

# 鴨脰藤的壯遊

## Entada, Great Journey

◎圖、文/日本漂着物學會・深石隆司 (ick21662@nifty.com)

### 緣起

筆者1977年從東京移居到沖繩石垣島，當時任職於沖繩縣森林協會擔任野生動物保育員的工作，對於島上的植被相當有興趣，常常想著：石垣島只是太平洋西邊的一個小島，離最近的大陸中國至少有600 km之遠，這些島上的植物和海灘上沖刷來的種子是從哪裡來的？它們是如何到達島上的呢？該不會是從海的四面八方而來的吧？」心裡常抱著這些疑問。

### 石垣島植被觀察

由於工作的關係時常行走於森林之中，發現植被會因海拔高度而有所變化。石垣島島上最高峰一茂登岳，海拔僅有525 m高，植物的分布並沒有受到高、低溫差的強烈影響。在眾多植物之中，對於*Asarum dissitum* (馬兜鈴科細辛屬植物)印象特別深刻，本種是石垣島的特有種，只有海拔300 m以上才得以生長。過去筆者觀察東京地區細辛屬植物，都是在低海拔的多摩丘陵上，與*A. dissitum*則是生長在以殼斗科為主的櫟林下有所不同。

以此想法來來觀察島上的植被，則會注意到有所謂「南方系海漂植物」在緯度分布的上限。以在南方系海漂植物的傳播而言，這些濱海植物僅分布在低海拔淡、海水交會處，這些植物的種子較大，加上又有浮力，難以利用風與動物進行傳播，因此日本的西南諸島可說是熱帶植物分布的北限。

如果以植物做為指標，鴨脰藤(*Entada*

### はじめに

筆者は1977年に東京から沖縄県石垣市に移住した。当初は島で森林組合や県の鳥獣保護員の仕事に就いた。その頃、海岸に漂着する種子や島の植生に興味を持ち「島の生き物たちは何処からどの様にして、四方海に囲まれた地にやって来たのだろうか」という疑問を抱くようになった。

仕事で山や森を歩くうちに高度の差による植生の変化に気づいたが、島の最高峰於茂登岳は海拔525 mであり、植物が高低の気温差で強く影響を受ける程ではない。この植生の違いの中で最も印象を受けたのが、*Asarum dissitum* オモロカンアオイである。本種は石垣島固有種であるが島においては、海拔300 m以上の高所にしか自生しない。私がこれまで慣れ親しんできた東京の*Asarum*属は、多摩丘陵などの低海拔に自生していた。それに比べ島の*A. dissitum*はシイ、カシ等Fagaceaeブナ科の極相林林床に自生しているのである。

こんな疑問を抱きながら島の植生を観察していると、「南方系海流散布植物」の分布上限に気づきはじめた。単に南方系海流散布植物と言うと、漠然として海浜性植物や汽水域性の低海拔のみに分布する植物までもが含まれるが、ここではそれらの植物以外で種子が浮力を有し大きく、風散布や動物散布がされにくい、さらに熱帯に分布し日本の南西諸島を分布の北限とする植物を示す。

指標とした植物は、*Entada phaseoloides*,

*phaseoloides*)、老虎心(*Caesalpinia crista*)、海欖果(*Cerbera manghas*)、穗花棋盤腳(*Barringtonia recemosa*)以及銀葉樹(*Heritiera littoralis*)，這些植物在島上以海拔100~110 m附近為其分布的上限。由包圍整個島嶼的琉球石灰岩得以瞭解石垣島低海拔的植物相是受到海底珊瑚礁所隆起的影響。

島嶼的植被組成與島嶼的形成歷史有很大的關聯性。石垣島跟臺灣同樣是屬於所謂的「大陸島」，過去與大陸塊相連年代時出現的植被，會隨著島嶼的形成、珊瑚礁岩隆起以及海平面的變化，原來的植被會殘留於島的高地上。

島上海岸植被的組成是日積月累漂流而來的種子逐漸形成；這座島嶼周圍的琉球石灰岩形成年代約在13~20萬年前。鴨腱藤屬植物是典型的熱帶植物，琉球群島是其分布的北界，因此筆者藉由探討本屬在亞洲洋流擴散的路徑以瞭解本屬植物的分布狀況。

