaceae): anatomy and ultrastructure. *Plos One* 13, e0200422.

Soffiatti, P., Rowe, N.P. 2020. Mechanical innovations of a climbing cactus: functional insights for a new generation of growing robots. *Front. Robot. AI* 7, 64.

Silva, S., Machado, S.R., Nepi, M., Rodrigues, T.M. 2020. Structure and function of secretory glochids and nectar composition in two *Opuntioideae* (Cactaceae) species. *Botany* 98, 1-13.

Sotomayor, M., Arredondo, A. 2004. *Turbinicarpus*; spines and seedling development. *Cactus & Co.* 8, 102-114.

Title : Commentary on cactus spines.

Author : Takanori Horibe

Address : Graduate School of Bioscience and Biotechnology, Chubu University, 1200 Matsumoto-cho, Kasugai, Aichi 487-8501, Japan

Keywords : Cacti, diversity, morphology, spine