## 亞洲的鴨腱藤

鴨腱藤屬植物廣泛分布於熱帶、亞熱帶地區，全世界已知約有30個分類群，中南美洲有3種、非洲18種、亞洲9種1亞種(還有地域重複或分類未明確之種類)。分布於非洲的多數是灌木性的種類，種子小，被認為無法靠海流來進行散播；其中*E. gigas*與*E. rheedii*兩個種為大型藤本植物，種子可長時間漂浮水面，因此源自於非洲的*E. rheedii*，被認為可能透過洋流的擴散分布至亞洲，成為亞洲鴨腱藤屬植物的祖先種。

亞洲的9個分類群分別是*E. rheedii*、*E. phaseoloides*、*E. tonkinesis*、*E. borneensis*、

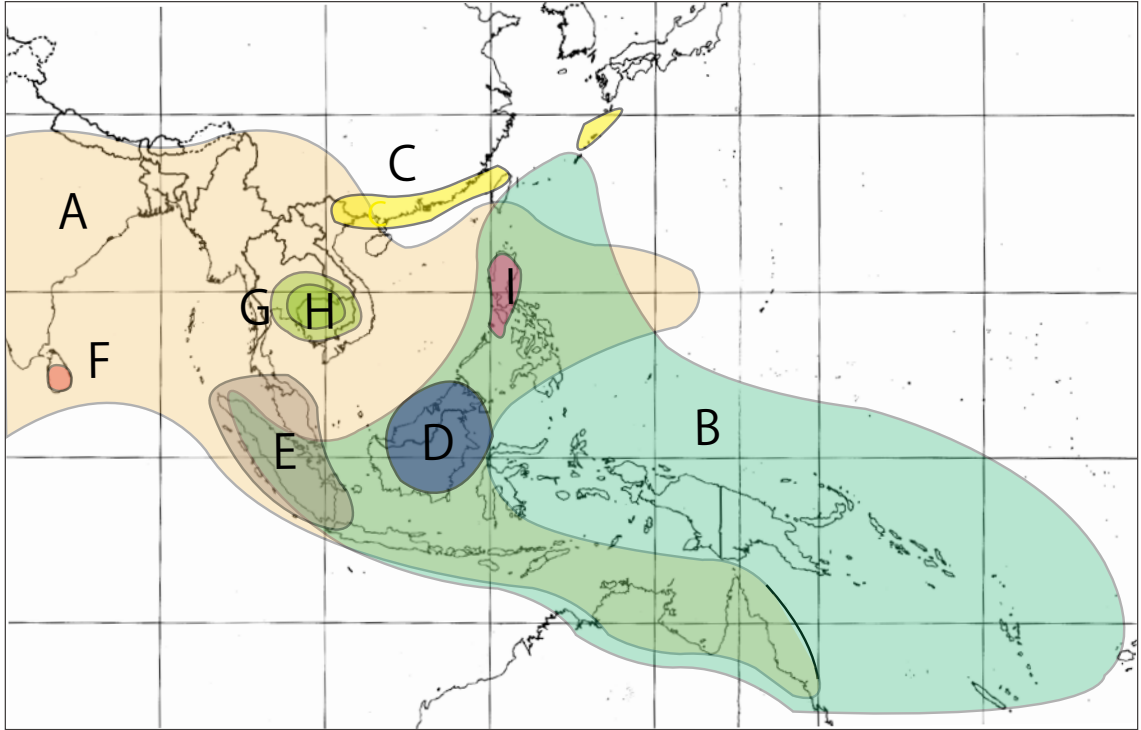
*Caesalpinia crista*、*Cerbera manghas*、*Barringtonia recemosa*、*Heritiera littoralis*等。これらの植物を調査すると島の海拔100~110 m辺りが分布の上限であった。そして、島を取り巻く琉球石灰岩から成る段丘の上限が80 m辺りであり、過去に海の影響を受けた陸地であることが分かった。

このように島の成り立ち(地史)は、植生の変化に強く反映されることが示唆された。石垣島は所謂「大陸島」であり、大陸と陸続きだった時代からの植生を高所に残しつつ、なおかつ海水準変動と隆起との影響を受けた地域をも含め、今日の島の植生を築きあげてきたのである。

日ごろ海辺に漂着する種子が島の植生に取り込まれていくには、様々な経緯ととてつもない年月を要したに違いない。そもそも島を取り巻く琉球石灰岩(海の生物遺骸を体積した地質)の形成年代はおよそ13~20万年前とされている。そのやや上部に分布上限を示す南方系海流散布植物の分布拡散をより広く調べるために数あるグループの中から*Entada*属を取り上げ南アジアにその足跡を訪ねた。

## アジアの*Entada* 属

汎熱帯・亜熱帯植物である*Entada*属は、世界で約30種が知られている。中南米に3種、アフリカに18種、アジアに9種である(地域に重複する種や分類上曖昧な種もある)。アフリカに分布する多くの種は灌木性で種子は小さく長い海流散布は不可能と考えられている。うち*E. gigas*と*E. rheedii*は、巨大なツル性で種子が大きく浮力を有し、海流散布が可能であり系統的にアジアの*Entada*属は、アフリカの*E. rheedii*の祖先種と



鴨脛藤屬(*Entada*)在亞洲、大洋洲、太平洋諸島地區的分布圖。(A) *E. rheedii*、(B) *E. phaseoloides*、(C) *E. tonkinensis*、(D) *E. borneensis*、(E) *E. spiralis*、(F) *E. zeylanica*、(G) *E. glandulosa*、(H) *E. reticulate*、(I) *E. parvifolia*

*Entada* 屬のアジア、オセアニア、太平洋諸島地域分布図。(A) *Entada rheedii*, (B) *E. phaseoloides*, (C) *E. tonkinensis*, (D) *E. borneensis*, (E) *E. spiralis*, (F) *E. zeylanica*, (G) *E. glandulosa*, (H) *E. reticulate*, (I) *E. parvifolia*

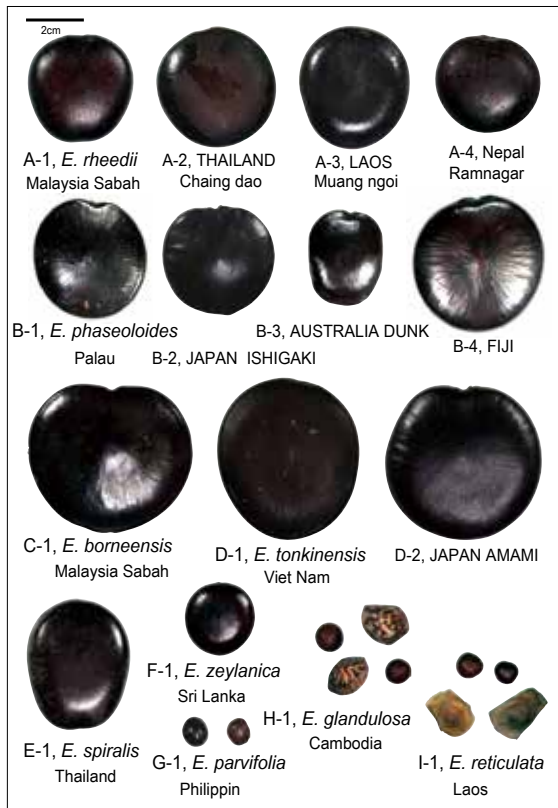
*E. spiralis*、*E. zeylanica*、*E. glandulosa*、*E. reticulate*和*E. parvifolia*，前兩者是分布最廣的分類群，加上第三種則是琉球群島與臺灣分布的共有種，在臺灣分別稱為厚殼鴨脛藤、恆春鴨脛藤以及榿藤子。

亞洲地區目前已知鴨脛藤屬有9個種，種子照片如下頁圖示。1967年Brenana將鴨脛藤在屬的分類層級之下增加兩個亞節(subsection)，種子大的那一群歸為*Entada*亞節，種子小的物種歸至*Sphaerospermae*亞節。因此可看到亞洲的鴨脛藤除了花以外，其共同特徵為二回羽狀複葉、葉軸先端有兩根捲鬚；而

的繫がりがあるとされている。

現在知られているアジアの9種とは、以下写真の種子をつける種である。1967年、Brenanは*Entada*属と種の間 sect を設け、大きな種子のグループをsubsect. *Entada*とし、小さな種子のグループをsubsect. *Sphaerospermae*とした。アジアのsect. *Entada*に共通して見られる形態は、花以外ではツル性で二回羽状複葉、葉軸先端に二本の巻きひげがあることである。また、subsect. *Sphaerospermae*の三種は魂茎を有する。

DNA解析による系統樹から推測されるようにアフリカの*E. rheedii* 祖先種がアジアの*Entada*

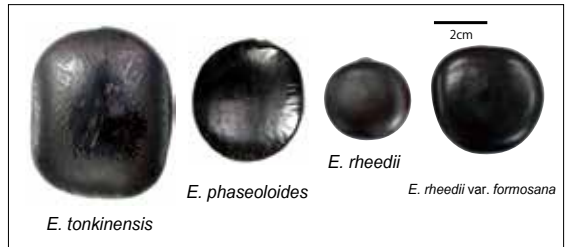


亞洲的鴨腿藤屬種子9種1亞種。A-3, A-4, *E. rheedii* subsp. *sinohimalensis*。H-1, I-1包含種子與內果皮

亞洲に分布する *Entada* 属種子9種1亜種。A-3, A-4, は *E. rheedii* subsp. *sinohimalensis*, H-1, I-1, は種子と内果皮 (endocarp)

Sphaerospermae 亞節中有三個分類群是具有塊莖的物種。

從分子資料推測其親緣關係，非洲的 *E. rheedii* 是亞洲鴨腿藤屬植物起源的共同祖先，由亞洲的西部到東部，再往東擴及至太平洋的島嶼。化石種的紀錄於印度與尼泊爾西部出土，大約是在 Surai khola、大吉嶺 (Darjeeling)、阿薩姆 (Assam) 等地，命名為 *E. palaeoscandens*，可知在第三紀漸新世、中新世時期當時，鴨腿藤亦分布於大陸內部；此



分布於臺灣的3種鴨腿藤

台灣に分布する *Entada* 3種

属の始まりだとすると分散はアジアの西から東へ、そしてオセアニア、太平洋諸島にまで広まったことになる。化石種の記録ではインドや西ネパールの第三紀漸新世、中新世の地層から *E. palaeoscandens* の種子や葉の化石が出土している。出土地は Surai Khola, Darjeeling, Assam などで、大陸内部にまで進出していたことが分かる。一方、日本からも同時代の化石報告はあるが、第四紀の気候変動で消滅したに違いない。このように分布域は時代と共に変動する。

現在のアジア・オセアニア・太平洋諸島の *Entada* 分布域は広大で、気候的には熱帯雨林気候、熱帯モンスーン気候、サバナ気候、温暖冬季少雨気候、温暖湿潤気候などにまたがる。気候的適応としては温暖冬季少雨気候帯では、乾季の冬に葉を落とし、雨季のはじめに葉を着け花を咲かせる個体群もあれば、熱帯雨林気候、熱帯モンスーン気候や温帯湿潤気候では一年中葉を着ける個体群もある。その中で顕著な生態と形態を示すのが subsect. *Sphaerospermae* の三種で、大陸のサバナ気候(うち二種)において冬季乾燥期にはツルを一部枯らし、雨季はじめに塊莖から新しいツルを伸ばす。また、うち一種の *E. parvifolia* はフィリピンの熱帯モンスーン





落葉性的鴨腱藤*E. reticulata*。(1)原生地植被環境。(2)未成熟果莢。(3)花序。(4)地下塊莖  
落葉性的鴨腱藤*E. reticulata*。(1)自生地の植生環境。(2)若い莢。(3)花。(4)塊莖

外，日本也約同年代的化石出土，並推論該物種在第四紀氣候劇變時期滅絕消失；鴨腱藤的分布是隨著時間年代有所變遷的。

亞洲鴨腱藤屬植物的分布跨越了整個亞洲、大洋洲以及太平洋諸島等區域，在氣候帶上是橫跨了熱帶雨林、熱帶季風林、熱帶莽原、溫帶冬乾與溫帶濕潤等數個氣候型。在溫帶冬乾氣候區，鴨腱藤冬天乾季時會落葉，但在雨季則是開花展葉的時期；而在熱帶雨林、熱帶季風與溫帶濕潤區則為常綠不落葉的族群。而在Sphaerospermae亞節中的物種，其中分布於大陸型的熱帶莽原區的兩個物種(*E. glandulosa*及*E. reticulata*)，在冬季乾燥少雨時地上部的藤蔓會枯萎，雨季開始時再由塊莖長新枝條；另一個種*E. parvifolia*則是分布在菲律賓的熱帶季風林中，也有塊

氣候に分布し、前二種とは莢の形などで異なる。この三種は近縁であるが、おそらく大陸から海流散布により気候の違う島嶼へ移ったことにより分化したと思われる。

アジアの*Entada*属の中では、大陸内陸部から島嶼へまで分布を広げた*E. rheedii*が種子形態において最も多様性を示す。また、種子の浮力保有率においても大陸山間部(Thailand Chaing dao 5.4%、Laos Luang Prabang 5%)ではほぼ喪失し、平野部のカンボジアでは100%近い浮力保有率を示す。このように種として過去に浮力を喪失したのではなく、地域によって変化しつつあるのである。島嶼においては、通常率は高いがPhilippin Busanga島では15%と低かった。島においても長い年月の間に隔離と水散布の選択圧を受けることが窺える。



莖，但與前二者的豆莢形狀明顯不同。這三種有近緣關係，筆者認為可能是因為透過洋流的傳播，從大陸遷移到其他氣候帶的島嶼所分化出來的。

### 不同的漂浮力

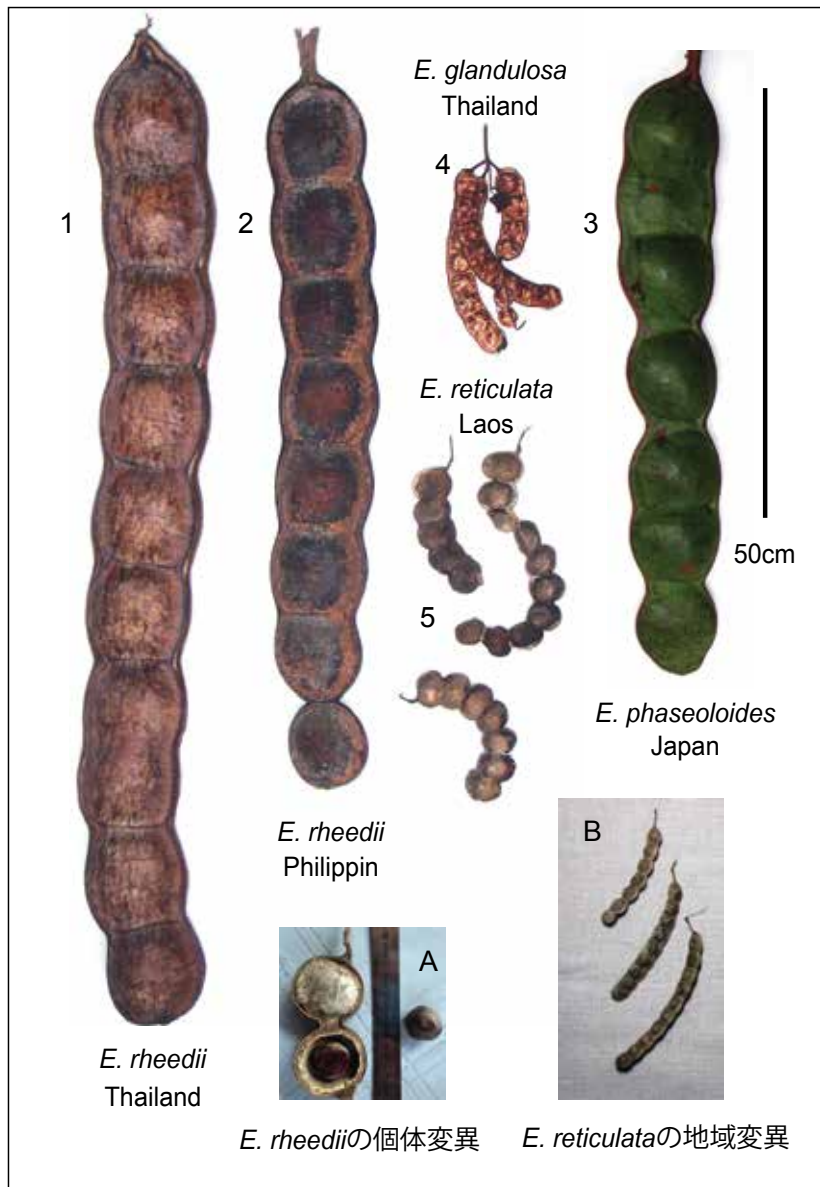
*E. rheedii*(厚殼鴨腿藤)是亞洲鴨腿藤屬植物中分布最廣的種，從大陸的內陸地區到島嶼皆有，可從種子的形狀顯示其豐富的多樣性。若從種子的漂浮力來看，生長於大陸山區的鴨腿藤種子，例如：泰國的Chaing dao地區以及寮國的Laos Luang Prabang山區，種子的可浮力比率分別只有5.4和15%，多數已喪失浮力；但是位於柬埔寨平原的厚殼鴨腿藤種子卻有近100%的漂浮率。這些種子並不是以前就喪失活力，而是因不同地區有所變化的，通常島嶼上的漂浮率會較高，但菲律賓Busanga

厚殼鴨腿藤(*Entada rheedii*)種子形狀的多樣性。

(3)、(4)分別是寮國的Muang Ngoi與Luang Prabang地區，漂浮力皆很低。(5)、(6)採集於緬甸的Chaungtha，面對著孟加拉灣，是中南半島熱帶雨林區的西側。(7)採於寮國，靠近泰國與緬甸邊界，位於緬甸東、西兩側的種子形狀是有所差別。(8)、(10)別是泰國北部的Chiang Dao與鄰近Wiang pa pao地區所採，兩者形狀、大小完全不同，漂浮率同樣都低；Wiang pa pao的族群或許應該歸為*E. spiralis*會比較適當，未來全面的進一步調查是有必要的。(9)是泰國的khorat，漂浮率是41%。(11)、(12)柬埔寨東北部Rattanakiri低地平原，兩地種子的漂浮率都很高。(13)、(14)在菲律賓busanga島，從藤蔓上採集的種子。(15)、(16)分別為婆羅洲沙巴Kota Belud與Bingkor兩個不同集水區所採集。(17)、(18)分別是沙巴Kota belud和琉球與那國島冲刷上岸的*E. rheedii*種子，這樣的小型種子在原生地是常見，發芽力也好

*E. rheedii* 的種子形態多樣性。

(3)はLaos のMuang Ngoi、(4)はLuang Prabang どちらとも浮力保有率は低い。(5)、(6)はMyanmar Chaungtha, Bengal湾に面する熱帯雨林気候の西側、(7)はLaos, Thailand に近いShan Stateの東側、東西では形態に隔たりがある。(8)、(10)はThailand 北部のChiang Dao と距離的に僅かしか離れていないWiang Pa Pao, 形、大きさがまるで違うが浮力保有率は共に低い。Wiang Pa Pao の個体群は、*E. spiralis* としてよいのかも知れないが、今後のさらなる調査を要する。(9)はThailand のKhorat、浮力保有率は41%だった。(11)、(12)はCambodia 東北部Rattanakiri と平野部、ともに浮力保有率は高い。(13)、(14)はPhilippin busanga 島、同じツルから落ちた種子。(15)、(16)はBorneo Sabah Kota Belud とBingkor, 水系が異なる。(17)、(18)はKota Belud と与那国島の漂着種子、いずれも*E. rheedii*である。このような小型の種子が自生地でも時々見つかる。発芽能力を有していた



*E. rheedii*の個体変異    *E. reticulata*の地域変異

分布在亞洲的鴨脛藤屬，果莢形狀的多樣性。  
 (1)至(3)是Entada亞節的果莢、(4),(5)是Sphaerospermae亞節的果莢，兩者比例尺為1:1。(A)是婆羅洲沙巴*E. rheedii*個體的變異，種子較小，約2.5公分，果莢的節間皺縮。(B)分布於泰國的*E. reticulata*，種子與果莢都是小型的，種子漂浮率是14%，而(5)採於寮國Champasak地區的則有83.5%，兩者雖然同種，但因地區不同其果莢特徵有所差異。本圖片僅(3)有外果皮，其餘則已脫落

アジアに分布するEntada属莢の形態多様性。  
 (1)~(3)はsubsect. Entada, (4),(5)はsubsect. Sphaerospermae写真等倍。(A)はBorneo Sabahの*E. rheedii*の小型個体変異、種子の大きさ2.5cm, 莢は節がくびれる。(B)は*E. reticulata*, Thailand産、種子、莢共に小型で、種子浮力保有率は14%、それに対し(5)Laos Champasak産は83.5%であった。このように地域によって同種であっても形質が異なる。莢写真中、(3)のみが外果皮(epicarp)が着いている



島的厚殼鴨腿藤卻僅有15%，長久生長於島嶼上受到隔離，物種對於環境的反應也會逐漸呈現出不漂浮於水的一種選擇壓力。

同樣分布廣泛的另一個種 *E. phaseoloides* (恆春鴨腿藤)，常見在印尼群島以西的島嶼，其種子的漂浮比例很高，在日本的八重山群島則有85%，臺灣滿州鄉九棚有93.3%。另一個婆羅洲的特有種 *E. borneensis* 則是分布在海拔0~800 m，卻沒有任何的浮力，但在同一島上低海拔地方自然生長的厚殼鴨腿藤則顯示出很高的漂浮比例，在臨近海岸的沙灘上亦可看到當地的漂流種子，也偶而可以撿到雖然沒有浮力，但也會隨著河流又被拍打上海岸來的 *E. borneensis* 種子。

### 漂流的鴨腿藤

「漂流的鴨腿藤展」(<http://modama.la.coocan.jp/>) 是日本漂着物學會上公開的網頁，由日本漂着物學會的會員在各地海灘撿到鴨腿藤種子後，記錄並公布於網頁。經過多年資料的蒐集與整理，在日本各地所撿到的鴨腿藤屬種子計有5個分類群，分別是 *E. phaseoloides*、*E. rheedii*、*E. tonkinensis*、*E. parvifolia* 和 *E. gigas* 等，該結果已由中西弘樹及筆者撰寫發表於2014年12月的日本漂着物學會會刊。

種子基本傳播方式是利用重力傳播，另外再加上水流、風與動物等不同的傳播方式。亞洲鴨腿藤屬起源於非洲，但在亞洲大陸南部，因為由水流傳播而有更高的多樣性，而且以海流傳播方式可以擴散的更遠，有著漂浮能力的種子會隨著洋流往西或者由北擴散而去。生長於內陸地區的族群，一方面浮力會逐漸喪失，另一方面在大環境的影響下有了種化的現象。⊗

同じように広域種である *E. phaseoloides* は、インドネシア以西の島嶼に広く分布して種子浮力保有率は高く、八重山諸島では85%を示した。ボルネオ島固有種の *E. borneensis* は海拔0~800 mに分布しほぼ浮力を有さない。しかし、同島の低海拔に自生する *E. rheedii* は高い保有率を示し、海岸部にはいたるところにローカルドリフトした漂着種子が見られる。中には稀に *E. borneensis* もあるが、浮力を有さずとも河川に流されて海岸に打ち上げられたものである。

### 漂着種子としての *Entada* 属

日本の漂着物学会では、「漂着モダマ展」というWebサイトを立ちあげて、全国の会員から漂着モダマの情報を集めて、<http://modama.la.coocan.jp/> において公開している。その情報は、*Journal of Japan Driftological Society Vol 12. Dece, 2014.* 中西、深石、林によってまとめられた。結果、現在、日本に漂着した *Entada* 属種子は、*E. phaseoloides*、*E. rheedii*、*E. tonkinensis*、*E. parvifolia*、*E. gigas* の5種であった。

本来、種子散布の基本は重力散布であり、それに水散布(海流散布)、風散布、動物散布などが付随する。アジアの *Entada* 属はアフリカを源として、アジア大陸南部を水散布されることにより各地で多様化し、さらに海流散布によって拡散は広まったと言えよう。大陸内部では浮力の喪失を招いたり、大きく環境の異なる地で種分化を起こしたりしながら、海洋では浮力を有する種子が海流散布によって西へ、そして北へと拡散を試みている。⊗